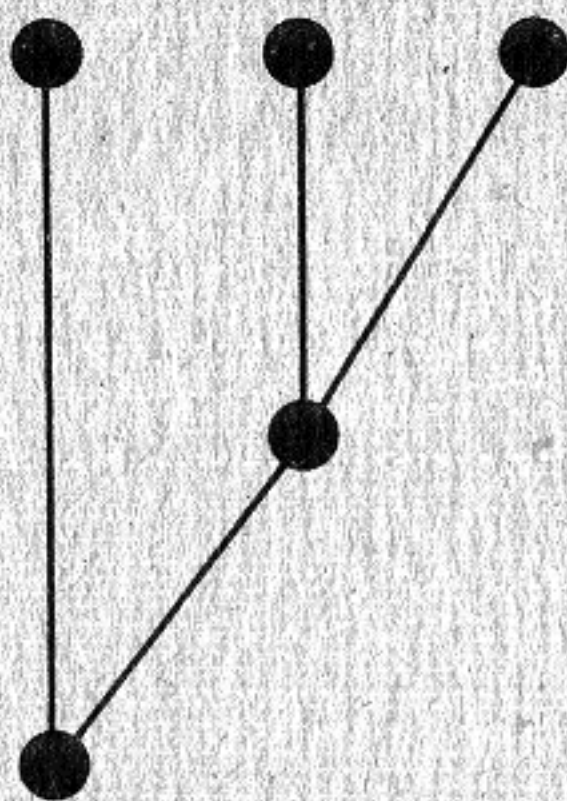


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

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*

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. Тряпичин,
И. М. Фокин, С. Я. Цалолухин, В. В. Хлебович

Рецензенты:

В. Г. Борхварт, И. М. Кержнер

ЧЕРЕЗ КЛАДИЗМ К НОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ?

(Вместо предисловия)

В последние десятилетия интерес к систематике как науке резко вырос. Это объясняется запросами практики, внедрением новых методов исследований и развитием теории самой систематики. Использование генетических и молекулярно-биологических методов, компьютерной техники позволило не только сильно раздвинуть традиционные рамки таксономических исследований, но и стимулировало появление новых концепций, сотрудничество классической систематики с генетикой и молекулярной биологией. Новые методические подходы заставляют оживленно обсуждать, а иногда и пересматривать старые проблемы, оценивать приложимость тех или иных принципов к новым классам признаков субклеточного уровня. В этом направлении, несомненно, имеются интересные перспективы.

Однако наиболее важные изменения произошли в недрах самой систематики. Фактически на глазах одного поколения сформировались три мощных течения: эволюционная систематика, нумерическая (фенетическая) систематика и так называемая филогенетическая систематика (или кладизм). Развитие двух первых течений было во многом обусловлено внешними факторами. Так, эволюционная систематика является закономерным результатом продуктивного взаимодействия классической систематики с синтетической теорией эволюции; достаточно назвать в качестве символа лишь Э. Майра, блестящего американского систематика и эволюциониста. Стимулом к развитию нумерической систематики было увлечение вычислительными (компьютерными) методами. Появление же „филогенетической систематики“, отцом-основателем которой был немецкий энтомолог В. Хенниг, можно в известной мере считать „самозарождением“ в лоне классической систематики, вызванным неудовлетворенностью эклектическим и весьма субъективным характером последней.

Бурная, временами жесткая дискуссия-борьба между сторонниками этих трех течений, несомненно, способствовала развитию теории и сильно изменила „ландшафт“ систематики. Еще какие-нибудь 15—20 лет назад во всем мире господствовала эволюционная систематика (и добавлю, синтетическая теория эволюции в ее классическом варианте). Нумерическая систематика сумела не

только эффектно заявить о себе, но и завоевала на какое-то время себе „место под солнцем“. Кладисты же подвергались мощной критике, однако то, что произошло потом, в последнее десятилетие-полтора, можно назвать революцией в систематике, причем „кладистической“ революцией. Произошла смена вех, и филогенетическая систематика в ее обновленном (в основном, на американской почве) виде победоносно стала лидирующей как в Новом, так и Старом Свете. Сфера влияния эволюционной систематики заметно сокращается, а престиж нумерической систематики явно упал. Можно смело прогнозировать, что кладизм будет доминировать, по крайней мере, до конца нашего столетия.

В чем привлекательность кладизма? На мой взгляд, можно указать следующие.

1. Логичность и стройность концепции; кладизм скорее наука, тогда как традиционная систематика во многом искусство.

2. Открытость и проверяемость таксономических построений и конкретных гипотез, демократизм в классификации. В традиционной „интуитивной“ систематике подчас невозможно было понять, почему таксономист предлагает именно такую, а не иную схему классификации, как он оценивает эволюцию признаков и почему придает признакам то или иное значение; стабильность классификации часто держалась благодаря авторитетам или „освящалась“ традицией, особенно это касается таксонов средних и высших рангов. Кладистические схемы значительно более доступны для перепроверки или переоценки при получении новых данных.

3. Определенная независимость от господствующей концепции биологического вида: кладисты могут успешно манипулировать таксонами разных категорий: менделевскими (бисексуальными), гибридными, полиплоидными, клональными, симбиотическими — см. монографию Э. Вайли (E. O. Wiley, 1981).

4. Способность к успешной ассимиляции новых методов и подходов (кладистический анализ биохимических, генетических, молекулярно-биологических признаков).

5. Блестящее использование и развитие компьютерных методов.

Эти и другие особенности делают кладизм динамичным и современным, притягательным и престижным, перспективным направлением сегодняшней систематики, способным к саморазвитию и взаимодействию с другими науками (например, с биогеографией). Вытеснению эволюционной систематики и росту популярности кладизма способствует также смена поколений, происходящая как в эволюционной биологии, так и в систематике. Новое поколение в своей весьма значительной части уже является или будет кладистическим (по крайней мере, в Северной Америке).

На фоне бурного развития теории систематики за рубежом аналогичные публикации в нашей стране не столь многочисленны, даже, пожалуй, редки. В целом, по-видимому, активный интерес

к теоретическим проблемам науки выражен у нас сейчас слабо (если судить по количеству публикаций), а разработкой их занимается весьма ограниченное число зоологов. С учетом языкового барьера можно, к большому сожалению, констатировать, что советская систематика в настоящее время почти полностью изолирована от зарубежной и не имеет сколь-нибудь существенного значения для развития теории вне страны. Влияние зарубежных теоретических исследований на советские более заметно, однако немалое число систематиков-практиков у нас, по-видимому, даже не заметило произошедшей концептуальной революции. В связи с этим существует большая опасность существенного не только отставания, но и просто непонимания в будущем конкретных таксономических работ, выполненных в кладистической компьютерной манере. Такой разрыв особенно опасен для молодых систематиков, а также для тех, кто не имеет доступа к зарубежной литературе.

Если такая ситуация сохранится в обозримом будущем (что, на мой взгляд, очень вероятно), то новые поколения советских и зарубежных систематиков будут жить в условиях разных „систематических культур“ (и языков): традиционной, „докладистической“ у нас и кладистической или, быть может, „посткладистической“, например, в США, со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Есть еще одно любопытное обстоятельство. Наша страна, по-видимому, сейчас является единственной, где филогенетическая систематика (кладизм) не пользуется популярностью. Пожалуй, большинство отечественных систематиков, интересующихся теорией и знающих кладизм, не приемлет кладизм в его концептуальной основе, хотя и признает, что, по крайней мере, некоторые его методические приемы могут быть полезны. Однако число таких зоологов, знающих кладизм „не понаслышке“, незначительно.

Благодаря изданию на русском языке книг Э. Майра советские зоологи относительно хорошо знакомы только с эволюционной систематикой (в ее, так сказать, классическом варианте). Для того, чтобы иметь представление о других направлениях, на мой взгляд, совершенно необходимо опубликовать русские переводы основных книг по нумерической и филогенетической систематике. Серьезной монографией по первому направлению является книга П. Снита и Р. Сокэла (Sneath P. H. A. & Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco, W. H. Freeman, 1973, XV+573 p.). Одной из лучших книг по современному кладизму в Северной Америке считается руководство Э. Вайли (Wiley E. O. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. New York, J. Wiley & Sons, 1981, 439 p.).* Можно рекомендовать также руководство западно-германского зоолога П. Акса (Ax P. Das phylogenetische System.

* Как мне любезно сообщил Э. Вайли при встрече с ним (1988 г., Канзасский университет), в ближайшем будущем должно выйти второе переработанное издание этой книги.

Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Stuttgart-New York, G. Fischer, 1984, 349 S). * Издание этих книг позволит советским зоологам ознакомиться с „филогенетической систематикой“ в ее современном варианте и, таким образом, составить о ней свое собственное мнение. Важной особенностью упомянутых книг является то, что они не только излагают теорию, но и могут служить в качестве практического пособия.

Конечно, несмотря на все свои успехи и перспективы, кладизм не лишен и существенных недостатков, поэтому необходимо также издание монографий и сборников с подробным анализом кладизма в целом, различных его аспектов и вариантов. Это позволило бы лучше ориентироваться в современной теории систематики и стимулировало бы обсуждение теоретических проблем этой науки в нашей стране, где она ранее занимала весьма достойное место среди биологических дисциплин.

Несмотря на доминирование тех или иных концепций, систематика всегда оставалась плюралистической, а в практике более консервативной, чем в теории. Фанатичное следование кладизму в реальной работе, конечно, может привести к односторонним результатам и разрушительному эффекту для классификации, поэтому, вероятно, постепенно будет выработан некий достойный компромисс между теорией и практикой. Хотя следующее десятилетие явно пройдет под знаком кладизма, все же, на мой взгляд, в будущем следует ожидать появления новой синтетической теории систематики, которая впитает в себя лучшие стороны всех современных направлений. Следует также ожидать и нового синтеза в эволюционной теории, что неизбежно повлияет и на развитие систематики. Где и когда это произойдет, сказать невозможно, однако ясно, что для того, чтобы не отстать от мирового процесса, необходимо значительно расширить исследования по систематике (теории и практике) в СССР.

Зоологический институт АН СССР всегда был одним из центров систематической зоологии не только в нашей стране, но и на международном уровне, поэтому интерес к проблемам систематики традиционен для нашего института. За последние годы институт организовал целый ряд совещаний, связанных с систематикой тех или иных групп животных, а в 1988 г. провел всесоюзное совещание на тему „Фундаментальное и прикладное значение систематики“, в ряде докладов которого рассматривались проблемы соотношения эволюционной, нумерической и филогенетической систематики. Было решено также выпускать сборники по теоретической систематике, один из которых и предлагается вашему вниманию.

Данный сборник составлен на основе докладов и выступлений, сделанных в Зоологическом институте АН СССР, в том числе на

* Имеется также издание этой книги на английском языке (A. P. The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis. Chichester-New York-Brisbane-Toronto-Singapore, J. Wiley & Sons, 1987, XIV+340 p.)

специальном семинаре, посвященном филогенетической систематике (доклад канадского энтомолога Г. Гриффитса и его обсуждение). Сборник построен следующим образом. Первой идет большая работа Ю. А. Песенко, которая содержит обстоятельный и оригинальный анализ современного состояния теории систематики. Эта статья не имеет аналогов в отечественной литературе и, несмотря на лаконичность изложения, несомненно, может служить серьезным введением в проблемы современной систематики.* Огромный список литературы имеет самостоятельную справочную ценность. В статьях Г. Гриффитса и В. А. Тряпицына подробно изложены принципы филогенетической систематики В. Хеннига. Обе эти статьи явно будут полезны всем, кто хотел бы познакомиться с основами этого учения. В статьях А. Ф. Емельянова, Л. А. Несова и Я. И. Старобогатова изложены оригинальные взгляды авторов на те или иные аспекты систематики, в частности на принципы построения систем, соотношение системы и филогении. В этих работах содержится также критика кладизма.

Следует также указать, что данный сборник не выражает какой-либо единой концепции, характерной для систематиков института. Взгляды авторов достаточно разнообразны, дискуссионны, а подчас противоположны. Публикуемые статьи отражают лишь часть многообразия идей, которые высказываются или обсуждаются в институте и, надо надеяться, будут изданы позднее. Редактор благодарен рецензентам В. Г. Борхвардту и И. М. Кержнеру за ценные замечания и советы. В заключение хочется отметить, что данный сборник был подготовлен по инициативе В. Ф. Зайцева, без содействия которого он вряд ли бы появился.

Л. Я. Боркин

* См. также: Шаталкин А. И. Биологическая систематика. М., изд-во МГУ, 1988, 184 с.

**МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМАТИКИ
I. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ,
ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ШКОЛЫ**

Ю. А. Песенко

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

СОДЕРЖАНИЕ

1. Современное состояние систематики	9
1.1. Возникновение школ „объективной“ систематики	9
Об источниках стремления к объективизации систематики (9). Выявление непроверяемых утверждений (10). Отсталая систематика? (11). Основные школы „объективной“ систематики (11). Активность новых школ (12). Источники привлекательности новых школ (12).	
1.2. О современном состоянии эволюционной систематики	13
Основные методологические проблемы (13). Неоднородность эволюционной систематики (13). Кастовая замкнутость (14). Недостатки основных руководств (15). Дискуссии: успехи и новые ошибки (16). Смесь разных методологических платформ (17). О современном состоянии практики систематики (18).	
1.3. Цели и характер работы	19
Основной вопрос (19). Другие задачи и научная новизна (19). Особенности цитирования (20). Об объеме и подразделениях систематики (21). О компетенции автора (22).	
2. Реконструкция филогении и классификация организмов — составные части эволюционной систематики	22
2.1. Две концептуально-графические модели таксономической процедуры	22
О реализации основной цели систематики (22). Плоскостная модель (23). Модель рубки филогенического дерева (24). Филогения и ее компоненты (26). Филограмма и кладограмма (27).	
2.2. Монофилия и естественные таксоны	29
О „естественной“ классификации (29). Монофилия: теоретическая дефиниция (31). Монофилия: операциональное определение (32). Таксоны — классы или индивидуумы? (34). Вид как индивидуум (36). Таксоны как исторические реальности (38).	
2.3. Постулаты эволюционной систематики	39
3. Конкурентные таксономические школы	43
3.1. Численная фенетика	43
3.2. Хеннигова кладистика	48
3.3. Паттерн-кладистика	57
3.4. Сопоставление основных таксономических школ в порядке возрастания научного оптимизма	61
4. Количественная филетика	63
4.1. Общая характеристика	63

Кладистика или филетика? (63). Концептуально-графическая основа (64). Соотношение дендритов и кладограмм (65). Равенство признаков (66). Основные совокупности методов (67).	
4.2. Экономные деревья по признакам с дискретными состояниями, связанными паттерном	68
Экономность по Вагнеру (68). Вычислительные проблемы (69). Другие варианты экономности (70).	
4.3. Совместимость признаков	71
Содержательное обоснование (71). Основная процедура (72). Вычислительные и методические проблемы (73). Последовательный анализ совместимости (74). Другие разработки и приложения анализа совместимости (76).	
4.4. Экономные деревья по непрерывным признакам и признакам с состояниями, не связанными паттерном	77
Признаки в молекулярных последовательностях (77). Генетические расстояния (78). Максимальное подобие (79). Минимальное дерево с полиморфными признаками (80). Минимальное дерево по непрерывным признакам (80). Экономность и максимальное подобие (81). Экономность и совместимость (82).	
4.5. Формализованная классификация, согласованные деревья и конгруэнтность	83
„Выпуклая фенетика“ (83). Цели сравнения деревьев (84). Измерение консистентности (84). Методы измерения сходства между деревьями (85). Согласованные (consensus) деревья (86). Конгруэнтность и стабильность (86).	
5. Экономность и равенство признаков	88
5.1. Принцип экономности и гипотетико-дедуктивный метод	88
Определение. Цели раздела (88). О гипотетико-дедуктивном методе (88). „Гипотезы“ в паттерн-кладистике (90). Критика тестирования в паттерн-кладистике (90). Экономность в процедуре гипотетико-дедуктивного метода (91). Паттерн-критерии полярности признаков (92). Практика паттерн-кладистики (92). Об онтологическом обосновании принципа экономности (92).	
5.2. Принцип экономности и равенство признаков	94
Экономность и признаки в школах „объективной“ систематики (94). О статусе признаков в систематике (95). Априорное взвешивание признаков в эволюционной систематике (97). Заключение (98).	
	19

I. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМАТИКИ

1.1. Возникновение школ „объективной“ систематики

Об источниках стремления к объективизации систематики.
Научное знание как знание, устремленное к истине, по своей сути объективно. Объективность научного знания, т. е. его несводимость к субъективным наблюдениям и мнениям отдельных ученых и относительная независимость от них, выражается в принципиальной повторяемости и интересубъективной проверке научных данных. Первой из естественных наук этап объективизации прошла физика. Относительно биологии широко распространено мнение, во-первых, что ее отставание от других, более точных наук связано с большей сложностью объектов исследования биологии — живых организмов, по сравнению, например, с физическими телами; во-вторых,

что отсутствуют какие-либо принципиальные препятствия для развития (перерастания) биологии в такую же точную и объективную науку, как физика; в-третьих, что само развитие биологии подтверждает неизбежность ее полной объективизации.

Действительно, в развитии биологии, особенно XX века, одним из наиболее отчетливых ее изменений в методологическом и эпистемологическом аспектах является *объективизация* знания, сопряженная с переходом от преимущественно описательной деятельности биологов к экспериментальной, с повышением теоретического и методического уровней исследований, с широким внедрением математических методов для обработки и анализа биологических данных. Особенно бурно этот процесс шел в генетике, физиологии и других областях функциональной биологии, а в настоящее время интенсивно набирает скорость в таких дисциплинах, ранее считавшихся преимущественно описательными, как этология, экология и биогеография.

Выявление непроверяемых утверждений. Последние 20—30 лет развития биологии охарактеризовались стремлением ученых более строго рассмотреть основные принципы и теоретические положения, лежащие в ее основе. Это привело к выявлению ряда тавтологий и непроверяемых утверждений, которые должны быть переосмыслены, переформулированы или даже отброшены.

В качестве примера выявленной тавтологии можно привести входящее в структуру эволюционного учения известное утверждение Спенсера, приведенное затем и Дарвином, о „выживании наиболее приспособленных“. В популяционно-генетических исследованиях приспособленность определяется в терминах дифференциального размножения (через число потомков, достигших репродуктивного возраста), т. е. как выживание, поэтому принцип Спенсера, сформулированный в форме „те, кто выжил, наиболее приспособлены“, идентичен тавтологической фразе „выжили те, кто выжил“. Впервые на это обратил внимание Уоддингтон (Waddington, 1969; цит. по: Brady, 1982a). Обвинения в тавтологичности и непроверяемости одного из основных постулатов дарвинизма неоднократно выдвигались разными авторами (например: Lövttrup, 1976; Peters, 1976, 1978; Platnick, 1978a; Platnick, Gaffney, 1978; Rosen, Buth, 1980; Macbeth, 1982). Однако правильное такие обвинения отнести не к самому принципу, понимаемому Дарвином и большинством биологов-эволюционистов более широко, а к его операциональной форме, постулирующей практически реализуемые критерии оценки приспособленности в реальных исследованиях (Lewontin, 1969; Maynard Smith, 1969; Hull, 1974; Caplan, 1977; Castodeza, 1977; Gould, 1977; Stebbins, 1977; Brady, 1980, 1982a; Ruse, 1982; Steen, 1983; Dongen, Vossen, 1984, и мн. др.).

Примером эмпирически непроверяемых (точнее всегда подтверждаемых при желании их подтвердить) утверждений может служить так называемое правило Гаузе: „в одной экологической нише не может существовать более одного вида“. Так как ниши не определяются и не измеряются независимо от конкретных видов, всегда находятся какие-либо (даже очень тонкие) отличия в поведении сравниваемых видов, соответствующие ожиданию. Если такие отличия не выявляются, говорят, что они должны касаться параметров, еще не включенных в исследование.

Подвергнуты убедительной критике методики выявления эмпирических зависимостей и проверки описывающих их моделей, широко практикующиеся в экологии и биогеографии. Проверка выдвинутой гипотезы на соответствие данным с необходимостью должна быть сопровождена тестированием альтернативных гипотез и, прежде всего — нуль-гипотезы о случайном характере выявленных эмпирических соотношений (Simberloff et al., 1981; Connor, Simberloff, 1983, 1986;

Simberloff, 1983a, 1983b; Muggau, 1986). Сходные требования к анализу распределения частот аллелей и полиморфизма на молекулярном уровне выдвигает теория нейтральной эволюции (Кимура, 1985).

Отсталая систематика? Широко распространено мнение, что фактически последним бастионом субъективизма в биологии остаются традиционная систематика и такие тесно связанные с ней дисциплины сравнительной биологии, как морфология, палеонтология, филогенетика. Считается, что, как и 200 лет назад, в систематике господствует авторитарность, производится субъективная оценка близости тех или иных организмов и их групп, существует произвол как основной способ взвешивания признаков по степени их важности в классификационной процедуре, отсутствуют четкие критерии, поддающиеся формализации, но зато очень часты случаи несовпадений классификаций, выдвигаемых разными авторами для одних и тех же организмов. В свете сказанного вполне естественным и даже закономерным выглядит стремление многих биологов объективизировать и систематику, которая при этом рассматривается как одна из областей или отраслей биологии, не имеющей каких-либо специфических особенностей, не позволяющих довести до успеха процесс объективизации, которому якобы мешают лишь ортодоксально мыслящие в своем большинстве систематики.

Основные школы „объективной“ систематики. Неоднократно высказывавшиеся призывы к созданию „точной и объективной“ систематики усилиями ряда ученых (необходимые ссылки приводятся в разделе 3) были оформлены в виде конкретных программ с соответствующими теоретическими обоснованиями. Это привело к появлению и развитию нескольких новых направлений в систематике, которые к настоящему времени превратились в самостоятельные таксономические школы: численную фенетику, традиционную (или хеннигову) кладистику, трансформированную (или паттерн-) кладистику, а также ряд методик, объединяемых под названием численной кладистики, или филетики. Эти школы и направления, выступающие под флагом „научной систематики“, с разных позиций подвергают резкой критике традиционную (или, по терминологии некоторых фенетиков и кладистов, „эклетику“) систематику. Последнюю в настоящей работе, вслед за Майром (Maug, 1968) и Халлом (Hull, 1970) и в соответствии с наиболее распространенной терминологией, будем называть *эволюционной*, чтобы не путать с кладистикой, называемой Хеннигом (Hennig, 1950, 1966 и др.) и многими его последователями „филогенетической систематикой“.

При этом каждая из новых школ претендует на монопольное обладание всеми ценностями „истинной“ систематики. Кладистов можно упрекнуть также в приписывании себе всех заслуг и достижений в разработке методики реконструкции филогении, основные принципы и методы которой были и раньше известны и использовались в эволюционной систематике (подробнее см. раздел 3.2).

Активность новых школ. Достойна восхищения и прозелитическая активность фенетиков и кладистов. В короткое время сначала фенетика, а затем кладистика получили широкое распространение и завоевали много сторонников, особенно среди начинающих систематиков. Правда, с началом увлечения кладистикой в конце 60-х годов популярность фенетики стала резко падать. Чрезвычайную активность фенетиков и кладистов разных направлений хорошо иллюстрирует тот факт, что их публикации по теории и методам систематики как по числу, так и по объему во много раз превышают теоретические и методические работы эволюционных систематиков за последние 30 лет.

Так, помню многих сотен журнальных статей по численной фенетике (библиографии см.: Moss, Hendickson, 1973; Sneath, Sokal, 1973; Baum et al., 1984), издано несколько монографий (Sokal, Sneath, 1963; Jardine, Sibson, 1971; Sneath, Sokal, 1973; Clifford, Stephenson, 1975), а также много математических книг по кластерному анализу (например: Дюран, Оделл, 1977; Жамбю, 1988). Проведены 20 международных ежегодных конференций под названием „Numerical taxonomy“ (в большинстве которых также участвовали специалисты по количественной филетике) с публикацией материалов отдельными книгами. Подробные отчеты об этих конференциях регулярно помещает журнал „Systematic Zoology“ (см. например: Farris, 1978a; Platnick, Marcus, 1979; McNeill, 1982a; Legendre, 1986). Организован ряд других симпозиумов и конференций, в том числе в Исследовательском институте НАТО в 1982 г. (отчет см.: Moss, 1983). Созданы специальные проекты и соответствующие фонды по развитию численной таксономии (фенетики и филетики) (см.: Fitch, 1979a, 1979b).

Представители кладистических школ, несмотря на более короткий период своей активности после английского перевода книги Хеннига в 1966 г., также успели издать сотни статей, несколько монографий (Crowson, 1979; Eldredge, Cragcraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981; Wiley, 1981; Ridley, 1986) и сборников (Funk, Brooks, 1981; Platnick, Funk, 1983; Duncan, Stuessy, 1984). В 1978 г. им создано „Международное общество имени Вилли Хеннига“, в рамках которого проведено, по крайней мере, 3 съезда (все в США): 1980 г. — г. Лоуренс, Университет штата Канзас, 78 участников (отчет см.: Schuh, 1981); 1981 г. — г. Анн-Арбор, Университет штата Мичиган, 150 участников (отчет см.: Fink, 1982); 1982 г. — г. Балтимор, Университет штата Мэриленд, 160 участников (отчет см.: Stevens, 1983). С 1985 г. этим обществом издается ежеквартальный журнал „Cladistics“.

Помимо биологов, в разработке теории и методов этих школ и в острых дискуссиях, возникших в связи с их появлением, широкое участие приняли математики, философы и логики, роль которых в развитии традиционной систематики была просто ничтожна. Их привлечение позволило раскрыть многие ранее не обсуждавшиеся проблемы систематики, разработать ее аксиоматику и, что самое главное — ввести систематику в круг других, „нормальных“, научных дисциплин и применить к ней общенаучные критерии, законы и категории.

Источники привлекательности новых школ. Причины быстрого распространения и интенсивного развития фенетики, а затем кладистики и количественной филетики — этого интересного и во многом неожиданного феномена в истории систематики — конечно, еще должны стать предметом исследования историками науки. Сейчас можно лишь указать на некоторые из них, на взгляд автора, наиболее важные: 1) неудовлетворенность методологическим уров-

нем традиционной систематики, рассматриваемой обычно как некоторая помесь ремесла с искусством; 2) привлекательность лозунгов „объективности“ и „научности“, провозглашенных основателями фенетики, кладистики и особенно паттерн-кладистики, положения которой объявлены соответствующими гипотетико-дедуктивному методу; 3) особенно привлекательные для начинающих систематиков видимость легкости таксономической работы и иллюзия малой личной ответственности систематика за создаваемые классификации, которые якобы „научны“ и „объективны“ за счет формализации, математизации и логической разработанности процедур в фенетике, паттерн-кладистике и количественной филетике. Например, используя методы количественной филетики, с помощью ЭВМ можно автоматически „реконструировать“ филогению любой группы организмов и по любым признакам. Таким образом, задача ранее по общему признанию, доступная лишь систематикам и сравнительным морфологам самой высокой квалификации, являющаяся венцом таксономической работы, теперь якобы может решаться простым нажатием кнопки.

1.2. О современном состоянии эволюционной систематики

Основные методологические проблемы. Изучение обширной современной литературы по теории и методам систематики (в картотеке автора по этой теме насчитывается более 3 тыс. работ) выявило крупные проблемы в теории и методологии эволюционной систематики. Неполнота и нечеткость теоретических определений многих ее понятий и неразработанность ее методологических принципов отмечают и другие исследователи (например: Ashlock, 1980; Charig, 1982; Мауг, 1982). Фактически отсутствует адекватное определение „таксона“ — основного понятия в любой таксономической школе. Это мешает правильной ориентации даже непредвзято настроенным биологам и дает очевидный повод для критики эволюционной систематики со стороны фенетиков и кладистов. Так, Макнейлл (McNeill, 1980, p. 478) прямо пишет, что „несомненно, главная проблема — это узнать, к чему стремится эклектическая классификация“. Можно также отметить наличие существенных противоречий в высказываниях и оценках ведущих теоретиков эволюционной систематики и их неготовность к дискуссиям с фенетиками и особенно с кладистами всех мастей (см. например: Harper, Platnick, 1978). По мнению автора, это связано со многими причинами и обстоятельствами, из которых можно выделить две следующие их группы: неоднородность и кастовая замкнутость систематиков.

Неоднородность эволюционной систематики. В ее рамках существуют многочисленные направления, отдельные оригинальные мнения и оценки, что, естественно, мешает созданию достаточно разработанной общей методологической платформы. В свою очередь, отсутствие такой платформы сдерживает консолидацию и

сближение взглядов систематиков. Различия во взглядах эволюционных систематиков и в акцентах, которые они придают разным методологическим установкам, касаются многих аспектов теории и практики систематики, в том числе предпочтения той или иной концептуально-графической модели таксономической процедуры (см. раздел 2.1) и соотношения кладогенетического и анагенетического компонентов филогении при оценке „близости“ таксонов.

Помимо разных общенаучных позиций систематиков, источниками различий в их взглядах могут быть как особенности исследуемых организмов (например, наличие легко выявляемых сложных морфологических структур, гомологии и направления эволюции которых могут убедительно интерпретированы), степень их изученности, наличие обильных ископаемых данных, так и таксономический ранг сравниваемых таксонов. Например, систематики, работающие на видовом уровне, в большой степени действуют и мыслят как фенетики, так как на этом уровне обычно преобладает комбинативная изменчивость, затрудняющая эволюционную интерпретацию признаков (Gauld, Mound, 1982). Систематики, сравнивающие отряды или классы, выступают прежде всего как морфологи и филогенетики; основное направление их исследований связано с выявлением гомологий, с определением направления эволюции органов и структур, с реконструкцией филогенетических отношений между таксонами, когда собственно классификация последних, как конечная цель, отступает на второй план. Однако даже среди сравнительных морфологов (см. например: Bigelow, 1956, 1958, 1959) и палеонтологов (например: Gingerich, 1979, 1980) встречаются фенетически мыслящие систематики. Диапазон взглядов эволюционных систематиков настолько широк, что фактически перекрывает границы этой школы с фенетикой и кладистикой, внутри которых также имеется значительное разнообразие мнений, особенно в кладистике, что уже не раз отмечалось в литературе (Charig, 1982; Hill, Crane, 1982; Saether, 1983).

Кастовая замкнутость. Вторая группа причин, обуславливающих неудовлетворительный уровень теории и методологии систематики и приводящих часто к противоречиям в высказываниях систематиков, относящих себя к эволюционной школе, связана прежде всего с определяющими во многом друг друга кастовой замкнутостью систематиков, вошедших в образ экспертов по изучаемой группе, их отношением к систематике как к ремеслу и их нежеланием (а часто и неумением) описывать и анализировать используемые подходы, методы и процедуры.

Среди систематиков широко распространены ссылки на систематику как на „искусство“, но не в смысле искусства (как умения) находить нетривиальные связи между фактами или формулировать плодотворные гипотезы (например, о родстве организмов, о направлении эволюции признаков и т. п.), а как на совокупность творческих актов, не поддающихся строгому анализу и научным критериям. Эта позиция, в свою очередь, способствует рецидивам

казалось бы преодоленных подходов эссенциализма, номинализма и эмпиризма (по терминологии Майра, 1971, с. 84—89); точнее она разрушает иммунитет против таких подходов, которые служат питательной средой для фенетики и кладистики. До сих пор у некоторых практических систематиков встречаются высказывания о филогенетике как о „конгломерате умозрительных спекуляций“, в отличие от „строго научной“ классификации, утверждения типа „систему не строят, а ищут в природе“ (см. например: Borgmeier, 1957).

Часто оценки признаков по их „важности“ не связываются с их надежностью как указателей синапоморфий. Не учитывается, что адекватную классификацию группы организмов нельзя сделать без выяснения родственных отношений в более обширной группе. Продолжается неразличение „определений“ понятий как их теоретических дефиниций и „определений“ как методов и критериев установления явлений, соответствующих этим понятиям (например: Maze, Hughes, 1973). Такая путаница может приводить к ошибкам эпистемологического (гносеологического) характера, например, к признанию замкнутого логического круга в определении гомологии и филогении (родства) (Inglis, 1966), за что, в частности, еще 23 года назад Гизелин (Ghiselin, 1966a, 1966b) справедливо критиковал Ремане (Remane, 1956).

Недостатки основных руководств. Критика эволюционной систематики ее противниками основана прежде всего на анализе известных книг Симпсона (Simpson, 1961) и Майра (Mayr, 1969; рус. перевод: Майр, 1971). К сожалению, обе книги действительно содержат много „темных“ мест, неудачных высказываний и формулировок, противоречий, что уже само по себе дает повод для критики и ставит под сомнение всю отстаиваемую в них концепцию. Особенно этим страдает работа Майра, которая опубликована уже после оформления численной фенетики и хенниговой кладистики в качестве самостоятельных школ и содержит их разбор. В ней постоянно путается индуктивное и дедуктивное (этот недостаток в такой же мере свойствен и Симпсону). Например, объявляется, что „процедура... классификации индуктивна“ (Майр, 1971, с. 85) и что классификация „представляет собой научную теорию“ (с. 100). Лишь на с. 267 можно найти более адекватную характеристику: „каждая классификация является компромиссом между разными требованиями, часть которых порой противоречат друг другу“.

Нечетко, противоречиво и отчасти неверно (она необоснованно принижена) обрисована Майром роль реконструкции филогении в процедуре классификации (с. 97—99, 119). Путается „определение“ (как дефиниция) монофилии с ее „определением“ как критерием (с. 95) и здесь же ошибочно объявляется, что понимание монофилии Хеннигом „противоречит здравому смыслу“, а не просто является более узким, чем это принято эволюционными систематиками. Вообще в этой книге, в отличие от более поздних

работ Майра (например: Мауг, 1982), постулаты кладистики и следствия их применения в классификации критикуются не как неудобные (делающие классификации громоздкими, дестабилизирующие их и т. п.) и трудно реализуемые на практике, а как „неверные“ и „абсурдные“, например: „в таком случае млекопитающих следовало бы назвать отрядом... Абсурдность такого предположения очевидна“ (с. 93).

Явно недооценены Майром усилия Хеннига по упорядочению и приведению в строгую логическую систему методологии выявления родственных отношений между таксонами, приведшие, как известно, к резкому возрастанию интереса к реконструированию филогений. С другой стороны, им переоцениваются возможности фенетики, в частности, ей даже отводится роль верховного судьи; например: „Фенетический анализ может внести ясность при наличии нескольких конкурирующих классификаций“ (Майр, 1971, с. 241). Именно благодаря Майру кладисты, начиная с Хеннига (Hennig, 1950, 1957, 1965, 1966) и Кирьякова (Kiriakoff, 1960, 1965) и вплоть до последних публикаций (например: Hill, Crane, 1982; Funk, 1983), приписывают эволюционной систематике фенетические принципы построения классификаций и считают, что в отличие от численной фенетики (школы Сокэла—Снита) эволюционные классификации основаны на интуитивных и субъективных оценках сходства.

Дискуссии: успехи и новые ошибки. В дискуссиях с представителями других таксономических школ выступил целый ряд эволюционных систематиков (Мауг, 1965а, 1965b, 1968, 1969, 1974, 1981, 1982; Ghiselin, 1966b, 1969c, 1975; Tuomikoski, 1967; Schindewolf, 1968; Bock, 1969b, 1974, 1977b, 1978, 1981; Darlington, 1970, 1971, 1972; Johnson, 1970; Michener, 1970; Ashlock, 1971, 1972, 1974, 1980, 1984; Anderson, 1974; Harper, 1976; Hecht, 1976; Edwards, 1976, 1977; Thorne, 1976; Szalay, 1977, 1981; Brothers, 1978; Harper in: Harper, Platnick, 1978; Boucot, 1979; Bretsky, 1979; Gingerich, 1979, 1980; McGinley, Michener, 1980; Bottjer, 1981; Cartmill, 1981; Charig, 1982; Forey, 1982; Halstead, 1982; Panchen, 1982; Gosliner, Ghiselin, 1984; Neff, 1986). Им удалось развить или, по крайней мере, уточнить некоторые методологические принципы (например, углубить понятие монофилии; см.: Ashlock, 1971, 1972, 1984; см. раздел 2.1) и отчасти отстоять позиции эволюционной систематики. Попытки же снять упреки в ее „ненаучности“ и „эклетициности“ оказались в целом менее успешными. Не наблюдается и сближение взглядов разных авторов.

Кроме того, допущены некоторые новые неточности и сделаны неверные прогнозы. Например, Эшлок (Ashlock, 1974, 1980) утверждает возможность формулирования и тестирования „гипотез“ о величине гиатусов между „естественными“ таксонами и даже обещает разработать „объективные“ методы взвешивания признаков и оценивания анагенетического компонента филогении („относительного количества эволюции на каждой филетической

линии“) в русле подхода, реализованного Братерсом (Brothers, 1975); сходное мнение о такой „теоретической“ возможности высказывает и Чариг (Charig, 1982, p. 426). Нельзя признать удачной и новую формулировку Эшлоком (Ashlock, 1980) целей классификации, которая, согласно этому автору, должна отвечать сразу на два вопроса: „что на что похоже?“ и „что из чего происходит?“. Палеонтолог Харпер (Harper, 1980) настаивает на необходимости вероятностной процедуры тестирования филогенетических гипотез (в терминах теоремы Байеса), несмотря на очевидное отсутствие какой-либо объективной основы для рациональных количественных оценок вероятностей „истинности“ таких гипотез и несмотря на давно доказанную несостоятельность логического позитивизма и такого его „достижения“, как индуктивная вероятность правдоподобия утверждений (см.: Поппер, 1983; Швырев, 1988).

Некоторые из видных эволюционных систематиков изменили свои взгляды. Так, после 15 лет выступлений в печати с позиций эволюционной систематики Гизелин (Ghiselin, 1980a) вдруг вслед за умеренным кладистом Паттерсоном (Patterson, 1978) отказывается признать за парафиетической группой свойство индивидуальности, а, следовательно, и признать ее „естественным“ таксоном.

Смесь разных методологических платформ. Для более глубокого понимания ситуации, сложившейся в современной систематике, необходимо иметь в виду, что к „эволюционным систематикам“ фактически относят всех систематиков, не являющихся (или не объявивших себя) кладистами или сторонниками численной фенетики. Поэтому „эволюционная систематика“ при таком положении дел и не может рассматриваться как методологически единое направление. Это обстоятельство часто не учитывается критиками эволюционной систематики, полемические стрелы которых фактически направлены не на эволюционных систематиков (имеющих целью построить классификации, отражающие сходство, основанное на родстве), а против типологистов, номиналистов и так называемых „эмпирических таксономистов“ (систематиков со взглядами интуитивных фенетиков), не включающих в рассмотрение филогенетические отношения между таксонами. По этой же причине некоторые авторы объявляют себя кладистами („филогенетическими систематиками“), хотя их позиции в действительности вполне соответствуют эволюционной систематике.

В ряде публикаций (например: Nelson, Platnick, 1981, p. 131—135) отдельно от эволюционной систематики в качестве самостоятельной школы рассматривается „практическая таксономия“ со ссылкой на руководство Блэкуэлдера (Blackwelder, 1967) и Бойдена (Boyden, 1973), как освещающие ее принципы и методы. Однако выделить „практическую систематику“ в особое направление в действительности нельзя. Во-первых, интуитивные фенетики, работающие в духе систематиков додарвиновского периода, не

имеют какой-либо своей теории. Во-вторых, многие работы (прежде всего таксономические ревизии на видовом уровне) даже систематиков, мыслящих вполне эволюционно, также не являются эволюционно-таксономическими в строгом понимании. Такие работы действительно не включают ни эволюционной интерпретации признаков, ни выявления родства, но происходит это не потому, что авторы многих ревизий суть „интуитивные фенетики“, признающие лишь возможность познания общего сходства, а вследствие недостатка данных для каких-либо эволюционных интерпретаций признаков, в том числе из-за низкого ранга исследуемых таксонов. Однако такие работы могут служить основой для последующих собственно эволюционно-таксономических исследований. Кроме того, в них эволюционные интерпретации часто присутствуют в неявном виде, например, в придании большего „веса“ признакам, которые надежнее отражают родство.

О современном состоянии практики систематики. Основным результатом продолжающихся более четверти века дискуссий между разными таксономическими школами стал не переход систематиков на позиции фенетиков или кладистов, как неоднократно предсказывали их апологеты, а углубление методологии и расширение диапазона методов эволюционной систематики. Причем происходит это обычно не путем активной деятельности теоретиков последней, а скорее путем стихийного использования адекватных достижений противостоящих школ для решения различных частных задач. Прежде всего это касается фенетических методов для разграничения близких видов и для изучения внутривидовой изменчивости, а также методов реконструкции филогении, в разработку которых много полезного привнесли Хенниг и другие кладисты.

Несмотря на огромное количество теоретических и методических публикаций фенетиков и кладистов, конкретных таксономических работ, где были бы последовательно воплощены принципы этих школ, очень мало. Так, практически отсутствуют классификации организмов, построенные в строгом соответствии с принципами как кладистики (полное отражение кладаграммы в классификации, что достигается фиксированием всех дихотомий, приданием равных рангов сестринским группам, признанием лишь голофилетических таксонов), так и фенетики (априорное равенство всех признаков, выведение классификации исключительно из фенограммы с полным игнорированием отношений родства).

Фактически всех практикующих систематиков можно разделить провизорно на три группы, в общем не соответствующие основным теоретическим таксономическим школам. Во-первых, это упомянутые выше интуитивные фенетики, процедура которых характеризуется следующими особенностями: филогения не реконструируется, признаки априорно взвешиваются по „важности“, но без эволюционной интерпретации. Ко второй, наибольшей, группе относятся сторонники собственно эволюционной система-

тики, принципы которой подробно рассматриваются в следующем разделе. Третья группа объединяет систематиков, называющих себя кладистами, но в действительности отличающихся от эволюционных систематиков только непризнанием парафилетических таксонов, что часто их вынуждает принимать даже сомнительное „синапоморфии“, чтобы сохранить признанные традиционные таксоны.

1.3. Цели и характер работы

Основной вопрос. Возможна ли объективная и точная, т. е. строго научная систематика, или она, принципиально отличаясь в рассматриваемом аспекте от других дисциплин естествознания, как уникальная область исследовательской деятельности необъективизируема (полностью или частично) по своей сути и должна, следовательно, отвечать каким-то иным критериям, чем истинность? Этот вопрос фактически является развитием старой проблемы о соотношении „науки“ и „искусства“ в систематике. Его обсуждение в разных аспектах на основе методологического анализа современной систематики, представленной целым рядом конкурирующих школ, которые активно полемизируют между собой на страницах ведущих международных изданий, и составляет основное содержание настоящей работы.

Хотя в работе критически рассмотрены постулаты и претензии разных школ, противостоящих эволюционной систематике, ее задача видится автору все же не столько в их критике, сколько в адекватном доказательстве того, что именно эволюционная систематика в наибольшей степени отвечает всем выдвинутым методологическим критериям, а создаваемые в ее рамках системы организмов наиболее адекватны всем общим задачам, которые призваны решать таксономические классификации. Предпринятый методологический анализ систематики направлен прежде всего на выявление в ее структуре процедур следующих типов: 1) непосредственно основанных на формулировании и тестировании научных гипотез (в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом, разработанным Карлом Поппером и его последователями), 2) преимущественно связанных с индуктивными заключениями (дескриптивно-индуктивным подходом — описанием и нанесением „фактов“, выявлением закономерностей), 3) имеющих характер компромиссных решений и конвенций. Важность выделения этих типов процедур обусловлена их принципиальными различиями в эпистемологическом отношении, а следовательно, в целях, критериях, схемах реализации. По мнению автора, именно такой новый подход наиболее плодотворен как для оценки постулатов и методов разных школ в систематике, так и для понимания перспектив и направлений ее развития.

Другие задачи и научная новизна. Помимо продвижения в решении поставленного выше вопроса, автор ставит перед собой так-

же задачу отчасти восполнить некоторые другие пробелы в теории и методологии современной эволюционной систематики. Делается попытка дать адекватное определение „естественного“ таксона в эволюционной систематике. Формируются две главные концептуально-графические модели ее процедуры. Уточняется определение монофилетической группы, которую в действительности нельзя установить изолированно от других группировок. Выявляются некоторые логические противоречия в кладистике, в том числе „скрытые парафилии“. Устанавливается последовательность основных таксономических школ в ряду „возрастания научного оптимизма“. Формулируются постулаты, исчерпывающие содержание разных школ. Доказывается, что лишь эволюционная систематика и хеннигова кладистика включают выдвижение и тестирование научных гипотез (о родстве), в то время как паттерн-кладистика и фенетика являются чисто индуктивными процедурами. Обнажается глубокое противоречие между принятием паттерн-кладистикой и количественной филетикой принципа экономности в качестве единственного решающего правила и с необходимостью взятой ими же установкой на априорное равенство признаков. Показывается принципиальная бесперспективность математических направлений в систематике, результаты применения которых могут иметь лишь локальное и временное значение, за исключением некоторых вспомогательных задач.

Предлагаемая статья является 1-й частью работы о методологии систематики. Готовящиеся к печати части посвящены: 2-я — проблемам реконструкции филогении, 3-я — собственно классификации организмов.

Особенности цитирования. В настоящей работе автор опирается прежде всего на анализ публикаций ведущих представителей разных таксономических школ, подавляющее большинство которых составляют зарубежные ученые. Однако в современных дискуссиях о принципах и методах систематики приняли участие и некоторые советские биологи, стоящие на разных методологических позициях (Красилов, 1969, 1973, 1975, 1977, 1986; Расницын, 1969, 1980, 1983, 1988; Пономаренко, Расницын, 1971; Шаталкин, 1978, 1981, 1983, 1986, 1988; Мейен, 1983, 1984, 1988; Татаринцов, 1984; Павлинов, 1987; Тахтаджян, 1987 и др.).

Как уже отмечалось выше (раздел 1.2), внутри каждой таксономической школы, и особенно среди эволюционных систематиков, существуют значительные различия, касающиеся определения понятий, оценки разных критериев и методов и т. п. Форма и размеры статьи не дают возможности остановиться подробно на всем спектре мнений сотен систематиков, высказанных ими даже за последние 20—30 лет, или хотя бы распределить их по некоторым категориям „правоверных“ сторонников определенной школы или занимающих промежуточные позиции. Поэтому при характеристике и сравнительном анализе основных таксономических школ автор будет основываться главным образом на наиболее после-

довательно и четко выраженных представлениях, отвечающих основным постулатам каждой школы, прежде всего принадлежащих их основоположникам.

Большинство работ, обсуждаемых в статье, написаны зоологами или опубликованы в зоологических изданиях, однако это не должно привести к заметной неполноте обсуждаемых проблем, так как основателями и лидерами всех таксономических школ, как правило, были (и являются) именно зоологи, и именно в зоологических журналах (особенно в „systematic Zoology“) опубликованы все главные дискуссии между сторонниками разных школ.

Об объеме и подразделениях систематики. В отличие, например, от Майра (1971, с. 16), термины „систематика“ и „таксономия“ в данной работе рассматриваются как синонимы, что соответствует наиболее распространенной практике их использования как в „домайровский“ период, так и в настоящее время. Как и у любой другой научной дисциплины, у систематики=таксономии есть свои практика, методика (методы, приемы и правила, включая кодексы номенклатуры), теория и методология (принципы, постулаты, концепции, теоретические дефиниции понятий, критерии выявления соответствующих последним явлений, аксиоматика и т. п.).

В эволюционной систематике теория, методы и процедуры существенно различны в двух ее основных подразделениях, соответствующих видовому (и инфравидовому) и надвидовому уровням. Систематика видового уровня, главной задачей которой является дискриминация и идентификация видов, в общем соответствует, по терминологии Майра (1971, с. 30), „альфа-таксономии“ (выделение и описание видов, выполняемые в основном на музейных материалах, и предварительное разнесение их по крупным родам) и „гамма-таксономии“ (систематика с проведением генетико-популяционных наблюдений и экспериментов). Главная цель систематики надвидового уровня — построение „естественной“ иерархической классификации видов, т. е. системы таксонов разного ранга на основе реконструированной филогении. Она при желании может быть, в свою очередь, подразделена, во-первых, на систематику групп, полностью или преимущественно представленных рецентными организмами (в целом соответствует „бета-таксономии“ Майра), и, во-вторых, на систематику ископаемых организмов. Последняя, хотя и связана с систематикой рецентных видов разнообразными переходами, существенно отличается от нее не только резко ограниченным и ущербным набором признаков и обычно отсутствием данных о внутривидовой изменчивости, но также по акцентированию цели именно на реконструкции филогении, по введению временной шкалы, по необходимости установления филетических отношений не столько между гипотезируемыми предками рецентных форм, сколько между реально найденными ископаемыми организмами, включая отношение предок—потомок.

О компетенции автора. Из всего вышесказанного ясно, что автор статьи принадлежит к сторонникам эволюционной систематики. Автор — энтомолог, опубликовавший более 20 работ с таксономическими ревизиями пчел (надсемейство Apoidea, Hymenoptera), а также имеющий некоторый опыт реконструирования филетических отношений между трибами, родами и под родами семейств Halictidae (Песенко, 1983, 1984) и Anthophoridae (Песенко, Ситдинов, 1988; Ситдинов, Песенко, 1988), но исключительно по рецентным видам, поэтому специальные вопросы, связанные с систематикой ископаемых форм, в настоящей статье не обсуждаются. Основные ее результаты докладывались на заседании методологического семинара Зоологического института АН СССР в марте 1987 г. Автор выражает глубокую признательность И. М. Кержнеру, во время многочисленных товарищеских бесед с которым были обсуждены многие положения работы.

2. РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНИИ И КЛАССИФИКАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ — СОСТАВНЫЕ ЧАСТИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ СИСТЕМАТИКИ

2.1. Две концептуально-графические модели таксономической процедуры

О реализации основной цели систематики. Несмотря на имеющиеся различия во взглядах среди сторонников эволюционной систематики и наличие существенных пробелов в ее методологии (см. раздел 1.2), она может рассматриваться как цельное направление в систематике, четко отграниченное от других школ, если последовательно опираться на принятое или подразумеваемое большинством авторов определение ее цели: построить систему организмов, отражающую отношения сходства между ними, основанного на родстве. Создание эволюционной классификации какой-либо группы организмов поэтому неизбежно связано с необходимостью реконструировать их филогению, поскольку только при выяснении филетических отношений между организмами можно из общего сходства вычленивать то сходство, которое основано на родстве, т. е. гомологичное (патристичное) сходство. Минимально допустимой глубиной филетического анализа, обеспечивающего квалификацию таксономической работы как принадлежащей к эволюционной систематике, можно считать такой его уровень, который позволяет доказать монофилетичность (неполифилетичность) всех выделенных таксонов.

Процедуры выявления филетических отношений (элементы реконструкции филогении) и формирования таксонов разного ранга (собственно классификация) в реальных таксономических работах не разделены хронологически. Они проводятся обычно параллельно, т. е. взаимно проникают друг в друга, причем исследование достаточно большой группы организмов развивается с неоднократными возвращениями к уже первоначально выделен-

ным таксонам и установленным филетическим связям с целью их пересмотра или корректировки по мере обнаружения сделанных неточностей и противоречивых заключений, а также при распознавании способов „улучшения“ создаваемой классификации. Эти вопросы подробнее будут рассмотрены в последующих публикациях автора по методологии систематики, посвященных тестированию филогенетических гипотез к критериям оптимальности „естественной“ классификации. Однако по своим принципам и методам реконструкция филогении и классификация существенно различаются, поэтому в дидактических целях, а также для более углубленного методологического анализа эти процедуры удобно рассматривать по отдельности.

Логическая последовательность „филогенетического“ и „классификационного“ этапов, а также преобладание того или иного из соответствующих им аспектов варьируют в разных таксономических работах. Такое различие наиболее четко можно проиллюстрировать двумя концептуально-графическими моделями, имеющими разную методологическую основу. Назовем их „плоскостной моделью“ и „моделью рубки филогенетического дерева“.

Плоскостная модель. В этой концептуально-графической модели преобладает фенетический подход, а в логическом и, отчасти, временном отношениях классификационная процедура предшествует филетическому анализу. Сначала из множества первичных таксонов (например, видов) исследуемых организмов выделяются группы наиболее сходных. Затем проводится анализ признаков, определяющих сходство тех или иных таксонов. Группы, образованные на основе гомопластического сходства (конвергенций, параллелизмов или реверсий), исключаются путем их разделения, слияния или перераспределения. Группы, установленные как монофилетические, получают статус таксонов более высокого ранга.

Эта концептуальная модель хорошо графически иллюстрируется расположением точек-таксонов на плоскости (рис. 1). Выявление родственных (здесь генеалогических) отношений между таксонами в плоскостной модели проводится на 2-м этапе, и оно может быть неполным. Основное направление построения системы — от таксонов низшего ранга к более крупным. Плоскостная модель имеет минимально возможную связь с филогенией — только чтобы избежать сборных (полифилетических) таксонов. Она является основным, а часто и единственным возможным концептуальным образом, который используется практическими систематиками (особенно неонтологами), исследующими обширные и слабо изученные группы организмов, т. е. в весьма обычной ситуации, когда о филетических отношениях организмов известно очень мало. Поэтому уже сама возможность применения плоскостной модели является важным преимуществом эволюционной систематики перед кладистикой, где отсутствует даже аналог такой модели, так как отношения сходства игнорируются (учитываются лишь генеалогические отношения, см. раздел 3.2).

Если в рамках эволюционной систематики рассматривать два направления — майрову и симпсову таксономию, как это делают некоторые авторы (например: Hecht, Edwards, 1977), то плоскостная модель будет характеризовать майрово направление, так как именно к ней явно или косвенно обращается на протяжении всей своей книги Майр (1971). Из этой таксономической модели исходят и авторы, стоящие на промежуточной позиции между фенетикой и эволюционной систематикой (например: Cain, Hargison, 1960; James, 1963; Eades, 1970), а также некоторые сторонники количественной систематики, стремящиеся сблизить фенетику и кладистику (см.: Jepsen, 1983; McNeill, 1983). Однако в целом для школы эволюционных систематиков плоскостная модель является лишь первым и грубым (см.: Presch, 1979) приближением к описанию ее процедуры и явно недостаточна для целей всестороннего анализа ее методологии.

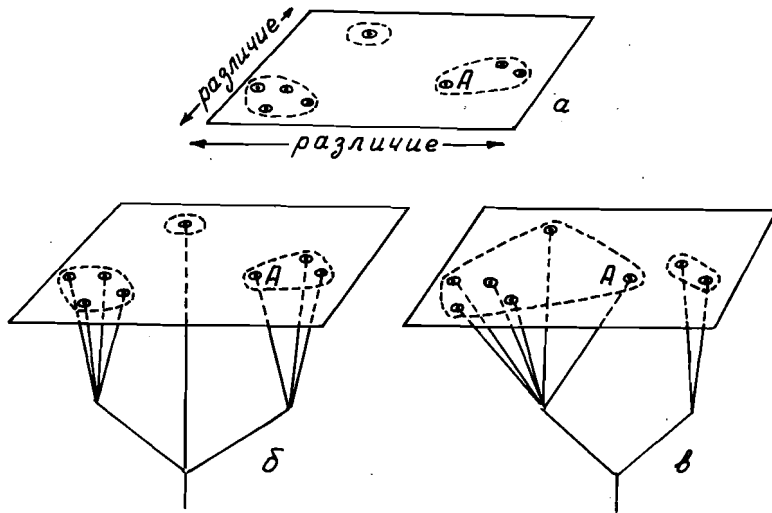


Рис. 1. Плоскостная концептуально-графическая модель таксономической процедуры (на примере 8 видов или таксонов более высокого ранга, образующих монофилетическую группу):

а — отношения общего сходства и соответствующая фенетическая классификация; положение таксонов относительно друг друга условно, так как в двумерном пространстве (на плоскости) его можно показать (при числе таксонов $N \geq 3$) только для 2 признаков; б и в — родственные отношения, совмещенные с отношениями общего сходства, и соответствующие эволюционные классификации. Эволюционная классификация может совпадать с фенетической (ср. а и б), когда отношения общего сходства основаны на родстве, т. е. на гомологичных признаках. Но они могут не совпадать (ср. а и в), когда общее сходство основано преимущественно на гомоплазиях (параллелизмах, конвергенциях или реверсиях) и поэтому противоречит родственным отношениям (см. положение таксона А).

Модель рубки филогенетического дерева. Эта концептуально-графическая модель глубже отражает методологические принципы эволюционной систематики и будет служить основой дальнейшего анализа. Она соответствует взглядам Симпсона (Simpson, 1961; см. также: Hull, 1970; Ashlock, 1974, 1980, и др.) на последователь-

ность таксономической процедуры. Сначала на основе эволюционной интерпретации признаков, включающей установление их гомологии и направления изменений, с привлечением всех данных классической триады (сравнительная морфология, палеонтология

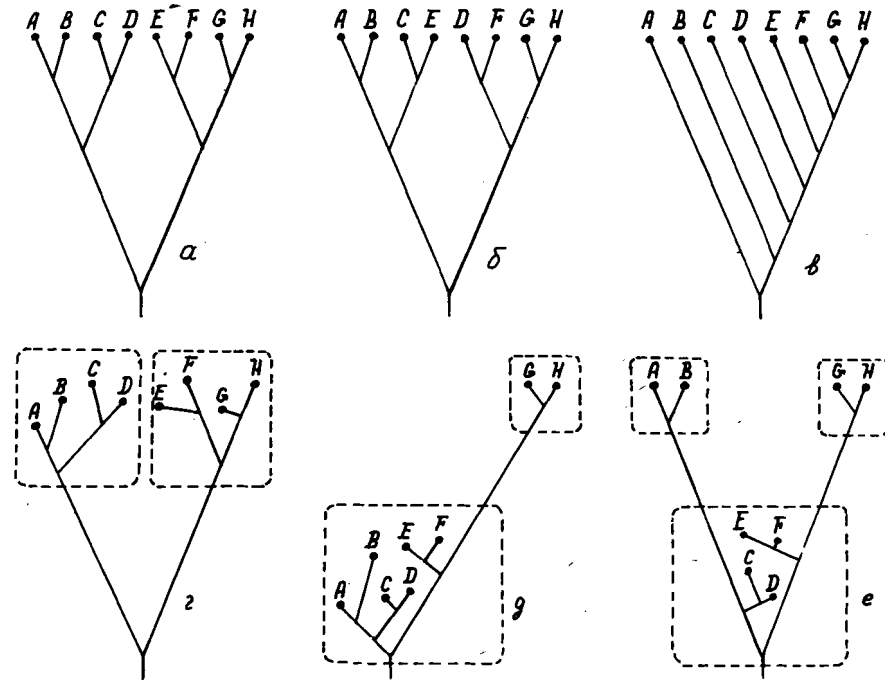


Рис. 2. Кладистический и анагенетический компоненты филогении, таксономическая модель „рубки“ филогенетического дерева (на примере 8 видов или таксонов более высокого ранга, образующих монофилетическую группу):

а—в — кладограммы: а и б — симметричные (с одинаковой топологией), с разным положением некоторых таксонов (см. D и E); в — крайне асимметричная (гребневидная). г—е — филограммы, соответствующие кладограмме на схеме а, т. е. идентичные по паттерну ветвления (кладогенетическому компоненту филогении) и отличающиеся по интенсивности эволюции разных ветвей (анагенетический компонент филогении), что отражено в их длине. Голофилетические группы (помимо монотипных) на схемах г—е: AB, CD, EF, GH, ABCD, EFGH; примеры парафилетических групп: ABCDEF (см. схему д) и CDEF (см. схему е). Прерывистыми линиями очерчены наиболее очевидные таксоны (более высокого ранга, чем первичные, например роды для 8 видов) соответствующей эволюционной классификации; лишь на схеме г они не противоречат кладистической классификации

и эмбриология), проводится реконструкция филогении исследуемой группы организмов. Затем выделяются таксоны разного ранга путем мысленного расчленения (рубки) полученного филогенетического дерева на *цельные* сегменты с учетом величины эволюционных дивергенций (рис. 2). Модель рубки дерева предполагает более полное выявление родственных отношений, чем плоскостная модель, особенно на уровне главных ветвлений внутри исследуемой группы. Обычно она может быть реализована при более высоком ранге первичных таксонов, чем виды.

Филогения и ее компоненты. Под *филогенией* (термин введен Геккелем в 1887 г.), или филогенезом, группы организмов обычно понимают пути, направления и особенности ее исторического развития. Трактующая так широко филогения включает много параметров, которые можно установить только при наличии, во-первых, большого количества оставленных ею разнообразных „следов“ в виде современных видов и, особенно, богатых и хорошо датированных ископаемых остатков, во-вторых, обширных и глубоких знаний о палеоэкологической и палеогеографической обстановке на всех основных этапах развития группы. Поэтому предпочтительнее более узкое определение филогении, которое более адекватно именно таксономическим целям и, кроме того, точнее отражает первоначальный смысл греческих слов, составляющих это понятие („происхождение стволов“). При таком понимании филогения включает лишь два компонента: 1) *кладогенетический*, или *генеалогический*, т. е. паттерн ветвления филетических линий, или родословных, отражающий разделение предковых видов на дочерние; 2) *анагенетический*, отражающий интенсивность, или „количество“, эволюции внутри (вдоль) каждой ветви (ствола), или степень дивергенции потомков каждого предкового (стволового) вида. Автором обоих терминов (кладогенез и анагенез) является Хаксли (Huxley, 1957, 1958). Сразу укажем на относительность разделения этих компонентов: при реконструкции любой филогении многие ветвления остаются неизвестными (из-за вымирания и несохранения в ископаемом состоянии одной из дочерних форм при каждом ветвлении), поэтому изменения, связанные с ними, также рассматриваются как анагенетические. Отметим, что термин „анагенез“ предпочтительнее для целей таксономической интерпретации филогенетических схем, чем термин „дивергенция“, который означает „расхождение групп в процессе эволюции“ и удобен прежде всего при противопоставлении с „конвергенцией“.

Введение абсолютной хронологической шкалы, соотнесение с ней основных событий исторического развития группы организмов, характеристика богатства формами в ее разных филетических линиях и в разное время, описание адаптаций и переходов предков разных уровней в другие адаптивные зоны, включение географической истории и других особенностей группы составляют так называемое *историческое повествование* (historical narrative; Hull, 1975; Platnick, 1978b), или *эволюционный сценарий* (evolutionary scenario; Eldredge, 1979a; Eldredge, Cracraft, 1980; Hull, 1980). Эволюционный сценарий — это объект изучения многих биологических дисциплин. Он лежит уже вне задач собственно систематики. Хотя, с другой стороны, эволюционный сценарий может также рассматриваться как общий тест на совместимость выдвинутой филогенетической гипотезы всему комплексу биологических (а также стратиграфических, географических и др.) знаний.

В методологическом аспекте важно подчеркнуть, что каждая группа организмов имела одну единственную филогению. Эта фи-

логения является *исторической реальностью*, и цель филогенетики — реконструировать ее. Вместе с тем схемы филогенетических отношений между организмами, создаваемые систематиками и являющиеся некоторым приближением к истинной филогении, могут рассматриваться (см. например: Presh, 1979) как упрощенные интеллектуальные конструкты. Они могут отражать только те ветвления и дивергенции, которые относятся к известным рецентным и ископаемым формам.

Выявление паттерна ветвления родословных (кладогенетический компонент филогении) и установление степени их дивергенции (анагенетический компонент), вопреки мнению некоторых паттерн-кладистов (Cracraft, 1979; Eldredge, 1979a, 1979b; Gaffney, 1979; Eldredge, Cracraft, 1980; Gould, 1982), не нуждается в знании конкретных эволюционных механизмов, лежащих в основе филетических событий (появление, изменение и вымирание видов), в подразумевании таких определенных механизмов или в выдвигании гипотез о них (см.: Voucot, 1979). Филогенетические реконструкции, в свою очередь, не могут служить тестами для проверки гипотез о сим- или аллопатрическом видообразовании, о постепенной („градуальной“ или „филетической“, по: Simpson, 1944, 1953) эволюции или быстрой („квантовой“, по: Simpson, 1944, 1953; или „прерывисто-равновесной“, по: Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977), об особенностях размножения эволюирующих организмов, о других механизмах и модусах эволюции.

Филограмма и кладограмма. Эти 2 типа графиков целесообразно рассмотреть вместе, чтобы путем их сопоставления было удобнее обсудить способы графического отображения филогений. Отметим сразу, что термин „филограмма“ (предложен: Maug, 1969, p. 255, fig. 10-18) предпочтительнее „филогенетического дерева“. Широко распространенное в литературе по теории и методам систематики противопоставление „деревьев“ и „кладограмм“, как справедливо отмечают Хенди и Пенни (Hendy, Penny, 1984), неверно. Кладограмма также является деревом, согласно его определению, принятому в теории графов: *дерево* — это связный ветвящийся граф, не имеющий циклов. Причем и филограмма, и кладограмма являются ориентированными деревьями, т. е. имеющими корень и вершины, в отличие от неориентированных деревьев, или *дендритов* (см. раздел 4.1).

Филограмма как тип графа имеет 3 параметра (степени свободы): паттерн ветвления, направление и анагенетический параметр. Последний иногда изображается на филогенетических схемах (особенно сопряженных с абсолютной хронологической шкалой) в виде „угла дивергенции“, т. е. чем быстрее шла эволюция в родословной, тем под большим углом к вертикали соответствующая ей линия проводится на схеме (см., например: Майр, 1971, с. 292, рис. 63). Однако удобнее анагенетический компонент филогении отражать *длиной* соответствующей линии: чем интенсивнее прохо-

дила эволюция в родословной, т. е. чем больше изменений претерпели организмы вдоль линии, тем длиннее она показана на графике. Такая филограмма адекватно отражает эволюционно-таксономические отношения между организмами, так как длина линий в ней пропорциональна патристическим различиям, а в качестве кандидатов в „естественные“ таксоны выступают сгущения на схеме (рис. 2, *z-e*), которая поэтому вполне соответствует концептуально-графической модели „рубка филогенетического дерева“. Стремление совместить на одном графике кладогенез, анагенез и хронологию фактически мешает достижению главной цели — построению графической основы для классификации, поэтому схемы, в которых основные филогенетические события соотносятся с абсолютной хронологической шкалой, целесообразно строить отдельно (дополнительно к собственно филограмме).

Кладограмма имеет только 2 параметра: паттерн ветвления и направление. В отличие от филограммы, представляющей собой упрощенную схему филогении, в которой интероды (ребра) соответствуют родословным линиям, а узлы (внутренние ноды) — предковым видам, кладограмма фактически является схемой синапоморфий — совокупностью линий, соединяющих попарно сестринские виды и сестринские группы видов. Так как анагенетический компонент филогении, выражаемый в отношениях патристического сходства и различия, не отображается в кладограмме,

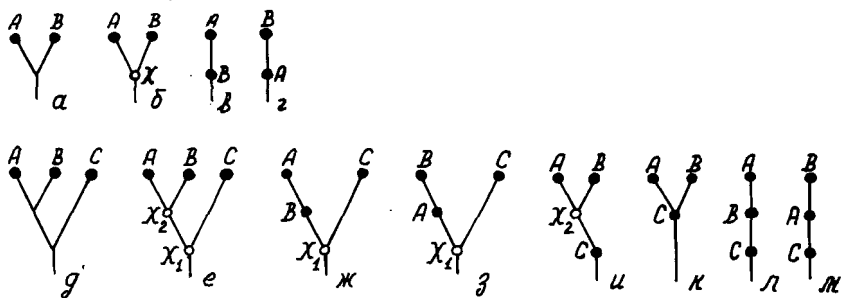


Рис. 3. Соотношение кладограмм и филограмм:

a—г — кладограмма 2 видов (*a*) и соответствующие ей филограммы (*б—г*), отличающиеся идентификацией одного из видов как предка другого; *д—м* — одна из возможных кладограмм 3 видов (*д*) и соответствующие ей филограммы (*е—м*), отличающиеся идентификацией одного (*ж—и*) или двух видов (*к—м*) как предка другого (других). *A, B* и *C* — виды; X_1 и X_2 — гипотетизированные предки

отношения „предок—потомок“ не специфицируются и изображаются так же, как отношения сестринских групп. Поэтому узлы кладограмм рассматриваются как гипотетизированные предки (набор симплезиоморфий данного уровня), которые не могут быть идентифицированы среди каких-либо рецентных или анцестральных видов.

Формально кладограмма представляет собой графическое изображение более общей филогенетической гипотезы, чем та, что

соответствует филограмме. Даже только путем спецификации одной или нескольких пар конечных сестринских таксонов как пар „предок—потомок“ из каждой кладограммы можно получить несколько соответствующих ей филограмм, что иллюстрируется для нескольких простых случаев на рис. 3. Согласно расчетам Фельзенштейна (Felsenstein, 1978), для 3 таксонов может быть построено 4 разных кладограммы (включая схемы с мультифуркациями; формула, связывающая число таксонов с числом возможных строго дихотомических кладограмм, приводится в разделе 4.1) и 22 разных филограммы, для 4 таксонов — 15 кладограмм и 262 филограммы, для 5 таксонов — соответственно 105 и 4336, для 10 таксонов — более $3,4 \times 10^7$ и более 10^{10} . Если же учесть не только качественное выражение анагенетического компонента филогении (есть изменения вдоль ветви — отношение сестринских групп, нет изменений — отношение „предок—потомок“), но и количественное, то из любой кладограммы теоретически можно вывести бесконечное количество филограмм. Однако для практических целей их количество ограничено числом возможных различных классификаций. Например, для 3 видов возможно 5 разных классификаций с 1, 2 или 3 родами, (*ABC, A-BC, AB-C, AC-B, A-B-C*), а для 4 видов — 20 классификаций.

2.2. Монофилия и естественные таксоны

О „естественной“ классификации. Как известно, *классификация* организмов (как результат) представляет собой иерархическую систему соподчиненных и поименованных таксонов разного ранга, по которым, как по неперекрывающимся множествам, распределены все виды. Принципиальная позиция эволюционных систематиков заключается в том, что системы организмов как таковой в природе не существует, поэтому задача систематики состоит не в том, чтобы „открыть“, „выявить“ или „найти“ систему, а в том, чтобы ее построить, создать. Эволюционные систематики при построении классификации стремятся, с одной стороны, полнее отразить в ней оба компонента реально существующей (происходившей) филогении, что отличает их от фенетиков и кладистов, а с другой — создать удобные для пользования и компактные системы. При этом предполагается, что такие классификации являются и наиболее информативными, диагностическими, стабильными и прогностическими (как в отношении новых признаков, так и новых таксонов).

Перечисленные 4 свойства классификации обычно связывают с так называемой „естественной“ системой, т. е. такой, где все таксоны и отношения между ними „естественны“. Концепция „естественной классификации“ исторически возникла раньше концепций о филогении и эволюции, однако к настоящему времени эпитет „естественный“ в отношении системы и таксона оказался дискре-

дитированным, так как в разных таксономических школах он понимается по-разному и приписывается системам, выводимым от очень несходным принципам. Первоначальный смысл „естественности“ классификации заключался в ее соответствии той системе и порядку, которые существуют в природе. Он был свойствен систематикам додарвиновского периода, иногда встречался как рецидив эссенциализма в систематике (см.: Майр, 1971, с. 85) и позже; наконец, недавно принят вооружение современными паттерн-кладистами (см. раздел 3.3). Близкое понимание „естественной системы“ имеют Хенниг и его последователи, которые, хотя и отрицают существование „систем“ в природе, но хотят построить „истинно научные“ (и поэтому единственно возможные) классификации организмов, являющиеся полным отражением кладограмм (см. раздел 3.2).

Другое понимание „естественности“ классификации исходит из следующего определения, данного английским философом и логиком Джоном Ст. Миллем (Mill, 1872, 1874; цит. по: Ghiselin, 1969c; Farris, 1980; Panchen, 1982): „Результаты научной классификации наиболее приемлемы, когда объекты объединены в группы, относительно которых может быть сделано наибольшее число общих (general) утверждений (propositions), причем эти предположения более важны, чем те, которые могли быть сделаны в отношении любых других группировок, по которым распределены те же вещи... Классификация, образованная таким образом, является, строго говоря, научной или философской и обычно называется Естественной, в противоположность Технической или Искусственной...“. Близкое определение Джилмура (Gilmour, 1940, 1961; Gilmour, Walters, 1964) делает упор уже не столько на „важные утверждения или предположения“, сколько на „важные свойства“: «...„Естественные“ классификации отличаются от „искусственных“ тем, что они основаны на более важных свойствах и на большем их числе... Здесь имеет значение, конечно, и понимание целей классификации.»

Определение Милля—Джилмура делает упор на общую „полезность“ классификации, которая, как и „важность“ учтенных свойств, существенно зависит от поставленных перед классификацией целей. Это определение никак не указывает на способы получения „естественной“ классификации и даже не различает классификации живых и неживых объектов, о чем прямо пишет Джилмур. Оно не только стало основным теоретическим обоснованием фенетики (см. раздел 3.1), но положительно оценено также лидерами количественной филогении (Farris, 1977c, 1980, 1981a, 1983a), некоторыми сторонниками эволюционной систематики (например: Simpson, 1961, p. 25; Panchen, 1982, p. 317) и кладистики (например: Griffiths, 1974b).

Таким образом, определение „естественной“ системы организмов Милля—Джилмура, выделяя такие желательные свойства классификации, как максимально широкая цель, прогностичность,

привлечение большого числа свойств организмов, причем свойств „важных“, т. е. адекватных поставленной цели классификации, в принципе не противоречит ни одной из основных таксономических школ. Доказательство того, что именно эволюционная классификация в наибольшей степени отвечает этому определению, будет приведено в готовящейся к печати 3-й части настоящей работы. В данном разделе мы ограничимся интерпретацией „естественности“ классификации в терминах таксономической процедуры. В рамках эволюционной таксономии „естественность“ классификации означает, во-первых, монофилию всех составляющих ее таксонов и, во-вторых, что величина, состав и ранг каждого таксона определяется его фенетической (точнее патристической) компактностью и величиной гиагуса с соседними таксонами.

Монофилия: теоретическая дефиниция. Понятие „монофилия“, введенное еще Геккелем, всегда использовалось биологами-эволюционистами в широком смысле, как происхождение группы организмов от одного предка. Напротив, в полифилетическую группу входят организмы, происходящие от разных предков. Такое широкое определение (как дефиниция) монофилии является в принципе достаточным для достижения основной цели эволюционной систематики — построения классификации, включающей только „естественные“ таксоны, т. е. монофилетические, сходство членов которых основано на их родстве, и исключающей „искусственные“ таксоны, т. е. полифилетические, сборные, на основе, например, конвергентного сходства. Однако появление кладистики и дальнейшее развитие принципов и методов реконструкции филогении привели к необходимости уточнения концепции монофилии, более строгого ее определения, отделения теоретической дефиниции монофилии от критериев ее выявления и более глубокой разработки системы соответствующих доказательств.

По Хеннигу, «монофилетическая группа — это группа видов, произошедших от одного („стволового“) вида, и которая включает все виды произошедшие от этого стволового вида» (Hennig, 1966, p. 73) (см. группы АВ и СД на рис. 4а, б). Для группы, включающей не всех потомков предкового вида (см. группу АВС на рис. 4, в и группу ВС на рис. 4, г), Хенниг ввел понятие *парафилетической* группы, которая, по его мнению, в принципе не отличается от полифилетической и не может образовывать таксон (Hennig, 1966, p. 146). Такое уравнивание парафилетической группы „в правах“ с полифилетической Хеннигом и другими кладистами, как будет показано ниже, является произвольным. Однако включение в дефиницию монофилии вместо неопределенного „предка“ именно предкового (или стволового) вида оказалось очень важным и полезным. Так, Хенниг (Hennig, 1966, p. 29) пишет, что „филогенетические отношения существуют только между видами, они возникают в процессе расщепления видов“. Это, в частности, позволяет четко отделить теоретическое определение монофилии от критериев ее выявления и операциональных определений, включая

известное определение Симпсона (Simpson, 1961, p. 124), согласно которому группа признается монофилетической, если ее таксономический ранг не ниже ранга таксона, рассматриваемого в качестве ее предка.

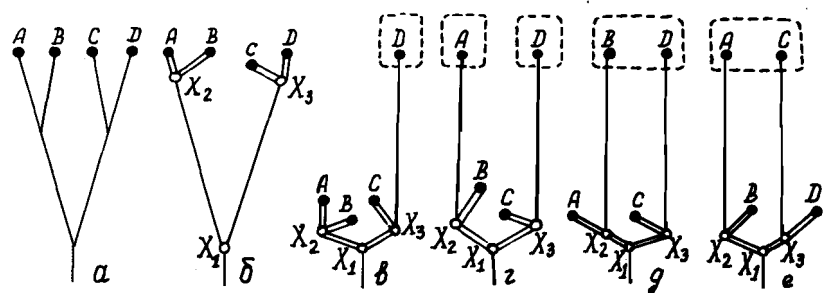


Рис. 4. Иллюстрация концепции монофилии группы как целого сегмента филогенетического дерева (на примере 4 таксонов, связанных симметричным паттерном ветвления):

а — кладограмма таксонов А, В, С и D; б—е — некоторые из соответствующих ей филограмм X_1 — X_3 — гипотетизированные предки. Двойной линией показаны целые сегменты дерева; из них А (X_2) В и С (X_3) D представляют собой голофилетические группы: А (X_1) В (X_1, X_2) С, В (X_2, X_1, X_3) С, А (X_2, X_1, X_3) С и В (X_2, X_1, X_3) D — парафилетические. Группа AD на схеме б, группа BD на схеме д и группа AC на схеме е — полифилетические (если другая пара таксонов объединена в группу вместе с гипотетизированными предками X_1 , X_2 и X_3)

С другой стороны, выделение в особый класс монофилетических групп в узком понимании, предложенном Хеннигом, не может вызывать возражения, так как логически следует из стремления кладистов полностью отразить кладограмму в классификации. Для таких групп Эшлок (Ashlock, 1971, 1972) предложил название „голофилетические“. В его трактовке, широко принятой теперь в эволюционной систематике, монофилетическими группами являются как группы, включающие всех потомков, т. е. голофилетические, так и группы, включающие не всех потомков, т. е. парафилетические.

Монофилия: операциональное определение. Возникла также необходимость в проведении более глубокой и четкой границы между монофилией (голо- плюс парафилией) и полифилией, чем та, что проведена Хеннигом: парафилия — объединение на основе симплезиоморфий, полифилия — объединение на основе конвергенций. Развитие такого подхода неизбежно приводит к рассуждениям, что по одним признакам данная группа является монофилетической, а по другим — полифилетической (см. например: Расницын, 1988, с. 486), т. е. к смешению операционального определения монофилии с критериями реконструкции филогении по результатам анализа признаков. Нельзя признать удовлетворительными и определения, введенные некоторыми последователями Хеннига. Например, по Нелсону (Nelson, 1971b), парафилетическую группу можно получить из голофилетической („монофилетической“ у Нелсона) путем исключения из последней одного вида (или одной

голофилетической группы, меньшей, чем рассматриваемая), а полифилетическую — путем исключения двух или более видов (или групп) (такой случай, но по-другому интерпретированный, показан на рис. 4, з). В качестве операциональных определений моно- и полифилии недостаточным является и традиционное их разграничение ссылкой на одного или несколько разных предков, от которых присходят члены группы. Во-первых, в принципе можно найти общего предка для любых, как угодно удаленных видов, например для льва и муравьиного льва (Ashlock, 1972). Во-вторых, даже сестринские виды имеют разных предков на некотором производном уровне их родословных после разделения их ближайшего общего предка. В-третьих, как отмечает Чариг (Charig, 1982), традиционное определение удобно лишь для случаев „отдаленной“ (remote) полифилии. Для „ближней“ (proximate) полифилии, т. е. когда предки членов полифилетической группы находятся в достаточно близком родстве, оно мало подходит и явно недостаточно в качестве общего, но строгого и формализованного критерия разграничения пара- и полифилии групп непосредственно на филограмме.

Можно считать, что такой критерий приводится в следующем определении Эшлока (Ashlock, 1971, 1972, 1984): „монофилетическая группа — это группа, ближайший общий предок которой кладистически является ее членом“; соответственно у полифилетической группы такой предок не входит в ее состав. Ниже мы попытаемся обосновать более адекватную формулировку этого критерия, которая заключается в рассмотрении монофилетической группы как целого сегмента филогенетического дерева.

Определение монофилии Эшлоком, вызвало резкие возражения со стороны кладистов (например: Nelson, 1971b, 1973a; Platnick, 1976, 1977c), но не только из-за его широкого понимания монофилии. В основе неприятия кладистами этого определения лежит их установка на принципиальную невозможность идентификации каких-либо анцестральных или рецентных видов в качестве предков. Предок, устанавливаемый как исключительно гипотетизированный узел кладограммы, даже теоретически не может включаться в какую-либо группу организмов, поэтому включение (или невключение) предка в группу не может быть критерием ее монофилии.

Критика кладистами определения Эшлока тем не менее в основном была связана с попытками довести его до логического абсурда путем введения в рассуждения цепи из предков данного предка. Как один из побочных эффектов этой дискуссии даже возникла проблема о законности монотипических родов (см.: Platnick, 1976, 1977c; Wiley, 1977).

Паттерн-кладисты (например: Platnick, 1977c) приняли операциональное определение Фарриса (Farris, 1975), который для целей количественной филогетики стремился избежать ссылок на предков: группа является монофилетической, если членство в ней определено уникально продвинутыми (uniquely derived) признаками, без реверсий (возвратов); парафилетическая, — если имеется, по крайней мере, одна реверсия; полифилетическая, — если определяющие ее признаки „non-uniquely derived“. Эшлок (Ashlock, 1984) считает, что определение Фарриса лишь другими словами излагает его собственное. Для такой идентификации, на наш взгляд, не имеется достаточных оснований.

Приведенное выше определение Эшлока нуждается в следующих комментариях. Во-первых, в него совершенно излишне вве-

дено уточнение именно о „кладистическом“ характере членства ближайшего общего предка в монофилетической группе. В действительности, если такой предок неизвестен, что является наиболее частым случаем, то можно говорить лишь о потенциальном или концептуальном членстве. Если ближайший общий предок известен (как определенный ископаемый или ныне живущий вид), то он входит в группу на обычных основаниях. В обоих случаях основным следствием включения предка в группу должно быть соответствующее оформление ее диагноза.

Во-вторых, спецификация в качестве пара- или полифилетической какой-либо группы, не являющейся голофилетической, существенно зависит от того, как сгруппированы остальные таксоны, не включенные в данную группу, но входящие в ту обширную группу, которая изучается. Судя по схемам, которые Эшлок повторяет в своих публикациях (Ashlock, 1971, 1972, 1974, 1980, 1984), он не обратил внимания на различные ситуации, которые показаны мною на рис. 4, *г* и 4, *д*, *е*. Здесь на упрощенной схеме для 4 таксонов не голофилетическая группа (например, *BC* на рис. 4, *г*) может быть парафилетической и соответственно включать X_1 — общего ближайшего предка ее членов, если прочие таксоны (*A* и *D* в нашем примере) не объединены в отдельную группу и, следовательно, не претендуют для обоснования своего объединения на присоединение к себе того же предка X_1 . Если „прочие“ таксоны также объединить, то только какая-либо одна из полученных групп (*BD* или *AC* на рис. 4, *д*, *е*) может быть монофилетической (парафилетической) и рассматриваться как законный таксон, причем именно та, в которую концептуально включен предок X_1 с соответствующим отражением в ее диагнозе. Это ограничение в таксономической процедуре можно сформулировать как новое правило: нельзя проводить спецификацию не голофилетической группы в отношении ее пара- или полифилии, а следовательно, и выделять ее в качестве таксона изолированно от группировок других классифицируемых таксонов.

Таксоны — классы или индивидуумы? Предпринятое обсуждение известных теоретических и операциональных определений „естественности“ таксонов и монофилии, однако, остается незавершенным и не приведет к окончательным формулировкам, пока не будет объяснено, почему собственно только монофилетические группы могут претендовать на право считаться „естественными“ таксонами. Дальнейшая аргументация будет направлена на доказательство того, что только монофилетические таксоны представляют собой онтологически реальные и индивидуальные природные объекты, т. е. существуют в пространстве—времени, обладают целостностью, уникальностью и автономностью. Для надвидовых таксонов речь может идти, лишь об „исторической реальности“.

Разное понимание „естественности“ таксонов выражено в дилемме: „признаки определяют род“ или „род определяет призна-

ки“. Она обсуждается логиками и философами начиная с античности. Как известно, Карл Линней в свое время в явном виде предпочел вторую альтернативу. Суть проблемы еще лучше проявляется в следующей развернутой и конкретизированной формулировке.

Если таксон является *классом*, т. е. представляет собой множество составляющих элементов — таксонов более низкого ранга, то, как и любое другое множество, таксон полностью определяется экстенционально, т. е. своим *объемом* — путем перечисления принадлежащих к нему элементов или, что то же самое, путем указания свойств, отличающих эти элементы от элементов всех других множеств. Такое понимание класса-множества широко принято как в логике, так и в математике (в теории множеств).

Если таксон является *индивидуумом*, состоящим уже не из элементов, а из взаимосвязанных частей, то он может быть определен только интенционально, т. е. через свое *содержание*, хотя, конечно, для отличия данного индивидуума от других могут использоваться те или иные признаки. Но отличительные признаки не определяют таксон-индивидуум, они являются лишь следствием и отражением его индивидуальной природы. Попутно отметим, что, вопреки мнению некоторых авторов, применение понятия „интенционал“ в работах Р. Карнапа, от которого пошло использование этого термина в советской литературе, очень близко к классическому и означает „содержание“, или „сущность“, „смысл“ (см., например: Пятницын, Демина, 1987).

Очевидно, что проблема „естественности“ таксона, выясняемая через решение дилеммы класс/индивидуум, обращена к конкретным таксонам, таким, как например, род *Apis* или семейство *Cervidae*, хотя в их спецификации каждый раз, поэтому рассмотрение этой проблемы Красиловым (1986, с. 47—48) в терминах „универсалий“ и „сингулярий“ неадекватно. Соотношение универсалия/сингулярия может быть связано совсем с другим вопросом, выводимым из логической структуры классификации: о соотношении таксонов как категорий (например, категория „вид“, категория „род“ и т. п.), т. е. *универсалий*, с конкретными таксонами соответствующих рангов, т. е. *сингуляриями* в этом аспекте. Кстати, это соотношение решается весьма тривиально. Отметим также, что попытка Паттерсона (Patterson, 1978) представить монофилетические таксоны в качестве „индивидуалий“, а парафилетические — в качестве „универсалий“ лишена оснований не только по смыслу (см. ниже), но и чисто терминологически.

Значительные трудности возникли у Бака и Халла (Buck, Hull, 1966, 1968) из-за принятых ими неудачных формулировок экстенционального определения таксона через его состав и интенционального — через его признаки (а не через „содержание“, как следовало бы; см. критику также: Ruse, 1971) при создании логической модели классификации. Эти формулировки, поддержанные недавно Шаталкиным (1988, с. 155), фактически интерпретируют таксоны только как классы. Поэтому позднее при обсуждении индивидуальности таксонов Халл (Hull, 1984), отвечая на критику Киттсом (Kitts, 1983) своей предыдущей работы (Hull, 1976), вынужден свойства таксона разделить на 2 части: одни свойства делают таксон индивидуумом, а другие — отличают данный таксон от других.

Отношение к проблеме об онтологической сущности таксона является одним из основных пунктов, разделяющих современные таксономические школы. Так, представители численной филогенетики (например: Jardine, 1969; Sneath, Sokal, 1973) и паттерн-кладистики (например: Nelson, Platnick, 1981) отстаивают представле-

ние о таксоне как о классе, полностью определяемом признаками, отличающими его членов от членов других таксонов. Сходная точка зрения высказывалась и некоторыми „практическими систематиками“ (Blackwelder, 1967; Boyden, 1973; Maze, Hughes, 1973). Однако даже на уровне чисто логического анализа биологической классификации такой подход к таксону оказывается недостаточным. В частности, соответствующая ему теоретико-множественная модель приводит к так называемому парадоксу Грегга (Gregg, 1954), согласно которому монотипный таксон тождествен (равен, одинаков) своему единственному члену. Это противоречит интуитивному пониманию систематиками иерархической классификации и уже само по себе требует интенционального определения таксонов. Однако аргументация в пользу принятия таксонов как индивидумов имеет более глубокие основания. Рассмотрим это применительно к виду, где обсуждаемые проблемы фокусируются наиболее отчетливо. Из них главная — выяснить, в чем же заключается „содержание“ таксонов, определяющее их индивидуальность.

Вид как индивидуум. Проблема индивидуальности в приложении к виду имеет, на наш взгляд, в рамках методологии эволюционной систематики два аспекта: актуализированный и исторический.

Актуализированный аспект, означающий условно внеисторический подход к существующим видам, соответствует таксономической процедуре видового уровня (т. е. дискриминации и идентификации видов; см. раздел 1.2), в которой за основу берется определение биологического вида, принятое в современной эволюционной теории. *Целостность* и *единство* биологического вида как совокупности потенциально скрещивающихся между собой особей поддерживается интегрирующим генным потоком. *Дискретность* и *автономность* вида обеспечивается изолированностью его генофонда от генофондов других видов. Эта изолированность, наряду с особенностями истории каждого вида, служит причиной его *уникальности* (отличий от всех других). Вид представляет собой весьма рыхлую и слабоинтегрированную систему, легко распадающуюся на отдельные части, и имеет несравненно меньшую целостность, чем организм. Тем не менее вид обладает основными свойствами (как „содержанием“) индивидуальности (уникальность, актуализированная реальность, единство, дискретность, автономность, особенность и, наконец, собственное имя) и справедливо признается естественной единицей живой материи. Однако все это относится лишь к бисексуальным видам. Агамные и партеногенетические виды (так же, как и надвидовые таксоны) в актуализированном аспекте не обладают индивидуальностью, так как интегрирующие взаимодействия между одновременно живущими их членами отсутствуют.

Еще более отчетливо индивидуальная природа вида выражена в *историческом* аспекте, которому соответствует подход, связанный с процедурой надвидовой классификации. Основная аргументация в пользу индивидуальности видов в этом аспекте изложена

в целом ряде работ (Simpson, 1961; Ghiselin, 1966b, 1966c, 1975, 1984; Hennig, 1966; Griffiths, 1974b; Hull, 1976, 1984; Wiley, 1978, 1979c, 1980, 1981; Beatty, 1982; Ball, 1983), хотя она во многом не совпадает у разных авторов (критику концепции индивидуальности видов с логических и операциональных позиций см.: Sokal, 1973; Kitts, 1983, 1984; Bernier, 1984). Вид, независимо от способа размножения организмов, — это одиночная родословная линия, представляющая собой строго непрерывную последовательность сменяющих друг друга поколений. Организмы „создают“ целостную родословную благодаря отношению „предок—потомок“ и, как правило, благодаря скрещиванию. Они образуют вид не потому, что обладают общими признаками, а потому, что являются частицами автономного временного потока. Каждый вид имеет уникальное происхождение и *уникальную* историческую судьбу, его родословная не зависит от родословных линий других видов. Любые эволюционные изменения признаков, отличающих данный вид от других в любой момент времени, позволяют виду оставаться самим собой, т. е. той же самой родословной. Следовательно, вид *определяется* не экстенционально, т. е. отличительными (диагностическими) признаками, а интенционально, т. е. описанными выше свойствами, выражающими его индивидуальность.

Некоторой особенностью видов как индивидуумов в историческом аспекте является то, что родословные строго отделены друг от друга только горизонтально, т. е. на любом временном срезе каждая из них легко отделима по признакам, отличающим данный вид от всех других. Вертикально такая естественная дискретность отсутствует, кроме, может быть, случаев „квантовой“ эволюции, например, в результате полиплоидии.

Решение Хеннига (Hennig, 1966, p. 58) и его последователей считать видом отрезок родословной между 2 делениями (от момента „возникновения“ в результате разделения его родительского вида до момента „исчезновения“ вида при его разделении на 2 дочерних) носит конвенциональный и искусственный характер. Этот подход не годится ни в качестве теоретической дефиниции вида, ни в качестве операционального критерия для выявления видов.

Во-первых, как указывают многие биологи-эволюционисты, „разделение“ вида на дочерние в действительности обычно представляет собой отщепление некоторой периферической популяции в качестве потенциально нового вида. При этом „предковый“ остается тем же самым, сохраняя аутиденитичность с одним из своих „потомков“.

Во-вторых, подавляющее, по-видимому, большинство подобных отщеплений не приводит к сколько-нибудь длинным родословным вследствие быстрого вымирания отщепившихся популяций. Поэтому даже теоретически неясно, что принимать за акт видообразования (за разделение родословной), а что нет.

В-третьих, кладисты включают в анализ только рецентные виды или только виды, существовавшие одновременно на каком-либо временном срезе в прошлом. Тем самым они сознательно игнорируют все акты образования видов, которые вымерли ранее. Это удобно для интерпретации формальных кладистических схем, но не имеет никакого объективного основания.

В-четвертых, учитывая колоссальную неполноту палеонтологической летописи на видовом уровне, невозможно даже представить, на сколько порядков уменьшается число таких „кладистических“ стволых видов за счет удлинения якобы неветвящихся родословных из-за того, что не известны, да и не могут быть известны все вымершие виды.

Тем не менее отсутствие объективных временных границ у видовых родословных не лишает сами родословные и их части индивидуальности и реальности. Оно указывает лишь на то, что надвидовые таксоны не являются операциональными единицами. Дискретность родословных необходима фактически лишь для возможности классифицирования их известных коротких отрезков, рассматриваемых в качестве отдельных анцестральных или рецентных видов. Такая дискретность задается постоянно идущими процессами вымирания видов и палеонтологической неполнотой. Именно благодаря этим факторам обеспечивается вообще адекватность классифицирования как способа описания разнообразия, который неприменим к действительно непрерывным процессам, не имеющим критических точек. (Проблему адекватности автор предлагает подробнее рассмотреть в отдельной работе). Сейчас же отметим лишь следующее. При наличии обильных ископаемых остатков, относящихся в какой-либо последовательности организмов, эволюционные систематики при разделении ее на „виды“ исходят из „стандартов“ внутривидовой изменчивости, известной для родственных рецентных видов.

Таксоны как исторические реальности. Осознание возможности рассматривать таксоны не только как классы в формальной классификации, но прежде всего как индивидуумы, является важным шагом вперед в обосновании „естественности“ эволюционной классификации. Как индивидуумы виды — это и актуализированные системы, и одиночные линии родословных, а таксоны более высокого ранга — пучки родословных, „связанные“ общим предком. Онтологическая основа „естественности“ монофилетических таксонов заключается в их *исторической реальности*, которая выражается в их индивидуальности и существовании во времени. В принятой графической интерпретации филогении „естественные“ таксоны как пучки родословных отображаются цельными сегментами филогенетического дерева.

Фенетики, как известно, понимают (и создают) таксоны любого ранга лишь как классы сходных организмов, поэтому фенетические классификации не направлены на отражение филогении, а фенетические виды не идентичны биологическим. Хенниг и его последователи, кроме немногих авторов (например: Løvtrup, 1979), принимают вид только как родословную линию, что лишает кладистический вид актуализированной реальности. Признание двойственной природы видов (как индивидуумов в актуализированном и историческом аспектах) и исторической реальности таксонов всех рангов соответствует методологической платформе лишь эволюционной систематики, но пока, к сожалению, такое понимание таксонов не получило достаточного распространения среди сторонников этой школы. Так, Гизелин (Ghiselin, 1966b, 1969c и др.) настаивает на интерпретации вида только как родословной. Напротив, Майр ни в своем известном руководстве (Майр, 1971, с. 19, 108), ни позднее (например, Мауг, 1982, р. 208) не призна-

вал за таксонами исторической реальности, что постоянно служит для кладистов (см. например: Bonde, 1977; Funk, 1983) поводом рассматривать эволюционную систематику как фенетическое направление.

Очевидно, что цельными сегментами филогенетического дерева, которые соответствуют пучкам родословных, „связанных“ общим предком, являются как голофилетические группы (см. на рис. 2, *a-e* группы *AB*, *ABCD*, *EFGH* и *GH*; на рис. 4, *a, б* группы *AB* и *CD*), так и парафилетические (см. на рис. 2, *д* группу *ABCDEF*, на рис. 2, *е* группу *CDEF*, на рис. 4, *в* группу *ABC*, на рис. 4, *г* группу *BC*, на рис. 4, *д* группу *AC* и на рис. 4, *е* группу *BD*), включающие своих непосредственных общих предков, что и создает их непрерывность. Поэтому признание кладистами лишь голофилетических групп индивидуальными и исторически реальными (Hennig, 1966, р. 146—147) является совершенно произвольным, хотя оно и понятно с позиции их стремления полностью отразить кладограмму в классификации.

Итак, таксон описывается признаками, но они не определяют его сущности. Таксоны исторически реальны и представимы как цельные сегменты филогенетического дерева, но их величина, состав и ранг не имеют однозначного онтологического обоснования и во многом произвольны, так как в непрерывной филогении отсутствуют дискретности. На основе вышесказанного можно дать следующие предварительные и поясняющие определения таксона в эволюционной систематике: *естественный таксон* — это монофилетическая (голо- или парафилетическая) группа видов, отделенная гнатуром от других групп (Ashlock, 1980); это пучок родословных, более тесно связанных друг с другом, чем с другими пучками; это сгущение видов в пространстве гомологических признаков; наконец, это компактный цельный сегмент филогенетического дерева, длина ветвей которого отражает агагенетический компонент филогении (гомологичное, или патристичное, различие). Понятие „цельный сегмент дерева“ тождествен понятию „выпуклый набор видов“, введенному Истабруком (Estabrook, 1978, 1986; см. раздел 4.5).

2.3. Постулаты эволюционной систематики

Для эффективного сравнения разных таксономических школ мною сформулированы 8 следующих *постулатов* таким образом, чтобы максимально выявить различия между школами: 1) тип отношений между таксонами, включение/невключение эволюционных представлений; 2) принципы и методы выделения и фиксации видов; 3) концептуально-графическая основа классификации, процедура ее построения; 4) теоретические и операциональные определения понятий, основной научный метод; 5) соотношение концептуально-графической основы и классификации; 6) определение „естественности“ таксонов; 7) взвешивание признаков; 8) критерии и факторы, учитываемые в классификационной процедуре.

Необходимо подчеркнуть, что эти постулаты не могут служить в качестве аксиом и потому не претендуют на самостоятельное значение вне сравнительного аспекта. Они имеют описательный характер и разную степень общности и важности, не являются полностью независимыми друг от друга; некоторые из них представляют собой лишь детализацию, развитие или уточнение других. По мнению автора, для характеристики каждой школы нужна только одна аксиома. Таким необходимым и достаточным утверждением, из которого дедуктивно могут быть выведены все принципы, методы, правила и процедуры каждой школы, является указание на тип отношений между видами, принимаемый данной школой (см. 1-й постулат), или определение „естественного“ таксона (см. 6-й постулат).

Приводимые ниже постулаты эволюционной систематики частично обобщают предыдущие разделы статьи, частично предваряют результаты ее следующих разделов, а также готовящихся к печати продолжений статьи.

1. Тип отношений между видами, на котором построены их классификации, — *сходство, основанное на родстве*, т. е. гомологичное (патристинное; термин по: Cain, Haggison, 1960) сходство, включая как синапоморфии, так и плезиоморфии. Гомопластичное (термин по: Simpson, 1961) сходство, возникшее в результате конвергенций, параллелизмов и реверсий, исключается. Все этапы таксономической процедуры *требуют* эволюционных представлений, все понятия и критерии — эволюционных интерпретаций.

2. Теоретическая основа классификации на видовом уровне — *концепция биологического вида* как репродуктивно замкнутой совокупности организмов. Наличие общего генофонда придает бисексуальному виду статус *актуализированной* реальности и целостности, наряду с его *исторической* реальностью как одиночной родословной. Выделение и фиксация видов проводится путем тестирования на эмпирических данных (схему тестирования, например, см.: Douen, Slobodchikoff, 1974) критериев и следствий, выводимых из теоретического определения вида, включая как прямые (наличие естественной скрещиваемости, выживание и фертильность потомства), так и косвенные (наличие морфологического гиатуса, перекрывание ареалов и т. п.). Основные проблемы на видовом уровне имеют следующие причины: 1) отсутствие, как правило, популяционно-генетических экспериментов по скрещиваемости и недостаток данных об изменчивости; эти трудности носят временный характер и не изменяют в принципе процедуру тестирования; сюда же относятся сложные случаи изменчивости, изучение которых требует применения методов многомерного дискриминантного анализа; 2) отсутствие дискретности у популяций, еще находящихся в процессе становления в качестве самостоятельных видов, а также у популяций гибридного происхождения; 3) неприложимость концепции биологического вида к организмам, размножающимся без перекрестного оплодотворения

(Häuser, 1987). Агамные и партеногенетические виды лишены актуализированной реальности. Они выделяются на основе генеалогических отношений между клонами и феноетических критериев об однородности и степени различий, выведенных при исследовании близких групп бисексуальных видов.

3. Концептуально-графическая основа классификации — *филогенетическое дерево*; изображается в виде *филограммы*, показывающей характер ветвления филогенетических (родословных) линий (*кладогенетический* компонент филогении) и интенсивность эволюции в филогенетических линиях (степень дивергенции, *анагенетический* компонент филогении). Реконструкция филогении осуществляется на основе определения гомологий и направления изменений (т. е. полярности) признаков; выявляются как отношения сестринских групп (по наличию синапоморфий), так и отношения „предок—потомок“ (по отсутствию аутапоморфий у предка) при идентификации некоторых рецентных или анцестральных видов с гипотетическими предками, находящимися в нодах (узлах ветвления) или на интернодах; естественно, допускается одновременное существование предкового вида и его потомка и возможность их спецификации в качестве таковых. Все эволюционные изменения признаков, их состояния на всех участках филограммы, как и характеристики промежуточных (гипотетических) предков всех уровней могут быть показаны и „считаны“. Вымершие таксоны могут непосредственно вводиться как в филогенетическое дерево, так и в собственно классификацию в принципе тем же способом, что и современные таксоны.

4. Все понятия о явлениях и отношениях, входящих в реконструкцию филогении, — гомология, паттерн состояний и полярность признака (морфолинии), синапоморфия, сестринские группы, предок, потомок, монофилия и др. — имеют *теоретические определения* (дефиниции), основанные на эволюционной интерпретации. *Монофилия* понимается широко — как голо- и парафилия. Выявление этих явлений и отношений осуществляется на основе *гипотетико-дедуктивного метода* — путем тестирования следствий, выводимых из теоретических определений и соответствующих гипотез, с привлечением всех имеющихся данных — сравнительно-морфологических, функционально-структурных, бионических, палеонтологических, онтогенетических, биогеографических. Используются также индуктивные и логические критерии — принцип экономности (минимизация числа гомоплазий — параллелизмов и реверсий) и критерий внешней группы (для установления полярности признаков).

5. Системы организмов в природе не существует. Цель систематики — создать „естественную“ классификацию видов, основанную на их филогении. Это означает непротиворечивость классификации филограмме, что выражается фактически в единственном строгом условии — *запрещении полифилиетических таксонов*. Точное взаимное соответствие между филогенией и классификацией

не обязательно: из одного и того же паттерна ветвления кладограммы могут быть выведены разные классификации, одна и та же классификация может иметь источником разные кладограммы. Поэтому, во-первых, филограмма и кладограмма могут быть восстановимы из классификации в разной степени подробности и обычно лишь частично; во-вторых, для построения классификации нет необходимости в реконструированной во всех деталях филогении; в-третьих, филограмма и основанная на ней классификация отчасти содержат разную информацию, они взаимно дополняют друг друга и обе нужны для полной и иллюстративной характеристики таксономических отношений в исследуемой группе организмов.

6. „Естественность“ надвидового таксона, во-первых, означает его *историческую реальность*, понимаемую как индивидуальность и существование во времени; таксоном может быть только *монофилетическая* группа видов; такая группа представляет собой единичную родословную или пучок родословных, „связанных“ общим предком, и отображается на филограмме цельным сегментом филогенетического дерева; таксоны как родословные вертикально не ограничены и поэтому не являются операциональными единицами. Во-вторых, „естественный“ таксон — это *компактный* сегмент дерева, т. е. такая монофилетическая группа видов, которая отделена достаточным hiatusом от других групп.

7. Признакам придается *разный вес* в зависимости от представлений об их *надежности* (в отражении родственных отношений между таксонами) и *важности* (в оценках сходства между организмами). Взвешивание признаков производится как *априорно* (до начала собственно таксономической процедуры, на основе предшествующего опыта систематики), так и *апостериорно* (после получения предварительных результатов). Оно осуществляется как в неявном (имплицитно), так и в явном (эксплицитно), хотя и неформализованном виде, во-первых, при отборе и формулировке признаков (определении степени их дробности); во-вторых, при разделении каждого признака (как морфоклины) на те или иные дискретные состояния; в-третьих, в предпочтении одних и „дезаурировании“ других признаков при выявлении конфликтов между ними в указании синапоморфий; в-четвертых, в придании большего или меньшего значения разным признакам при разграничении таксонов и придании им ранга.

8. Границы и объем таксонов (и, следовательно, их число на разном таксономическом уровне), их ранги и число рангов, использованных для создания иерархической классификации исследуемой группы организмов, зависят, помимо особенностей филограммы этой группы, также от многих других, слабо формализуемых и часто противоречивых факторов и требований, основанных на представлениях об удобной и компактной системе и на некоторых конвенциях (включая кодексы таксономической номенклатуры). Различные факторы, которые нужно учесть в классификации,

имеют разную эпистемологическую основу: монофилия таксонов устанавливается гипотетико-дедуктивным методом, их компактность и величина hiatusов между ними оцениваются индуктивно, представления об удобстве классификации имеют интуитивный и конвенциональный характер. Все это неизбежно вводит элемент субъективизма и компромисса в процедуру построения системы. Талант, компетентность и искусство систематика проявляются как способность и умение учесть все факторы и требования и создать такую классификацию, которая была бы максимально информативна; стабильна, прогностична и диагностична, а также компактна, хорошо запоминаема, согласована с классификациями соседних групп и преемственна с прежними классификациями, т. е. была бы *удобна* в самом широком смысле слова: как общая ссылочная система и как система хранения и извлечения информации.

3. КОНКУРЕНТНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ШКОЛЫ

3.1. Численная фенетика

Уходящая своими идейными корнями в глубокое прошлое систематики численная, или количественная, фенетика возникла с появлением мощных ЭВМ после публикации пионерских работ, независимо выполненных группами американских (Michener, Sokal, 1957; Sokal, Michener, 1958) и английских (Sneath, 1957; Cain, Harrison, 1958) исследователей. После выхода в свет известной книги Сокэла и Снита „Принципы численной таксономии“ (Sokal, Sneath, 1963) она оформилась в виде самостоятельной таксономической школы, провозгласившей своей целью построение „строго научных“ и эмпирических классификаций и активно противопоставившей себя традиционной (эволюционной) систематике.

Термин „*фенетика*“ предложен Кейном и Харрисоном (Cain, Harrison, 1960). Первоначальное название этого направления — „численная таксономия“, — данное его основателями, оказалось неточным (особенно после появления количественных филетических методов; см. раздел 4), так как и раньше систематики использовали некоторые количественные приемы, а многие количественные методы, применяемые в систематике, не являются фенетическими. В советской литературе при ссылках на „numerical taxonomy“ часто использовались слова „числовая“, или „нумерическая“, таксономия. Примененные термина „численная“ лучше передает суть дела (сравни „числовой ряд“) и полностью соответствует терминологии, принятой в математике (например: „numerical methods“ — численные методы).

Численная фенетика иногда называется также „неоадансоновой систематикой“ по имени французского ботаника 2-й половины XVIII века Мишеля Адансона (Michel Adanson), разработавшего такую процедуру классификации, в которой используется много признаков с априорно равным весом (подробности, например, см.: Maug, 1982, p. 194).

Для достижения научности (объективности и повторимости) классификаций фенетики („идеологическое“ обоснование фенетики см.: Daly, 1961; Sneath, 1961; Sokal, Sneath, 1963; Sokal, Camin, 1965; Sokal et al., 1965; Sokal, 1966, 1974, 1977, 1983e; Colless, 1967a, 1970, 1971, 1972, 1981, 1985b; Jardine, 1967, 1969, 1970, 1971;

McNeill, 1980, 1982b; Kropenfeld, 1985; некоторые статьи переизданы на русском языке: Сокэл, 1967, 1968) избрали следующий путь: 1) учитывается только общее сходство между организмами, что снимает проблему сложной и неоднозначной зависимости классификации от отношений как сходства, так и родства; 2) исключается введение каких-либо эволюционных предположений и интерпретаций (направление изменений признаков, эволюционная история таксонов), что позволяет избавиться от гипотетических элементов в классификациях; 3) субъективизм при отборе и взвешивании признаков минимизируется привлечением очень большого числа признаков и приданием им априорно равных весов; 4) все процедуры построения классификации формализуются и автоматизируются, чтобы сделать их сугубо математическими операциями.

Ранние публикации по фенетическим методам обобщены в монографии Снеата и Сокэла (Sneath, Sokal, 1973); из более новых публикаций наиболее важны следующие: Gower, 1974; Hartigan, 1975; Lefkovich, 1976a, 1976b, 1980; Hansell, Sneath, 1983; Colless, 1984, 1985a. По своей философии фенетики относятся к „экзистенциалистам“ (по: Smith, 1965), „номиналистам“ (по: Майр, 1971, с. 87) и „позитивистам“ (по: Settle, 1980), т. е. признают реальными только индивидуальные организмы. Проведем последовательную характеристику численной фенетики в порядке 8 постулатов, выделенных в разделе 2.3.

1. Сравнимые группировки организмов рассматриваются как „операциональные таксономические единицы“ (ОТЕ; термин по: Sokal, Sneath, 1963), т. е. далее неделимые в данной процедуре. Тип отношений между ОТЕ, на котором построены их классификации, — *общее сходство* (overall similarity), т. е. сходство по максимально возможному числу признаков, без различия причин сходства (гомология или гомоплазия; см.: Sokal, Camin, 1965). Все этапы таксономической процедуры, все используемые понятия и критерии *не включают* какие-либо эволюционные интерпретации. Реконструкция филогении и связанные с ней гипотезы, утверждения и представления о признаках и таксонах объявляются спекуляциями, не имеющими ничего общего со „строго научным“ методом (Colless, 1967b, 1969a, 1969d; и др.). Вместе с тем, фенограммы выдвигаются как лучшие (в статистическом смысле) из возможных оценок филогений (Colless, 1969e, 1970, 1980; Sneath, Sokal, 1973; Rohlf, Sokal, 1980; Rohlf et al., 1983a, 1983b; Sokal, 1983b, 1983d, 1983f; Rohlf, 1984; Sokal et al., 1984).

2. Концепция биологического вида отвергается как неоперациональная (Jardine, 1969; Sokal, Crovello, 1970; Colless, 1972; Sneath, Sokal, 1973; Sokal, 1973; Sneath, 1976). Вид — это фенон одного из низших рангов, включающий организмы, более сходные друг с другом, чем с организмами какого-либо другого фенона. Фенетический вид (как класс, множество) ничем принципиально не отличается от таксонов более высокого ранга.

3. Концептуально-графическая основа классификации — *фенограмма* (авторы термина: Мауг, 1965a; Camin, Sokal, 1965), т. е. древовидная структура, показывающая отношения сходства между ОТЕ и их группами. Фенограмма строится на основе *клатерного* (от английского cluster — гроздь, скопление) анализа сравниваемых ОТЕ — математической процедуры, применение которой определяет специфический подход и метод численной фенетики (Farris, 1977c, 1983a). Эта процедура включает: 1) стандартизацию и формализацию описаний всех ОТЕ и составление *первичной матрицы* данных „объекты×признаки“; 2) попарное сравнение всех ОТЕ, вычисление значений сходства (или различия) между ними с помощью соответствующей меры (коэффициента) и составление *матрицы сходства* (или различия) „объекты×объекты“; 3) построение фенограммы одним из кластерных алгоритмов по матрице сходства. Фенограмма, как тип графа, имеет один параметр и представляет собой ультраметрическое (см.: McNeill, 1980) преобразование матрицы сходства. Кластерный анализ производит свертывание (конвертирование) информации о сходстве (и различии) по многим признакам между каждыми двумя ОТЕ в единичную, численно выраженную оценку, причем в фенограмме показана лишь небольшая часть таких оценок сходства, а именно тех, которые характеризуют наиболее сходные ОТЕ и их группы. Поэтому никакой информации о признаках, в том числе определяющих отношения сходства, которые показаны на фенограмме, нельзя из нее извлечь. Качество (оптимальность) фенограммы определяется по степени их соответствия матрице сходства с помощью метода кофенетической корреляции (см. раздел 4.5). Предложены и некоторые другие критерии, например по предсказательной ценности (Archie, 1984; Colless, 1984). Вымершие таксоны в принципе могут непосредственно вводиться в анализ наравне с современными (пример на модельных организмах см.: Sokal, 1983c). Степень совпадения фенограммы с филограммой для одной и той же группы организмов тем больше, чем более равны скорости эволюции во всех ветвях группы и чем меньше на оценки общего сходства влияют гомопластичные признаки, т. е. чем меньше их доля. Эта зависимость, легко доказуемая теоретически, получила подтверждение и на данных по имитационному моделированию (Fiala, 1983; Fiala, Sokal, 1985).

Из нескольких десятков показателей, индексов и коэффициентов, предложенных для измерения сходства и различия, чаще других применяется предложенный Сокалом и Миченером (Sokal, Michener, 1958) „индекс простого совпадения“, представляющий собой отношение числа положительных и отрицательных совпадений бинарных признаков, состояния которых сформулированы как „имеется, да“ (+) и „отсутствует, нет“ (—), к общему числу проверенных признаков. Для измерения сходства или различия по количественным признакам обычно используются хеммингово и евклидово расстояния, рассчитанные в среднем на один признак, и коэффициент линейной корреляции. Собственно кластерный анализ, т. е. получение неперекрывающихся групп ОТЕ, обычно проводится последовательными объединительными методами, задающими иерархию групп. Из них наиболее популярны методы попарного соединения групп по среднеарифметическому не-

взвешенному сходству между группами (алгоритм UPGMA) и по сходству, взвешенному пропорционально объему присоединяемых групп (алгоритм WPGMA) (см.: Sneath, Sokal, 1973).

Основное направление развития численной фенетики связано с совершенствованием используемых математических методов и исследованиями их эффективности (McNeill, 1980; Fiala, 1983; Hansell, Sneath, 1983; Kronenfeld, 1985). Возникший как основной метод численной фенетики кластерный анализ стал фактически самостоятельной математической субдисциплиной (в рамках многомерных статистических методов и методов распознавания образов) и в настоящее время широко применяется в разнообразных областях науки и техники. Другое важное направление ее развития — привлечение широкого круга методов ординации, включая неметрическое шкалирование и факторный анализ (Hill, Smith, 1976; Campbell, Atchley, 1981; Pimental, 1981; Kronenfeld, 1985; Willig et al., 1986). Эти методы позволяют более глубоко и всесторонне исследовать фенетические отношения между ОТЕ, но они не приводят к установлению иерархической структуры и поэтому не являются собственно методами классификации (Farris, 1977с, 1983а). К ним вплотную примыкают методы дискриминантного анализа (из новых подходов см.: Owen, Chmielewski, 1985), помогающие в сложных случаях находить способ разделения близких изменчивых видов. Эти методы безусловно полезны, но использовались они задолго до появления численной фенетики (см. например: Fisher, 1936), в принципе не зависят от ее теоретических посылок (в частности, они вполне соответствуют критериям, выводимым из концепции биологического вида) и не должны рассматриваться в качестве специфического метода этой таксономической школы.

4. Все таксономические понятия определяются только *операционально*: таксон (в том числе и вид) — как ОТЕ, признак — как одиночное свойство, различающее ОТЕ (Colless, 1967a; Sneath, Sokal, 1973, p. 74), гомология — как топологическое (по относительному местоположению) (Jardine, 1967, 1970; Jardine, Sibson, 1971) или композиционное (по составу) и структурное (по упорядочению частей) сходство (Sneath, Sokal, 1973, p. 77—82; Cain, 1982), и т. д. Разработано много методов кодирования и шкалирования переменных для выделения признаков и их состояний (из новых работ, например, см.: Archie, 1985), а также методов формализованного описания формы (Yunker, Ehrlich, 1977; Humphries et al., 1981; Ferson et al., 1985). Состояния немеристических признаков (для признаков с 3 и более состояниями) не сопоставимы друг с другом в определенном паттерне (альтернативный подход см.: Colless, 1985а).

5. Классификации как таковой в природе не существует, существуют лишь организмы и отношения сходства между ними, отображаемые фенограммой, из которой непосредственно классификация и выводится. В зависимости от числа используемых таксономических рангов (фиксируемых уровней сходства) классификация полностью или частично отражает фенограмму (первичную или консенсус-фенограмму как результат „согласования“ нескольких первичных фенограмм, основанных на разных наборах признаков). Соответственно, фенограмма может быть полностью или в основных узлах восстановлена из классификации.

6. Методологической основой численной фенетики служит сформулированное ранее Джилмуром определение „естественной“ классификации, как „такой группировки рассматриваемых инди-

видуальных объектов, которая стремится использовать все их свойства и, следовательно, полезна для очень широкого круга целей“ (Gilmour, 1940, p. 472; см. также раздел 2.2). „Естественные“ таксоны — это *классы*, члены которых больше сходны друг с другом, чем с членами других классов. На основе определения Джилмура выведена фенетическая мера „естественности“ классификации (McNeill, 1982b). Фенетики, будучи эмпиристами-феноменалистами, признают реальными только организмы и вслед за Джилмуром не видят принципиальных различий между системами организмов и классификациями неживых объектов.

7. *Априорно* всем признакам придается *равный вес*, чтобы избежать субъективизма при их взвешивании. Основной содержательной посылкой для онтологического обоснования фенетического подхода служит предположение о „неспецифичности“ признаков, оправдывающей придание им одинакового значения: „не существуют какие-либо отчетливые большие классы генов, определяющие исключительно один тип признаков... или отдельные части организмов“ (Sneath, Sokal, 1973, p. 97). Другой посылкой, в неявном виде входящей в методологию фенетики, является рассмотрение организмов как композиций из множества неких единичных независимых признаков-кирпичиков, элементов мозаики, из которых составлены организмы и которыми они полностью определяются (критику см. в разделе 5.2). Нереалистичность этих посылок (см. также: Farris, 1971) доказана и в рамках численной фенетики — как причина инконгруэнтности (несовпадения) фенограмм одних и тех же организмов, построенных по разным наборам признаков (например, относящихся к разным частям тела, см.: Michener, Sokal, 1966; признаков разных стадий насекомых с полным превращением, см.: Rohlf, 1963, 1965; Michener, 1977), или изменения фенограммы при добавлении (или изъятии) некоторых признаков (например: Gilmartin, 1976; Sokal, Shao, 1985). Для разрешения этой проблемы разработано несколько методов сравнения первичных фенограмм и вычисления „согласованной“ (consensus) фенограммы (см. раздел 4.5), где показаны лишь такие группировки ОТЕ, которые не противоречат первичным фенограммам (Sokal, Rohlf, 1962; Williams, Clifford, 1971; Adams, 1972; Sneath, Sokal, 1973; Rohlf, 1974, 1982b; Shao, Rohlf, 1983; Rodani, Dickinson, 1984; Smith, Phipps, 1984; и др.). Методы выведения согласованных фенограмм, а также некоторые методы кластерного анализа фактически включают (обычно в неявном виде) *апостериорное* взвешивание признаков; в частности, большее значение приобретают признаки, входящие в большие группы тесно статистически коррелированных признаков. Используется постериорное итеративное взвешивание признаков и в явном виде с целью усиления и подкрепления полученных на первом этапе кластеров (Silvestri, Hill, 1964; Eades, 1970; Hansell, Chant, 1973; Hansell, Ewing, 1973; Legendre, 1975; Hogeweg, 1976; McNeill, 1980, 1983; и др.).

8. Вся процедура выведения классификации из фенограммы максимально *формализуется* и *автоматизируется*, чтобы минимизировать элемент субъективности и сделать процедуру сугубо математической операцией. В качестве таксонов выделяются „феноны“ определенного (заданного) уровня сходства или с помощью некоторых оптимизирующих процедур (например: Gower, 1974) находятся наиболее фенетически компактные группы ОТЕ, отделенные от других групп максимальным фенетическим разрывом. Полная реализация программы численной фенетики требует пересмотра многих правил и соглашений, принятых в современной систематике, включая и кодексы номенклатуры. В частности, неадекватный для нее принцип дискретных таксономических рангов и их номинальную шкалу необходимо заменить на численно выраженные уровни сходства выделенных фенонов (Sneath, Sokal, 1973, p. 12, 409—416).

Методологические принципы, постулаты и практика численной фенетики были подвергнуты всесторонней и разгромной критике с позиций как эволюционной систематики (Simpson, 1961; Mayr, 1965a, 1968, 1969, 1982; Ghiselin, 1966a, 1966b, 1969b; Hull, 1967, 1968, 1970; Steyskal, 1968; Johnson, 1970; Ruse, 1980; и др.) и кладистики (Kiriakoff, 1962, 1963, 1965; Hennig, 1966; Margulis, Margulis, 1968; Settle, 1980), так и количественной филетики (Farris, 1967, 1971, 1977c, 1979b, 1980, 1981a, 1981c, 1983a; Mickevich, Johnson, 1976; Mickevich, 1978a, 1980; Schuh, Polhemus, 1980; Mickevich, Farris, 1981; Schuh, Farris, 1981; Penny, 1982a). Эта критика, приведшая к заметному снижению популярности фенетики, подробно будет проанализирована в отдельной работе автора (о классификациях). Сейчас отметим один, преимущественно практический, недостаток фенетики. Претензии фенетиков на создание единственных, подлинно „научных“ (в смысле объективных и эмпирических) классификаций не оправдались. Их классификации, как оказалось в действительности, существенно зависят не только от характера использованных признаков, их числа и способа трансформации их значений, но даже от примененных меры сходства/различия и кластерного метода. Теперь и некоторым лидерам численной фенетики (например: McNeill, 1983) ясно, что „абсолютно объективной фенетики“ не существует.

3.2. Хеннигова кладистика

В отличие от фенетики кладистика появилась как акт творения одного человека — немецкого зоолога Вилли Хеннига (Willi Hennig, 1913—1976). Датой ее возникновения считается 1966 г., когда вышел в свет английский перевод его книги „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1966; о неточностях перевода см.: Farris, 1983b; Dupuis, 1984), опубликованной на немецком языке

еще в 1950 г. Кладистика была сразу представлена Хеннигом как вполне законченная и логически стройная концепция с глубоко разработанной теорией и методикой. Согласно основной идее Хеннига, научная и объективная классификация организмов может быть получена только в том случае, когда она отражает лишь один из компонентов филогении, а именно кладогенетические отношения, которые Хеннигом признавались как единственные, собственно филогенетические. Из авторов, публиковавшихся до 1966 г., к последовательным кладистам можно отнести только Кирьякова (Kiriakoff, 1960, 1962, 1966), который стал первым пропагандистом идей Хеннига. Однако еще раньше четкое различие между эволюционной и строго монофилетической (т. е. кладистической) классификацией независимо провел Бейджелов (Bigelow, 1956, 1958, 1959). Он же и первым показал неприемлемость последней.

Сам Хенниг ни до 1966 г. (Hennig, 1950, 1953, 1957, 1965), ни после (Hennig, 1971, 1974, 1975, 1981) не использовал терминов „кладистика“ и „кладограмма“. Кладограмму он называл „филогенетическим деревом“, или „схемой, представляющей филогенетические отношения“, и не дал ее четкого определения. Поэтом приведенные выше (см. раздел 2.1) принципиальные отличия кладограммы от филогенетического дерева (в обычном понимании, т. е. как филограммы) не учитываются некоторыми систематиками (например: Майр, 1971, с. 292, рис. 62; Griffiths, 1974a, 1974b; Расицын, 1988). Эти отличия сформулированы в виде определения кладограммы многими последователями Хеннига (например: Nelson, 1971b, 1972c, 1974; Løvtrup, 1973, 1975, 1977; Cracraft, 1974; Bonde, 1977; Platnick, 1977d; Wiley, 1979a, 1979c, 1981; Rieppel, 1980a; Hill, Crane, 1982) и приняты большинством современных эволюционных систематиков (Charig, 1982; Mayr, 1982, p. 229; Rapchen, 1982, и многие другие из цитированных в разделе 1.2). Однако свойства кладограммы легко установимы и по явным указаниям Хеннига на характер отношений, которые фиксируются на его „филогенетическом дереве“ (а именно — отношения сестринских групп) и которые не могут быть на нем показаны (количество эволюционных изменений вдоль ветвей, т. е. анагенетический компонент филогении, и отношения „предок—потомок“). Кроме того, более прямые указания на особенности кладограмм (стволовые виды как точки ветвления, дочерние виды как терминальные точки, линии, точнее стрелки, как генеалогические связи) имеются на некоторых иллюстрациях Хеннига (Hennig, 1966, fig. 14, 15).

Использование Хеннигом названия „филогенетическая систематика“ для своей концепции вносит путаницу и неверно по существу: в этой таксономической школе учитывается только кладогенетический компонент филогении (об относительности разделения филогении на 2 компонента см. раздел 2.1, а также: De Jong, 1980). Это послужило причиной переименования этого подхода другими авторами, прежде всего эволюционными систематиками, в кладистику или кладизм. Термин „кладистика“ предложен Реншем (Rensch, 1960) и вошел в употребление в современном понимании (на основе определения „клады“ (clade) по: Huxley, 1957, 1958) после работ Кэйна и Харрисона (Cain, Harrison, 1960) и Майра (Mayr, 1965b) (о некоторых смысловых расхождениях у этих авторов см.: Dupuis, 1984).

Активность некоторых последователей Хеннига по развитию кладистики в сторону формализации ее процедуры привела к возникновению самостоятельных таксономических школ — паттерн-кладистики, отказавшейся от привлечения каких-либо эволюционных представлений (см. раздел 3.3.), и численной кладистики (количественной филетики, см. раздел 4). Для отличия первоначальной (традиционной или эволюционной) версии кладистики от этих новых направлений будем использовать для ее обозначения, вслед за Чаригом (Charig, 1982), термин „хеннигова кладистика“.

Вскоре после 1966 г. некоторые систематики, в основном американские, воодушевленные идеями Хеннига, создали ему ореол

первооткрывателя методов научной филогенетики. В действительности, начиная с Геккеля, очень многие сравнительные морфологи, палеонтологи и систематики рецентных групп успешно реконструировали филогению исследуемых ими организмов, используя при этом фактически все известные к настоящему времени методы и критерии, хотя называли их другими словами и не формулировали четко свои принципы. „Тщательное сравнение видов и родов, включенных в более крупный таксон, и анализ всех свойств для определения того, являются ли они истинно гомологичными, конечно, было сделано до 1950 г., когда большинство известных таксонов животных (это в меньшей степени относится к растениям) были уже установлены как монофилетические“ (Mayr, 1982, p. 227).

До Хеннига существовала и достаточно разработанная для целей реконструкции филогении терминология. Например, „генерализованный“, „примитивный“, или „анцестральный“ признак противопоставлялся „производному“, „прогрессивному“, или „продвинутому“ гомологу (хотя эти термины имеют разную этимологию, в настоящее время они используются как синонимы, соответственно, понятиям „плезиоморфный“ и „апоморфный“, введенным Хеннигом). Даже особенно популярный сейчас критерий „сравнения с внешней группой“ (out-group comparison) для установления направления эволюционного изменения признаков в явном виде и под специальным названием „ex-group comparison“, приведен еще Россом (Ross, 1937; цит. по: Morse, White, 1979). В качестве блестящего примера реконструкции филогении рецентных организмов, сделанной задолго до 1-го издания работы Хеннига (Hennig, 1950), можно сослаться на широко известную и, в частности, специально отмеченную в руководстве по систематике Майра (1971, с. 109) работу Миченера (Michener, 1944) по морфологии, филогении и классификации пчел (надсемейство *Apoidea*).

Заслуга Хеннига, которую не следует умалять, состоит в логически строгом приведении, обсуждении и упорядочении методов и критериев анализа признаков и выявления сестринских групп, в методологическом обосновании филогенетического анализа. Много Хенниг внес полезного и в методику реконструкции филогении. В частности, оказалось важным сделанное им строгое разделение отношений родства и сродства, доказательство того, что предком может выступать только вид, а не надвидовой таксон. Получили распространение и некоторые отсутствовавшие ранее термины, например „*синапоморфия*“ (наличие у таксонов продвинутого признака, который унаследован ими от их непосредственного общего предка) и „*сестринские группы*“ (2 группы, имеющие друг с другом более недавнего общего предка, чем с какой-либо 3-й группой, и поэтому обладающие хотя бы 1 синапоморфией, которой нет у них с какой-либо 3-й группой).

Характеристика хенниговой кладистики, приводимая ниже в виде 8 постулатов, составлена на основе позиции ее создателя и,

как правило (кроме постулата 4), без указания на отличия во взглядах многих его последователей; к некоторым из них мы вернемся в конце раздела.

1. Отношения между видами, на которых построены их классификации, — *кладогенетические* (генеалогические), т. е. отношения, отражающие относительную недавность, современность (по числу имевших место ветвлений) общего происхождения и выявляемые по наличию синапоморфий у родственных видов. Лишь кладогенетические отношения дают строгую научную основу для объективной классификации. Изучение сродства необходимо только для выявления родства. Оценка степени сродства (и различия как дивергенции) ненаучна из-за невозможности создания соответствующих объективных мер (Hennig, 1966, p. 23). Кроме того, игнорирование степени сродства между видами и их группами при их классификации позволяет избежать двусмысленности, неизбежной при использовании двух различных типов отношений. Все этапы построения схемы кладогенетических отношений *требуют* эволюционных представлений, все понятия и критерии — эволюционной интерпретации.

2. Концепция биологического вида как таковая не отвергается, но она не является необходимой в кладистике. Кладистический вид — это минимальная группировка организмов („семафоронтов“ — носителей признаков; Hennig, 1966, p. 6), отличающаяся от ближайшей (сестринской) группировки по наличию хотя бы одной аутапоморфии хотя бы у одной из этих сестринских группировок (см. также: Wiley, 1978, 1979s, 1980, 1981; Cracraft, Eldredge, 1980; Cracraft, 1983b; Donoghue, 1985; иной взгляд: Løvtrup, 1979). Вид является исторической реальностью как *одиночная родословная линия* и имеет следующие временные пределы: „границы вида в продольном сечении должны, следовательно, определяться двумя процессами видообразования: один — благодаря которому этот вид возник как независимое репродуктивное сообщество, другой — вследствие которого потомки этой начальной популяции прекратили существование в качестве гомогенного репродуктивного сообщества“ (Hennig, 1966, p. 58).

3. Концептуально-графическая основа классификации — *кладограмма* (авторы термина: Camin, Sokal, 1965; Mayr, 1965b), т. е. древовидная структура, показывающая характер ветвления родословных (паттерн и направление). В отличие от филограммы кладограмма представляет собой не упрощенную схему исторического развития группы, а лишь совокупность условных линий, соединяющих попарно сестринские виды и сестринские группы видов (подробнее см. раздел 2.2 и начало данного раздела). Сестринские группы выявляются на основе синапоморфий, для чего определяются гомологии и направления эволюционного изменения признаков (обсуждение различных критериев в рамках кладистики см.: Marx, Rabb, 1970, 1972; Nelson, 1973b; Bonde, 1977; De Jong, 1980; Arnold, 1981; Fortey, Jeffries, 1982 и др.) Иными сло-

вами, кладограмма — это *схема синапоморфий*. Так как данные о степени сходства и различия принципиально не привлекаются, отношения „предок—потомок“ объявляются невыясняемыми. Следовательно, узлы (ноды) кладограммы, условно рассматриваемые как гипотетизированные предки, не могут быть идентифицированы среди каких-либо рецентных или анцестральных видов (см. также: Engeltmann, Wiley, 1977). Линии (интерноды), ведущие к конечным таксонам кладограммы не специфицируются как родословные (Hennig, 1966, fig. 14, 15), т. е. сестринскими считаются и виды, фактически находящиеся в отношении „предок—потомок“, так как одновременное существование материнского и дочернего видов не допускается (Hennig, 1966, p. 44, 72; см. постулат 2 выше).

В связи с этим возникает следующее логическое противоречие. Как правило, в качестве конечных таксонов в кладистическом анализе выступают не виды, а надвидовые таксоны, так как из-за комбинативной изменчивости видов, особенно распространенной в крупных родах, выявление родственных отношений между видами сталкивается с большими, часто непреодолимыми трудностями. Если среди конечных надвидовых таксонов (например родов, установленных традиционными методами) имеются парафилетические, то они будут изображены на реконструированной кладограмме как голофилетические. На рис. 5 показано схематически, как

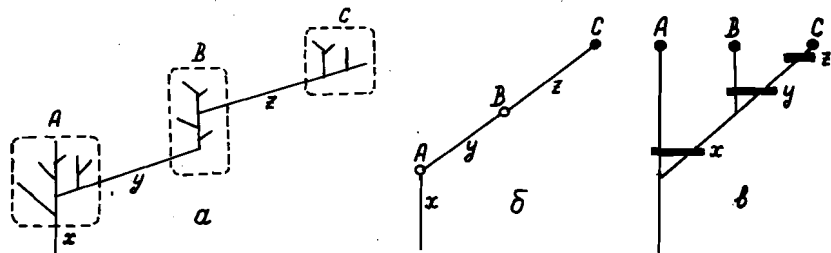


Рис. 5. Иллюстрация появления псевдоголофилетических таксонов на кладограмме (на примере 3 родов, взятых для кладистического анализа в качестве конечных таксонов):

а — истинная (неизвестная) филогенеза на видовом уровне, б — филогенеза на родовом уровне (парафилетические роды А и В показаны в качестве предковых таксонов), в — кладограмма на родовом уровне (все 3 рода показаны как голофилетические таксоны. А и В — парафилетические роды, С — голофилетический род; x — признак, который дает синапоморфию для группы ABC, y — то же для группы BC, z — то же для видов рода С. Черные прямоугольники — синапоморфии на кладограмме в, здесь z выступает как аутопоморфия)

это может получаться. Рисунки, аналогичные рис. 5в, приведены Хеннигом (Hennig, 1966, fig. 24—27) для иллюстрации скоррелированности двух трансформационных рядов признаков (морфокинов). Комментируя их различные варианты, Хенниг (Hennig, 1966, p. 97—99) подчеркивал, что такие группы, как А и В на рис. 5в не могут считаться монофилетическими (в смысле голофилетическими) без дополнительных признаков, которые бы указывали на наличие аутопоморфий для каждой из них (или синапоморфий для их членов). Но как поступать иначе, чем это показано на рис. 5, в, когда таких аутопоморфий нет в действительности или они неизвестны, Хенниг, естественно, не сообщил. Все дело в том, что для изображения реально существующего предкового вида или „предкового“ надвидового таксона, из недр которого произошли другие, в рамках кладистического подхода нет иного способа, чем как в форме сестринской группы по отношению к своему потомку.

Такими (назовем их *псевдоголофилетическими*) группами, т. е. изображенными как голофилетические, но не подкрепленными синапоморфиями, изобилуют очень многие из опубликованных кладограмм, причем в классификациях они рассматриваются так же, как и кладистически законные таксоны. В качестве особенно яркого примера сошлемся на кладистическую классификацию 10 родов антилоп (*Bovidae: Alcelaphini*), разработанную Врба (Vrba, 1979, fig. 1). В ней псевдоголофилетическими оказались 5 родов, из которых 3 образовали таксоны более высокого ранга: „supergenus“, „hypergenus“ и „subtribe“.

На кладограмме могут быть показаны (и „считаны“) те изменения признаков, которые образуют синапоморфии. Вымершие таксоны не могут вводиться в кладограмму и классификацию рецентных организмов, точнее кладограммы и классификации строятся только для *одновременно* живущих или живших организмов, в том числе и для ископаемых одного стратиграфического слоя (возраста).

4. Все понятия о явлениях и отношениях, входящих в процедуру выявления кладогенетических отношений — гомология, паттерн состояний и полярность признака (морфокины), синапоморфия, точка ветвления, сестринские группы, монофилетическая группа — имеют *теоретические определения* (дефиниции), основанные на эволюционной интерпретации. Монофилетическая группа понимается в узком смысле — как *голофилетическая* (см. раздел 2.2), т. е. включающая всех потомков предкового вида (Hennig, 1966, p. 73). Выявление этих явлений и отношений осуществляется так же, как и в эволюционной систематике.

Хенниг скептически относился к логическим и индуктивным критериям (таким, как принцип экономности и критерий „сравнения с внешней группой“), которые к тому времени еще не были достаточно четко сформулированы. Вместе с тем он верно писал: „чем больше признаков, определенно интерпретируемых как синапоморфные, присутствует у ряда различных видов, тем более обоснованным является допущение, что эти виды образуют монофилетическую группу“ (Hennig, 1966, p. 121). Не придают особого значения принципу экономности и последовательные сторонники Хеннига (например: Arnold, 1981), как и эволюционные систематики. Выдвижение этого принципа на первый план и его использование в качестве решающего правила (см. раздел 5) характеризуют паттерн-кладистику (раздел 3.3) и количественную филистику (раздел 4). Поэтому позиция многих кладистов (ссылки см. во введении раздела 3.3), которые придают принципу экономности важное значение, но не признают (в отличие от паттерн-кладистов) необходимость эволюционной интерпретации кладогенетических отношений, может быть расценена как промежуточная между хенниговой кладистикой и паттерн-кладистикой.

5. Классификации как таковой в природе не существует, но существуют отношения родства между видами, отображаемые кладограммой, из которой непосредственно выводится классификация как единственная и объективная. Кладограмма полностью *отражена* в классификации, являясь фактически ее графическим изображением, и поэтому полностью *восстановима* из классификации: „система есть средство для представления филогенетических [кладогенетических, — Ю. П.] отношений видов (преимущественно ныне живущих видов) так точно и ясно, как это возможно“ (Hennig, 1966, p. 44); „оба типа представления [т. е. кладограмма и иерархическая классификация, — Ю. П.] точно эквиваленты и конвертируемы“ (Hennig, 1974, p. 294; 1975, p. 256).

6. „Естественный„ таксон — это голофилетическая группа видов: „виды, включенные в каждый таксон, должны быть выводимы из общего стволового вида и... ни один вид, произошедший от этого стволового вида не может быть помещен вне этого таксона“ (Hennig, 1966, p. 71; см. также определение монофилии Хеннигом в разделе 2.2.); „парафилетические группы... не обладают ни реальностью, ни индивидуальностью“ (Hennig, 1966, p. 146). При этом „естественность“ таксона не зависит ни от его фенетической компактности, ни от величины гнатуса с соседними таксонами — отношений, не имеющих объективной меры и не включаемых в процедуру выведения кладистической классификации (Hennig, 1966, p. 156). Таким образом, „естественность“ классификации означает, во-первых, *историческую реальность* таксонов, которой, по мнению Хеннига обладают лишь голофилетические группы (в действительности, исторически реальными, как цельные сегменты филогенетического дерева, являются и парафилетические группы, поэтому их „поражение в правах“ носит произвольный характер; см. раздел 2.2.); во-вторых, что относительные ранги таксонов прямо указывают *относительную недавность* (по числу имевших место делений) их общего предка (в действительности такое соотнесение рангов мало что отражает, учитывая условность разделения изменений признаков, связанных и не связанных с ветвлением, см. раздел 2.1).

7. Анализ признаков ограничивается установлением синпоморфий для выявления сестринских видов и их групп. При этом, как и в эволюционной систематике, важно устранить ложные указания на кладистические связи, даваемые параллельной изменчивостью, конвергенциями и реверсиями (Hennig, 1966, p. 93, 117—132 и др.). И хотя Хенниг справедливо пишет, что „филогенетическая систематика пытается добиться соответствия со всеми имеющимися признаками“ (Hennig, 1966, p. 132), особое доверие получают более „надежные“ признаки (Hennig, 1966, p. 116), в том числе те, которые подкрепляют друг друга (Hennig, 1966, p. 121, 122). Иными словами, признакам *априорно* (и апостериорно) придается разный вес в кладистическом анализе, особенно при наличии конфликта в их указаниях на отношения сестринских групп (см. также: Agnold, 1981).

8. Классификация является *зеркальным отражением* кладограммы, а следовательно, в такой же степени научной и объективной (как научная гипотеза), как и кладограмма. Поэтому построение классификации представляет собой рутинную процедуру, не допускающую ни субъективизма, ни компромиссов. „Искусство“ систематика, таким образом, ограничивается формулированием плодотворных гипотез о кладогенетических отношениях (Hennig, 1966, p. 130). „Задачей филогенетической систематики является конструирование системы, которая содержит только монофилетические [здесь и далее — голофилетические, — Ю. П.] группы, в то же время — представляет все выявленные сестринские группы...

ее задачей является выражение отношений между всеми сестринскими группами: каждая монофилетическая группа вместе со своей сестринской группой (или группами) образует (и образует только с ними) монофилетическую группу более высокого ранга“ (Hennig, 1966, p. 139). Полное отражение кладограммы в классификации достигается приданием сестринским группам одинакового таксономического ранга и фиксированием каждого ветвления в виде таксона более высокого ранга, чем ранг пары сестринских групп, образовавшихся в результате этого ветвления (разделения стволового вида). Такой порядок придания относительных рангов получил название правила *субординации*. Абсолютный ранг крупных таксонов необходимо связать только с их возрастом, „чтобы отказаться от последнего типологического компонента филогенетической системы“ (Hennig, 1966, p. 190).

Критическому анализу кладистики посвящено много публикаций. При этом основные ее недостатки были вскрыты финским энтомологом Туомикоски (Tuomikoski, 1967) уже через год после появления английского издания книги Хеннига. С позиций эволюционной систематики в дискуссиях приняли участие почти все авторы, указанные в разделе 1.2 (в качестве наиболее важных работ можно назвать следующие: Hull, 1970, 1980; Johnson, 1970; Ashlock, 1974, 1980; Mayr, 1974; Hecht, 1976; Szalay, 1977; Charig, 1982; Panchen, 1982). С резкой критикой кладистики выступили и фенетики (Colless, 1967b; Sokal, Sneath, 1973; Sokal, 1975, 1983e; McNeill, 1980, 1982b; Sneath, 1983, и др.). В данном разделе мы ограничимся кратким обсуждением одного из практических недостатков кладистики.

Для полного отражения кладограммы в классификации требуется огромное число рангов и названий таксонов (некоторые подсчеты см.: Sokal, 1975; Nelson, 1978b; Panchen, 1982). Так, при выведении классификации из строго симметричной кладограммы (см. рис. 2а, б) с N конечными таксонами требуется число рангов равно $\log_2 N$, а из крайне асимметричной (гребневидной; рис. 2, в) — $N-1$. Учитывая, что частоты типологических типов кладограмм (и филограмм) соответствуют модели простого марковского процесса дихотомического ветвления (Savage, 1983; об ожидаемой асимметрии деревьев см. также: Harding, 1971, 1974, Farris, 1976a), за оценку числа рангов для больших реальных (умеренно асимметричных) кладограмм можно принять среднюю геометрическую приведенных выше формул. Тогда, например, для отображения в классификации всех кладогенетических отношений только известных видов животных (около 1 млн видов) требуется не менее 1000 рангов. Число необходимых надвидовых таксонов для фиксирования дихотомической иерархии N видов независимо от топологии кладограммы равно $N-1$.

Все это ведет не только к громоздкости классификаций [даже если вместо названий рангов применять цифровые коды, как это сделал, например, Хенниг (Hennig, 1981) в системе насекомых], но и к трудности их запоминания и необходимости введения массы новых названий. Не менее серьезным недостатком кладистической классификации является ее нестабильность. Даже небольшие изменения в кладограмме (в том числе включение новых видов), особенно касающиеся основных ветвлений, могут потребовать переименования и изменения рангов многих таксонов в классификации, которая построена строго по правилу субординации, введенному Хеннигом (см. постулат 8).

Чтобы избежать этих недостатков, многие кладисты (Nelson, 1972b, 1974, 1978b; Løvtrup, 1973, 1975, 1977; Cracraft, 1974; Griffiths, 1974a, 1974b, 1976; Farris, 1976b; Schlee, 1976, 1981; Wiley, 1976, 1979b, 1981; Bonde, 1977; Patterson, Rosen, 1977; Patterson, 1978, 1980, 1981, 1982a, 1982b; Vrba, 1979; Rieppel, 1980a; Hill, Crane, 1982, и мн. др.), легко отказываясь от субординации рангов сестринских групп, рекомендуют для оформления классификаций использовать правило следования (sequencing), согласно которому одинаковый ранг можно присваивать не только двум сестринским группам, но и многим другим, последовательно к ним присоединяющимся на кладограмме. Используя это правило (например, для 8 таксонов, кладогенетические отношения которых показаны на рис. 2, в), вместо 7 рангов, необходимых для классификации по правилу субординации, можно ограничиться всего одним. Возраст групп также оказался неудобным для определения их абсолютного таксономического ранга; кроме того, он обычно неизвестен.

Однако эти авторы продолжают писать о „научности“ и „объективности“ кладистических классификаций (по сравнению с эволюционными), хотя не могут не отдавать себе отчета в том, что применение правила следования вводит существенный субъективный элемент при решении, какие ветвления отражать в классификации, а какие нет. Причем для принятия подобных решений ими привлекается в неявном (точнее неакцентированном) виде анагенетический компонент филогении. По таким классификациям уже нельзя восстановить те кладограммы, которые были их источником, и из каждой кладограммы с помощью правила следования можно получить несколько разных классификаций.

Следующий шаг на пути сближения с эволюционной систематикой, который делает большинство авторов, перечисленных двумя абзацами выше (кроме Нелсона, Крэккрафта и Лёвтрупа), — это включение ископаемых форм в кладистический анализ наравне с recentными, причем Бонд (Bonde, 1977, p. 771) и Уайли (Wiley, 1979b), продолжая считать себя кладистами, даже утверждают возможность их идентификации в качестве предков, которые по определению являются парафилетическими группами. Таким образом, развитие кладистики, связанное с практическим применением

провозглашенных ею принципов, естественно привело в большинстве работ к отказу от многих постулатов Хеннига, относящихся к классификации. Фактически единственным отличием „стыдливо эволюционных“ классификаций современных кладистов от собственно эволюционных является непризнание парафилетических групп в качестве таксонов. Однако это непризнание кладистов носит, скорее, декларативный характер и направлено больше на то, чтобы подчеркнуть свое отличие от сторонников „субъективной“ и „эклетичной“ (в общем, совсем „плохой“) эволюционной систематики. На практике же кладисты при решении трудных узлов в кладограммах и для обоснования традиционно принятых монофилетических таксонов часто вынуждены привлекать весьма сомнительные синапоморфии; от чего свободны эволюционные систематики.

3.3. Паттерн-кладистика

Как логическое развитие идей Хеннига о строго научной классификации организмов в конце 70-х годов „группой кладистов“ — как пишет Битти (Beatty, 1982, p. 33), — разочарованных в эволюционных теоретизированиях, была создана фактически новая таксономическая школа.

Она получила названия „трансформированной“ (Patterson, 1980) и „методологической“ (Hill, Crane, 1982) кладистики, „систематики естественного порядка“ (Charig, 1982) или „паттерн-кладистики“ (Beatty, 1982). Мы предпочтем последний термин по следующим причинам. Во-первых, он лучше других отражает основную цель этой школы — поиск естественного иерархического паттерна видов и их групп. Во-вторых, он прямо указывает на основной метод — операциональные паттерн-критерии (вместо гипотетико-дедуктивного метода хенниговой кладистики). В-третьих, он короток и удобен в этимологическом смысле, позволяя легко выводить производные понятия, такие как паттерн-кладограмма, паттерн-кладист и др.

Предтечей паттерн-кладистики можно считать Эрлиха (Ehrlich, 1964), который, проанализировав такие задачи систематики, как описание разнообразия жизни, выявление генетических и филогенетических отношений между организмами, способствованию пониманию эволюционных процессов, пришел к выводу об их неосуществимости. Поэтому Эрлих считал, что „будущее таксономии“ — в поиске паттернов структуры в многомерных системах, как биологических, так и небиологических“. Сходные мысли еще раньше высказывал Любищев (1923, 1968; см. также: Lubischew, 1963, 1969), но он, кроме того, отрицал естественность именно иерархической системы.

Становление паттерн-кладистики в качестве самостоятельного направления обычно связывают с выходом в свет статьи Платника (Platnick, 1980) „Философия и трансформация кладистики“. Однако основные принципы паттерн-кладистики провозглашены ее лидерами несколько ранее (Cracraft, 1978, 1979; Nelson, 1978a, 1978b, 1978d, 1979; Platnick, 1978b; Platnick, Gaffney, 1978;

Eldredge, 1979a; Gaffney, 1979). Позднее позиция паттерн-кладистики излагалась в 2 книгах (Eldredge, Cracraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981) и нескольких важных статьях (Cracraft, 1981, 1983a; Brady, 1982b; Plantick, 1982; Jeffrey, 1983; Sober, 1983a, 1983b и др.).

Кроме того, ряд авторов (Andersen, 1978; Patterson, 1978, 1980, 1981, 1982a, 1982b; Wiley, 1979a; Rieppel, 1980a, 1980b; Crisci, 1982, 1983, 1984; Friday, 1982; Duncan, 1984; Dupuis, 1984 и др.) занимает позицию, промежуточную между хенниговой и паттерн-кладистикой. Они не отказываются от необходимости привлечения эволюционных данных и интерпретаций, как это делают паттерн-кладисты, но в отличие от хеннигистов считают основным методом установления кладистических отношений применение принципа экономности.

Охарактеризуем паттерн-кладистику по 8 постулатам, выделенным с целью сравнения основных таксономических школ (см. раздел 2.3).

1. Тип отношений между видами и надвидовыми таксонами, на котором построены их классификации, — *сходство по уникальным* для данной группы организмов признакам. Все этапы таксономической процедуры, все используемые понятия и критерии принципиально *не включают* какие-либо эволюционные представления и интерпретации, которые, по мнению паттерн-кладистов, не могут быть тестированы в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом и лишь привносят в систематику элементы субъективизма и произвола. Поэтому всем терминам, введенным Хеннигом, в паттерн-кладистике придается иной смысл, и мы их будем по возможности избегать при ее характеристике.

2. Концепция биологического вида отвергается как требующая привлечения эволюционных механизмов. Эволюционное представление о виде как о родословной также не привлекается, поэтому определение вида носит чисто *операциональный* характер: вид — это минимальная совокупность организмов, обладающих хотя бы одним уникальным признаком, внутри которой нет какого-либо паттерна более мелких единиц.

3. Концептуально-графическая основа классификации — специального вида кладограмма, которую назовем *паттерн-кладограммой* („synapomorphogram“; по: Sneath, 1982). Она показывает „естественный иерархический паттерн вложенных (nested) друг в друга пар сестринских видов и их групп“, отражающий „естественный паттерн вложенных уникальных признаков“, называемых также „новшествами“ (novelties). Сестринские виды и их группы выявляются по совместному обладанию ими одними и теми же уникальными признаками. Уникальным состоянием считается более редкое по сравнению с альтернативным (генерализованным) состоянием признака, не встречающееся во внешней (на каждом уровне анализа) группе или менее распространенное в онтогенезе (подробнее о критериях полярности признака в паттерн-клад-

стике см. в разделе 5.1). При этом обладание уникальным состоянием („синапоморфия“) интерпретируется как наличие признака (появление „новшества“), а обладание более генерализованным состоянием („симплезиоморфия“) — как отсутствие признака. В случаях противоречий в указаниях на сестринские группы со стороны разных „уникальных“ признаков принимается то группирование, в пользу которого „высказывается“ больше признаков. Противоречащие им „синапоморфии“ объявляются ложными, являющимися следствием параллелизмов. Из нескольких конкурирующих паттерн-кладограмм предпочитается наиболее „экономная“, т. е. такая, которая содержит меньше всего параллелизмов и других гомоплазий. Таким образом, паттерн-кладограмма является *схемой расположения „новшеств“*. Ее линии не интерпретируются как родословные, а узлы не обозначают гипотетизированных предков. Как и в обычной кладограмме, отношение „предок—потомок“ не изображается, и вымершие таксоны не рассматриваются на одной схеме вместе с рецентными.

4. Все понятия о явлениях и отношениях, входящих в процедуру построения паттерн-кладограммы, лишь *формально* имеют теоретические определения. Вне эволюционной интерпретации эти понятия лишились своего содержания и самостоятельного значения. Так, ключевые понятия „гомологии“, „синапоморфии“ и „монофилии“ (принимается в узком смысле, как голофилия) в паттерн-кладистике полностью *совпадают*, так как без привлечения широкого круга эволюционно интерпретируемых данных они определяются посредством друг друга: „гомология“ — как идентичность уникального признака, которым обладают члены монофилетической группы (напомним, что обладание „неуникальным“ признаком интерпретируется как отсутствие признака, см. 3-й постулат; поэтому проблемы выяснения гомологии между „признаком“ и его „отсутствием“ просто не существует); „синапоморфия“ — как обладание гомологичным признаком членами монофилетической группы; „монофилия“ — как свойство группы, члены которой обладают гомологичным признаком. Фактически „тестирование“ гипотез сводится к применению таких *логических* и *индуктивных* критериев, как паттерн-критерий „сравнение с внешней группой“ и аналогичный онтогенетический критерий Нелсона — для выявления уникальных признаков, и принцип экономности в своей примитивной форме (как „голосование большинством голосов“) — для установления сестринских групп (см. 3-й постулат).

5. Иерархическая система (как паттерн структуры) организмов *существует* в природе, она отображается в паттерн-кладограмме. Однако для построения „удобных“ классификаций допускается отражать в них не все ветвления в паттерн-кладограммах, т. е. отношение между кладограммой и классификацией *может не быть* взаимно однозначным. Принципы принятия решения о том, какие пары сестринских групп оформлять созданием таксона, а какие — нет, лидерами паттерн-кладистики не конкретизируются.

6. „Естественность“ таксона (как голофилетической группы видов, находимой на паттерн-кладограмме чисто топологически) основана на его *существовании* в „естественном паттерне структуры организмов“. „Естественность“ таксона не связана ни с его исторической реальностью как родословной (хотя такая интерпретация не исключается в принципе), ни его фенетической компактностью и величиной гиагуса с соседними таксонами. Таксоны являются *классами*, которые полностью определяются признаками, характеризующими их члены. Парафилетическая группа не может образовывать таксон, так как ее члены характеризуются отсутствием признака (см. 3-й постулат).

7. Априорно всем признакам придается *равный вес*, чтобы избежать субъективизма при их взвешивании и нетестируемых представлений об эволюционных механизмах. *Апостериорное* взвешивание осуществляется в неявном виде, когда принимаются те гипотезы о сестринских группах, которым противостоит наименьшее число противоречащих „синопоморфий“. При этом признаки, указывающие на такие „синопоморфии“, отбрасываются, т. е. больший вес придается признакам, входящим в крупные плеяды совместимых и скоррелированных признаков. Другой способ апостериорного взвешивания — элиминирование несовместимых признаков при выведении согласованной паттерн-кладограммы из нескольких первичных, построенных по разным наборам признаков (подробности см.: Nelson, Platnick, 1981, p. 305—323).

8. Процедура перевода паттерн-кладограммы в классификацию соответствует подходу Хеннига, но возможны и послабления (см. 5-й постулат). Кроме того, выведение классификации в рамках паттерн-кладистики можно упрощенно описать, минуя этап построения концептуально-графической основы, непосредственно в понятиях известной в индуктивной логике дихотомии *a*-группы и \bar{a} -группы („ \bar{a} “ читается „не-*a*“). При этом совокупность классифицируемых объектов разбивается на 2 группы, одна из которых состоит из объектов, обладающих некоторым признаком *a*, а другая — из объектов без этого признака. Затем каждая из полученных групп разбивается на 2 подгруппы по присутствию/отсутствию других признаков и т. д. При этом \bar{a} -группы на всех уровнях автоматически становятся парафилетическими по определению. Поэтому основную свою задачу паттерн-кладисты видят в том, чтобы \bar{a} -группы превратить в *a*-группы как путем нахождения новых признаков, так и с помощью такой формулировки известных признаков, чтобы они одним из своих состояний характеризовали членов \bar{a} -группы как бы присутствием уникального признака (подробнее см.: Eldredge, Cracraft, 1980, p. 158—165).

Паттерн-кладисты, стремясь получить „строго научные“ классификации отказались от всяких „эволюционных и филогенетических спекуляций“. При этом они лишились не только возмож-

ности привлекать широчайший круг биологических данных об организмах — данных, которые имеют смысл, только будучи проанализированными эволюционной идеей, но и потеряли тот необходимый гипотетический элемент, вокруг которого только и возможно нормальное развитие научной мысли в русле гипотетико-дедуктивного метода. С этим методом, вопреки претензиям паттерн-кладистов, не имеет ничего общего разработанная ими процедура принятия решений на основе принципа экономности, что будет специально обсуждаться в разделе 5.

3.4. Сопоставления таксономических школ в порядке возрастания научного оптимизма

Соотношение между основными таксономическими школами часто представляется в виде частично вписанных кругов Эйлера: в центральный круг, изображающий эволюционную систематику, с разных сторон заходят круги „фенетика“ и „кладистика“. В такой схеме подчеркивается синтетический или промежуточный характер эволюционной систематики, учитывающей и сходство между видами (как и фенетика), так и их родство (как и кладистика).

Однако более эффективным представлением отношений между основными школами систематики, по крайней мере для целей их методологического анализа, является соотношение, которое можно условно назвать „*линейным порядком возрастания научного оптимизма*“. Такой порядок, намеченный Халлом (Hull, 1980) для 3 школ, развивается здесь для всех 4, с расширением числа привлекаемых для его иллюстрации параметров. Он исходит из обоснованного в предыдущих разделах утверждения, что постулаты каждой школы строго логически увязаны друг с другом и закономерно вытекают из принятого за основу каждой школой типа отношений между таксонами. В этом смысле нельзя согласиться с мнением Майра (Mayr, 1982, p. 229) о том, что такие положения кладистики, как принцип дихотомии, отрицание возможности одновременного существования предкового и дочернего видов, придание сестринским группам одинакового ранга являются произвольными. В действительности все они выступают в качестве методологических принципов, последовательно отражающих процедуру построения такой классификации, которая бы включала только кладогенетический компонент филогении. Многие критики численной фенетики также не понимают, что априорное равенство признаков — это не произвольный и преодолимый ее прием, а логически необходимый принцип реализаций всей программы этой школы (см. раздел 5.2).

Как было показано в разделе 2.1, необходимым этапом и компонентом эволюционной систематики является реконструкция филогении. Она основана на выявлении целого ряда явлений и отношений, из которых для адекватности сопоставления разных школ выделим 6 следующих: 1) гомология признаков; 2) паттерн

состояний признака, т. е. отношения между его состояниями (когда их больше двух), которые могут быть показаны на графике типа неориентированного дерева — дендрита (определение см. в разделе 4.1); 3) направление эволюционного изменения признака, т. е. его полярность; 4) паттерн ветвления как кладогенетический компонент филогении; 5) анагенетический компонент филогении, т. е. количество изменений признаков вдоль ветвей филограммы с учетом их „важности“ для отражения характера и темпов соответствующих эволюционных изменений; 6) как следствие предыдущего пункта — отношение „предок—потомок“, со спецификацией предков из числа известных вымерших или рецентных видов в нодах (узлах) или на интернодах (родословных линиях) филограммы.

Сторонники хенниговой кладистики основываются на выявлении первых 4 типов отношений; возможность объективной оценки анагенетического компонента филогении и выявления отношения „предок—потомок“ ими отвергается. Паттерн-кладистика идет еще дальше: в ней отвергаются все эволюционные данные и интерпретации, а следовательно, возможность выявления направления эволюционных изменений признаков и эволюционных актов разделения видов, обозначаемых точками ветвления; для достижения ее основной цели (выяснение „естественного порядка“ таксонов, соответствующего наиболее экономному распределению признаков по таксонам) достаточно знать лишь паттерны гомологичных признаков. Наконец, в численной фенетике достаточно лишь подразумевать формальную (или операциональную) гомологию мелких и обычно количественных признаков, по которым сравниваются виды для получения оценок сходства между ними; прочие отношения рассматриваются как субъективные и спекулятивные.

Результаты такого сопоставления основных таксономических школ по 6 параметрам можно выразить следующим рядом в порядке возрастания „научного оптимизма“:



Естественно, что возрастание числа параметров, которые необходимо выявить, делает концептуально-графические схемы соответствующих школ более неопределенными и труднее создаваемыми. Так, филограммы наиболее неопределенны, но именно они содержат больше всего информации. Как будет показано в гото-

вящихся к печати частях II и III данной работы и отчасти ниже в разделе 5, основные таксономические школы в общем располагаются в такой же последовательности и в отношении их соответствия научному методу, под которым я подразумеваю гипотетико-дедуктивный метод.

4. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ФИЛЕТИКА

4.1. Общая характеристика

Кладистика или филетика? Другим (помимо паттерн-кладистики) направлением логического развития хенниговой кладистики, связанным с ее формализацией и „объективизацией“, стала разработка нескольких математических методик автоматизированных процедур построения кладограмм, но в отличие от паттерн-кладистики это направление не ставит перед собой цели выявить „новшества“ (т. е. определить направление эволюции признаков) и не выдвигает соответствующих методов — при необходимости данные о полярности признаков могут быть введены в процедуру, но они задаются извне. Другое отличие от паттерн-кладистики заключается в том, что все методы рассматриваемого направления, даже если при их реализации различаются плезио- и апоморфные состояния признаков, все состояния включают на равных основаниях в процедуру построения дендрограммы. В структуру методов направления не входят также ни выявление гомологий признаков, ни определение и формулировка их состояний — они вводятся в его процедуру в готовом виде (на основе традиционных подходов).

Большинство авторов называет это направление „численной кладистикой“ (numerical cladistics). Такое мнение поддерживается также недвусмысленными заявлениями о своей приверженности кладистическим принципам классификации (чаще всего принципам паттерн-кладистики), высказываемыми некоторыми лидерами направления. Например, взгляды Фарриса (Farris, 1968, 1976b и др.) о парафилетических таксонах соответствуют Хеннигу (хотя отношение Фарриса к рангам такое же, как у эволюционных систематиков). Вместе с тем многие исследователи (например: Farris, 1967, 1968; Kluge, Farris, 1969; Eades, 1970; Schlee, 1975; Penny, 1976, 1982b; Maddisson et al., 1984) используют термин „численная, или количественная, филетика“ (quantitative phyletics), который предпочитает и автор настоящей статьи. Действительно, это направление значительно ближе к эволюционной систематике (и филогенетике), чем к кладистике. Обсудим этот вопрос подробнее.

В основе всех методов количественной филетики лежит в том или ином виде *принцип экономности*, который хотя и реализуется разными методами неодинаково, означает стремление связать анализируемые таксоны таким образом, чтобы минимизировать число необходимых для этого изменений признаков, т. е. построить схему, отображающую минимальную эволюцию вдоль всех ветвей.

В общем случае экономность (обсуждение и критику применения принципа экономности см. в разделе 5) достигается минимизацией числа параллелизмов, конвергенций и реверсий на дереве, т. е. гомоплазий, которые некоторые авторы называют также дубликациями (Penny, 1976, 1982b) и дискорданциями (Fitch, 1977c).

Однако „число изменений признаков“ и „эволюция вдоль ветвей дерева“ — понятия, непосредственно обозначающие анагенетический компонент филогении, который полностью игнорируется кладистами. Так, Фаррис (Farris, 1980, р. 513—514), полемизируя с Плэтником (Platnick, 1978b), в явном виде отрекается от платформы кладистики, настаивая на том, что плезиоморфии наравне с апоморфиями должны включаться в наиболее экономную структуру и предсказываться в классификациях.

Создатели многих методов количественной филоетики не без основания полагают, что их методы являются формализациями процедур эволюционных систематиков по реконструкции филогении и классификации. Прежде всего это касается Лекена (LeQuesne, 1968, 1972, 1982) и Штрауха (Strauch, 1984) — авторов методик, основанных на совместимости признаков (см. раздел 4.3), а также Истабрука (Estabrook, 1978, 1986) — создателя классификационной процедуры, названной им „выпуклой фенетикой“ (см. раздел 4.5). Основное достоинство процедур количественной филоетики заключается в том, что в отличие от численной фенетики при их реализации и графическом воплощении результатов не происходит утери информации о признаках.

Концептуально-графическая основа. Если в процедуру количественной филоетики вводятся данные о направлении эволюции в группе (в виде априорного указания полярности признаков или корня дерева; см.: Lundberg, 1972), то результатом применения соответствующих математических методов будет построение ориентированного (directed), или укорененного, дерева (rooted tree), т. е. *филограммы*, по форме вполне соответствующей концептуально-графической основе эволюционной классификации. Если такие данные не включаются (тогда все состояния признаков вводятся как равноценные), то строится дендрограмма более общего вида, а именно неориентированное (undirected), или бескорневое, дерево (unrooted tree), т. е. *дендрит*. Из-за широкого распространения параллелизмов и реверсий в эволюции организмов, некоторыми авторами (например: Farris, 1972, 1979a; Penny, 1976, 1982b; Meacham, 1984) рекомендуется строить именно бескорневые деревья. Их при необходимости можно переводить в филограммы путем апостериорного введения гипотез о полярности тех признаков, которые в процедуре количественного филоетического анализа установлены как консистентные кладистическому паттерну, или путем апостериорного указания на ту ветвь дерева, где предполагается нахождение его корня.

Дендрит часто неточно называют „сетью“, или „цепью“ (network), что не соответствует применению последнего термина

в теории графов (Felsenstein, 1983, р. 317); например, „сети“ (графы с замкнутыми циклами) больше подходят для изображения „сетчатой эволюции“, связанной с гибридизацией. Как и на филограмме, длина каждой ветви может быть поставлена в соответствие с числом изменившихся признаков и все изменения признаков на каждой ветви (интерноде) обычно (кроме группы методов, в которых измеряются „генетические расстояния“) могут быть считаны с дендрита. Этим схемы, строящиеся методами количественной филоетики, принципиально отличаются от фенограмм.

Соотношение дендритов и кладограмм. Число возможных дендритов строго связано с числом таксонов, включенных в анализ.

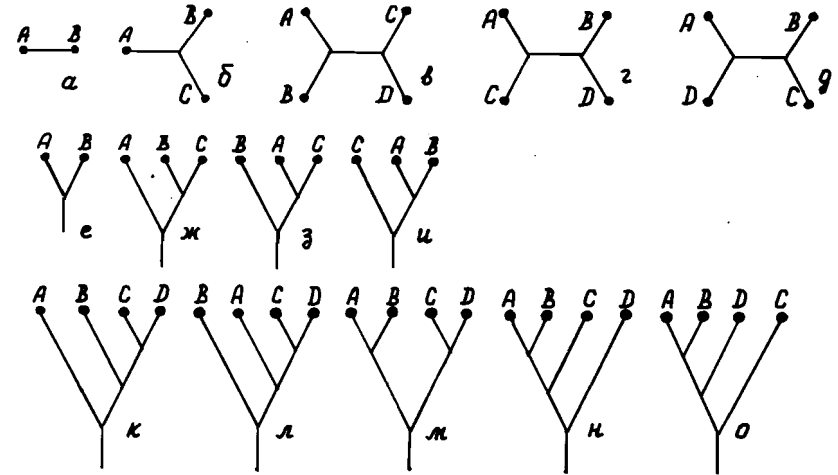


Рис. 6. Число дендритов и кладограмм
Пояснения см. в тексте

Так, для 2 таксонов возможен только 1 дендрит (рис. 6, а). 3-й таксон к нему можно присоединить только 1 способом, поэтому для 3 таксонов возможен тоже только 1 дендрит (рис. 6, б). 4-й таксон можно присоединить 3 способами (к 3 разным ребрам-интернодам), что дает 3 разных дендрита (рис. 6, в-д). 5-й таксон можно присоединить 5 способами к каждому из 3 дендритов для 4 таксонов и получить всего 15 дендритов. Число возможных разных дендритов (полностью решенных, т. е., например, без трихотомий) для N таксонов находится по следующей общей формуле (Lundberg, 1972):

$$\prod_{i=1}^{N-2} (2i-1).$$

Каждому дендриту соответствует несколько кладограмм, которые образуются идентификацией какого-либо из ребер дендрита в качестве корня. Так, для 2 таксонов возможна только 1 кладо-

грамма (рис. 6, е), для 3 таксонов — 3 кладограммы (рис. 6, ж-и), для 4 таксонов — 15 кладограмм (на рис. 6, к-о показаны в качестве примера кладограммы, выведенные из дендрита, изображенного на рис. 6, в). Число возможных кладограмм (полностью решенных, т. е., например, без трихотомий) для N таксонов находится по формуле (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967):

$$\prod_{i=1}^{N-1} (2i-1) = \prod_{i=2}^N (2i-3).$$

Сделанные выше расчеты числа дендритов касаются фактически графов с 1 компонентой — паттерна ветвления, т. е. графов, аналогичных кладограммам (но без направления), однако в количественной филетике в основном имеют дело с дендритами, аналогичными филограммам (но без направления), т. е. с графами, имеющими 2 компоненты — паттерн ветвления и длину ребер (соответствующую числу измененных признаков). Число таких дендритов еще больше, даже если учитывать возможность того, что у некоторых из них длина одного или нескольких (внешних или внутренних) ребер может быть равна нулю — при идентификации некоторых из гипотетических предков видами, введенными в анализ (т. е. как и в филограммах; см. рис. 4, раздел 3.2). Точные формулы представляют собой суммы чисел разных комбинаторных сочетаний (Phipps, 1976b; Felsenstein, 1978; Foulds, Robinson, 1980).

Равенство признаков. В отличие от эволюционной систематики, где реконструкция филогении в явном виде основана на анализе прежде всего наиболее важных и надежных признаков, методы количественной филетике с жесткой необходимостью, вызванной сугубо формализованным (и нереалистическим, см. раздел 5.2) подходом, требуют придавать всем признакам и всем их состояниям *a priori* равный вес. Это сближает количественную филетику с фенетикой. Правда, в обоих направлениях провозглашение принципа априорного равенства признаков в действительности носит формальный и отчасти декларативный характер, так как остается много возможностей неявного (скрытого) взвешивания при выборе и формулировке признаков и выделении их состояний (см. раздел 3.1 и 5.2).

Ряд методов количественной филетике (впрочем, как и фенетике) предусматривает формализованное взвешивание признаков *a posteriori* (Silvestri, Hill, 1964; Farris, 1969b, 1980; Kluge, Farris, 1969; Hogeweg, 1976; McNeill, 1980, 1983; Schuh, Polhemus, 1980; Neff, 1986; Shaffer, 1986; Wheeler, 1986), например, пропорционально величине группы, определяемой признаком, пропорционально его консистентности с полученной филогенией, константности внутри таксонов, скоррелированности (а также совместимости — см. раздел 4.3) с другими признаками. Иногда проводится и апостериорное взвешивание отдельных состояний признаков:

например, для признаков со многими состояниями последним придается вес пропорционально числу шагов, которые ведут к данному состоянию от „анцестрального“ (Maddison et al., 1984), а в некоторых методиках придается неравный вес изменению признака в том или ином направлении (см. ниже „экономность по Долло“ и др.).

Помимо априорного равенства признаков, другим методологическим принципом количественной филетике, сближающим ее с паттерн-кладистикой и резко ограничивающим ее возможности успешно и плодотворно решать задачи реконструкции филогении, является уже упомянутый выше принцип экономности (см. раздел 5.1).

Основные совокупности методов. Количественная филетика не является самостоятельной таксономической школой, так как в основном охватывает лишь математические методы построения дендритов и филограмм. Это направление в систематике не связано непосредственно с процедурами классификации (кроме „выпуклой фенетики“) и не включает в свою структуру в качестве аксиом или методологических правил большинство принципов и определений, выведенных выше в виде 8 постулатов для эволюционной систематики, количественной фенетики, хенниговой и паттерн-кладистики.

Количественной филетике посвящено огромное число публикаций, даже если не учитывать многочисленные таксономические работы, где использовались ее методы. Среди важных публикаций много сугубо специальных и математических статей, так как некоторые аспекты количественной филетике непосредственно связаны с такими интенсивно развивающимися областями математики, как комбинаторика и теория графов, от успехов которых во многом зависит и прогресс методов количественной филетике. Достаточно указать, что в процессе подготовки к написанию данного раздела автор ознакомился с почти 150 работами 63 авторов, которые лишь в небольшой части покрываются существующими обзорами (Felsenstein, 1979a, 1982, 1983; Coombs et al., 1981; Panchen, 1982; Penny, 1982b; Davis, 1985; Пименов, 1987).

Время возникновения количественной филетике датируется 1964 г., когда вышла в свет „пионерская“ работа Эдвардса и Кавалли-Сфорцы (Edwards, Cavalli-Sforza, 1964) с описанием метода реконструкции филогении по геным частотам (см. раздел 4.4). Однако большинство работ опубликовано за последние 10—15 лет, причем каждый год, а часто и каждый выпуск таких журналов, как „Systematic Zoology“, „Taxon“, „Mathematical Biosciences“, „Theoretical Biology“ и др., приносит важные и существенно новые теоретические и методические разработки. Для всех алгоритмов составлены пакеты компьютерных программ (например: WAGNER-78, CLINCH-5, DOLLO, BLOSYS-1, NTSYS, PHYSYS, PHYLYP, PAUP, CLADON, CLIQUE, POLYM, COMPOR), которые имеются как у их создателей, так и во многих специализированных вычислительных центрах США и некоторых других стран.

Отметим, что помимо широкого понимания „экономности“, при котором все методы количественной филетики выводят „экономные“ деревья, часто к методам „экономности“ в узком смысле относят лишь некоторые методы (экономность по Вагнеру, экономность по Кэймину—Сокэлу, экономность по Долло; см. раздел 4.2), которые противопоставляют методикам совместимости (см. раздел 4.3) и методам максимального подобия (см. раздел 4.4).

По целям и особенностям применения в рамках количественной филетики можно выделить следующие, достаточно самостоятельные методики или совокупности методов:

1) выведение максимально экономных деревьев по обычным признакам, т. е. по признакам с дискретными состояниями, соединенными паттерном;

2) нахождение наиболее вероятного дерева по непрерывным признакам;

3) установление паттерна „минимальной эволюции“ по замещениям в молекулярных последовательностях, т. е. по признакам, состояния которых не упорядочены паттерном;

4) реконструкция филогении по совместимым признакам;

5) „выпуклая фенетика“ — формализованная процедура выделения таксонов из максимально экономных деревьев;

6) сравнение дендрограмм разного типа и выведение согласованных (consensus) деревьев.

Специальных работ по сравнительному анализу разных методов опубликовано немного. Они будут рассмотрены в конце раздела 4.5. Некоторое сопоставление методов и их критические оценки делаются в соответствующих местах. Ряд авторов (например: Dupcap, 1984), исходя из существенных различий в результатах применения разных методов, считает целесообразным использование одновременно нескольких подходов для взаимной корректировки полученных реконструкций филогении. Хотя для большинства методов количественной филетики разработаны алгоритмы, работающие с признаками, представленными несколькими состояниями, следующее краткое обсуждение в основном ограничивается простейшим случаем, когда все признаки имеют только 2 состояния (x_1 и x_2).

4.2. Экономные деревья по признакам с дискретными состояниями, связанными паттерном

Экономность по Вагнеру. Описываемый ниже метод является наиболее распространенным из группы детерминистических методов глобальной экономности (т. е. по всему дереву сразу; см. терминологию: Rohlf, 1984), использующих признаки с дискретными состояниями, которые связаны паттерном отношений, т. е. прежде всего морфологические признаки. Идея метода восходит к работе Вагнера (Wagner, 1961) по систематике папоротников, которая появилась независимо от „филогенетического метода Хеннига“

и не включала специальных численных процедур. Соответствующие формализации и математические алгоритмы разработаны Фаррисом (Kluge, Farris, 1969; Farris, 1970; см. также: Farris et al., 1970; Lundberg, 1972), а для признаков со многими состояниями — Мицкевич (Mickevich, Johnson, 1976; Mickevich, 1983a).

Цель процедуры — получить дерево (филограмму или дендрит, в зависимости от введения или невведения данных о полярности признаков; см. выше), имеющие минимально возможную сумму длин всех ветвей (интернод). Длина каждой из ветвей равна числу признаков, претерпевающих изменение вдоль нее. Описываемый вариант называется „экономностью по Вагнеру“ (Wagner parsimony; см.: Felsenstein, 1983) или „простой экономностью“ (Maddison et al., 1984). Он исходит из возможности неоднократных и равновероятных изменений признака в обоих направлениях ($x_1 \rightarrow x_2$ и $x_2 \rightarrow x_1$) на одном и том же дереве, т. е. не накладывает ограничений на реверсии признаков. В этом наиболее популярном варианте получения экономных деревьев минимизируется, следовательно, как число параллелизмов и конвергенций, так и число реверсий.

Вычислительные проблемы. Наиболее экономное дерево для небольшого числа таксонов ($N \leq 5$) можно найти простым перебором всех возможных вариантов (об их числе см. раздел 4.1). Многие авторы, начиная с Вагнера (Wagner, 1961), так и поступают. В качестве одного из последних примеров можно привести работу Емельянова (1987); в ней проводятся подсчеты числа бинарных признаков, распределение которых соответствует каждой из 15 возможных кладограмм для 4 подсемейств цикадовых. Ссылки на известные алгоритмы полного перебора приведены Пенни (Penney, 1982b).

Для групп со многими таксонами используются компьютерные программы, основанные на алгоритмах Фарриса и Мицкевич (см. ссылки выше). Эти алгоритмы имеют итеративный характер и проводят ограниченный перебор вариантов с некоторыми оптимизирующими правилами „на доказательство путем исчерпания“ (см.: Penney, 1982b), однако их реализация имеет серьезные вычислительные проблемы. Так, с помощью алгоритмов находится лишь одно из многих (при достаточно большом числе таксонов) деревьев с одинаковой (минимальной) длиной (Colless, 1980; Jensen, 1981; Moss, 1983; Rohlf, 1984). Расчеты занимают очень много компьютерного времени, особенно в сравнении с кластерным анализом.

Как предполагал Пенни (Penney, 1982b) и недавно доказал Дэй (Day, 1983), причина этих трудностей заключается в том, что проблема нахождения экономных по Вагнеру деревьев (впрочем, это относится и ко всем другим методам экономности) относится к так называемым NP -полным. Это указывает на низкую вероятность выведения эффективных алгоритмов, по крайней мере пока не решена более общая проблема в теории графов, известная как „Steiner problem“. Нельзя применять и подход, заключающийся

в построении дерева по частям, так как он не приводит к экономности по всему дереву, т. е. к глобальной экономности (Rohlf, 1984).

Другие варианты экономности. Помимо метода „экономность по Вагнеру“, известны и некоторые другие, но значительно реже используемые методы. Метод „экономность по Кэймину—Сокэлу“ (Camin, Sokal, 1965; уточненная версия: Estabrook, 1968) математически был оформлен раньше предыдущего. В нем минимизируется число параллелизмов, так как реверсии запрещаются, т. е. каждый признак на данном дереве может изменяться или только $x_1 \rightarrow x_2$, или только $x_2 \rightarrow x_1$, но неоднократно. При введении полярности признаков допускается лишь $x_1 \rightarrow x_2$, если x_1 означает плезиоморфное состояние.

Вариант „экономность по Долло“ основан на следующей интерпретации Кроусона (Crowson, 1970) известного закона о необратимости эволюции (Dollo, 1896): сложные структуры редко возникают, но могут исчезать (теряться) в ходе эволюции неоднократно. Для признаков с установленными плезиоморфными (x_1) и апоморфным (x_2) состояниями это означает, что изменение $x_1 \rightarrow x_2$ происходит на данном дереве лишь один раз, а изменение $x_2 \rightarrow x_1$ может встречаться много раз, т. е. любая гомоплазия объясняется реверсиями, число которых и должно быть минимизировано. Метод предложен Лекеном (LeQuesne, 1975, 1977), а Фаррис (Farris, 1977a, 1977b) провел некоторые уточнения и разработал строгий алгоритм. В дальнейшем метод был развит для признаков со многими состояниями (Felsenstein, 1979a) и для признаков с неполяризованным состоянием (для построения дендритов) (Felsenstein, 1982).

К процедурам получения экономных деревьев Фельзенштейн (Felsenstein, 1983) относит и подход „экономность по полиморфизму“, однако этот подход реализуется исключительно с помощью статистического метода максимально подобия и поэтому будет рассмотрен среди других способов получения оценок „минимальной эволюции“ (раздел 4.4). Известен еще ряд детерминистических по своей сути методов построения экономных деревьев, например „разделяющий алгоритм на основе критерия внешней группы“ (Faith, 1983), в котором использован формализованный подход Уатроуса и Уилера (Watrous, Wheeler, 1981) для определения полярности признаков; двушаговый алгоритм „глобальной экономности“ (Maddison et al., 1984; см. также: Clark, Cragan, 1986), привлекающий подход Хартигана (Hartigan, 1973) к нахождению корня дерева, минимизирующего число необходимых „мутаций“. Эти методы еще не получили должной оценки в литературе и поэтому подробнее не рассматриваются в данной работе так же, как и алгоритмы, имеющие более частный характер (см.: Sharrock, Felsenstein, 1975; Farris, 1979a).

4.3. Совместимость признаков

Содержательное обоснование. В отличие от описанных в предыдущем разделе методов реконструкции филогении, имеющих целью найти глобально экономное дерево с привлечением всех имеющихся признаков, совокупность методик, называемых „совместимость признаков“ (character compatibility; термин введен: Estabrook et al., 1976a), направлена на выявление и использование только филогенетически информативных признаков. Процедура, основанная на совместимости признаков, во многом совпадает с последовательностью неформализованных операций в эволюционной систематике и хенниговой кладистике при установлении филетических отношений (Duncan, 1984). Также и паттерн-кладисты при решении 3-таксонной проблемы, хотя и ссылаются на принцип экономности (например: Platnick, 1977a; Eldredge, Cragcraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981), но фактически используют метод совместимости (см.: Strauch, 1984, p. 173). Этот метод получает все большее признание и распространение, несмотря на его критику отдельными авторами (например: Churchill et al., 1984), основанную на том, что его результаты часто не совпадают с деревьями, полученными другими методами, в частности экономностью по Вагнеру (см. также обсуждение конгруэнтности методов в разделе 4.5).

Процедура, основанная на совместимости признаков, имеет следующее содержательное и логическое обоснование, наиболее ясно выраженное Фаррисом (Farris, 1969b). Среди используемых признаков имеются филогенетически надежные, т. е. отражающие иерархический паттерн отношений родства, консистентные со структурой дерева или включающие в себя „уникально продвинутое“, по терминологии Лекена (LeQuesne, 1969, 1972, 1979; критику термина см.: Colless, 1973), состояния. Даже если таких признаков меньшинство, именно они образуют наибольший набор, или *наибольшую клику* (термин введен Истабруком: Estabrook et al., 1977), согласованных (совместимых) друг с другом признаков. Напротив, филогенетически ненадежные, гомопластичные, т. е. склонные к параллелизмам и реверсиям, признаки изменяются в филогении по своему собственному случайному пути, и имеется очень мало шансов, что несколько таких случайных переменных дадут одинаковый псевдо-иерархический паттерн варьирования.

Очевидный недостаток формализованной процедуры, основанной на совместимости признаков, вытекает уже из приведенного выше ее содержательного обоснования. Как давно известно биологам, изменчивость многих гомопластичных признаков может носить не случайный, а отчетливый адаптивный характер, что приводит ко вторичному сходству неродственных таксонов. Такая неслучайная параллельная изменчивость создает, хотя и не отражающие филогению, но сходные и совместимые паттерны состояний гомопластичных признаков. Это, в свою очередь может при-

вести к тому, что „наибольшую клику совместимых признаков“ составят признаки, в действительности не консистентные с филогенией, и, следовательно, дерево, построенное по такой клике, окажется неверным. Таким образом, метод совместимости может приводить к ошибочным результатам, особенно когда в первоначальный набор используемых признаков попало относительно немного надежных признаков и/или при неадекватном разделении соответствующих морфоклин на состояния, вследствие чего некоторые надежные признаки окажутся несовместимыми с другими.

Тем не менее, по сравнению с другими процедурами количественной филетики, описываемая в данном разделе методика представляется наиболее полезной, хотя и не решающей все проблемы формализацией реконструкции филогенетических деревьев. Особенно это касается ранних стадий анализа признаков и выдвижения первичных филогенетических гипотез, когда для улучшения формулировок признаков и их состояний и обычно неизбежных при этом их переформулировок, необходимо иметь быструю и удобную методику выявления совместимых и несовместимых друг с другом признаков (Estabrook, 1983).

Основная процедура. Некоторые авторы (например: Camin, Sokal, 1965) еще раньше касались количественных аспектов совместимости признаков, а Фаррис (Farris, 1969b), обсуждая итеративное взвешивание признаков на основе принципа экономности, указал метод, который в экстремальном случае становится методом совместимости (см.: Felsenstein, 1981a). Однако собственно процедура нахождения наибольшей клики совместимых признаков предложена Лекеном (LeQuesne, 1969) под названием „концепции уникально продвинутых признаков“ (см. также: LeQuesne, 1972, 1979, 1982).

Пусть все признаки имеют по 2 состояния (1 и 2) и пусть каждая пара из n анализируемых признаков проверена во всех N ($N \geq 4$) таксонов исследуемой группы организмов. Теоретически возможны 4 варианта сочетаний любых 2 бинарных признаков (x и y : x_1y_1 , x_2y_1 , x_1y_2 , x_2y_2). Признаки сравниваемой пары *совместимы* в том случае, если их совместное распределение по таксонам для каждого из них может быть объяснено лишь однократным его изменением. Признаки *несовместимы*, если для объяснения их совместного распределения одному из признаков необходимо приписать, по крайней мере, двукратное изменение (дубликацию).

Если направление изменения признаков не вводится, то совместимые признаки могут сочетаться в каких-либо 3 вариантах из 4, на что впервые указал Уилсон (Wilson, 1965). Если для каждого признака установлено изменение, например, в направлении $1 \rightarrow 2$, то независимо от существования таксона с сочетанием x_1y_1 , совместимые признаки могут сочетаться только в 2 вариантах из 3 оставшихся: например, только x_1y_2 и x_2y_2 , но не x_2y_1 . Таким образом, для вывода о несовместимости поляризованных признаков может быть достаточно и 3 таксонов.

Для нахождения наибольшей клики из исходной матрицы N (таксоны) \times n (признаки) строится матрица совместимости признаков (или „матрица пар признаков“; см.: LeQuesne, 1982) размером $n \times n$, в каждую ячейку которой вносится результат проверки совместимости соответствующей пары признаков: например, „0“ для пары несовместимых признаков и „1“ — для совместимых. Затем подсчитывается и выносится в отдельный столбец для каждого признака сумма случаев его совместимости с другими признаками.

Наибольшая клика совместимых признаков находится одним из следующих 2 способов. Первый способ (см.: LeQuesne, 1969) заключается в элиминации из матрицы совместимости признака, имеющего наименьшую сумму совместимостей (т. е. образующей наибольшее число несовместимых пар с другими признаками), путем вычеркивания в матрице соответствующих ему строки и столбца. Суммы совместимостей для оставшихся ($n-1$) признаков подсчитываются вновь. Процедура повторяется, пока в матрице не останутся лишь полностью совместимые друг с другом признаки.

Второй способ был предложен Лекеном (LeQuesne, 1972) позднее. Согласно этому способу, принимается признак, наиболее совместимый со всеми другими, а из матрицы $n \times n$ элиминируются все те признаки, с которыми принятый признак не совместим. Затем производится перерасчет сумм совместимостей и элиминация признаков, несовместимых со 2-м из наиболее совместимых признаков, и т. д.

Истабрук и Макморрис с соавторами (Estabrook et al., 1975, 1976a, 1976b, 1977; McMorris, 1975, 1977; Estabrook, 1978; Estabrook, Meacham, 1979) подвели математические основания и развили строгие методы для выведения деревьев по признакам, образующим наибольшую клику совместимых признаков, на основе теории частичных порядков и теории конечных множеств. Упрощенное доказательство их центральной теоремы (набор признаков совместим, если и только если эти признаки совместимы попарно), названной Фельзенштейном (Felsenstein, 1983) „Pairwise Compatibility Theorem“, представлено ими в отдельной работе (Estabrook, McMorris, 1980). Опубликована и методика построения деревьев на основе анализа совместимостей без привлечения компьютера, т. е. „вручную“ (Meacham, 1981b). Таким образом, в отличие от методов выведения экономных (в узком смысле) деревьев, которые основаны на использовании данных о всех признаках (в том числе и вводящих в заблуждение), процедура идентификации дерева по наибольшей клике совместимых признаков стремится учитывать распределение пусть немногих, но в определенном смысле надежных признаков, которые рассматриваются как консистентные с филогенией изучаемой группы организмов.

Вычислительные и методические проблемы. Разработанные Истабруком и Макморрисом алгоритмы рассчитаны на работу

с разными типами признаков. Однако, как показал Дэй (Day, 1983), проблема выведения деревьев по наибольшей клике совместимых признаков является *NP*-полной (так же, как и построение деревьев Вагнера; см. раздел 4.2), причем вычислительные сложности и компьютерное время увеличиваются экспоненциально в ряду: поляризованные признаки с 2 состояниями — поляризованные признаки со многими состояниями — неполяризованные признаки с 2 состояниями — неполяризованные признаки со многими состояниями (Day, Sankoff, 1986). Как пишут эти авторы, такой обескураживающий результат говорит о том, что не существует эффективных алгоритмов для получения глобально оптимальных решений. По их мнению, лучше использовать алгоритмы локальной оптимальности или другие упрощения, в том числе ограничение числа состояний признаков двумя. На наш взгляд, подобные упрощения не должны приводить к неадекватным с содержательной стороны решениям, поэтому целесообразно не столько редуцировать число состояний признаков, сколько стремиться уже на ранних этапах анализа признаков выводить правдоподобные версии о направлении их изменений.

Другим (помимо вычислительных проблем) недостатком автоматизированной процедуры выведения дерева по наибольшей клике совместимых признаков является замкнутость этой процедуры, т. е. невозможность внесения на промежуточных этапах вычислений каких-либо корректировок в первоначальные формулировки состояний и полярностей признаков, особенно в связи с выявлением несовместимостей некоторых из них. Учитывая известный субъективизм при выделении признаков, подчас умозрительный характер постулирования определенного паттерна и направления изменений некоторых признаков, совершенно очевидно, что адекватная процедура реконструкции филогении должна включать возможность внесения таких корректировок, т. е. работать в диалоговом режиме. При этом в отличие от еще более „замкнутой“ методики построения вагнеровых деревьев (раздел 4.2) процедура, основанная на совместимости признаков, может работать пошагово, начиная с корня дерева, и поэтому в принципе допускает диалоговый режим работы.

Еще один недостаток в применении анализа совместимости по методике Лекена—Истбрука—Макморриса, уже отмечавшийся Фаррисом (Farris, 1982) и Фельзенштейном (Felsenstein, 1982), заключается в том, что даже наибольшая клика совместимых признаков может содержать лишь небольшую часть из включенных в анализ признаков, поэтому исключительно по признакам, вошедшим в наибольшую клику, часто нельзя вывести дерево, полностью решенное до конечных таксонов.

Последовательный анализ совместимости. Штраух (Strauch, 1984) предложил новый подход, направленный на преодоление последнего (а отчасти и двух предыдущих) из отмеченных выше недостатков выведения деревьев по наибольшей клике совмести-

мых признаков. Этот подход, названный Штраухом как „использование гомопластичных признаков в анализе совместимости“, более адекватно может быть определен как „*последовательный анализ совместимости*“. Он заключается в следующем. После построения дерева по наибольшей клике, которое будем называть *первичным*, каждая (из двух) основных ветвей рассматривается отдельно (в качестве самостоятельного дерева), с подключением ранее отвергнутых (по причине их несовместимости с признаками наибольшей клики) признаков. Эти признаки, проявившие себя как гомопластичные для всего первичного дерева, могут оказаться консистентными с филогенией его отдельной ветви. Допускается переформулирование их состояний и направления изменения в случаях, когда представления о них исходили из недостаточно определенных оснований. Признаки первичной клики как „доказавшие“ свою надежность вводятся в расчеты совместимостей для таксонов отдельной ветви без корректировок. По выявленной *вторичной* клике совместимых признаков, куда входят и все признаки первичной клики, производится уточнение структуры ветвления проверяемой ветви, но без изменения ее ветвления, полученного по первичной клике. Такой вторичный анализ проводится от больших ветвей ко все более мелким с привлечением все новых и новых признаков, пока не будет построено окончательное дерево. При этом некоторые из первоначально отвергнутых признаков так могут и не быть подключены к процедуре идентификации дерева.

Содержательным обоснованием методики Штрауха, помимо возможности исправления неудачных априорных формулировок состояний признаков и неверных утверждений об их полярности, служит вполне оправданное рассмотрение гомоплазий (параллелизмов, конвергенций и реверсий) в качестве нераспознанных апоморфий. Действительно, мы часто можем лишь отмечать сходство в состояниях признака у разных таксонов, не зная причины такого сходства. Строго говоря, гомопластичных признаков вообще не существует. Мы называем гомопластичными такие признаки, у которых не умеем различать некоторые сходные, но самостоятельно возникшие состояния. Точнее, мы не можем отличать гомопластичное сходство от гомологичного по внутренней информации этих признаков, и лишь с привлечением информации о родстве таксонов судим о том или ином типе (и причине) наблюдаемого сходства.

Чем обширнее группа организмов, тем, вероятно, будет больше случаев нераспознанных апоморфий и, соответственно, „гомопластичных“ признаков. И наоборот, чем меньше взята группа, тем больше из таких „гомопластичных“ признаков будут консистентны с ее филогенией, тем больше информации они могут дать для идентификации дерева.

Таким образом, последовательный анализ совместимости позволяет не только выявить части дерева, где некоторые признаки

ведут себя как гомопластичные, указывая тем самым на данные, которые требуют нового анализа и переформулировок. Он также включает в себя процедуру для внесения как новой информации о признаках, так и соответствующих корректировок. Кроме того, по относительной величине первичной и вторичных клик, т. е. по доле входящих в них признаков от всех взятых для анализа, можно судить о качестве набора используемых признаков. В частности, если немного признаков вошло в первичную клику и мало их добавилось на следующих шагах, что не позволило разрешить все неопределенности на дереве, то это указывает на необходимость поиска новых надежных признаков.

Методика Штрауха предусматривает возможность в процессе последовательного анализа выявить и направление изменения признаков. В этом смысле она сочетает формализованный подход Уатроуса и Эйлера (Watrous, Wheeler, 1981) по использованию сравнения с внешней группой и анализ совместимости признаков. Одна из сестринских групп, идентифицированных на дереве, трактуется как функциональная ингруппа, т. е. группа, среди членов которой представлено два или более состояний анализируемого признака. Тогда все другие части дерева выступают в роли функциональной аутгруппы, т. е. условно „внешней“ группы, члены которой обладают лишь одним состоянием этого признака; данное состояние и рассматривается как плезиоморфное. На первичном дереве таким способом выявляется направление изменений всех признаков, входящих в первичную клику. По мере перехода на все более мелкие ветви дерева этим формальным, но исключающим произвол способом определяется полярность всех добавляемых к первичной клике признаков. Правда, установление корня дерева и связанной с ним главной дихотомии предполагает привлечение к анализу дополнительной внешней группы (или групп), т. е. фактически требует некоторых априорных данных о направлении изменений признаков, определяющих эту главную дихотомию.

Другие разработки и приложения анализа совместимости. Из них упомянем следующие. Лекен (LeQuesne, 1972) вывел формулу для вычисления вероятности того, что 2 признака будут несовместимы при нуль-гипотезе о случайном распределении их состояний по таксонам. Он также определил „коэффициент случайности состояния признака“ как отношение числа наблюдаемых несовместимостей признака к их числу, ожидаемому согласно нуль-гипотезе. Этот коэффициент служит мерой независимости распределения состояний какого-либо признака от остального набора данных. Позднее был развит вероятностный подход для оценки правдоподобности предположения о том, что клика совместимых признаков могла возникнуть случайно (Meacham, 1981a).

Интересное применение коэффициента Лекена для получения наибольших клик продемонстрировали Голд и Ундервуд (Cauld, Underwood, 1986). Эти авторы также показали, как можно восстановить и использовать в анализе все различные состояния при-

знака, который на первом шаге процедуры вводился как бинарный, и как при анализе несовместимых признаков можно отличить параллелизмы от реверсий.

Разработан подход, позволяющий использовать концепцию совместимости для идентификации параллелизмов по данным о молекулярных последовательностях, т. е. по признакам, разные состояния которых не связаны паттерном (Cuise et al., 1982). В некоторых работах учитывались, помимо наибольшей, и другие клики совместимых признаков (Estabrook, Anderson, 1978; Gauld, Underwood, 1986), а также представлены иные, чем у Штрауха (Strauch, 1984), способы введения признаков, не включенных в наибольшую клику, для решения всех частей дерева (Penny, 1982b).

4.4. Экономные деревья по непрерывным признакам и признакам с состояниями, не связанными паттерном

Признаки в молекулярных последовательностях. Параллельно с автоматизированными методами выведения филогений по морфологическим признакам (см. разделы 4.2 и 4.3) очень широкое развитие получили методы, работающие с биохимическими и молекулярными признаками (см. обзоры: Fitch, 1977a; Astolfi et al., 1981; Felsenstein, 1982, 1983; Жарких, 1985). К ним относятся данные о последовательностях азотистых оснований ДНК и РНК (различия „гомологичных“ позиций по занимаемым их нуклеотидам), о замещениях аминокислот в первичной структуре гомологичных белков (в основном изучались простейшие из них: гистоны и цитохромы-С), о гибридизации ДНК, о различиях в строении белков по данным электрофореза и хроматографии, о перекрестной серологической активности антител и т. п. (методики, связанные с генными частотами и другими непрерывными признаками, а также с хромосомными инверсиями и другими признаками с гетерозиготностью в плезиоморфном состоянии, будут рассмотрены в конце раздела).

В отличие от морфологических, признаки, отражающие молекулярные последовательности, характеризуются тем, что они всегда представлены несколькими объективно выделяемыми состояниями (но с ограниченным их числом: 4 состояния для ДНК и РНК — по числу нуклеотидов; 20 состояний для белков — по числу разных аминокислот), которые не связаны в определенный паттерн отношений, т. е. не имеют определенных порядка и направления переходов из одного состояния в другое. Речь идет, конечно, о теоретических и априорных возможностях любых замен в результате мутаций, хотя в каждой конкретной филогении происходили весьма определенные замены.

Другое отличие от морфологических признаков заключается в том, что возможные состояния для всех молекулярных признаков одни и те же: 4 нуклеотида или 20 аминокислот. Признаками здесь

служат фактически гомологичные положения (позиции) в последовательностях первичных структур гомологичных ДНК, РНК и пептидов (Chiselin, 1969a; Fitch, 1970, 1977b; Inglis, 1970; Rieger, Tyler, 1979; Roth, 1984). Выделение и идентификация таких признаков, часто затрудняемые делециями, инверсиями, дубликацией генов и т. п. обсуждаются во многих работах (Fitch, 1977a, 1977b, 1979c; Prager, Wilson, 1978; Goodman et al., 1979, 1983; Baba et al., 1982; Templeton, 1983; Lanyon, 1985 и др.).

Генетические расстояния. Этот метод, предложенный Фитчем и Марголиашем (Fitch, Margoliash, 1967), позднее был развит многими исследователями (Fitch, 1971, 1977a, 1977c; Farris, 1972, 1981d; Penny, 1976, 1982a; Жарких, 1977; Waterman et al., 1977; Prager, Wilson, 1978; Foulds et al., 1979; Fitch, Smith, 1982; Hendy, 1983; Mickevich, Mitter, 1983; Nei et al., 1983; Templeton, 1983; Faith, 1985; Sneath, 1986, и др.) в целом направление и вошел в качестве стандартной процедуры эволюционной генетики и молекулярной биологии в современные руководства (например см.: Айала, 1984, с. 154—155, 172—181; Патнер и др., 1985, с. 75—97).

Генетическое, или мутационное (по: Fitch, Margoliash, 1967), расстояние между двумя пептидами — это минимальное (см.: Malcolm, 1979) число нуклеотидов, которые должны быть заменены в гене (т. е. в соответствующей цепи ДНК), чтобы из одного пептида получился другой. Вычисляется оно путем выявления различий в последовательностях аминокислот и определения числа нуклеотидных замен (от 1 до 3), соответствующего каждому выявленному аминокислотному замещению. Затем подсчитываются суммарные различия по всем позициям между гомологичными пептидами всех сравниваемых N видов попарно. При сравнении ДНК (или РНК) для каждой пары выписывается непосредственно число гомологичных позиций с разными азотистыми основаниями.

Из полученной таким способом матрицы генетических расстояний размером $N \times N$ с $N(N-1)/2$ значениями берутся два наиболее сходные (т. е. связанные наименьшим расстоянием) вида, например, A и B . Третий вид, например C , соединяется с ними через внутреннюю ноду X (представляющую гипотетического ближайшего общего предка видов A и B) таким образом, чтобы суммарная длина дерева из 3 ветвей (интернод, или ребер соответствующего графа) была минимальна. В простейшем случае длина каждой ветви (AX , BX и CX) находится путем решения системы из 3 уравнений: $AX + BX = D_{AB}$, $AX + CX = D_{AC}$, $BX + CX = D_{BC}$, где D_{AB} , D_{AC} и D_{BC} — известные генетические расстояния между соответствующими видами. Эта процедура, реализованная в разных вариантах (в том числе когда за таксон C принимаются все остальные виды группы, кроме A и B), продолжается, пока все N таксонов не будут связаны в дендрит минимальной длины. Корень дерева обычно устанавливается на наиболее длинной интерноде или с привлечением „внешней“ группы организмов (Farris, 1972; также см.: Penny, 1976; Fitch, 1977c).

Проблема заключается в том, что приведенный выше метод вычисления длины ветвей, называемый *аддитивным* (Жарких, 1977; Waterman et al., 1977), применим только в том случае, когда все различия в молекулярных последовательностях являются следствием прямых и однократных замен. Однако, как показали многочисленные специальные исследования, в филогении любой достаточно большой группы видов имели место (и часто во множестве) неоднократные мутации в одном и том же локусе, обратные мутации, двойные и тройные замены нуклеотидов в одной и той же позиции, поэтому сумма длин всех ветвей выведенного дерева (D^*) всегда больше (или равна) сумме генетических расстояний между всеми N видами (D) в матрице $N \times N$. Одно из решений этой проблемы сводится к минимизации числа гомоплазий, т. е. уменьшения отличия D^* от D . При этом используются разные математические выражения такого отличия. Другое решение заключается в применении функций максимального подобия.

Максимальное подобие. В отличие от разнообразных методов, основанных на принципе экономности в узком смысле (раздел 4.2), на совместимости признаков (раздел 4.3) или генетических расстояниях (см. выше), имеющих детерминистический характер, методы максимального подобия относятся к вероятностно-статистическим. Их применение предполагает наличие некоторой стохастической модели, включающей вероятности тех или иных эволюционных событий в историческом развитии исследуемой группы таксонов. Согласно этой модели выводится функции максимального подобия, с помощью которых оценивается наиболее вероятное дерево. Фельзенштейн (Felsenstein, 1973a) привел список следующих параметров, которые могут быть введены в модели эволюции с дискретными признаками:

1. **Деревья состояний признаков.** Признаки включают лишь наблюдаемые состояния/содержат также состояния, предшествовавшие наблюдаемым/содержат также состояния, следующие после наблюдаемых/содержат и те, и другие. Признаки необратимы/обратимы. Деревья состояний известны/оцениваются из данных.

2. **Вероятности изменений признаков.** Одинаковы для всех признаков/различны. Постоянны в единице времени/различны. Постоянны в части дерева/различны. Известны/оцениваются из данных.

3. **Выбор признаков.** Случайный/только тех, которые изменяются не менее 1 раза в исследуемой группе таксонов/только тех, которые изменяются не менее 1 раза в некоторой большой группе/только тех, которые не одинаковы у всех видов.

Как стохастический вариант реконструкции филогений по генетическим расстояниям процедура с использованием методов максимального подобия включает прежде всего вероятности прямых, обратных и параллельных нуклеотидных замещений (мутаций) или аналогичных изменений некоторых других единичных признаков.

наков (Farris, 1973b; Felsenstein, 1973a, 1979b, 1984b, 1985b; Cavender, 1978, 1981; Penny, 1982a; Templeton, 1983). Исключительно с помощью методов максимального подобия выводятся филогении по непрерывным и полиморфным признакам (см. ниже). Эти методы применяются также для оценки вероятности выведенных деревьев и их доверительных интервалов (Farris, 1978b; Astolfi et al., 1979, 1981; Felsenstein, 1979a, 1984b, 1985; Sneath, 1986), для оценки „древесности“ (treeness), т. е. степени того, насколько анализируемые данные могут быть представлены на дихотомически ветвящемся графе (Cavalli-Sforza, Piazza, 1975; Astolfi et al., 1979; Astolfi, Zonta-Sgaramella, 1984), для оценки скоростей эволюции (Cavalli-Sforza, Piazza, 1975; Goodman et al., 1983 и многие другие), для оценки асимметрии филогенетических деревьев (Farris, 1976a).

Конечно, подход с использованием функций максимального подобия не годится для морфологических признаков, скорости (и вероятности) изменения которых очень варьируют, не могут аппроксимироваться „молекулярными часами“ (Felsenstein, 1985b) или устанавливаться какими-либо разумными эволюционными моделями. Однако нет никаких оснований полностью отвергать такой подход для любых признаков, объявляя его „мистическим“, как это, например, делает известная сторонница методов экономности Мицкевич (Miskевич, 1983b). Кроме того, признание существенно неодинаковой вероятности изменения признаков (т. е. их разной важности и надежности) соответствует принципам эволюционной систематики.

Минимальное дерево с полиморфными признаками. Этот метод, также называемый не вполне точно „polymorphism parsimony“ (Felsenstein, 1983, p. 318), предполагает существование в популяции сразу обоих состояний признака (x_1 и x_2). Он намечен в работе Трокмортон (Throckmorton, 1965), посвященной выявлению фенетических и филетических отношений в роде *Drosophila* (см. также: Inger, 1967). В этом методе максимального подобия, который, в общем, предназначен для оценки наиболее вероятной филогении популяций и близких видов, минимизируется число случаев появления полиморфизма (x_1/x_2). Соответствующие алгоритмы, позволяющие оценить (или ввести в процедуру) вероятности переходов $x_1 \rightleftharpoons x_1/x_2 \rightleftharpoons x_2$, описаны Фаррисом (Farris, 1978b), Фельзенштейном (Felsenstein, 1979a) и Вюлкером с соавторами (Wülker et al., 1984).

Минимальное дерево по непрерывным признакам. Метод, предложенный Эдвардсом и Кавалли-Сфорцей (Edwards, Cavalli-Sforza, 1964) для генных частот (на примере частот групп крови в 15 географических популяциях человека), заключается в представлении каждого признака как координаты, а видов (популяций или надвидовых таксонов) — как точек в непрерывном евклидовом пространстве. Эти точки соединяются с помощью функций максимального подобия (их специальное обсуждение см.: Felsen-

stein, 1973b, 1981b) таким образом, чтобы вывести наиболее вероятное дерево с учетом сделанных предположений о характере процесса ветвления и скоростях изменений. Метод обсуждается и усовершенствуется во многих работах (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Edwards, 1970; Felsenstein, 1973b, 1981b, 1982, 1985c; Thompson, 1973; Rogers, 1984, 1986).

В качестве меры длины между точками и соединяющими их нодами использовались евклидово расстояние (корень квадратный из суммы квадратов различий по каждому признаку), хеммингово расстояние (сумма абсолютных различий по каждому признаку) и некоторые другие. Сравнительный анализ применения 9 разных мер по 4 критериям (метричность, способность выводить анцестральные аллели с гетерозиготностью, стабильность решения, компьютерное время) проведен Роджерсом (Rogers, 1986). Наилучшие свойства показали модифицированное евклидово расстояние и „генетическое“ расстояние Роджерса (Rogers, 1972).

Результаты реконструкции также зависят от принятой методики шкалирования признаков, в выборе которой принцип экономности сам по себе оказать помощь не может (Felsenstein, 1982, 1983). Из 6 сравненных Торпом (Thorpe, 1984) методик наилучшей (для морфометрических признаков) оказались обычная статистическая нормализация $(x - \bar{x})/\sigma^2$ и процедура „gap coding“ — ранжирование значений признака по номерам разрывов между популяционными средними. Фельзенштейн (Felsenstein, 1985c) справедливо считает проблему выведения филогений по генным частотам чисто статистической.

Экономность и максимальное подобие. Соотношение методов экономности (включая детерминистический вариант метода генетических расстояний) и максимального подобия по-разному определяется такими ведущими специалистами в области количественной филетрики, как Фаррис (Farris, 1973b, 1977a, 1983; см. также: Sober, 1983a, 1985) и Фельзенштейн (Felsenstein, 1973a, 1979a, 1979b, 1984b, 1985b). Так, Фаррис считает эти методы идентичными и утверждает (см. также: Farris, 1971), что применение принципа экономности не нуждается в предположениях о равенстве скоростей эволюции (равной вероятности изменений признаков между собой и на всех частях дерева) и о редкости происходящих изменений. По Фельзенштейну, напротив, методы экономности и максимального подобия дают идентичные результаты только при таких предположениях, которые и служат собственно обоснованием использования принципа экономности.

Эти противоположные позиции не удалось сблизить даже в ходе специально организованной дискуссии (Felsenstein, Sober, 1986). Отчасти они объясняются различиями в методах максимального подобия, развитых Фаррисом (Farris, 1973b) и Фельзенштейном (Felsenstein, 1973a). Так, метод Фарриса оценивает не только параметры дерева (характер ветвления и длины ветвей), но и состояния признаков у всех гипотетических предков (внутрен-

них под деревья). В результате число оцениваемых параметров очень быстро растет с увеличением числа видов, включенных в анализ, что приводит к потере состоятельности оценок.

Другой причиной различий во мнениях является, на наш взгляд, нежелание Фарриса и его сторонников (см. также: Micevich, 1983b) признать, что методы экономности фактически не разрешают противоречия в распределениях признаков по таксонам, как это делают методы максимального подобия, а просто отбрасывают (не учитывают при выявлении ветвлений) некоторые признаки. Это, в свою очередь, имеет более глубокое методологическое основание, заключающееся в явной переоценке Фаррисом, Соубером и Мицкевич возможностей методов экономности в реконструкции филогений, по сравнению со скептическим и более реалистическим, на наш взгляд, отношением к ним со стороны Фельзенштейна (см. раздел 5).

Экономность и совместимость. Методы выведения глобально экономных деревьев (см. раздел 4.2), включая детерминистический вариант метода генетических расстояний, и методы, основанные на наибольшей клике совместимых признаков (см. раздел 5.3), часто по одним и тем же данным приводят к различным результатам. Это, а также различия в структуре методов, дает основание многим авторам (см. цитируемые выше работы Фарриса, Мицкевич, Соубера, Фитча, а также: Churchill et al., 1984) для их резкого противопоставления, причем предпочтение отдается методам экономности.

Фельзенштейн (Felsenstein, 1979b, 1981a, 1984a) выявил глубокие связи между методами экономности и совместимости, используя статистический каркас оценки максимального подобия для проверки взвешивания признаков при выведении филогений. Применялась простая вероятностная модель эволюции: каждый признак изменяется независимо, и разные родословные эволюционируют независимо. Когда разные признаки имеют различные известные вероятности изменения, и все эти вероятности достаточно малы, адекватный метод максимального подобия для оценивания дерева — это метод взвешенной экономности, при которой веса признаков логарифмически связаны со скоростями их изменения. Когда скорости изменений экстремально малы, веса становятся равными, что соответствует применимости методов обычной (невзвешенной) экономности. Когда известно, что немногие признаки имеют высокие скорости изменения, а остальные — очень низкие, но не известно, какие именно признаки имеют высокие скорости, то критерий максимального подобия поддерживает использование методов совместимости. По мере уменьшения доли признаков с высокой вероятностью изменения можно получить целый спектр методов, переходных от совместимости к экономности.

4.5. Формализованные классификации, согласованные деревья и конгруэнтность

В данном разделе рассматриваются некоторые методы, развитые в рамках количественной филогении (и отчасти в фенетике), но не связанные непосредственно с реконструкцией филогении.

„**Выпуклая фенетика**“. В конце предыдущего раздела было охарактеризовано противоречие между Фаррисом и другими „правоверными“ сторонниками принципов количественной филогении (прежде всего экономности), с одной стороны, и более скептически оценивающим ее возможностью Фельзенштейном (к тому же отдающим предпочтение методам максимального подобия; см. также раздел 5), с другой. Не менее важным для понимания современного состояния количественной филогении и перспектив ее развития является расхождение во взглядах на классификацию между активно проповедующим кладистическую идеологию Фаррисом и другим лидером направления — Истабруком (Estabrook, 1978, 1986), который находится на позициях, близких к эволюционной систематике.

Истабрук поддерживает основные пункты критики кладистической классификации (большое количество необходимых категорий и названий таксонов, номенклатурная нестабильность, проблема с невымершими предковыми видами, игнорирование сходства) и формулирует цели классификации, в целом соответствующие эволюционной (Estabrook, 1986, p. 561—562). Вместе с тем, не разобравшись достаточно глубоко с понятием монофилии, он вводит новую концепцию „выпуклого набора“ (convex collection, set): „набор видов, предков и потомков, живущих и вымерших, являющийся *выпуклым*, если для любых двух видов набора все виды [находящиеся на дереве] на пути пар предок—потомок, соединяющих эти два вида, также входят в набор“ (Estabrook, 1978, 1986). Как мы видим, это определение вполне соответствует понятию монофилиетической группы в рамках эволюционной систематики, т. е. как цельного сегмента филогенетического дерева (см. раздел 3.3), но оно удобно благодаря своей формализованности и операциональности.

Исходя из определения „выпуклого набора видов“, Истабрук в качестве, как он пишет (Estabrook, 1986, p. 569), „мощной операциональной методологии для эволюционной систематики“ предлагает методику, названную им „выпуклой фенетикой“. Эта методика заключается в следующем. После реконструкции максимально экономного дерева и идентификации всех признаков, претерпевающих изменения на каждой его ветви (интерноде), подсчитывают их число на всем пути, соединяющем каждую пару видов (или конечных таксонов надвидового ранга) анализируемой (монофилиетической) группы. Это число признаков, интерпретируемое как патристическое различие (терминология по: Farris, 1972), всегда больше (или равно) фенетического различия между этими

же видами, вычисленного при непосредственном их сравнении по тем же признакам (см. подраздел „Генетические расстояния“ в разделе 4.4). Далее с помощью кластерного анализа на дереве находят группы наиболее сходных видов и те из них, которые представляют собой выпуклые наборы видов, выделяют в качестве возможных кандидатов в таксоны того или иного ранга. Окончательная классификация создается с учетом как эмпирических соображений (наибольшие гнатусы, четко выраженные уровни различий и т. п.), так и конвенциональных (традиционно выделяемые таксоны, желательное число рангов и т. п.).

„Выпуклая фенетика“ Истабука в определенном смысле является реализацией прогнозов ряда авторов (James, 1963; Maug, 1981, 1982; Jensen, 1983; McNeill, 1983 и др.), которые ошибочно видят главную перспективу развития систематики в синтезе кладистики и фенетики (несмотря на все имеющиеся между ними принципиальные различия), причем в основном на количественной основе. Методика выпуклой фенетики, как и близкий подход, намеченный Пенни (Penney, 1982a), имеет во многом эвристический и полупэмпирический (т. е. неполностью формализованный и автоматизированный) характер. Все же она сильно отличается от соответствующих процедур эволюционной систематики тем, что априорно рассматривает все признаки равными как при выведении деревьев, так и при классификации, хотя в принципе не исключает возможности апостериорного взвешивания признаков (см. раздел 4.1).

Цели сравнения деревьев. Измерение консистентности. В структуру количественной филетики входят также несколько методик сравнения деревьев, имеющих целью решение следующих задач (см.: Shao, Sokal, 1986): 1) сравнение деревьев, построенных на разных наборах признаков, для тестирования определенной гипотезы об эволюции (Penney et al., 1982; Rohlf et al., 1983a, 1983b); 2) сравнение деревьев, построенных по одним и тем же признакам, но разными филетическими методами (Sokal, 1983b); 3) сопоставление методов количественной филетики с методами фенетики путем сравнения стабильности и конгруэнтности соответствующих дендрограмм, построенных по случайным выборкам признаков или таксонов, взятых из одного набора данных, или по разным типам признаков (см. последний подраздел данного раздела); 4) оценка точности деревьев, выведенных разными методами по тем немногим данным (в основном искусственным), когда известна истинная филогения (Sokal, 1983b; Fiala, Sokal, 1985).

Прежде чем перейти к характеристике этих методов, отметим, что первым подходом к сравнению дендрограмм и оценке их качества (оптимальности) является разработанный еще в рамках фенетики метод *кофенетической корреляции*, предложенный Сокалом и Рольфом (Sokal, Rohlf, 1962; см. также: Rohlf, Fisher, 1968; Farris, 1969a; Sneath, Sokal, 1973; критику см.: Williams, Clifford, 1971). Этот метод заключается в вычислении корреляции (используется обычный коэффициент линейной корреляции Пирсона) между значениями сходства по каждой паре из N анализируемых объектов в матрице сходства $N \times N$ и соответствующими

значениями уровня сходства, на котором объединяются эти объекты в фенограмме. В количественной филетике аналогом метода кофенетической корреляции для оценки оптимальности филограм и дендритов может служить сопоставление „фенетических“ различий (число признаков, по которым различаются таксоны анализируемой группы друг от друга в матрице различий $N \times N$ от „патристических“ (см.: Farris, 1967) различий (число признаков, которые претерпевают изменения на всех ветвях дерева, соединяющих эти таксоны). Такое сопоставление осуществляется с помощью одного из двух следующих показателей: индекса консистентности (consistency index, термин по: Wilson, 1965), предложенного Клюгом и Фаррисом (Kluge, Farris, 1969), и F -отношения Фарриса (Farris, 1972). Оба показателя служат в количественной филетике критериями экономности. Для выбора одного из двух или нескольких равноэкономных деревьев, т. е. деревьев с одинаковой минимальной длиной, недавно выведена новая мера, основанная на теории количества информации (Brooks et al., 1986).

Методы измерения сходства между деревьями. К настоящему времени известно более десятка таких методов и очень много их разных вариантов (см. обзоры: Rohlf, 1982b; Penney, Hendy, 1985; Shao, Sokal, 1986). Большинство методов основано на подсчетах числа единичных операций разного типа (включая удаление и вставление таксонов или интернод дерева, стягивание и перенос интернод, интерсекции дерева и т. п.), с помощью которых можно одно из двух сравниваемых деревьев, построенных для одной и той же группы таксонов, превратить в другое. Многие методы предусматривают возможность оперировать как с „невзвешенными“ интернодами (ветвями дерева, ребрами графа), так и с интернодами, которым придан вес по числу признаков, которые претерпевают изменения на них.

В качестве примера, рассмотрим вкратце некоторые методы сравнения деревьев, основанные на так называемых *индексах согласованности* (consensus index). Метод Уиллиамса—Клиффорда (Williams, Clifford, 1971) заключается в вычислении средней разницы между числом внутренних интернод, соединяющих каждую пару конечных таксонов в двух сравниваемых деревьях. Метод Фарриса (Farris, 1973a) оперирует с подсчетами числа фрагментов, в которых тесно связанные таксоны на одном дереве, разделены на другом. В методе Уотермана—Смита (Waterman, Smith, 1978), предназначенном для сравнения бескорневых деревьев (дендритов), подсчитывается относительное число операций по удалению и внесению внутренних интернод, которые необходимы для получения одного дендрита из другого. Метод Истабука с соавторами (Estabrook et al., 1985), развитый Дэйем (Day, 1986), включает набор из 6 мер, в которых сопоставляется число совпадающих и несовпадающих по паттерну ветвления всех возможных квартетов (наборов 4 конечных таксонов), получающихся путем устранения каждый раз всех прочих таксонов (кроме 4 рассматриваемых) из сравниваемых дендритов.

Разные авторы предпочитают использовать различные методы и соответствующие индексы согласованности, так как достаточно глубокого теоретического анализа этих методов пока не проведено. Лишь совсем недавно в специальном исследовании, основанном на обширных компьютерных экспериментах типа Монте-Карло,

Шао и Сокэл (Shao, Sokal, 1986; см. также: Shao, Rohlf, 1983) проверили распределение значений 8 индексов согласованности, полученных для 1000 случайных деревьев 2 типов: строго дихотомических и включающих мультифуркации. В частности, ими вычислалось „отношение распознавания“ (recognition ratio) — отношение численно различных значений индекса согласованности к числу различных исследованных деревьев. Оказалось, что наибольшую величину этого отношения среди проверенных индексов имеет индекс, предложенный Коллесом (Colless, 1980). Как справедливо отмечают многие авторы, целесообразно одновременно использовать несколько методов сравнения деревьев.

Согласованные (consensus) деревья. Консенсус-дерево представляет собой результат комбинирования двух или нескольких первичных деревьев, выведенных для одной и той же группы таксонов, но по разным наборам признаков или с помощью разных методов реконструкции филогении. Консенсус-дерево призвано, с одной стороны, снять несоответствия в паттернах ветвления у первичных деревьев, а с другой — включить максимальное количество информации об отношениях таксонов. Чем более сходны первичные деревья, тем больше информации можно включить в консенсус-дерево, чтобы при этом не возникало противоречий в паттерне ветвлений консенсус-дерева и первичных деревьев.

Методы выведения консенсус-деревьев основаны на использовании различных индексов согласованности (см. выше), по-разному решающих проблему сочетания информативности и точности консенсус-дерева, которая определяется как степень отображения консенсус-деревом первичных деревьев. Более точный метод имеет тенденцию давать менее решенные консенсус-деревья, т. е. деревья с большим числом мультифуркаций. Из 10 методов выведения консенсус-деревьев, проанализированных Шао и Сокэлом (Shao, Sokal, 1986), наиболее точным оказался метод, разработанный Шао.

Конгруэнтность и стабильность. Одной из основных целей сравнения деревьев является изучение их конгруэнтности и стабильности. Ранее эти понятия смешивались. В новейших публикациях (например: Rohlf et al., 1983a; Sokal, 1983d; Sokal et al., 1984; Shao, Sokal, 1986) под конгруэнтностью понимают степень соответствия друг другу деревьев, построенных для одной и той же группы таксонов, но по разным типам признаков, например, морфометрических и аллозимных (Mickevich, Johnson, 1976; Colless, 1980; Mickevich, Farris, 1981; Lindenfelser, 1984). В этом смысле конгруэнтность во многом совпадает с понятием „неспецифичность“, принятым в некоторых „пионерских“ работах фенетиков (Rohlf, 1963, 1965; Sokal, Sneath, 1963; Michener, Sokal, 1966). Стабильность определяется как степень совпадения деревьев (или их фрагментов), основанных на разных случайных выборках признаков и/или таксонов из одного их набора (Schuh, Farris, 1981; Sokal, Shao, 1985; и др.).

Изучение конгруэнтности и стабильности филогенетических реконструкций имеет очевидное значение как для оценки достоверности выведенных реконструкций, так и для выявления надежности и скоррелированности использованных признаков. Однако главная цель большинства исследований, в которых изучалась конгруэнтность и стабильность деревьев, связана с попытками получить важные эмпирические аргументы в пользу филетических или фенетических количественных методов. Известны несколько работ с подобными сопоставлениями, проведенными на реальных данных (например: Mickevich, 1978a, 1980; Colless, 1980, 1981; Rohlf, Sokal, 1980, 1981; Mickevich, Farris, 1981; Schuh, Farris, 1981; Sokal, Rohlf, 1981; Rohlf et al., 1983a, 1983b; Sokal et al., 1984; Sokal, Shao, 1985). Однако наиболее обширное и тщательное сравнительное исследование филетических и фенетических методов, включая конгруэнтность и стабильность полученных с их помощью деревьев, опубликовано в серии работ Сокэла (Sokal, 1983a, 1983b, 1983c, 1983d) по искусственным данным. Объектом анализа Сокэла послужили выдуманные „организмы“, названные Caminalcules по имени одного из лидеров фенетики Кэймина (J. H. Cain). Группа Caminalcules состоит из 77 „видов“ (из которых 48 „ископаемых“) с полностью „известной“ филогенией. Принципы, по которым создавались эти „организмы“, вводилось распределение их признаков (всего учитывалось 85 признаков) и устанавливались филогенетические отношения между „видами“, в общем соответствуют тем, что известны для реальных организмов. Впрочем, Холман (Holman, 1986) отмечает некоторое несоответствие в распределении числа „видов“ по фенетическим „родам“ Caminalcules по сравнению с реальными организмами.

Проведенные многочисленные и разнообразные расчеты показали, что оценки конгруэнтности и стабильности деревьев, построенных разными фенетическими и филетическими количественными методами, сильно зависят от числа взятых для анализа признаков, от формулировки их состояний, от числа введенных таксонов (например, включение или невключение „ископаемых“ видов), от использованного индекса согласованности деревьев. В целом фенетические методы дают более стабильные результаты, чем филетические, которые к тому же требуют несравнимо больше компьютерного времени, но филетические методы (прежде всего экономность по Вагнеру, см. раздел 4.2) выводят деревья, более сходные по паттерну ветвления с „истинной“ филогенией, т. е. показывают более высокую степень конгруэнтности с ней, особенно когда в процедуру вводится указание на истинный корень филогенетического дерева. Лишь при очень ущербном наборе данных фенограммы становятся предпочтительнее.

Вопреки мнению кладистов (см. цитированные выше работы Фарриса и Мицкевич), стабильность фенограмм, по крайней мере, не хуже, чем кладограмм, и на данных по реальным организмам, что удалось выяснить при более тщательном статистическом ана-

лизе их результатов фенетиками (см. цитированные выше работы Колесса, Рольфа и Сокэла). Такой вывод должен служить предостережением тем, кто придает методам количественной филетики слишком большое значение (общую критику этих методов см. в разделе 5), однако он не дает основания и для предпочтения фенетических методов. В отличие от количественной филетики, где конгруэнтность и стабильность выступают в качестве критериев оптимизации, ведущей к верному отражению филогении на дереве, в фенетике любое несоответствие между фенограммами вынужденно принимается как отражение реальных биологических явлений (Crisci, 1983, 1984).

5. ЭКОНОМНОСТЬ, РАВЕНСТВО ПРИЗНАКОВ

5.1. Принцип экономности и гипотетико-дедуктивный метод

Определение. Цели раздела. *Принцип экономности* (parsipopu) широко используется в науке. Его формулировка принадлежит английскому средневековому философу и теологу Уильяму Оккаму (William of Okkam in Surrey; 1285—1349 гг.; отсюда второе название принципа — „бритва Оккама“), который писал: „не следует умножать сущности без нужды“, а также „тщеславно делать с помощью многого то, что может быть сделано малым“ (цит. по: Hill, Scape, 1982, p. 348). В определенном смысле принцип экономности в науке аналогичен „здравому смыслу“ в обыденной жизни.

Цель настоящего раздела — показать несоответствие принципа экономности гипотетико-дедуктивному научному методу (на чем настаивают паттерн-кладисты), а также его неплодотворность. Этот формальный принцип, особенно когда он берется в качестве единственного „решающего правила“ при выведении филогений, фактически мешает (или, по крайней мере, не способствует) углубленному содержательному анализу признаков (их гомологии, паттерна состояний и полярности) и отношений родства между таксонами. В следующем разделе доказывается неадекватность применения принципа экономности в конъюнкции с установой на априорное равенство признаков и, следовательно, бесперспективность всех направлений „объективной“ систематики.

О гипотетико-дедуктивном методе. Более всестороннее рассмотрение этого метода и его роли в сравнительной биологии будет сделано во 2-й части работы, посвященной тестированию филогенетических гипотез. В интересующем нас здесь (в связи с принципом экономности) аспекте суть *гипотетико-дедуктивного метода*, развитого Поппером (Popper, 1959, 1963, 1973 и др.; рус. пер. основных работ по методологии науки см.: Поппер, 1983) и его последователями (Lakatos, 1970; Лакатос, 1978; и др.), заключается в следующем.

Основной путь прогресса науки связан с заменой одних теорий

другими — более точными, строгими, содержательными, универсальными и плодотворными. Научная (эмпирическая) теория (гипотеза), в отличие от метафизических принципов (учений) и индуктивных обобщений, представляет собой по форме потенциально фальсифицируемое (опровергаемое) базисное утверждение или непротиворечивую систему нескольких утверждений. Свойство фальсифицируемости реализуется путем дедуктивного выведения из научной гипотезы (теории) следствий (предсказаний), которые могут быть проверены (тестированы) по наблюдениям, не вошедшим в том или ином виде в структуру гипотезы.

Следствия формируются таким образом, чтобы они запрещали какие-либо явления (события) или ограничивали диапазоны их проявления, а не предсказывали существование чего-либо. Непротиворечивость следствий имеющимся данным (как бы много их не было) не доказывает истинность данной гипотезы, а лишь подкрепляет ее, т. е. гипотеза, как правило (кроме случаев, когда ее базисное утверждение касается ограниченного, пусть даже очень большого числа объектов), не может быть верифицирована, но даже единственное наблюдение, противоречащее предсказаниям гипотезы (обнаружение, что запрещаемое ею явление или событие существует), опровергает ее.

Однако „научные факты“ сами по себе не являются какими-либо единичными простыми „истинами“, независимыми от теорий и наблюдателей, скорее, они представляют собой гипотезы более низкого уровня, чем тестируемая, и также должны проверяться (Поппер, 1983; Черняк, 1986), поэтому от фальсифицированной наблюдениями гипотезы следует отказываться, лишь когда имеется другая гипотеза, им не противоречащая. Далее, из двух или нескольких конкурирующих гипотез, в одинаковой степени хорошо соответствующих имеющимся данным (т. е. нефальсифицированных ими) и при прочих равных условиях (касающихся содержательности, точности и универсальности гипотез), предпочтение отдается наиболее простой из них. В рамках гипотетико-дедуктивного метода более простой гипотезой является та, которая включает в свою структуру (базисных утверждений) наименьшее число дополнительных (и отдельно нетестируемых) оговорок — утверждений *ad hoc* (к случаю) и поэтому имеет более широкий круг потенциальных фальсификаторов, т. е. может быть проще и строже тестируема.

Кладисты (Wiley, 1975, 1981; Bonde, 1977; Nelson, 1978c, 1978d; Patterson, 1978, 1982; Platnick, in Harper, Platnick, 1978; Platnick, Gaffney, 1978; Cracraft, 1979; Gaffney, 1979; Morse, White, 1979; Nelson, Platnick, 1981 и др.) охотно приняли и развили мнение эволюционного морфолога-адаптациониста Бокка (Bock, 1974, 1977b) и начинающего кладиста Майлса (Miles, 1973), которые, по видимому, первыми и независимо друг от друга обратили внимание на то, что кладистические гипотезы (о сестринских группах) тестируются в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом

более строго, чем утверждения эволюционной систематики, так как последние включают также и утверждения о степени сходства, о величине гнатов и т. п., которые не могут точно и объективно измеряться. Правда, при этом кладисты ошибочно не признают возможность тестирования гипотез о предках (точнее об их идентификации с рецентными или анцестральными видами) и обвиняют эволюционных систематиков в наличии порочного круга в их рассуждениях, что будет обсуждаться в отдельной работе.

„Гипотезы“ в паттерн-кладистике. При трансформации хенниговой кладистики в паттерн-кладистику (см. раздел 3.3) была выхолощена сама идея тестирования гипотез о ветвлениях (о сестринских группах, синапоморфиях). Так, Хенниг в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом стремился путем проверок и перепроверок признаков (их гомологии, паттерна состояний, полярности) снять все противоречия в их распределении по таксонам, чтобы выдвинуть неопровергаемую на данном уровне знаний гипотезу о сестринских группах. Паттерн-кладисты, отказавшись от каких-либо эволюционных интерпретаций в отношениях между выделенными состояниями признаков и в отношениях между таксонами, очень просто решают эту проблему исключительно на основе принципа экономности:

1) при решении так называемого 3-таксонного утверждения (three-taxon statement) из 3 возможных вариантов образования сестринских групп для таксонов *A*, *B* и *C* (т. е. кладограммы *AB—C*, *AC—B*, *A—BC*) принимается тот вариант, которому соответствует распределение наибольшего числа признаков, т. е. который поддерживается наибольшим числом „синапоморфий“ (см. например: Eldredge, 1979a; Gaffney, 1979; Eldredge, Cracraft, 1980; Wiley, 1981) или на который указывает „наибольшая клика совместимых признаков“;

2) из нескольких конфликтующих кладограмм для одних и тех же таксонов строится такая согласованная (consensus) кладограмма, узлы (ноды) которой чаще других встречаются в исходном наборе кладограмм (см. например: Nelson, 1978c; Nelson, Platnick, 1981; Friday, 1982; Crisci, 1983, 1984).

Однако такие „экономные“ решения, являющиеся по сути дела принятиями вариантов по простому большинству равных „голосов“, паттерн-кладисты упорно считают „тестированием кладистических гипотез“ в соответствии с гипотетико-дедуктивным методом. Логика их рассуждений такова. Например, для случая 3-таксонного утверждения „синапоморфии“, противоречащие той или иной кладистической гипотезе, объявляются „утверждениями *ad hoc*“; принимается та гипотеза, которая нуждается в наименьшем числе утверждений *ad hoc*.

Критика тестирования в паттерн-кладистике. Некоторые философы (Hull, 1980; Settle, 1980, 1981; Ball, 1982, 1983; Steen, 1983), эволюционные систематики (Ghiselin, 1966b, 1981; Hecht, 1976; Cartmill, 1981; Fisher, 1981; Halstead, 1982; Johnson, 1982;

Panchen, 1982; Gosliner, Ghiselin, 1984) и фенетики (Colless, 1982; Sneath, 1982) уже подвергли резкой критике способ „тестирования“ гипотез, принятый паттерн-кладистами. Эти авторы (см. также: Bock, 1977b, p. 859; Rieppel, 1980a, p. 86) справедливо указывают, что никакого отношения к гипотетико-дедуктивному методу не имеет принцип, согласно которому принимается опровергнутая кладистическая гипотеза, хотя и опровергнутая наименьшим по сравнению с другими гипотезами числом противоречащих ей „синапоморфий“. Да и сам Поппер (Popper, 1973, p. 294—295), критикуя принцип редукционизма, отвергает и подход „бритва Оккама“ (т. е. принцип экономности) как валидный тест, с определенностью заявляя, что нельзя выбирать „лучшую“ из уже фальсифицированных хотя бы один раз гипотез, нужно выдвигать новые и тестировать.

К этому необходимо также добавить несостоятельность понятия „простоты“ (гипотез), принятого паттерн-кладистами в соответствии с определением Соубера (Sober, 1975, 1983a, 1983b, 1985; см. также: Farris, 1983a), по которому она фактически совпадает с „экономностью“ в описанном выше смысле как выбор большинством „голосов“ (Beatty, Fink, 1980). Если оставаться на позициях гипотетико-дедуктивного метода, на чем настаивают для своей научной респектабельности паттерн-кладисты (отказывая при этом в ней другим таксономическим школам), то цели, смысл и процедура выбора наиболее простой гипотезы совсем иные.

Экономность в процедуре гипотетико-дедуктивного метода. Простая (и, можно сказать, экономная) гипотеза находится не среди фальсифицированных и тем более не среди фальсифицированных разными наборами наблюдений. В соответствии с гипотетико-дедуктивным методом предпочтение простой гипотезе может отдаваться в двух случаях. Во-первых, при определении порядка тестирования еще непроверенных гипотез, выдвинутых для объяснения одних и тех же явлений, естественно начинать с той, которую легче всего проверить, т. е. с наиболее простой. Во-вторых, более простая гипотеза принимается в качестве временного (до новых проверок) теоретического объяснения, когда после проведенного тестирования остается несколько непроверенных гипотез. Именно такую простую нефальсифицированную гипотезу следует считать „экономной“, но это определение принадлежит уже к иной эпистемологической системе, чем принятая паттерн-кладистами.

Кроме того, утверждения *ad hoc*, введение которых действительно усложняет гипотезу, относятся, согласно методологии Поппера, к самой базисной структуре гипотезы, а не выступают условиями выполнения выводимых из нее следствий, как считают паттерн-кладисты. Причиной искажения является смешение паттерн-кладистами гипотетико-дедуктивного метода с классическим правом „modus tollens“ логиков (если из *p* следует *q*, а наблюдается не-*q*, следовательно, истинно не-*p*), в котором утверждения *ad hoc* ограничивают неизбежность отрицания *p* при наблюдении не-*q*.

Паттерн-критерии полярности признаков. Вульгарная версия принципа экономности (как простой выбор по большинству равных „голосов“), принятая паттерн-кладистами, проникла и в их методику определения полярности признаков. Паттерн-кладисты признают лишь два таких критерия: „сравнение с внешней группой“ и „онтогенетический“, причем оба интерпретируются в резко отличающемся от обычного смысле.

Критерий сравнения с внешней группой (out-group comparison) — идентификация плезиоморфного состояния признака с тем состоянием, которым обладают члены сестринской группы и групп, более близких (кладистически) к общему корню, чем анализируемая, — даже в эволюционной систематике и хенниговой кладистике носит во многом логический характер и основан на принципе экономности. Паттерн-кладисты (Eldredge, 1979a; Platnick, 1980; Crisci, Stuessy, 1980) и некоторые разработчики методов количественной филетики (Kluge, Farris, 1969; Hartigan, 1973; Kluge, 1976; Farris, 1982; а также отчасти: Maddison et al., 1984) фактически интерпретируют этот критерий как критерий общности (commonality, commonness), по которому плезиоморфным принимается состояние, наиболее распространенное в изучаемой или в более широкой группе (критику см.: Lundberg, 1972; Estabrook, 1977; Watrous, Wheeler, 1981; Underwood, 1982).

Аналогично критерий онтогенетического предшествования в формулировке паттерн-кладистов (Nelson, 1978d; Platnick, 1980; Nelson, Platnick, 1981) превратился в критерий распространенности состояния признака в преимагинальных стадиях (критику см.: Gould, 1979; Rieppel, 1979; Voorzanger, Steen, 1982; Kluge, 1985; Queiroz, 1985).

Практика паттерн-кладистики. Облегченная и выхолощенная процедура выявления сестринских групп паттерн-кладистами, основанная исключительно на принципе экономности, причем принятого ими в очень упрощенном варианте, постоянно приводила и приводит к искушению (особенно со стороны начинающих систематиков), отвергая общепринятые, строить новые („революционные“) группировки организмов или воскрешать старые и дискредитированные. Этому способствует также легкомысленность и стремление во что бы то ни стало продемонстрировать успехи кладизма. Как отмечает Пэнчен (Panchen, 1982, p. 320), паттерн-кладист всегда может одержать победу в голосовании на основе своей экономности путем нахождения все „новых“ дополнительных „синапоморфий“, чтобы пренебречь очевидными синапоморфиями (объявить их параллелизмами), которые противоречат открытым им „сестринским группам“. Добавим также, что паттерн-кладистам значительно легче, чем последовательным сторонникам Хеннига, находить „синапоморфии“ и с целью обоснования традиционно выделяемых таксонов, являющихся в действительности парафилетическими группами.

Об онтологическом обосновании принципа экономности. Прин-

цип экономности обосновывается индуктивными соображениями и может быть полезен как эвристический принцип, но не является тестом для проверки гипотез. Экономные деревья (в широком смысле, включая выведенные методами совместимости и максимального подобия), которые строятся методами количественной филетики (раздел 4), отражают в некотором смысле „минимальную эволюцию“ в изучаемой группе организмов. Они по своей сути имеют характер формализованных индуктивных обобщений (или статистических оценок филогении) и, как прекрасно понимает большинство авторов этих методов (см. например: Fitch, 1977c; Felsenstein, 1982, 1983; Penny, 1982b), не претендуют на статус научной гипотезы, удовлетворяющей требованиям фальсификационизма Поппера. Известно несколько разных подходов и определений экономности (см. раздел 4), реализация которых может привести к существенно различным филогенетическим реконструкциям. Следовательно, применение принципа экономности в эпистемологическом отношении более обосновано в количественной филетике, чем в паттерн-кладистике.

Так как принцип экономности носит чисто эвристический характер и не связан с категорией истины, его применение не нуждается в онтологическом обосновании, вопреки мнению некоторых авторов (см. например: Wikander, 1985). В частности, возможность построения экономных филогенетических деревьев не связана с необходимостью иметь положительный ответ на вопрос типа „экономна ли эволюция“ (Fitch, 1977c).

Известно много примеров, показывающих, что действительный путь эволюции значительно сложнее („криволинейнее“), чем предписываемый ей некоторыми моделями и реконструкциями, но критика применения принципа экономности отдельными авторами (например: Friday, 1982; Panchen, 1982), утверждающими на этом основании, что эволюция вообще неэкономна, не имеет отношения к делу. Такая критика в основном направлена на использование принципа экономности паттерн-кладистами в качестве критерия истины и на неадекватное применение принципа в количественной филетике, где эволюции приписывается экономность в виде минимизации числа одинаковых шагов изменений (см. также: Underwood, 1982), т. е. априорное равенство признаков, претерпевающих изменение, что будет подробнее обсуждено в следующем разделе.

Да, мы не знаем, шла ли эволюция от древних корней до современных видов кратчайшим путем, а если шла, то в каком смысле (в отношении каких параметров) ее путь „кратчайший“ (т. е. экономный). Но отсутствие такого онтологического обоснования принципа экономности не мешает признать эвристически оправданным, в частности, рассмотрение эволюции признака x , известного нам по двум состояниям x_1 и x_2 , при прочих равных условиях как $x_1 \rightarrow x_2$ или $x_2 \rightarrow x_1$, а не как, например, $x_1 \rightarrow x_3 \rightarrow x_4 \rightarrow x_2$, где x_3 и x_4 — некоторые неизвестные состояния признака x .

Проведем следующую аналогию, которая нам будет полезна в дальнейшем. Условие: предположим, что некий путник, находясь в пункте x_1 , желает попасть в пункт x_2 , не имея возможности заранее узнать ни о дорогах, ни о рельефе местности. Вопрос: оправдан ли планируемый им простейший маршрут $x_1 \rightarrow x_2$ по прямой линии в описанной ситуации неизвестности и при прочих равных условиях? Ответ: безусловно оправдан (опирается на здравый смысл), даже если в действительности путник встретит на своем пути горы или водоемы, обходя которые, вынужден будет пройти через неизвестные ему ранее пункты x_3 и x_4 .

5.2. Принцип экономности и равенство признаков

Экономность и признаки в школах „объективной“ систематики. Все попытки ввести формализованные процедуры в систематику с целью ее „объективизации“ с необходимостью включали в себя установление равенства признаков. Это относится как к количественным фенетикам и их идеологическим предшественникам (см. раздел 3.1), так и к паттерн-кладистам и сторонникам количественной филетики. Речь идет, конечно, о равенстве признаков *a priori*, т. е. о постулировании их одинакового значения (важности, веса) логически до формирования группировок видов (таксонов). Учитывая возможность неоднократного пересмотра группировок (например, при наличии конфликтующих признаков), такое логическое предшествование не всегда должно быть и временным (Neff, 1986).

Проблема „взвешивания“ признаков в структуре гипотетико-дедуктивного метода — как формулирование гипотез о гомологиях, синапоморфиях и т. п., т. е. гипотез, связанных с выяснением надежности признаков для филогенетического анализа, — будет подробно рассмотрена в работе о тестировании филогенетических гипотез, вместе с обсуждением соответствующих критериев. Здесь же ограничимся изложением тех аспектов взвешивания признаков, которые необходимы для оправдания принципа экономности — эвристического принципа, имеющего отчетливую индуктивную природу. Важно понять, что этот принцип (в той или иной формулировке) является решающим именно в тех таксономических школах (в фенетике, паттерн-кладистике и количественной филетике), которые основываются на обязательном априорном равенстве признаков.

В фенетике формально отвергается принцип экономности (см. например: Colless, 1982; Sneath, 1982). Действительно, в том виде, в каком он сформулирован в паттерн-кладистике и количественной филетике (как принцип минимальной эволюции), принцип экономности в фенетике не используется, однако основная фенетическая процедура — кластерный анализ — носит такой же индуктивный характер и с очевидностью основана на принципе экономности, но в несколько ином смысле, — как минимизация общего различия. Различие между состояниями признака измеряется как минимальное (т. е. прямое) расстояние, т. е. такое, как если бы одно состояние переходило в другое кратчайшим путем. Различие же между таксонами определяется как сумма различий по отдельным признакам (раздел 4.1). Поэтому все последующие рассуждения об условиях адекватности принципа экономности в полной мере относятся и к адекватности процедуры фенетики.

Доказательство глубокого противоречия между индуктивной сущностью фенетики, количественной филетики и паттерн-клади-

стики (необоснованность претензий паттерн-кладистов на соответствие их методологии гипотетико-дедуктивному методу показана в разделе 5.1) и принятой ими же установки на равенство признаков может явиться сильнейшим аргументом против любых попыток „объективизации“ систематики на формальной основе.

О статусе признаков в систематике. Рассмотрение в качестве наиболее экономной такой филогении, в которой эволюция на каждой ветви сопряжена с минимальным количеством изменений, будет адекватно только в том случае, когда можно адекватно оценивать количество таких изменений. Как известно, морфологические структуры, иные свойства организмов и трансформации этих свойств выражаются в систематике *признаками* и их *состояниями*. В связи с этим возникают следующие взаимосвязанные вопросы: 1) могут ли признаки выделяться таким образом, чтобы число их изменений адекватно выражало „количество“ эволюции; 2) можно ли каждому признаку априорно придавать такой вес, который бы адекватно соответствовал важности отображаемого им свойства и мог входить в формализованную процедуру расчетов минимальной эволюции.

Положительный ответ на первый вопрос может исходить исключительно из представления об организме как мозаике из конечного числа равнозначных простых (далее не делимых), функционально не связанных элементов-признаков, имеющих одинаковую вероятность измениться в процессе эволюции. Однако биологам хорошо известно, что все это не так: организмы — это не множества элементов-признаков (в отличие, например, от фауны и флоры, которые при их сравнении по видовому составу вполне могут быть таковыми представлены для решения многих задач; см.: Песенко, 1982), а сложно организованные системы с подсистемами разного уровня; признаки — это не объективные и не элементарные единицы, а условные, во многом упрощенно и произвольно вятые характеристики сложных свойств организма; число признаков и способов их выделения бесконечно; свойства организма, а следовательно, и отображающие их признаки находятся в сложных и разнообразных функциональных отношениях; вероятности эволюционных изменений разных структур и отображающих их признаков существенно различны. Все сказанное в полной мере относится не только к морфологическим признакам, но и к данным о различиях в молекулярных последовательностях ДНК и протеинов (см. раздел 4.4): мутации в различных локусах через соответствующие замещения аминокислот могут иметь очень разное адаптивное значение, в том числе и быть нейтральными (Оно, 1973; Кимүра, 1985), а следовательно, иметь разный вес при оценке „количества“ эволюции. Поэтому нельзя не только сделать (или принять) признаки равными (отрицательный ответ на 1-й вопрос), но нельзя и достаточно строго и объективно придавать им какие-либо численно выраженные веса (отрицательный ответ на 2-й вопрос).

Следовательно, применение принципа экономности в конъюнк-

ции с установкой на априорное равенство признаков в формализованных и количественных направлениях систематики неадекватно. А так как это принцип является в фенетике, паттерн-кладистике и количественной филетике единственным решающим правилом, то и сами эти направления можно считать в целом бесперспективными попытками объективизировать систематику. Обоснованность (оправданность) применения принципа экономности, как и любого другого способа индуктивного вывода, зависит от того, в какой степени удалось отразить (учесть) в экономных построениях весь комплекс имеющихся данных.

Для иллюстрации этого утверждения продолжим начатую выше аналогию со здоровымслящим путником. Пусть теперь нашему путнику из пункта *A* нужно срочно попасть в пункт *B* или в пункт *C* (где, например, есть телефонная связь). Время прохождения маршрута равно отношению длины маршрута *l* (аналог числа изменяющихся признаков на филогенетической ветви) к средней скорости движения спутника, которая зависит от скорости прохождения каждого из *n* отрезков. Известно, что $l(AB) < l(AC)$ и что разные отрезки каждого из маршрутов существенно отличаются по трудности (и соответственно по скорости) их преодоления. Некоторые из отрезков можно охарактеризовать как трудные (важные признаки) или легкие (несущественные признаки), но строго определить скорость прохождения каждого отрезка (количественно оценить веса признаков) нельзя, например, из-за необходимости для этого учесть много неформализуемых факторов, в том числе физические и психологические особенности путника.

Ясно, что здравый смысл (аналог принципа экономности) и жизненный опыт (гарант адекватного применения принципа экономности) не позволяют путнику (в отличие от сторонников „объективных“ школ систематики) игнорировать данные о горах, реках, болотах и других препятствиях (т. е. существенное неравенство отрезков-признаков), хотя они и не содержат точных оценок соответствующих задержек. Не исключено, что даже по грубым прикидкам таких задержек на разных маршрутах путник предпочтет формально более длинный, но требующий, по мнению путника, меньше времени для прохождения маршрут *AC*, который и является для него более экономным. Возможно, заключение нашего путника будет поддержано и другими лицами, что зависит во многом от того, насколько сильно различаются маршруты *AB* и *AC* по количеству трудных участков, и того, насколько резко эти участки выделяются на фоне легких.

Необходимость более широкого подхода к экономности, требующего, помимо числа эволюционных шагов, учитывать весь комплекс биологических данных о признаках, начинает осознаваться и некоторыми лидерами количественной филетики (см. например: Mischevich, 1983b). Однако ничего, кроме усовершенствования методов апостериорного взвешивания признаков, они предложить не могут. Поэтому нужно согласиться с радикальным выводом Фельзенштейна (Felsenstein, 1983, p. 331): „Критерий экономности — это мера логической простоты, а принимать простейшую филогению значит просто принимать многие спорные вопросы за решенные... Почему мы должны верить, что простота связана с истиной? Как осуществлять выбор среди разных конкурирующих определений простоты? Я думаю, что взгляды, выраженные здесь, подразумеваются большинством традиционных систематиков, и они могут спокойно поставить численные методы на их законное место — относиться к ним как к прислуге, а не к господину в биологической систематике.“

Априорное взвешивание признаков в эволюционной систематике. Опытный систематик оценивает некоторые признаки как более важные, чем другие, причем оценивает в общем правильно, о чем говорит, во-первых, согласие многих разных специалистов в таких оценках, во-вторых, их плодотворность для предсказания распределений других признаков. Рассмотрим подробнее вопрос об этих интуитивных, неформализуемых, но отражающих нечто объективное оценках. Напомню, что в данном случае нас интересует не столько надежность признаков в установлении филетических отношений (т. е. при тестировании гипотез о сестринских группах и о предках), сколько их важность в оценках количества эволюционных изменений, хотя более „надежные“ признаки, как правило, и более „важные“.

Прояснить концепцию „важности“ признаков нам помогают статистические методы максимального подобия, применение которых для выведения филогений (в отличие от детерминистических методов получения максимально экономных деревьев) предполагает введение вероятностей изменения признаков в том или ином направлении на основе определенных эволюционных моделей (см. раздел 4.4). При общем подходе можно утверждать, что вероятности перехода данного признака из одного состояния в другое различны для разных ветвей (частей) филогенетического дерева, различны вероятности переходов для разных состояний одного и того же признака и, наконец, все эти вероятности различны для разных признаков. Попутно отметим, что невозможно создать эволюционную модель, которая бы позволила реалистически оценить все эти вероятности.

При таком подходе ту или иную степень „важности“ или „существенности“ необходимо приписывать уже не столько признаку (как морфоклине или трансформационному ряду состояний) или отдельному его состоянию, сколько изменению каждого признака из одного определенного состояния в другое. Чем менее возможно (вероятно) данное изменение, тем более оно важно (существенно) в общей оценке количества эволюционных изменений на данной филогенетической ветви. Чем более возможно изменение, тем чаще оно может происходить и тем малозначнее его наличие на какой-либо из ветвей. В аналитическом и содержательном смысле „возможность“ (как легкость или трудность) изменения признака удобнее интерпретировать как вероятность того, что такое изменение может независимо произойти повторно.

Именно так и поступают эволюционные систематики при оценке анагенетического компонента филогении для выделения группировок филогенетически близких таксонов. Процедура построения эволюционных классификаций подвергается резкой критике сторонников всех других таксономических школ за субъективизм и двусмысленность, однако именно в ней наиболее адекватно, хотя и не формализованно, применяется принцип экономности.

Заключение. Принцип экономности („брита Оккама“) широко используется в науке. Этот эвристический принцип имеет отчетливо индуктивный характер, он аналогичен здравому смыслу в обыденной жизни. На основе принципа экономности осуществляется выбор наиболее простой из двух или нескольких конкурирующих нефальсифицированных гипотез, которые одинаково хорошо объясняют некоторый круг явлений и чьи следствия не опровергнуты наблюдениями при тестировании. Но он не входит в структуру гипотетико-дедуктивного метода и не может служить критерием истины, поэтому претензии паттерн-кладистов на научную респектабельность лишены основания.

Как и паттерн-кладистика, фенетика и количественная филетика является сугубо индуктивными направлениями в систематике, но они и не претендуют на использование гипотетико-дедуктивного метода. Имеется глубокое противоречие между принятием всеми 3 школами „объективной“ систематики принципа экономности (в той или иной формулировке) в качестве единственного решающего правила и взятой ими же установки на априорное равенство признаков. Эта установка, неизбежная для формализованных методов выведения филогений и построения фенограмм, делает неадекватным применение принципа экономности, а следовательно, и сами школы — бесперспективными.

Априорные веса признаков для определения количества эволюционных изменений на ветви филогенетического дерева обратной зависимостью связаны с возможностью перехода признака из одного определенного состояния в другое. Хотя оценки такой возможности неформализуемы, неточны, во многом субъективны, индуктивны по своей сути, их использование в классификационной процедуре эволюционной систематики основано на адекватном применении принципа экономности.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику.— М., 1984.— 230 с.
- Дюран Б., Оддел П. Кластерный анализ.— М., 1977. 128 с.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Морфологические основы филогении насекомых.— Л., 1987.— С. 19—110.
- Жамбо М. Иерархический кластер-анализ и соответствия.— М., 1988. 343 с.
- Жарких А. А. Алгоритм построения филогенетических деревьев по аминокислотным последовательностям // Математические модели эволюции и селекции.— Новосибирск, 1977.— С. 5—52.
- Жарких А. А. Методы филогенетического анализа генов и белков // Итоги науки и техники. Молекулярная биология.— М., 1985.— Вып. 21.— С. 183—157.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности.— М., 1985.— 398 с.
- Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики.— Владивосток, 1969.— С. 12—30.
- Красилов В. А. Адаптивные типы как единицы естественной классификации // Материалы эволюционного семинара.— Владивосток, 1973.— № 1.— С. 50—60.
- Красилов В. А. Современные проблемы соотношения филогении и систематики // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. Проблемы теории эволюции.— М., 1975.— С. 118—147.

- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия.— М., 1977.— 256 с.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции.— Владивосток, 1986.— 138 с.
- Лакатос И. Доказательства и опровержения: Как доказываются теоремы.— М., 1967.— 152 с.
- Любищев А. А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ / Перм. ун-т.—1923.— Т. 2, вып. 3.— С. 99—110.
- Любищев А. А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции.— Новосибирск, 1968.— Т. 1.— С. 7—29.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М., 1971.— 454 с.
- Мейен С. В. Сравнение принципов систематики ископаемых и современных организмов // Математика и ЭВМ в палеонтологич.— Кишинев, 1983.— С. 10—27.
- Мейен С. В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция.— М., 1984.— С. 7—32.
- Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология...— М., 1988.— Т. 1.— С. 497—511.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции.— М., 1973.— 227 с.
- Павлинов И. Я. Принцип неопределенности в кладистической систематике // Журн. общей биол., 1987.— Т. 48, № 5.— С. 589—601.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М., 1982.— 287 с.
- Песенко Ю. А. Фауна СССР (Нов. серия № 129). Насекомые перепончатокрылые. Т. XVII, вып. 1. Пчелиные-галиктиды (Halictidae). Подсемейство Halictinae. Триба Nomioidini (В объеме Палеарктики).— Л., 1983.— 199 с.
- Песенко Ю. А. Подродовая классификация пчел рода *Halictus* Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Halictidae) // Энтомол. обозр., 1984.— Т. 63. Вып. 2.— С. 340—357.
- Песенко Ю. А., Ситдилов А. А. Классификация и филогенетические отношения родов трибы Eucerini (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae) с двумя субмаргинальными ячейками // Энтомол. обозр., 1988.— Т. 67, вып. 4.— С. 846—860.
- Пименов М. Г. Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. Сер. „Ботаника“, т. 8.— М., 1987.— Вып. 2.— 96 с.
- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, № 1.— С. 5—14.
- Поппер К. Логика и рост научного знания: Избранные работы.— М., 1983.— 605 с.
- Пятницын Б. Н., Демина О. Н. Является ли индуктивная логика интенциональной? // Индуктивная логика и формирование научного знания.— М., 1987.— С. 23—37.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых.— М., 1969.— 196 с.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых.— М., 1980.— 191 с.
- Расницын А. П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии.— Пушкино, 1983.— С. 41—49.
- Расницын А. П. Филогенетика // Современная палеонтология...— М., 1988.— Т. 1.— С. 480—497.
- Ратнер В. А., Жарких А. А., Колчанов Н. А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции.— Новосибирск, 1985.— 263 с.
- Ситдилов А. А., Песенко Ю. А. Подродовая классификация пчел рода *Eucera Scopoli* (Hymenoptera, Anthophoridae) со схемой филогенетических отношений между подкладами // Исследования по систематике перепончатокрылых насекомых.— Л., 1988.— С. 75—101.
- Сокэл Р. Р. Современные представления о теории систематики // Журн. общей биол., 1967.— Т. 28, № 6.— С. 658—674.
- Сокэл Р. Р. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // Журн. общей биол., 1968.— Т. 29, № 3.— С. 297—315.
- Татарников Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984.— № 3.— С. 3—16.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов.— Л., 1987.— 439 с.
 Черняк В. С. История. Логика. Наука.— М., 1986.— 372 с.
 Шаталкин А. И. Теория систем и таксономия // Журн. общей биол., 1978.— Т. 39, № 6.— С. 829—839.
 Шаталкин А. И. Сходство и связанные с ним понятия в таксономии // Насекомые (Исследования по фауне Сов. Союза).— М., 1981.— С. 117—146.
 Шаталкин А. И. Методологические аспекты применения математических методов в систематике // Теория и методология биологических классификаций.— М., 1983.— С. 46—55.
 Шаталкин А. И. Современное развитие филогенетической систематики Вилли Хеннига // Журн. общей биол., 1986.— Т. 47, № 1.— С. 13—29.
 Шаталкин А. И. Биологическая систематика.— М., 1988.— 184 с.
 Швырев В. С. Анализ научного познания: Основные направления, формы, проблемы.— М., 1988.— 175 с.

Andersen N. M. Some principles and methods of cladistic analysis with notes on the uses of cladistics in classification and biogeography // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1978.— Bd 16, N 4.— S. 242—255.
 Anderson S. Some suggested concepts for improving taxonomic dialogue // Syst. Zool., 1974.— Vol. 23, N 1.— P. 58—70.
 Archie J. W. A new look at the predictive value of numerical classifications // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 30—51.
 Archie J. W. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis // Syst. Zool., 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 326—345.
 Adams E. N. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees // Syst. Zool., 1972.— Vol. 21, N 4.— P. 390—397.
 Arnold E. N. Estimating phylogenies at low taxonomic levels // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1981.— Vol. 19, N 1.— P. 1—35.
 Ashlock P. D. Monophyly and associated terms // Syst. Zool., 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 63—69.
 Ashlock P. D. Monophyly again // Syst. Zool., 1972.— Vol. 21, N 4.— P. 430—437.
 Ashlock P. D. The uses of cladistics // Annu. Rev. Ecol. a. Syst., 1974.— Vol. 5.— P. 81—99.
 Ashlock P. D. An evolutionary systematist's view of classification // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 441—450.
 Ashlock P. D. Monophyly: Its meaning and importance // Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history.— N.Y., 1984.— P. 39—46.
 Astolji P., Kidd K. K., Cavalli-Sforza L. L. A comparison of methods for reconstructing evolutionary trees // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 2.— P. 156—169.
 Astolji P., Piazza A., Kidd K. K. Testing of evolutionary independence in simulated phylogenetic trees // Syst. Zool., 1979 (1978).— Vol. 27, N 4.— P. 391—400.
 Astolji P., Zonta-Sgaramella L. Phylogenetic trees: An analysis of the treeness test // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 159—166.
 Baba M. L., Weiss M. L., Goodman M., Czelusniak J. The case of tarsier hemoglobin // Syst. Zool., 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 156—165.
 Ball I. R. Implication, conditionality and taxonomic statements // Bijdr. Dierk., 1982.— Vol. 52, N 2.— P. 186—190.
 Ball I. R. On groups, existence and the ordering of nature // Syst. Zool., 1983.— Vol. 32, N 4.— P. 446—451.
 Baum B. R., Duncan T., Phillips R. B. A bibliography of numerical phenetic studies in systematic botany // Ann. Mo Bot. Gard., 1984.— Vol. 71, N 4.— P. 1044—1060.
 Beatty J. Classes and cladists // Syst. Zool., 1982.— Vol. 31, N 1.— P. 25—34.
 Beatty J., Fink W. L. [Review of] Simplicity.— E. Sober. 1975. Clarendon Press, Oxford. 189 pp. // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 643—651.
 Bernier R. The species as an individual: Facing essentialism // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 4.— P. 460—469.
 Bigelow R. S. Monophyletic classification and evolution // Syst. Zool., 1956.— Vol. 5, N 4.— P. 145—146.
 Bigelow R. S. Classification and phylogeny // Syst. Zool., 1958.— Vol. 7, N 2.— P. 49—59.

Bigelow R. S. Similarity, ancestry and scientific principles // Syst. Zool., 1959.— Vol. 8, N 3.— P. 165—168.
 Blackwelder R. E. Taxonomy: A text and reference book.— N.Y., 1967.— 698 p.
 Bock W. J. Comparative morphology in systematics // Systematic biology.— Washington, 1969a.— P. 411—448.
 Bock W. J. Nonvalidity of the „Phylogenetic fallacy“ // Syst. Zool., 1969b.— Vol. 18, N 1.— P. 111—115.
 Bock W. J. Philosophical foundations of classical evolutionary classification // Syst. Zool., 1974 (1973).— Vol. 22, N 4.— P. 375—392.
 Bock W. J. Adaptation and the comparative method // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y.; L., 1977a.— P. 57—82.
 Bock W. J. Foundations and methods of evolutionary classification // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y.; L., 1977b.— P. 851—895.
 Bock W. J. Comments on classifications as historical narratives // Syst. Zool., 1978.— Vol. 27, N 3.— P. 362—364.
 Bock W. J. Functional-adaptive analysis in evolutionary classification // Amer. Zool., 1981.— Vol. 21, N 1.— P. 5—20.
 Bonde N. Cladistic classification as applied to vertebrates // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y.; L., 1977.— P. 741—804.
 Borgmeier T. Basic questions of systematics // Syst. Zool., 1957.— Vol. 6, N 2.— P. 53—69.
 Bottjer P. D. Farris' „information content“ and phylogenetic versus evolutionary classification: the phylogenetic difference remain // Syst. Zool., 1981 (1980).— Vol. 29, N 4.— P. 382—386.
 Boucot A. J. Cladistics: Is it really different from classical taxonomy? // Phylogenetic analysis and paleontology.— N.Y., 1979.— P. 199—210.
 Boyden A. Perspectives in zoology.— Oxford, 1973.— 240 p.
 Brady R. H. Natural selection and the criteria by which a theory is judged // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 600—621.
 Brady R. H. Dogma and doubt // Biol. J. Linnean Soc., 1982a.— Vol. 17, N 1.— P. 79—96.
 Brady R. H. Theoretical issues and „pattern cladistics“ // Syst. Zool., 1982b.— Vol. 31, N 3.— P. 286—291.
 Bretsky S. S. Recognition of ancestor-descendant relationships in invertebrate paleontology // Phylogenetic analysis and paleontology.— N.Y., 1979.— P. 113—163.
 Brooks D. R., O'Grady R. T., Wiley E. O. A measure of the information content of phylogenetic trees, and its use as an optimality criterion // Syst. Zool., 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 571—581.
 Brothers D. J. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull., 1975.— Vol. 50, N 11.— P. 483—648.
 Brothers D. How pure must a cladistic study be? — A response to Nelson on Michener // Syst. Zool., 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 118—122.
 Buck R. C., Hull D. L. The logical structure of the Linnean hierarchy // Syst. Zool., 1966.— Vol. 15, N 2.— P. 97—111.
 Buck R. C., Hull D. L. Reply to Gregg // Syst. Zool., 1969.— Vol. 18, N 3.— P. 354—357.
 Cain A. J. On homology and convergence // Problems of phylogenetic reconstruction.— L., 1982.— P. 1—19.
 Cain A. J., Harrison G. A. An analysis of the taxonomist's judgement of affinity // Proc. Zool. Soc. London. 1958.— Vol. 131, pt 1.— P. 85—98.
 Cain A. J., Harrison G. A. Phyletic weighting // Proc. Zool. Soc. London, 1960.— Vol. 135, pt 1.— P. 1—31.
 Camin J. H., Sokal R. R. A method for deducing branching sequences in phylogeny // Evolution, 1965.— Vol. 19, N 3.— P. 311—326.
 Campbell N. A., Atchley W. R. The geometry of canonical variate analysis // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 268—280.
 Caplan A. L. Tautology, circularity, and biological theory // Amer. Natur., 1977.— Vol. 111, N 978.— P. 390—393.

Cartmill M. Hypothesis testing and phylogenetic reconstruction // *Ztschr. Zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1981.— Vol. 19, N 2.— P. 73—96.

Castoidea C. Tautologies, beliefs and empirical knowledge in biology // *Amer. Natur.*, 1977.— Vol. 111, N 978.— P. 393—394.

Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // *Evolution*, 1967.— Vol. 21, N 3.— P. 550—570.

Cavalli-Sforza L. L., Piazza A. Analysis of evolution: Evolutionary rates, independence and treeness // *Theor. pop. Biol.*, 1975.— Vol. 8, N 2.— P. 127—165.

Cavender J. A. Taxonomy with confidence // *Math. Biosci.*, 1978.— Vol. 40.— P. 271—280.

Cavender J. A. Tests of phylogenetic hypotheses under generalized models // *Math. Biosci.*, 1981.— Vol. 54.— P. 217—229.

Charig A. J. Systematics in biology: A fundamental comparison of some major schools of thought // *Problems of phylogenetic reconstruction.*— L., 1982. P. 363—440.

Churchill S. P., Weley E. O., Hauser L. A. A critique of Wagner groundplandivergence studies and a comparison with other method of phylogenetic analysis // *Taxon*, 1984. Vol. 33, N 2. P. 212—232.

Clark C., Curran D. J. Outgroup analysis, homoplasy, and global parsimony: a response to Maddison, Donoghue, and Maddison // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 3.— P. 422—426.

Clifford H. T., Stephenson W. An introduction to numerical classification.— N.Y., 1975.— 229 p.

Colless D. H. An examination of certain concepts in phenetic taxonomy // *Syst. Zool.*, 1967a.— Vol. 16, N 1.— P. 6—27.

Colless D. H. The phylogenetic fallacy // *Syst. Zool.*, 1967b.— Vol. 16, N 4.— P. 289—295.

Colless D. H. The phylogenetic fallacy revised // *Syst. Zool.*, 1969a.— Vol. 18, N 1.— P. 115—126.

Colless D. H. The interpretation of Hennig's „phylogenetic systematics“: A reply to Dr. Schlee // *Syst. Zool.*, 1969b.— Vol. 18, N 1.— P. 134—144.

Colless D. H. A note in the equivalence of characters and number of characters needed // *Syst. Zool.*, 1969c.— Vol. 18, N 4.— P. 455—456.

Colless D. H. Phylogenetic inference: a reply to Dr. Ghiselin // *Syst. Zool.*, 1969d.— Vol. 18, N 4.— P. 462—466.

Colless D. H. The relationship of evolutionary theory to phenetic taxonomy // *Evolution*, 1969e.— Vol. 23, N 4.— P. 721—732.

Colless D. H. The phenogram as an estimate of phylogeny // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 4.— P. 352—362.

Colless D. H. „Phenetic“, „phylogenetic“, and „weighting“ // *Syst. Zool.*, 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 73—76.

Colless D. H. „Basic taxa“ and the „unit of classification“ // *Syst. Zool.*, 1972.— Vol. 21, N 1.— P. 65—68.

Colless D. H. A note on LeQuesne uniquely derived character concept // *Syst. Zool.*, 1973.— Vol. 22.— P. 320—321.

Colless D. H. Congruence between morphometric and allozyme data for *Menidia* species: A reappraisal // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 3.— P. 288—299.

Colless D. H. Predictivity and stability in classifications: some comments on recent studies // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 325—331.

Colless D. H. [Review of] *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.*— E. O. Wiley, 1981//*Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 1.— P. 100—104.

Colless D. H. A method for hierarchical clustering based on productivity // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 64—68.

Colless D. H. Distance coefficients from non-ordered characters // *Syst. Zool.*, 1985a.— Vol. 34, N 1.— P. 99—100.

Colless D. H. On „character“ and related terms // *Syst. Zool.*, 1985b. Vol. 34, N 2.— P. 229—233.

Connor E. F., Simberloff D. Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence // *Oikos*, 1983.— Vol. 41, N 3.— P. 455—465.

Connor E. F., Simberloff D. Competition, scientific method, and null models in ecology // *Amer. Sci.*, 1986.— Vol. 74, N 2.— P. 155—162.

Coombs E. A. K., Donoghue M. J., McGinley R. J. Characters, computers, and cladograms: a review of the Berkeley cladistics workshop // *Syst. Bot.*, 1981.— Vol. 6.— P. 359—372.

Cracraft J. Phylogenetic models and classification // *Syst. Zool.*, 1974.— Vol. 23, N 1.— P. 71—90.

Cracraft J. Science, philosophy, and systematics // *Syst. Zool.*, 1978.— Vol. 27, N 2.— P. 213—216.

Cracraft J. Phylogenetic analysis, evolutionary models, and paleontology // *Phylogenetic analysis and paleontology.*— N.Y., 1979.— P. 7—39.

Cracraft J. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics // *Amer. Zool.*, 1981.— Vol. 21, N 1.— P. 21—36.

Cracraft J. The significance of phylogenetic classifications for systematic and evolutionary biology // *Numerical taxonomy.*— Berlin, 1983a.— P. 1—17.

Cracraft J. Species concepts and speciation analysis // *Current ornithology.*— N.Y.; 1983b. Vol. 1.— P. 159—187.

Crisci J. V. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? // *J. theor. Biol.*, 1982.— Vol. 97, N 1.— P. 35—41.

Crisci J. V. Taxonomic congruence: a brief discussion // *Numerical taxonomy.*— Berlin, 1983.— P. 92—96.

Crisci J. V. Taxonomic congruence // *Taxon*, 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 233—239.

Crisci J. V., Stuessy T. F. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction // *Syst. Bot.*, 1980.— Vol. 5.— P. 112—135.

Crowson R. A. Classification and biology.— N.Y., 1970.— 350 p.

Daly H. V. Phenetic classification and typology // *Syst. Zool.*, 1961.— Vol. 10, N 4.— P. 176—179.

Darlington P. J. A practical criticism of Hennig—Brundin „Phylogenetic Systematics“ and Antarctic biogeography // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 1.— P. 1—18.

Darlington P. J. Modern taxonomy, reality, and usefulness // *Syst. Zool.*, 1971.— Vol. 20, N 3.— P. 341—365.

Darlington P. J. What is cladism? // *Syst. Zool.*, 1972.— Vol. 21, N 1.— P. 128—129.

Davies R. G. Some problems of numerical taxonomy // *Sci. Progr.*, 1985.— Vol. 69, N 275.— P. 315—339.

Day W. H. E. Computationally difficult parsimony problems in phylogenetic systematics // *J. theor. Biol.*, 1983.— Vol. 103, N 3.— P. 429—438.

Day W. H. E. Analysis of quartet dissimilarity measures between undirected phylogenetic trees // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 3.— P. 325—333.

Day W. H. E., Sankoff D. Computational complexity of inferring phylogenies by compatibility // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 2.— P. 224—229.

De Jong R. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1980.— Fol. 18, N 1.— P. 1—23.

Dollo L. Sur la phylogénie des diptères // *Bull. Soc. Belge Géol. Palaeontol. et Hydrol.*, 1896.— T. 9.— P. 79—128.

Dongen P.A.M. van, Vossen J.M.H. Can the theory of evolution be falsified? // *Acta biotheor.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 35—50.

Donoghue M. J. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative // *Bryologist.*, 1985.— Vol. 88, N 3.— P. 172—181.

Doyen J. T., Slobodchikoff C. N. An operational approach to species classification // *Syst. Zool.*, 1974.— Vol. 23, N 2.— P. 239—247.

Duncan T. Willi Hennig, character compatibility, Wagner parsimony, and the „Dendrogrammataceae“ revisited // *Taxon*, 1984.— Vol. 33, N 4.— P. 698—704.

Duncan T., Stuessy T. F. (eds.) Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history.— N.Y., 1984.— 320 p.

Dupuis C. Willi Hennig's impact on taxonomic thought // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1984.— Vol. 15.— P. 1—24.

Eades D. C. Theoretical and procedural aspects of numerical phyletics // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 2.— P. 142—171.

Edwards A.W.F. Estimation of the branch points of a branching diffusion process // *J. Roy. Statist. Soc.*, 1970.— Vol. 32.— P. 155—164.

Edwards A.W.F., Cavalli-Sforza L. O. Reconstruction of evolutionary trees // Phenetic and phylogenetic classification.— L., 1964.— P. 67—76.

Ehrlich P. R. Some axioms of taxonomy // *Syst. Zool.*, 1964.— Vol. 13, N 3.— P. 109—123.

Eldredge N. Cladism and common sense // *Phylogenetic analysis and paleontology*.— N.Y., 1979a.— P. 165—198.

Eldredge N. Alternative approaches to evolutionary theory // *Models and methodologies in evolutionary theory*.— N.Y., 1979b.— P. 7—19.

Eldredge N., Cracraft J. Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology.— N.Y., 1980.— 349 p.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology*.— San Francisco, 1972.— P. 82—115.

Engelmann G. F., Wiley E. O. The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 1.— P. 1—11.

Estabrook G. F. Does common equal primitive? // *Syst. Bot.*, 1977.— Vol. 2.— P. 36—42.

Estabrook G. F. Some concepts for the estimation of evolutionary relationships in systematic botany // *Syst. Bot.*, 1978.— Vol. 3.— P. 146—158.

Estabrook G. F. The causes of character incompatibility // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 279—295.

Estabrook G. F. Evolutionary classification using convex phenetics // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 560—570.

Estabrook G. F., Anderson W. R. An estimate of phylogenetic relationships with the genus *Crusea* (Rubiaceae) using character compatibility analysis // *Syst. Bot.*, 1978.— Vol. 3.— P. 179—196.

Estabrook G. F., Johnson C. S., McMorris F. R. An idealized concept of the true cladistic character // *Math. Biosci.*, 1975.— Vol. 23.— P. 263—272.

Estabrook G. F., Johnson C. S., McMorris F. R. A mathematical foundation for the analysis of character compatibility // *Math. Biosci.*, 1976a.— Vol. 29.— P. 181—187.

Estabrook G. F., Johnson C. S., McMorris F. R. An algebraic analysis of cladistic characters // *Discrete Math.*, 1976b.— Vol. 16, N 2.— P. 141—147.

Estabrook G. F., McMorris F. R. When is one estimate of evolutionary relationships a refinement of another? // *J. math. Biol.*, 1980.— Vol. 10.— P. 367—373.

Estabrook G. F., McMorris F. R., Meacham C. A. Comparison of undirected phylogenetic trees based on subtrees of four evolutionary units // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 2.— P. 193—200.

Estabrook G. F., Meacham C. A. How to determine the compatibility of undirected character state trees // *Math. Biosci.*, 1979.— Vol. 46.— P. 251—256.

Estabrook G. F., Strauch J. G., Fiala K. L. An application of compatibility analysis to the Blackiths' data on orthopteroid insects // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 3.— P. 269—276.

Faith D. P. A divisive algorithm for estimating parsimonious trees // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 335—339.

Faith D. P. Distance methods and the approximation of most-parsimonious trees // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 312—325.

Farris J. S. The meaning of relationship and taxonomic procedure // *Syst. Zool.*, 1967.— Vol. 16, N 1.— P. 44—51.

Farris J. S. Categorical ranks and evolutionary taxa in numerical taxonomy // *Syst. Zool.*, 1968.— Vol. 17, N 2.— P. 151—159.

Farris J. S. On the cophenetic correlation coefficient // *Syst. Zool.*, 1969a.— Vol. 18, N 3.— P. 279—285.

Farris J. S. A successive approximations approach to characters weighting // *Syst. Zool.*, 1969b.— Vol. 18, N 4.— P. 374—385.

Farris J. S. Methods for computing Wagner trees // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 1.— P. 83—92.

Farris J. S. The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1971.— Vol. 2.— P. 277—302.

Farris J. S. Estimating phylogenetic trees from distance matrices // *Amer. Natur.*, 1972.— Vol. 106, N 951.— P. 645—668.

Farris J. S. On comparing the shapes of taxonomic trees // *Syst. Zool.*, 1973a.— Vol. 22, N 1.— P. 50—54.

Farris J. S. A probability model for inferring evolutionary trees // *Syst. Zool.*, 1973b.— Vol. 22, N 3.— P. 250—256.

Farris J. S. Formal definitions of paraphyly and polyphyly // *Syst. Zool.*, 1975 (1974).— Vol. 23, N 4.— P. 548—554.

Farris J. S. Expected asymmetry of phylogenetic trees // *Syst. Zool.*, 1976a.— Vol. 25, N 2.— P. 196—198.

Farris J. S. Phylogenetic classification of fossils with recent species // *Syst. Zool.*, 1976b.— Vol. 25, N 3.— P. 271—282.

Farris J. S. Phylogenetic analysis under Dollo's law // *Syst. Zool.*, 1977a.— Vol. 26, N 1.— P. 77—88.

Farris J. S. Some further comments on LeQuesne's methods // *Syst. Zool.*, 1977b.— Vol. 26, N 2.— P. 220—223.

Farris J. S. On the phenetic approach to vertebrate classification // *Major patterns in vertebrate evolution*.— N.Y., 1977c.— P. 823—850.

Farris J. S. The 11th Annual Numerical Taxonomy Conference — and part of the 10th // *Syst. Zool.*, 1978a.— Vol. 27, N 2.— P. 229—238.

Farris J. S. Inferring phylogenetic trees from chromosome inversion data // *Syst. Zool.*, 1978b.— Vol. 27, N 3.— P. 275—284.

Farris J. S. An efficient method for finding monothetic groups // *Syst. Zool.*, 1979a (1978).— Vol. 27, N 4.— P. 468—472.

Farris J. S. On the naturalness of phylogenetic classification // *Syst. Zool.*, 1979b.— Vol. 28, N 2.— P. 200—214.

Farris J. S. The information content of the phylogenetic system // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 483—519.

Farris J. S. Naturalness, information, invariance, and the consequences of phenetic criteria // *Syst. Zool.*, 1981a (1980).— Vol. 29, N 4.— P. 360—381.

Farris J. S. The efficient diagnoses of the phylogenetic system // *Syst. Zool.*, 1981b (1980).— Vol. 29, N 4.— P. 389—401.

Farris J. S. Classifications among the mathematicians // *Syst. Zool.*, 1981c.— Vol. 30, N 2.— P. 208—221.

Farris J. S. Distance data in phylogenetic analysis // *Advances in cladistics*.— Bronx, 1981d.— P. 3—23.

Farris J. S. Outgroups and parsimony // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 3.— P. 328—334.

Farris J. S. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny // *Syst. Zool.*, 1983a (1982).— Vol. 31, N 4.— P. 413—444.

Farris J. S. The logical basis of phylogenetic analysis // *Advances in cladistics*.— N.Y., 1983b.— Vol. 2.— P. 7—36.

Farris J. S., Kluge A. G., Eckardt M. J. A numerical approach to phylogenetic systematics // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 2.— P. 172—189.

Felsenstein J. Maximum likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters // *Syst. Zool.*, 1973a.— Vol. 22, N 3.— P. 240—249.

Felsenstein J. Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters // *Amer. J. Hum. Genet.*, 1973b.— Vol. 25, N 5.— P. 471—492.

Felsenstein J. Number of evolutionary trees // *Syst. Zool.*, 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 27—33.

Felsenstein J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading // *Syst. Zool.*, 1979a (1978).— Vol. 27, N 4.— P. 401—410.

Felsenstein J. Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationship // *Syst. Zool.*, 1979b.— Vol. 28, N 1.— P. 49—62.

Felsenstein J. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1981a.— Vol. 16, N 3.— P. 183—196.

Felsenstein J. Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: finding maximum likelihood estimates // *Evolution*, 1981b.— Vol. 35, N 6.— P. 1229—1242.

- Felsenstein J.* Numerical methods for inferring evolutionary trees // *Quart. Rev. Biol.*, 1982.— Vol. 57, N 4.— P. 379—404.
- Felsenstein J.* Parsimony in systematics: biological and statistical issues // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1983.— Vol. 14.— P. 313—333.
- Felsenstein J.* The statistical approach to inferring evolutionary trees and what it tells us about parsimony and compatibility // *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history.*— N.Y., 1984a.— P. 169—191.
- Felsenstein J.* Confidence limits on most parsimonious phylogenetics under a molecular clock // *Genetics.*, 1984b.— Vol. 107, N 1.— P. 2—31.
- Felsenstein J.* Phylogenies and the comparative method // *Amer. Natur.*, 1985a.— Vol. 125, N 1.— P. 1—15.
- Felsenstein J.* Confidence limits on phylogenies with a molecular clock // *Syst. Zool.*, 1985b.— Vol. 34, N 2.— P. 152—161.
- Felsenstein J.* Phylogenies from gene frequencies: a statistical problem // *Syst. Zool.*, 1985c.— Vol. 34, N 3.— P. 300—311.
- Felsenstein J., Sober E.* Parsimony and likelihood: an exchange // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 617—626.
- Ferson S., Rohlf F. J., Koehn R. K.* Measuring shape variation of two-dimensional outlines // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 1.— P. 59—68.
- Fiala K. L.* A simulation model for comparing numerical taxonomic methods // *Numerical taxonomy.*— Berlin, 1983.— P. 87—91.
- Fiala K. L., Sokal R. R.* Factors determining the accuracy of cladogram estimation: evaluation using computer simulation // *Evolution*, 1985.— Vol. 39.— P. 609—622.
- Fink S. V.* Report on the Second Annual Meeting of the Willy Hennig Society // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 180—197.
- Fisher D. C.* The role of functional analysis in phylogenetic inference: examples from the history of the Xiphosura // *Amer. Zool.*, 1981.— Vol. 21, N 1.— P. 47—62.
- Fisher R.* The use of multiple measurements in taxonomic problems // *Ann. Eugen.*, 1936.— Vol. 7.— P. 179—188.
- Fitch W. M.* Further improvements in the method for testing for evolutionary homology among proteins // *J. molec. Biol.*, 1970.— Vol. 49.— P. 1—14.
- Fitch W. M.* Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology // *Syst. Zool.*, 1971.— Vol. 20, N 4.— P. 406—416.
- Fitch W. M.* The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: Simple methods // *Major patterns in vertebrate evolution.*— N.Y.; L., 1977a.— P. 169—204.
- Fitch W. M.* The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: Sample cases // *Major patterns in vertebrate evolution.*— N.Y.; L., 1977b.— P. 211—248.
- Fitch W. M.* On the problem of discovering the most parsimonious tree // *Amer. Natur.*, 1977c.— Vol. 111, N 978.— P. 223—257.
- Fitch W. M.* Numerical taxonomy: a special project // *Syst. Zool.*, 1979a.— Vol. 28, N 1.— P. 121.
- Fitch W. M.* Numerical taxonomy: a special project (II) // *Syst. Zool.*, 1979b.— Vol. 28, N 2.— P. 254—255.
- Fitch W. M.* Cautionary remarks on using gene expression events in parsimony procedures // *Syst. Zool.*, 1979c.— Vol. 28, N 3.— P. 375—379.
- Fitch W. M., Margoliash E.* Construction of phylogenetic trees // *Science*, 1967.— Vol. 155, N 3760.— P. 279—284.
- Fitch W. M., Smith T. F.* Implications of minimal length trees // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 1.— P. 68—75.
- Forey P. L.* Neontological analysis versus palaeontological stories // *Problems of phylogenetic reconstruction.*— L., 1982.— P. 119—157.
- Fortey R. A., Jefferies R. P. S.* Fossils and phylogeny — A compromise approach // *Problems of phylogenetic reconstruction.*— L., 1982.— P. 197—234.
- Foulds L. R., Hendy M. D., Penny D.* A graph theoretic approach to the development of minimal phylogenetic trees // *J. molec. Evol.*, 1979.— Vol. 13.— P. 127—149.
- Foulds L. R., Penny D., Hendy M. D.* A general approach to proving the minimality of phylogenetic trees illustrated by an example with a set of 23 vertebrates // *J. molec. Evol.*, 1979.— Vol. 13.— P. 151—166.
- Foulds L. R., Robinson R. W.* Determining the asymptotic number of phylogenetic trees // *Proc. 7th Conf. Combin. Mathematics.*— Berlin, 1980.— P. 110—126.
- Friday A. L.* Parsimony, simplicity and what actually happened // *Zool. J. Linnean Soc.*, 1982.— Vol. 74, N 3.— P. 329—335.
- Funk V. A.* The value of natural classification // *Numerical taxonomy.*— Berlin, 1983.— P. 18—21.
- Funk V. A., Brooks D. R.* (eds.) *Advances in cladistics.* Bronx, 1981.— 250 p.
- Gaffney E. S.* An introduction to the logic of phylogeny reconstruction // *Phylogenetic analysis and paleontology.*— N.Y., 1979.— P. 79—111.
- Gauld I. D., Mound L. A.* Homoplasy and the delineation of holophyletic genera in some insect groups // *Syst. Entomol.*, 1982.— Vol. 7, N 1.— P. 73—86.
- Gauld I. D., Underwood G.* Some applications of the LeQuésne compatibility test // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1986.— Vol. 29, N 3.— P. 191—222.
- Ghiselin M. T.* An application of the theory of definitions to taxonomic principles // *Syst. Zool.*, 1966a.— Vol. 15, N 2.— P. 127—130.
- Ghiselin M. T.* On psychologism in the logic of taxonomic controversies // *Syst. Zool.*, 1966b.— Vol. 15, N 3.— P. 207—215.
- Ghiselin M. T.* The distinction between similarity and homology // *Syst. Zool.*, 1969a.— Vol. 18, N 1.— P. 148—149.
- Ghiselin M. T.* Non-phenetic evidence in phylogeny // *Syst. Zool.*, 1969b.— Vol. 18, N 4.— P. 460—462.
- Ghiselin M. T.* The principles and concepts of systematic biology // *Systematic biology.*— Washington, 1969c.— P. 45—55.
- Ghiselin M. T.* A radical solution to the species problem // *Syst. Zool.*, 1975 (1974).— Vol. 23, N 4.— P. 536—544.
- Ghiselin M. T.* Biogeographical units: more on radical solutions // *Syst. Zool.*, 1980a.— Vol. 29, N 1.— P. 80—85.
- Ghiselin M. T.* Phylogenetic mythogenesis and paleontology // *Evolution*. 1980b.— Vol. 34, N 4.— P. 822—824.
- Ghiselin M. T.* The metaphysics of phylogeny // *Paleobiology*, 1981.— Vol. 7.— P. 139—143.
- Ghiselin M. T.* „Definition“, „character“, and other equivocal terms // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 104—110.
- Gilmartin A. J.* Effects of changes in characters sets upon within-group phenetic distance // *Syst. Zool.*, 1976.— Vol. 25, N 2.— P. 129—136.
- Gilmour J. S. L.* *Taxonomy and philosophy* // *The new systematics.*— Oxford, 1940.— P. 461—474.
- Gilmour J. S. L.* *Taxonomy* // *Contemporary botanical thought.*— Edinburg, 1961.— P. 27—45.
- Gilmour J. S. L., Walters S. M.* *Philosophy and classification* // *Vistas in botany.*— Oxford, 1964.— Vol. 4.— P. 1—22.
- Gingerich P. D.* Stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology // *Phylogenetic analysis and paleontology.*— N.Y., 1979.— P. 41—77.
- Gingerich P. D.* Paleontology, phylogeny, and classification: an example from the mammalian fossil record // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 451—464.
- Goodman M. J., Czelusniak M. J., Moore G. W. et al.* Fitting the gene lineage* into its species lineage, a parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from gorilla sequences // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 2.— P. 132—163.
- Goodman M. J., Weiss M. L., Gzelusniak M. J.* Molecular evolution above the species level: branching pattern, rates, and mechanisms // *Syst. Zool.*, 1983 (1982).— Vol. 31, N 4.— P. 376—399.
- Gosliner T. M., Ghiselin M. T.* Parallel evolution in opisthobranch gastropods and its implications for phylogenetic methodology // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 3.— P. 255—274.

Gould S. J. Ontogeny and phylogeny.— L., 1977.— 501 p.

Gould S. J. On the importance of heterochrony for evolutionary biology // Syst. Zool., 1979.— Vol. 28, N 2.— P. 224—226.

Gould S. J. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution // Perspectives in evolution.— Sunderland, 1982.— P. 83—104.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology, 1977.— Vol. 3.— P. 115—131.

Gower J. C. Maximal predictive classifications // Biometrics, 1974.— Vol. 30, N 4.— P. 643—654.

Gregg J. R. The language of taxonomy.— N.Y., 1954.— 70 p.

Griffiths G. C. D. Some fundamental problems in biological classifications // Syst. Zool., 1974a (1973).— Vol. 22, N 4.— P. 338—343.

Griffiths G. C. D. On the foundations of biological systematics // Acta biotheor., 1974b.— Vol. 23, N 3/4.— P. 85—131.

Griffiths G. C. D. The future of Linnean nomenclature // Syst. Zool., 1976.— Vol. 25, N 2.— P. 168—173.

Guise A., Peacock D., Gleaves T. A method for identification of parallelism in discrete character sets // Zool. J. Linnean Soc., 1982.— Vol. 74, N 3.— P. 293—303.

Halstead L. B. Evolutionary trends and the phylogeny of the Agnatha // Problems of phylogenetic reconstruction.— L., 1982.— P. 159—196.

Hansell R.I.C., Chant D. A. A method for estimating relative weights applied to characters by classical taxonomy // Syst. Zool., 1973.— Vol. 22, N 1.— P. 46—49.

Hansell R.I.C., Ewing B. The detection and estimation of character weighting in classifications // J. theor. Biol., 1973.— Vol. 39, N 2.— P. 297—314.

Hansell R.I.C., Sneath P.H.A. Algorithms optimizing the taxonomic information of classifications // Numerical taxonomy.— Berlin, 1983.— P. 97—101.

Harding E. F. The probabilities of rooted tree-shapes generated by random bifurcation // Advances in applied probability, 1971.— Vol. 3.— P. 44—77.

Harding E. F. The probabilities of the shapes of randomly bifurcating trees // Stochastic geometry.— N.Y., 1974.— P. 259—269.

Harper C. W. Phylogenetic inference in paleontology // J. Paleontol., 1976.— Vol. 50, N 1.— P. 180—193.

Harper C. W. A bayesian probability view of phylogenetic systematics // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 547—553.

Harper C. W., Platnick N. I. Phylogenetic and cladistic hypothesis: A debate // Syst. Zool., 1978.— Vol. 27, N 3.— P. 354—362.

Hartigan J. A. Minimum mutation fits to a given tree // Biometrics, 1973.— Vol. 29, N 1.— P. 53—65.

Hartigan J. A. Clustering algorithms.— N.Y., 1975.— 351 p.

Häuser C. L. The debate about the biological species concept — A review // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1987.— Vol. 25, N 4.— P. 241—256.

Hecht M. K. Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record // Evol. Biol., 1976.— Vol. 9.— P. 335—363.

Hecht M. K., Edwards J. L. The determination of parallel or monophyletic relationships: The proteid salamanders — A test case // Amer. Natur., 1976.— Vol. 110, N 974.— P. 653—677.

Hecht M. K., Edwards J. L. The methodology of phylogenetic inference above the species level // Major patterns in vertebrate evolution.— N.Y., 1977.— P. 3—51.

Hendy M. D. On Fitch and Smith's conjecture for minimal length trees // Syst. Zool., 1983.— Vol. 32, N 3.— P. 276—277.

Hendy M. D., Penny D. Cladograms should be called trees // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 245—247.

Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.— Berlin, 1950.— 370 S.

Hennig W. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten // Beitr. Entomol., 1953.— Sonderheft 3.— S. 1—85.

Hennig W. Systematik und Phylogenese // Ber. Hundertjahre dt. entomol. Ges., 1957 (1956).— S. 50—71.

Hennig W. Phylogenetic systematics // Annu. Rev. Entomol., 1965.— Vol. 10.— P. 97—116.

Hennig W. Phylogenetic systematics.— Urbana, 1966.— 263 p.

Hennig W. Zur Situation der biologischen Systematik // Erlang. Forsch., Ser. B, 1971.— Bd. 4.— S. 7—15.

Hennig W. Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“ // Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1974.— Bd 12, H. 4.— S. 279—294.

Hennig W. Cladistic analysis or cladistic classification?: a reply to Ernst Mayr // Syst. Zool., 1975.— Vol. 24, N 2.— P. 244—256.

Hennig W. Insect phylogeny.— Chichester, 1981.— 514 p.

Hill C., Crane P. R. Evolutionary cladistics and the origin of angiosperms // Problems of phylogenetic reconstruction.— L., 1982.— P. 269—361.

Hill M. O., Smith A.J.E. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters // Taxon, 1976.— Vol. 25, N 2/3.— P. 249—255.

Hogeweg P. Iterative character weighing in numerical taxonomy // Comput. Biol. a. Med., 1976.— Vol. 6, N 3.— P. 199—211.

Holman E. W. A taxonomic difference between the Caminalcules and real organisms // Syst. Zool., 1986.— Vol. 35, N 2.— P. 259—261.

Hull D. L. Certainly and circularity in evolutionary taxonomy // Evolution, 1967.— Vol. 21, N 1.— P. 174—189.

Hull D. L. The operational imperative — Sense and nonsense in operationism // Syst. Zool., 1968.— Vol. 17, N 4.— P. 438—457.

Hull D. L. Contemporary systematic philosophies // Annu. Rev. Ecol. a. Syst., 1970.— Vol. 1.— P. 19—54.

Hull D. L. Philosophy of biological sciences. Englewood Cliffs, 1974.— 148 p.

Hull D. L. Central subjects and historical narratives // History a. Theory, 1975.— Vol. 14.— P. 253—274.

Hull D. L. Are species really individuals? // Syst. Zool., 1976.— Vol. 25, N 2.— P. 174—191.

Hull D. L. The limits of cladism // Syst. Zool., 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 416—440.

Hull D. L. Can Kripke alone save essentialism? A reply to Kitts // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 110—112.

Humphries J. M., Bookstein F. L., Cheroff B. et al. Multivariate discrimination by shape in relation to size // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 291—308.

Huxley J. S. The three types of evolutionary process // Nature, 1957.— Vol. 180, N 4584.— P. 454—455.

Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy, with special reference to grades // Systematics of to-day.— Uppsala, 1958.— P. 21—39.

Inger R.F. The development of a phylogeny of frogs // Evolution, 1967.— Vol. 21, N 2.— P. 369—384.

Inglis W. G. The observational basis of homology // Syst. Zool., 1966.— Vol. 15, N 1.— P. 219—228.

Inglis W. G. Similarity and homology // Syst. Zool., 1970.— Vol. 19, N 1.— P. 93.

James M. T. Numerical versus phylogenetic taxonomy // Syst. Zool., 1963.— Vol. 12, N 2.— P. 91—93.

Jardine N. The concept of homology // Brit. J. Philos. Sci., 1967.— Vol. 18.— P. 125—139.

Jardine N. A logical basis for biological classification // Syst. Zool., 1969.— Vol. 18, N 1.— P. 37—52.

Jardine N. The observational and theoretical components of homology: A study based on the morphology of the dermal skull-roofs of rhipidistian fishes // Biol. J. Linnean Soc. London, 1970.— Vol. 1.— P. 327—361.

Jardine N. The application of Simpson's criterion of consistency to phenetic classification // Syst. Zool., 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 70—72.

Jardine N., Sibson R. Mathematical taxonomy.— N.Y.; L., 1971.— 286 p.

Jeffrey C. Advances in cladistics. A review // Kew Bull., 1983.— Vol. 38, N 1.— P. 1—10.

- Jensen R. J. Wagner networks and Wagner trees: a presentation of methods for estimating most parsimonious solutions // *Taxon*, 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 576—590.
- Jensen R. J. A practical view of numerical taxonomy or should I be a pheneticist or cladist? // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 53—71.
- Johnson L.A.S. Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy // *Syst. Zool.*, 1970.— Vol. 19, N 3.— P. 203—239.
- Kiriakoff S. G. Filosofische grondslagen van de biologische systematiek // *Natuurw. Tijdschr.*, 1960.— Deel 42.— S. 35—57.
- Kiriakoff S. G. On the Neo-Adansonian school // *Syst. Zool.*, 1967.— Vol. 11, N 4.— P. 180—185.
- Kiriakoff S. G. Comment on James' letter // *Syst. Zool.*, 1963.— Vol. 12, N 2.— P. 93—94.
- Kiriakoff S. G. Some remarks on Sokal and Sneath's Principles of Numerical Taxonomy // *Syst. Zool.*, 1965.— Vol. 14.— P. 61—64.
- Kiriakoff S. G. Cladism and phylogeny // *Syst. Zool.*, 1966.— Vol. 15, N 1.— P. 91—93.
- Kitts D. B. Can baptism alone save a species? // *Syst. Zool.*, 1983.— Vol. 32, N 1.— P. 27—33.
- Kitts D. B. The names of species: a reply to Hull // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 112—115.
- Kluge A. G. Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: an evaluation of theory, methods and data // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 1976.— N 152.— 72 p.
- Kluge A. G., Farris J. S. Quantitative phyletics and evolution of anurans // *Syst. Zool.*, 1969.— Vol. 18, N 1.— P. 1—32.
- Kronenfeld D. B. Numerical taxonomy: Old techniques and new assumptions // *Curr. Anthropol.*, 1985.— Vol. 26, N 1.— P. 21—41.
- Lakatos I. Falsification and the methodology of scientific research programmes // *Criticism and the growth of knowledge*.— Cambridge, 1970.— P. 91—195.
- Lakatos I. Popper on demarcation and induction // *The philosophy of Karl Popper*.— Illinois, 1974.— Pt 1.— P. 241—273.
- Lanyon S. M. Detecting internal inconsistencies in distance data // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 4.— P. 397—403.
- Lefkovich L. P. A loss function minimization strategy for grouping from dendrograms // *Syst. Zool.*, 1976a.— Vol. 25, N 1.— P. 41—48.
- Lefkovich L. P. Hierarchical clustering from principal coordinates: An efficient method for small to very large numbers of objects // *Math. Biosci.*, 1976b.— Vol. 31.— P. 157—174.
- Lefkovich L. P. Conditional clustering // *Biometrics*, 1980.— Vol. 36, N 1.— P. 43—58.
- Legendre P. A posteriori weighting of descriptors // *Taxon*, 1975.— Vol. 24, N 5/6.— P. 603—608.
- Legendre P. Report on Nineteenth International Numerical Taxonomy Conference // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 1.— P. 135—139.
- LeQuesne W. J. A method of selection of characters in numerical taxonomy // *Syst. Zool.*, 1969.— Vol. 18, N 2.— P. 201—206.
- LeQuesne W. J. Further studies based on the uniquely derived character concept // *Syst. Zool.*, 1972.— Vol. 21, N 2.— P. 281—288.
- LeQuesne W. J. The uniquely evolved character concept and its cladistic application // *Syst. Zool.*, 1975 (1974).— Vol. 23, N 4.— P. 513—517.
- LeQuesne W. J. The uniquely evolved character concept // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 2.— P. 218—220.
- LeQuesne W. J. Compatibility analysis and the iniquely derived character concept // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 1.— P. 92—94.
- LeQuesne W. J. Compatibility analysis and its applications // *Zool. J. Linnean Soc.*, 1982.— Vol. 74, N 3.— P. 267—275.
- Lewontin R. The bases of conflict in biological explanation // *J. Hist. Biol.*, 1969.— Vol. 2, N 1.— P. 35—45.
- Lindenfelser M. E. Morphometric and allozymic congruence: evolution in the prawn *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda: Palaemonidae) // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 195—204.
- Løvtrup S. Classification, convention and logic // *Zool. Scripta*, 1973.— Vol. 2, N 2/3.— P. 49—61.
- Løvtrup S. On the phylogenetic classification // *Acta zool. cracov.*, 1975.— T. 20, N 14.— P. 499—523.
- Løvtrup S. On the falsifiability of neo-Darwinism // *Evol. Theory*, 1976.— Vol. 1.— P. 267—283.
- Løvtrup S. Phylogenetics: some comments on cladistic theory and method // *Major patterns and vertebrate evolution*.— N.Y., 1977.— P. 805—822.
- Løvtrup S. The evolutionary species: fact or fiction // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 3.— P. 386—392.
- Lubischew A. A. On some contradictions in general taxonomy and evolution // *Evolution*, 1963.— Vol. 17, N 4.— P. 414—430.
- Lubischew A. A. Philosophical aspects of taxonomy // *Annu. Rev. Entomol.*, 1969.— Vol. 14.— P. 19—38.
- Lundberg J. G. Wagner networks and ancestors // *Syst. Zool.*, 1972.— Vol. 21, N 4.— P. 398—413.
- Macbeth M. [Review of] Darwinism defended: a guide to the evolution controversies — M. Ruse. 1982 // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 230—234.
- Maddison W. P., Donoghue M. J., Maddison D. R. Outgroup analysis and parsimony // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 83—103.
- Margulis L., Margulis T. N. A note on the equivalence of characters: pheneticist vs. phylogeneticist // *Syst. Zool.*, 1968.— Vol. 17, N 4.— P. 477—479.
- Marx H., Rabb G. B. Character analysis: an empirical approach applied to advanced snakes // *J. Zool.*, 1970.— Vol. 161, pt 4.— P. 525—548.
- Marx H., Rabb G. B. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes // *Fieldiana Zoology*, 1972.— Vol. 63.— 231 p.
- Maynard Smith J. The status of neo-Darwinism // *Towards a theoretical biology*.— Aldine, 1969.— Vol. 2.— P. 82—89.
- Mayr E. Numerical phenetics and taxonomic theory // *Syst. Zool.*, 1965a.— Vol. 14, N 2.— P. 73—97.
- Mayr E. Classification and phylogeny // *Amer. Zool.*, 1965b.— Vol. 5, N 1.— P. 165—174.
- Mayr E. Theory of biological classification // *Nature*, 1968.— Vol. 220, N 5167.— P. 545—548.
- Mayr E. Principles of systematic zoology.— N.Y., 1969.— 428 p.
- Mayr E. Cladistic analysis or cladistic classification? // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1974.— Bd 12, H. 2.— S. 94—128.
- Mayr E. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies // *Science*, 1981.— Vol. 214, N 4520.— P. 510—516.
- Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance.— Cambridge, 1982.— 974 p.
- Maze J., Hughes G. C. Monophyletic taxa — A reasonable definition // *Syst. Zool.*, 1973.— Vol. 22, N 1.— P. 84.
- McGinley R. J., Michener C. D. Dr. Nelson on dendronomics // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 91—93.
- McMorris F. R. Compatibility criteria for cladistic and qualitative taxonomic characters // *Proc. 8th Intern. Conf. Numerical Taxonomy*.— San Francisco, 1975.— P. 399—415.
- McMorris F. R. On the compatibility of binary qualitative taxonomic characters // *Bull. math. Biol.*, 1977.— Vol. 39.— P. 133—138.
- McNeill J. Purposeful phenetics // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 465—482.
- McNeill J. Report on the Fifteenth Annual Numerical Taxonomy Conference // *Syst. Zool.*, 1982a.— Vol. 31, N 2.— P. 197—201.
- McNeill J. Phylogenetic reconstruction and phenetic taxonomy // *Zool. J. Linnean Soc.*, 1982b.— Vol. 74, N 3.— P. 337—344.

- McNeill J. The future of numerical methods in plant systematics: a personal prospect // Numerical taxonomy.— Berlin, 1983.— P. 47—52.
- Meacham C. A. A probability measure for character compatibility // Math. Biosci., 1981a.— Vol. 57.— P. 1—18.
- Meacham C. A. A manual method for character compatibility analysis // Taxon, 1981b. Vol. 30, N 3.— P. 591—600.
- Meacham C. A. The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history // Taxon, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 26—38.
- Michener C. D. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera) // Bull. Amer. Mus. natur. Hist., 1944.— Vol. 82, art. 6.— P. 151—326.
- Michener C. D. Diverse approaches to systematics // Evol. Biol., 1970.— Vol. 4.— P. 1—37.
- Michener C. D. Discordant evolution and the classification of allodapine bees // Syst. Zool., 1977.— Vol. 26, N 1.— P. 32—56.
- Michener C. D., Sokal R. R. A quantitative approach to a problem in classification // Evolution, 1957.— Vol. 11, N 2.— P. 130—162.
- Michener C. D., Sokal R. R. Two tests of the nonspecificity hypothesis in the *Hoplitis* complex (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. entomol. Soc. Amer., 1966.— Vol. 59, N 6.— P. 1211—1217.
- Mickevich M. F. Taxonomic congruence // Syst. Zool., 1978a.— Vol. 27, N 2.— P. 143—158.
- Mickevich M. F. Comments on the recognition of convergence and parallelism on Wagner trees // Syst. Zool., 1978b. Vol. 27, N 2.— P. 239—242.
- Mickevich M. F. Taxonomic congruence: Rohlf and Sokal's misunderstanding // Syst. Zool., 1980.— Vol. 29, N 2.— P. 162—176.
- Mickevich M. F. Transformation series analysis // Syst. Zool., 1983a (1982).— Vol. 31, N 4.— P. 461—478.
- Mickevich M. F. Parsimony: introduction // Advances in cladistics.— N.Y., 1983b.— Vol. 2.— P. 3—5.
- Mickevich M. F., Farris J. S. The implications of congruence in *Menidia* // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 351—370.
- Mickevich M. F., Johnson M. S. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution // Syst. Zool., 1976.— Vol. 25, N 3.— P. 260—270.
- Mickevich M. F., Mitter C. M. Evolutionary pattern in allozyme data: a systematic approach // Advances in cladistics.— N.Y., 1983.— Vol. 2.— P. 169—176.
- Morse J. C., White D. F. A technique for analysis of historical biogeography and other characters in comparative biology // Syst. Zool., 1979.— Vol. 28, N 3.— P. 356—365.
- Moss W. W. Report on NATO Advanced Study Institute on Numerical Taxonomy // Syst. Zool., 1983.— Vol. 32, N 1.— P. 76—83.
- Moss W. W., Hendrickson J. A. Numerical taxonomy // Annu. Rev. Entomol., 1973.— Vol. 18.— P. 227—258.
- Murray B. G. The structure of theory, and the role of competition in community dynamics // Oikos, 1986.— Vol. 46, N 2.— P. 145—158.
- Neff N. A. A rational basis for a priori character weighting // Syst. Zool., 1986.— Vol. 35, N 1.— P. 110—123.
- Nei M., Tajima F., Tateno Y. Accuracy of phylogenetic trees from molecular data // J. molec. Evol., 1983.— Vol. 19.— P. 153—170.
- Nelson G. „Cladism“ as a philosophy of classification // Syst. Zool., 1971a.— Vol. 20, N 3.— P. 373—376.
- Nelson G. J. Paraphyly and polyphyly: redefinitions // Syst. Zool., 1971b.— Vol. 20, N 4.— P. 471—472.
- Nelson G. J. Phylogenetic relationship and classification // Syst. Zool., 1972a.— Vol. 21, N 2.— P. 227—231.
- Nelson G. J. „Science or politics?\": a reply to H. F. Howden // Syst. Zool., 1972b.— Vol. 21, N 3.— P. 341—342.
- Nelson G. J. Comments on Hennig's „phylogenetic systematics“ and its influence on ichthyology // Syst. Zool., 1972c.— Vol. 21, N 4.— P. 364—374.
- Nelson G. J. „Monophyly again?\" — a reply to P. D. Ashlock // Syst. Zool., 1973a.— Vol. 22, N 3.— P. 310—312.
- Nelson G. J. Negative gains and positive losses: a reply to J. G. Lundberg // Syst. Zool., 1973b. Vol. 22, N 3.— P. 330.
- Nelson G. J. Classification as an expression of phylogenetic relationship // Syst. Zool., 1974 (1973).— Vol. 22, N 4.— P. 344—359.
- Nelson G. J. Professor Michener on phenetics — old and new // Syst. Zool., 1978a.— Vol. 27, N 1.— P. 104—112.
- Nelson G. J. The perils of perfection: a reply to D. H. Colless // Syst. Zool., 1978b.— Vol. 27, N 1.— P. 124.
- Nelson G. J. Classification and prediction: a reply to Kitts // Syst. Zool., 1978c.— Vol. 27, N 2.— P. 216—218.
- Nelson G. J. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law // Syst. Zool., 1978d. Vol. 27, N 3.— P. 324—345.
- Nelson G. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's Familles des Plantes (1763—1764) // Syst. Zool., 1979.— Vol. 28, N 1.— P. 1—21.
- Nelson G., Platnick N. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.— N.Y., 1981.— 567 p.
- Owen J. G., Chmielewski M. A. On canonical variates analysis and the construction of confidence ellipses in systematic studies // Syst. Zool., 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 366—374.
- Panchen A. L. The use of parsimony in testing phylogenetic hypotheses // Zool. J. Linnean Soc., 1982.— Vol. 74, N 3.— P. 305—328.
- Patterson C. Verifiability in systematics // Syst. Zool., 1978.— Vol. 27, N 2.— P. 218—222.
- Patterson C. Cladistics // Biologist, 1980.— Vol. 27, N 5.— P. 234—240.
- Patterson C. Significance of fossils in determining evolutionary relationships // Ann. Rev. Ecol. a. Syst., 1981.— Vol. 12.— P. 195—223.
- Patterson C. Classes and cladists or individuals and evolution // Syst. Zool., 1982a.— Vol. 31, N 3.— P. 284—286.
- Patterson C. Morphological characters and homology // Problems of phylogenetic reconstruction.— L., 1982b. P. 21—74.
- 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. Hist., 1977.— Vol. 158, art. 2.— P. 81—172.
- Penny D. Criteria for optimising phylogenetic trees and the problem of determining the roof of a tree // J. molec. Evol., 1976.— Vol. 8.— P. 95—116.
- Penny D. Towards a basis for classification: The incompleteness of distance measures, incompatibility analysis and phenetic classification // J. theor. Biol., 1982a.— Vol. 96, N 2.— P. 129—142.
- Penny D. Graph theory, evolutionary trees and classification // Zool. J. Linnean Soc., 1982b. Vol. 74, N 3.— P. 277—292.
- Penny D., Foulds L. R., Hendy M. D. Testing the theory of evolution by comparing phylogenetic trees constructed from five different protein sequence // Nature, 1982.— Vol. 297.— P. 197—200.
- Penny D., Hendy M. D. The use of tree comparison metrics // Syst. Zool., 1985.— Vol. 34, N 1.— P. 75—82.
- Peters R. H. Tautology in evolution and ecology // Amer. Natur., 1976.— Vol. 110, N 971.— P. 1—12.
- Peters R. H. Predictable problems with tautology in evolution and ecology // Amer. Natur., 1978.— Vol. 112, N 986.— P. 759—762.
- Phipps J. B. Dendrogram topology: capacity and retrieval // Canad. J. Bot., 1976a.— Vol. 54, N 8.— P. 679—685.
- Phipps J. B. The number of classification // Canad. J. Bot., 1976b.— Vol. 54, N 8.— P. 686—688.
- Pimentel R. A. A comparative study of data and ordination techniques based on a hybrid swarm of sand verbenas (*Abronia* Juss.) // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 250—267.
- Platnick N. I. Are monotypic genera possible? // Syst. Zool., 1976.— Vol. 25, N 2.— P. 198—199.

Platnick N. I. Parallelism in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.*, 1977a.— Vol. 26, N 1.— P. 93—96.

Platnick N. I. Paraphyletic and polyphyletic groups // *Syst. Zool.*, 1977b.— Vol. 26, N 2.— P. 195—200.

Platnick N. I. Monotypy and the origin of higher taxa: a reply to E. O. Wiley // *Syst. Zool.*, 1977c.— Vol. 26, N 3.— P. 355—357.

Platnick N. I. Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing // *Syst. Zool.*, 1977d.— Vol. 26, N 4.— P. 438—442.

Platnick N. I. Adaptation, selection, and falsifiability // *Syst. Zool.*, 1978a.— Vol. 27, N 3.— P. 347—348.

Platnick N. I. Classifications, historical narratives, and hypothesis // *Syst. Zool.*, 1978b.— Vol. 27, N 3.— P. 365—369.

Platnick N. I. Philosophy and the transformation of cladistics // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 537—546.

Platnick N. I. Defining characters and evolutionary groups // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 3.— P. 282—284.

Platnick N. I., Funk V. A. (eds.). *Advances in cladistics*.— N.Y., 1983.— Vol. 2.— 218 p.

Platnick N. I., Gaffney E. S. Evolutionary biology: a popperian perspective // *Syst. Zool.*, 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 137—141.

Platnick N. I., Marcus L. The 12th Annual Numerical Taxonomy Conference // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 2.— P. 232—238.

Podani J., Dickinson T. A. Comparison of dendrograms: a multivariate approach // *Canad. J. Bot.*, 1984.— Vol. 62, N 12.— P. 2765—2778.

Popper K. R. *The logic of scientific discovery*.— N.Y., 1959.— 480 p.

Popper K. R. *Conjectures and refutations — the growth of scientific knowledge*.— L., 1963.— 417 p.

Popper K. R. *Objective knowledge: an evolutionary approach*.— Oxford., 1973.— 380 p.

Prager E. M., Wilson A. C. Construction of phylogenetic trees for proteins and nucleic acids: empirical evaluation of alternative matrix methods // *J. molec. Evol.*, 1978.— Vol. 11.— P. 129—142.

Presch W. Phenetic analysis of a single data set: phylogenetic implications // *Syst. Zool.*, 1979.— Vol. 28, N 3.— P. 366—371.

Queiroz K. de. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics // *Syst. Zool.*, 1985.— Vol. 34, N 3.— P. 280—299.

Remane A. *Die Grundlagen des natürlichen Systems*.— Leipzig, 1956.— 364 S.

Rensch B. *Evolution above the species level*.— N.Y., 1960.— 419 p.

Ridley M. *Evolution and classification. The reformation of cladism*.— L.; N.Y., 1986.— 201 p.

Rieger R., Tyler S. The homology theorem in infrastructural research // *Amer. Zool.*, 1979.— Vol. 19.— P. 655—664.

Rieppel O. Ontogeny and the recognition of primitive character states // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1979.— Bd 17, H. 1.— S. 57—61.

Rieppel O. Why to be a cladist // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1980a.— Vol. 18, N 2.— P. 81—90.

Rieppel O. Homology, a deductive concept? // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1980b.— Vol. 18, N 4.— S. 315—319.

Rogers J. S. Measures of genetic similarity and genetic distance // *Studies Genet. VII / Univ. Texas Publ.*, 1972.— N 7213.— P. 145—153.

Rogers J. S. Deriving phylogenetic trees from allele frequencies // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 1.— P. 52—63.

Rogers J. S. Deriving phylogenetic trees from allele frequencies: a comparison of nine genetic distances // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 3.— P. 297—310.

Rohlf F. J. Congruence of larval and adult classification in *Aedes* (Diptera: Culicidae) // *Syst. Zool.*, 1963.— Vol. 12, N 3.— P. 97—117.

Rohlf F. J. A randomization test of the hypothesis on non-specificity in numerical taxonomy // *Taxon.*, 1965.— Vol. 14.— P. 262—267.

Rohlf F. J. Methods of comparing classifications // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.*, 1974.— Vol. 5.— P. 101—113.

Rohlf F. J. Numbering binary trees with labeled terminal vertices // *Bull. Math. Biol.*, 1982a.— Vol. 45.— P. 33—40.

Rohlf F. J. Consensus indices for comparing classifications // *Math. Biosci.*, 1982b.— Vol. 59.— P. 131—144.

Rohlf F. J. A note on minimum length trees // *Syst. Zool.*, 1984.— Vol. 33, N 3.— P. 341—343.

Rohlf F. J., Colless D. H., Hart G. Taxonomic congruence re-examined // *Syst. Zool.*, 1983a.— Vol. 32, N 2.— P. 144—158.

Rohlf F. J., Colless D. H., Hart G. Taxonomic congruence — a reanalysis // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983b.— P. 82—86.

Rohlf F. J., Fisher D. R. Tests for hierarchical structure in random data sets // *Syst. Zool.*, 1968.— Vol. 17, N 4.— P. 407—412.

Rohlf F. J., Sokal R. R. Comments on taxonomic congruence // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 97—101.

Rohlf F. J., Sokal R. R. Comparing numerical taxonomic studies // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 4.— P. 459—490.

Rosen D. E. Do current theories of evolution satisfy the basic requirements of explanation? // *Syst. Zool.*, 1982.— Vol. 31, N 1.— P. 76—85.

Rosen D. E., Butch D. G. Empirical evolutionary research versus neo-Darwinian speculation // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 3.— P. 300—308.

Ross H. H. A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta) // *Illinois Biol. Monogr.*, 1937.— Vol. 15, N 2.— 173 p.

Roth V. L. On homology // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1984.— Vol. 22, N 1.— P. 13—29.

Ruse M. Gregg's paradox: a proposed revision to Buck and Hull's solution // *Syst. Zool.*, 1971.— Vol. 20, N 2.— P. 234—245.

Ruse M. Falsifiability, consilience, and systematics // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 530—536.

Ruse M. *Darwinism defended: a guide to the evolution controversies*.— Reading, 1982.— 376 p.

Saether O. A. The canalized evolutionary potential: inconsistencies in phylogenetic reasoning // *Syst. Zool.*, 1983.— Vol. 32, N 4.— P. 343—359.

Savage H. M. The shape of evolution: systematic tree topology // *Biol. J. Linnean Soc.*, 1983.— Vol. 21, N 3.— P. 225—244.

Schindewolf O. H. *Homologie und Taxonomie. Morphologische Grandlegung und Phylogenetische Auslegung* // *Acta biotheor.*, 1968.— Vol. 18, N 1/4.— P. 235—238.

Schlee D. Numerical phyletics: and analysis from the viewpoint of phylogenetic systematics // *Entomol. scand.*, 1975.— Vol. 6.— P. 193—208.

Schlee D. Structures and functions, their general significance for phylogenetic reconstruction in recent and fossil taxa // *Zool. Scripta*, 1976.— Vol. 5, N 3/4.— P. 181—184.

Schlee D. *Revisionary notes* // *W. Hennig. Insect phylogeny*.— Chichester, 1981.— P. 12—19, 46—47.

Schuh R. T. Willi Hennig Society: report on the First Annual Meeting // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 1.— P. 76—81.

Schuh R. T., Farris J. S. Methods for investigating taxonomic congruence and their application to the Leptodomorpha // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 3.— P. 331—351.

Schuh R. T., Polhemus J. T. Analysis of taxonomic congruence among morphological, ecological, and biogeographic data sets for the Leptodomorpha (Hemiptera) // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 1—26.

Settle T. W. Popper on "When is a science not a science?" // *Syst. Zool.*, 1980 (1979).— Vol. 28, N 4.— P. 521—529.

Settle T. Kitts on Popper: a reply // *Syst. Zool.*, 1981.— Vol. 30, N 2.— P. 200—202.

Shaffer H. B. Utility of quantitative genetic parameters in character weighting // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 1.— P. 124—134.

Shao K., Rohlf F. J. Sampling distribution of consensus indices when all bifurcating trees are equally likely // *Numerical taxonomy*.— Berlin, 1983.— P. 132—136.

Shao K.-T., Sokal R. R. Significance tests of consensus indices // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 582—590.

Sharrock G., Felsenstein J. Finding all monothetic subsets of a taxonomic group // Syst. Zool., 1975.— Vol. 24, N 3.— P. 373—377.

Silvestri L. G., Hill L. R. Some problems of the taxometric approach // Phenetic and phylogenetic classification.— L., 1964.— P. 87—103.

Simberloff D. Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords // Amer. Natur., 1983a.— Vol. 122, N 5.— P. 626—635.

Simberloff D. Biogeographic models, species' distributions and community organization // Evolution, time and space: the emergence of biosphere.— L., 1983b. P. 57—83.

Simberloff D., Heck K. L., McCoy E. D., Connor E. F. There have been no statistical tests of cladistic biogeographical hypotheses! // Vicariance biogeography: a critique.— N.Y., 1981.— P. 40—63.

Simpson G. G. Tempo and mode in evolution.— N.Y., 1944.— 237 p.

Simpson G. G. The major features of evolution.— N.Y., 1953.— 434 p.

Simpson G. G. Principles of animal taxonomy.— N.Y., 1961.— 247 p.

Smith H. M. Phenetic taxonomy: an example of existentialism // Syst. Zool., 1965.— Vol. 14, N 2.— P. 148—149.

Smith P. G., Phipps J. B. Consensus trees in phenetic analyses // Taxon, 1984.— Vol. 33, N 4.— P. 586—594.

Sneath P.H.A. The application of computers to taxonomy // J. Gen. Microbiol., 1957.— Vol. 17.— P. 201—226.

Sneath P.H.A. Recent developments in theoretical and quantitative taxonomy // Syst. Zool., 1961.— Vol. 10, N 3.— P. 118—139.

Sneath P.H.A. Phenetic taxonomy at the species level and above // Taxon, 1976.— Vol. 25, N 4.— P. 437—450.

Sneath P.H.A. [Review of] Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.— G. Nelson and N. Platnick. 1981 // Syst. Zool., 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 208—217.

Sneath P.H.A. Philosophy and method „in biological“ classification // Numerical taxonomy.— Berlin, 1983.— P. 22—37.

Sneath P.H.A. Estimating uncertainty in evolutionary trees from Manhattan-distance triads // Syst. Zool., 1986.— Vol. 35, N 4.— P. 470—488.

Sneath P.H.A., Sokal R. R. Numerical taxonomy: the principles and practices of numerical classification.— San. Francisco, 1973.— 573 p.

Sober E. Simplicity.— Oxford, 1975.— 189 p.

Sober E. Parsimony in systematics: philosophical issues // Annu. Rev. Ecol. a. Syst., 1983a.— Vol. 14.— P. 335—357.

Sober E. Parsimony methods in systematics // Advances in cladistics.— N.Y., 1983b. Vol. 2.— P. 37—47.

Sober E. A likelihood justification of parsimony // Cladistics, 1985.— Vol. 1.— P. 209—233.

Sokal R. R. Numerical taxonomy // Amer. Sci., 1966.— Vol. 215.— P. 106—116.

Sokal R. R. The species problem reconsidered // Syst. Zool., 1973.— Vol. 22, N 4.— P. 360—374.

Sokal R. R. Classification: purposes, principles, progress, prospects // Science, 1974.— Vol. 185, N 4157.— P. 1115—1123.

Sokal R. R. Mayr on cladism — and his critics // Syst. Zool., 1975.— Vol. 24, N 2.— P. 257—262.

Sokal R. R. Clustering and classification: background and current directions // Classification and clustering.— N.Y., 1977.— P. 1—15.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. I. The data base // Syst. Zool., 1983a.— Vol. 32, N 2.— P. 159—184.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. II. Estimating the true cladogram // Syst. Zool., 1983b. Vol. 32, N 2.— P. 185—201.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. III. Fossils and classification // Syst. Zool., 1983c.— Vol. 32, N 3.— P. 248—258.

Sokal R. R. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. IV. Congruence and character stability // Syst. Zool., 1983d. Vol. 32, N 3.— P. 259—275.

Sokal R. R. The phenetics — cladistics controversy: a personal view // Numerical taxonomy.— Berlin, 1983e.— P. 38—41.

Sokal R. R., Camin J. H. The two taxonomies: areas of agreement and conflict // Syst. Zool., 1965.— Vol. 14, N 3.— P. 176—195.

Sokal R. R., Camin J. H., Rohlf F. J., Sneath P.H.A. Numerical taxonomy: some points of view // Syst. Zool., 1965.— Vol. 14, N 3.— P. 237—243.

Sokal R. R., Crovello T. J. The biological species concept: a critical evaluation // Amer. Natur., 1970.— Vol. 104, N 936.— P. 127—153.

Sokal R. R., Fiala K. L., Hart C. OTU stability and factors determining taxonomic stability: examples from the Caminalcules and the Leptopodomorpha // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 4.— P. 387—407.

Sokal R. R., Michener C. D. A statistical method for evaluating systematic relationships // Univ. Kansas Sci. Bull., 1958.— Vol. 38, N 2.— P. 1409—1438.

Sokal R., Rohlf F. J. The comparison of dendrograms by objective methods // Taxon, 1962.— Vol. 11, N 1.— P. 33—40.

Sokal R. R., Shao K.-T. Character stability in 39 data sets // Syst. Zool., 1985.— Vol. 34, N 1.— P. 83—89.

Sokal R. R., Sneath P.H.A. Principles of numerical taxonomy.— San Francisco, 1963.— 359 p.

Stebbins G. L. In defense of evolution: tautology or theory // Amer. Natur., 1977.— Vol. 111, N 978.— P. 386—390.

Steen W. J. van der. Methodological problems in evolutionary biology. I. Testability and tautologies // Acta biotheor., 1983.— Vol. 32, N 3.— P. 207—215.

Stevens P. F. Report of Third Annual Willi Hennig Society Meeting // Syst. Zool., 1983.— Vol. 32, N 3.— P. 285—291.

Steyskal G. C. The number and kind of characters needed for significant numerical taxonomy // Syst. Zool., 1968.— Vol. 17, N 4.— P. 474—477.

Strauch J. G. Use of homoplastic characters in compatibility analysis // Syst. Zool., 1984.— Vol. 33, N 2.— P. 167—177.

Szalay F. S. Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses // Syst. Zool., 1977.— Vol. 26, N 1.— P. 12—17.

Szalay F. S. Functional analysis and the practice of the phylogenetic method as reflected by some mammalian studies // Amer. Zool., 1981.— Vol. 21, N 1.— P. 37—45.

Templeton A. R. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes // Evolution, 1983.— Vol. 37, N 2.— P. 221—244.

Thompson E. A. The method of minimum evolution // Ann. Human Genetics, 1973.— Vol. 36.— P. 333—340.

Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae // Evol. Biol., 1976.— Vol. 9.— P. 35—106.

Thorpe R. S. Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks // Evolution, 1984.— Vol. 38, N 2.— P. 244—255.

Throckmorton L. H. Similarity versus relationship in *Drosophila* // Syst. Zool., 1985.— Vol. 14, N 3.— P. 221—236.

Tuomikoski R. Notes on some principles of phylogenetic systematics // Ann. entomol. fenn., 1967.— T. 33, N 3.— P. 133—147.

Underwood G. Parallel evolution in the context of character analysis // Zool., J. Linnean Soc., 1982.— Vol. 74, N 3.— P. 245—266.

Voorzanger B., Steen W. J. van der. New perspectives on the Biogenetic Law? // Syst. Zool., 1982.— Vol. 31, N 2.— P. 202—205.

Vrba E. S. Phylogenetic analysis and classification of fossil and recent Alcelaphini Mammalia: Bovidae // Biol. J. Linnean Soc., 1979.— Vol. 11, N 3.— P. 207—228.

Wagner W. H. Problems in the classification of ferns // Recent advances in botany.— Toronto, 1961.— Vol. 1.— P. 841—844.

Waterman M. S., Smith T. F. On the similarity of dendrograms // J. theor. Biol., 1978.— Vol. 73, N 4.— P. 789—800.

Waterman M. S., Smith T. F., Singh M., Beyer W. A. Additive evolutionary trees // J. theor. Biol., 1977.— Vol. 64, N 2.— P. 199—213.

Watrous L. E., Wheeler Q. D. The outgroup comparison method of character analysis // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30, N 1.— P. 1—11.

- Wheeler Q. D. Character weighting and cladistic analysis // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 1.— P. 102—109.
- Wikander R. Parsimony and testability: a reply to Dunbar // *Canad. J. Zool.*, 1985.— Vol. 63, N 3.— P. 728—732.
- Wiley E. O. Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists // *Syst. Zool.*, 1975.— Vol. 24, N 2.— P. 233—243.
- Wiley E. O. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae) // *Univ. Kansas Mus. natur. Hist. Misc. Publ.*, 1976.— N 64.— 111 p.
- Wiley E. O. Are monotypic genera polyphyletic?: a response to Norman Platnick // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 3.— P. 352—354.
- Wiley E. O. The evolutionary species concept reconsidered // *Syst. Zool.*, 1978.— Vol. 27, N 1.— P. 17—26.
- Wiley E. O. Cladograms and phylogenetic trees // *Syst. Zool.*, 1979a.— Vol. 28, N 1.— P. 88—92.
- Wiley E. O. An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems // *Syst. Zool.*, 1979b. Vol. 28, N 3.— P. 308—337.
- Wiley E. O. Ancestors, species, and cladograms — remarks on the symposium // *Phylogenetic analysis and paleontology.*— N.Y., 1979c.— P. 211—225.
- Wiley E. O. Is the evolutionary species fiction? — a consideration of classes, individuals and historical entities // *Syst. Zool.*, 1980.— Vol. 29, N 1.— P. 76—80.
- Wiley E. O. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.— N.Y., 1981.— 439 p.
- Williams W. T., Clifford H. T. On the comparison of two classifications of the same set of elements // *Taxon*, 1971.— Vol. 20, N 4.— P. 519—522.
- Willig M. R., Owen R. D., Colbert R. L. Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach // *Syst. Zool.*, 1986.— Vol. 35, N 2.— P. 195—203.
- Wülker W., Lörincz G., Deval G. A new computerized method for deducing phylogenetic trees from chromosome inversion data // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.*, 1984.— Vol. 22, N 2.— P. 86—91.
- Wilson E. O. A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species // *Syst. Zool.*, 1965.— Vol. 14, N 3.— P. 214—220.
- Younker J. L., Ehrlich R. Fourier biometrics: harmonic amplitudes as multivariate shape descriptors // *Syst. Zool.*, 1977.— Vol. 26, N 3.— P. 336—342.

METHODOLOGICAL ANALYSIS OF SYSTEMATICS

1. CLARIFICATION OF THE PROBLEM, THE MAIN TAXONOMIC SCHOOLS

Yu. A. Pesenko

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

The present paper is the first part of a large work, in which a methodological analysis of systematics (taxonomy) is developed by revealing procedures of the following types in the structure of systematics: (1) conforming to the hypothetico-deductive scientific method, (2) related with the inductive generalization, (3) being compromise decisions and conventions. The paper consists of five sections: (1) the current state of systematics, (2) reconstruction of phylogenies and classification of organisms are components of evolutionary systematics, (3) competitive taxonomic schools, (4) quantitative (numerical) phyletics (cladistics), (5) the principle of parsimony and equal weights of characters.

In the first section the main sources of aspirations for the objectivization of systematics and reasons of attractiveness of cladistics and phenetics are discussed; proselytic activities of their proponents are illustrated. An insufficient methodological elaboration of evolutionary systematics is shown. It is explained by heterogeneity of systematics and a caste exclusiveness of taxonomists.

In the second section of the paper two conceptual-graphical models of the taxonomic procedure of evolutionary systematics are formulated: „plane's model“ and model of „cutting of phylogenetic tree“. In the plane's model an analysis is starting by estimating phenetic relations between the taxa under study. Then monophyletic groups are found by eliminating homoplastic similarities. The plane's model provides a minimal necessary relation between phylogeny and classification. It is only a primary and rough approximation to the taxonomic procedure. The last is reflected more comprehensively and adequately by the model of cutting of phylogenetic tree.

Phylogeny consists of two components: cladogenetic and anagenetic. But this division is conditional. The definitions of „cladogram“ and „phylogram“ are given. The term „monophyly“ is comprehensively discussed. A new rule is derived: ascertaining of a monophyletic group should not be isolatedly of other groupings. The main definitions of „Natural System“ are discussed. Species in evolutionary systematics should be regarded as individuals in an actualized aspect (according to the biological species concept) and in an historical one (as single lineages). The higher taxa are historical realities and individuals, as bunches of lineages „knoted“ by a common ancestor. But discontinuity and discreteness of taxa are the result of species elimination and of incompleteness of fossils. „Naturalness“ of taxa in evolutionary systematics means, firstly, monophyly (as holo- and paraphyly), secondly, that homological differences between taxa more than the ones between the members of taxa. A natural taxon is a compact one-piece segment of a phylogenetic tree, if the length of the branches of the tree is proportional to the anagenetic component.

In the end of the second section there is a generalized characteristics of evolutionary systematics in the form of eight „postulates“ formulated for an adequate comparison of the main taxonomic schools: (1) a type of relations between taxa; (2) definition and principles of the recognition of species; (3) a conceptual-graphical base for classification, its construction procedure; (4) theoretical and operational definitions of terms, the main scientific method; (5) correspondence between dendrogram and classification; (6) definition of taxon „naturalness“; (7) character weighting; (8) criteria and factors considered in classification procedure.

In the third section numerical phenetics, Hennigian cladistics and pattern-cladistics are characterized by the eight postulates. Also their histories are briefly described; a critique of their main propositions is given. Specifically, for the first time proves that „pseudohomophyletic“ taxa („hidden paraphylies“) may be present in cladistical classifications. Comparison of the main taxonomic schools revealed the following „linear order of increase of scientific optimism“ of them: phenetics (needs only operational homology of characters) — pattern-cladistics (also needs recognition of character state patterns) — Hennigian cladistics (also needs evolutionary representation of characters and splitting) — evolutionary systematics (also acknowledges a possibility of estimating the anagenetic component and of recognizing relationship „ancestor — descendent“).

The fourth section includes a description of the principal methods of quantitative phyletics, i. e. methods of a formalized construction of trees: using characters with discrete states connected by patterns (Wagner-, Dollo-, Camin and Sokal parsimony; a character compatibility method), using continuous characters (a „genetic distance“ method), using characters with states unconnected by patterns (a maximum likelihood method). Problems of quantitative approaches and its relations are discussed. Estabrooks' „convex phenetics“, measuring of similarity between trees (for estimating their congruence and stability) and calculating of consensus-trees are described.

In the fifth section it is shown that an application of the parsimony principle by pattern-cladists and quantitative phyleticists contradicts the Popperian methodology. These schools and as well phenetics are particularly inductive trends in systematics. There is a deep contradiction between an acceptance of parsimony by all the three „objective“ taxonomic schools as the only decisive rule and an acceptance by them of equal weights of characters. A priori character unweighting is inevitable for quantitative methods of phylogeny reconstruction and methods of phenogram construction, which results from inadequacy of parsimony and therefore a lack of prospects by these schools.

ОБ ОСНОВНЫХ ПОЛОЖЕНИЯХ И РАЗВИТИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Г. Ч. Д. Гриффитс

Энтомологический отдел Университета провинции Альберта
(Эдмонтон, Канада)

Во-первых, я хочу выразить свою искреннюю благодарность д-ру О. А. Скарлато и д-ру В. Ф. Зайцеву за их любезное приглашение посетить Советский Союз. Для меня большая честь выступать перед сотрудниками советских научных учреждений.

В настоящем докладе* я хочу обсудить философские основы и историческое развитие филогенетической систематики, или кладизма, как ее называют в некоторых современных работах.

Давайте для начала вернемся к 1758 г. — году публикации 10-го издания линнеевской „Systema Naturae“, которая считается отправной точкой зоологической номенклатуры. В этом труде Линней (Linnaeus, 1758) предложил иерархическую схему, используя последовательность из 5 категорий: класс, отряд, род, вид и варьетет. Приведем в качестве примера:

Класс	Mammalia
Отряд	Primates
Род	<i>Homo</i>
Виды	<i>sapiens, troglodytes</i>
Варьететы	<i>jerus, americanus, europeus, afer</i>

В линнеевской системе каждый таксон можно отнести лишь к одному таксону следующего более высокого ранга. Таким образом, система строго иерархична. Почему же Линней считал, что организмы могут быть классифицированы этим строго иерархическим способом? Вспомним, ведь он не предполагал эволюции в течение длительных периодов времени. Он полагал, что основные типы (роды) были созданы богом несколько тысяч лет назад. Тогда почему же иерархическая система?

* Этот доклад был прочитан в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде (1.XII 1987) и в Палеонтологическом институте АН СССР в Москве (10.XII 1987). Д-р В. В. Злобин любезно сделал перевод с английского языка.

Для того, чтобы понять это, необходимо понять теорию эссенциализма, особенно в ее аристотелевской формулировке. Линней не был оригинальным мыслителем на философском уровне. Он прилежно изучал философию Аристотеля и принял как самоочевидную истину довольно упрощенную версию той философии, которую преподавали в школах его времени. Одно из основных положений Аристотеля заключалось в том, что индивидуумы (в широком смысле, включая стулья, столы и т. д., а не только биологические особи) воплощают внутри самих себя иерархию видовых и родовых сущностей. Таким образом, Линней полагал, что каждый человек воплощает внутри себя сущность вида Человек, рода *Homo*, отряда приматов, класса млекопитающих. Последствием этого аристотелевского взгляда на мир является то, что классификацию следует рассматривать как процесс абстрагирования (т. е. отвлечения). От любого индивидуального человека я могу абстрагировать (в моем понимании) сущность вида Человек, и от этой видовой сущности я могу абстрагировать сущность рода *Homo*, из которой, в свою очередь, сущность класса млекопитающих. Другими словами, внутри сущности вида Человек имеется включенная иерархия сущностей. Таким образом, иерархическая схема, предложенная Линнеем, была следствием этой эссенциалистской концепции иерархической структуры мира.

В настоящее время эссенциализм, в простой форме принятый Линнеем, дискредитирован. Я не знаю ни одного современного философа, который бы полагал, что имеется простая иерархическая структура, пронизывающая или реальный мир, или мир опыта. В современной физической и биологической теории отсутствует какой-либо базис для концепции имманентных сущностей. Например, сейчас мы знаем, что изменчивость индивидуумов любого вида не может быть отброшена как тривиальная, так называемая „несущественная“ изменчивость и не может быть приписана неполному проявлению видовой сущности.

После опровержения эссенциализма в первой половине нашего столетия линнеевская система биологической номенклатуры оставалась без философского обоснования. Она стала пустым формализмом, лишенным эмпирического смысла. При таких обстоятельствах систематики не могли бы называться учеными. Разработка нового философского обоснования для линнеевской системы биологической номенклатуры была осуществлена покойным д-ром Вилли Хеннигом. В своем первом большом труде „Основы теории филогенетической систематики“ (Hennig, 1950) он впервые детально показал последствия превращения линнеевской системы в предстание об историческом, т. е. филогенетическом родстве.

Причина, по которой иерархическая система может адекватно отражать филогенетическое родство между видами организмов, а не общие сходственные отношения, может быть объяснена очень просто. Сейчас философами признается, что в природе нет уникальной иерархии сходств, как это можно видеть из следующего

примера (рис. 1), взятого из работы Карла Поппера „Логика научного открытия“ (Popper, 1968).

Рис. 1 показывает сходство между простыми геометрическими фигурами. Одни фигуры сходны по наличию или отсутствию тени, другие по форме, третьи по размерам. Поппер пришел к выводу, что вещи сходны в различных особенностях и что не существует уникальной иерархии сходств даже у таких простых объектов, как эти геометрические фигуры. Паттерн (т. е. распределение) сходств не является иерархическим, однако, если мы рассмотрим историческое родство между видами, то тогда можно представить эти родственные отношения в виде иерархической системы (рис. 2).

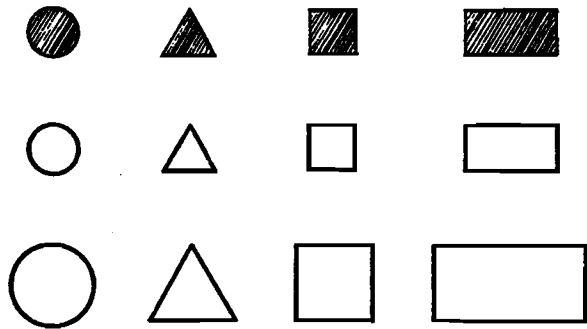


Рис. 1. Сходственные отношения между простыми геометрическими фигурами (по: Popper, 1968)

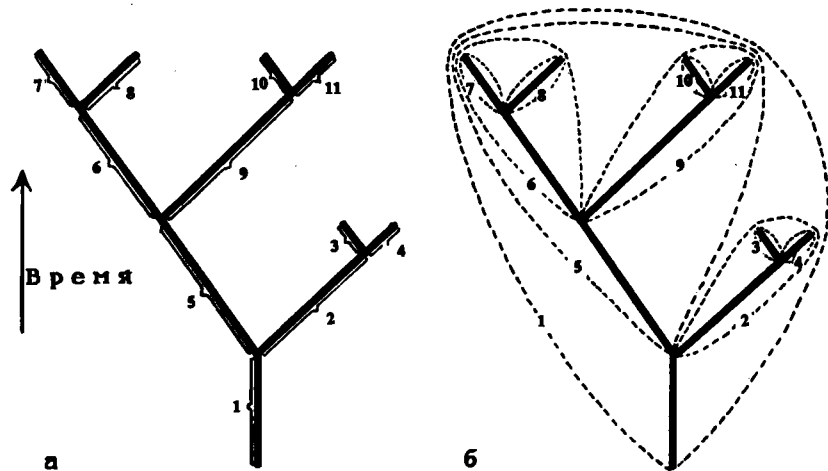


Рис. 2. Два метода применения названий к данной филогении (по: Griffiths, 1974): а — наименование продолжительных во времени видов (каждая цифра указывает вид, способный нести название) и б — наименование иерархии монофилетических групп видов (каждая цифра указывает монофилетическую группу, способную нести название)

Хенниг правильно осознал, что только историческое родство между видами и высшими таксонами организмов может быть адекватно представлено в виде иерархической системы названий. Он твердо отвергал идею, что генеральное или общее сходство может быть адекватно представлено так же, как это молчаливо принималось многими биологами. История так называемой „нумерической таксономии“, предложенной Сокалом и Снитом (Sokal a. Sneath, 1963), подтвердила вывод Хеннига. Два десятилетия интенсивной работы по анализу сходства (т. е. по фенетике) показали, что с помощью таких методов не могут быть выработаны стабильные иерархические системы, потому что сходственные отношения не являются достаточно иерархичными. Лишь когда имеется разрыв между признаками раннего и позднего происхождения (апоморфиями и плезиоморфиями по терминологии Хеннига), представляется возможным выявить иерархический паттерн в данных по сходству. Группирование в соответствии с апоморфиями (т. е. в соответствии с последовательностью их происхождения) будет приводить к иерархической системе, а группирование в соответствии со всеми признаками будет искажать основной иерархической критерий.

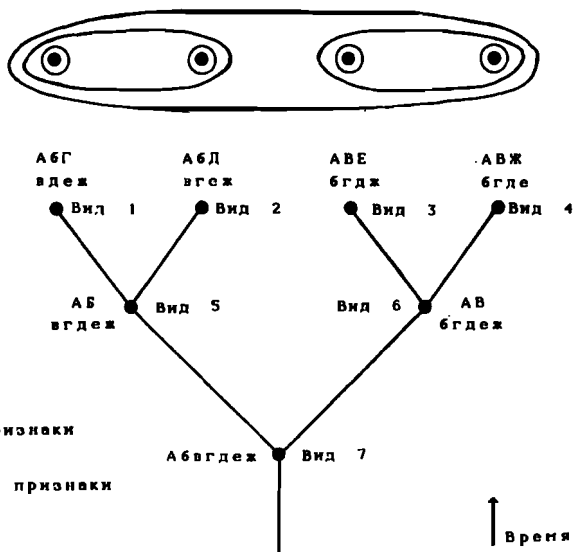
Рис. 3 показывает очень простой пример — отношения между монофилетической группой четырех современных видов и их непосредственных предков. Давайте теперь рассмотрим распределение признаков между современными видами на этом рисунке. Распределение апоморфных признаков иерархично и таким образом может быть превращено в иерархию названий групп. Однако распределение всех признаков не является полностью иерархичным. Причина этого достаточно ясна. Некоторые из плезиоморфных признаков имеют перекрещивающееся (несовместимое) распределение. Лишь когда вводится критерий времени, отражающий разрыв между апоморфией и плезиоморфией, иерархический паттерн, лежащий в основе этих признаков, становится ясным. Распределение всех признаков объясняется ссылками на их относительную апоморфию и плезиоморфию (т. е. на временную последовательность их эволюции).

Приведенный только что пример, конечно, является очень упрощенным. На практике здесь могут быть трудности в определении того, какие признаки являются относительно апоморфными, а какие — относительно плезиоморфными. Это — центральная методологическая проблема в филогенетической систематике; она известна как проблема полярности признаков. В книге Хеннига, названной „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1966), предлагались следующие критерии:

1. Критерий геологической последовательности признаков: признаки, которые появляются в ископаемых находках раньше, наиболее вероятно, являются плезиоморфными.

2. Критерий хорологической прогрессии: признаки видов, оставшихся в районе обитания предков, наиболее вероятно, являются плезиоморфными.

Иерархическое
распределение
апоморфных
признаков



Апоморфные признаки
(А Б В Г Д Е Ж)

Плезиоморфные признаки
(б в г д е ж)

Неиерархическое
распределение
всех признаков

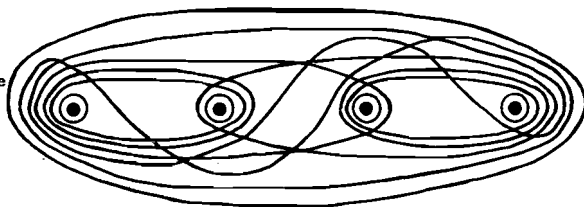


Рис. 3. Отношения между монофилетической группой 4 современных видов (1—4) и их непосредственных предков (5—7)

Апоморфные признаки А, В и Г возникли у одного или другого из предковых видов и были переданы их дочерним видам. Таким образом, апоморфный признак А обнаружен у всех 4 современных видов, а впоморфные признаки В и Г каждый лишь у 2 из современных видов. Каждый современный вид приобрел также и свои собственные апоморфные признаки (Д, Е и Ж). Буквы а—ж обозначают соответствующие плезиоморфные признаки

3. Критерий онтогенетического предшествования признаков: признаки, которые в онтогенетическом процессе появляются раньше, вероятно, являются плезиоморфными по отношению к признакам, которые появляются позже.

4. Критерий корреляции трансформационных серий: если полярность одной из трансформационных серий известна, тогда полярность других скоррелированных серий может быть перенесена с нее.

Все эти критерии имеют некоторую валидность, однако должны использоваться с осторожностью. Валидность критерия геологической последовательности зависит от того, насколько полными являются ископаемые находки для рассматриваемой группы. Критерий хронологической прогрессии должен применяться в рамках теории дрейфа континентов и последующих климатических и экологических перемен. Критерий онтогенетического предшествования признаков имеет низкую ценность для насекомых с полным превращением, поскольку в их развитии имеются специализированные личиночные структуры. Критерий корреляции трансформационных серий надежно приложим лишь в случаях, где имеется генетическая или функциональная корреляция между рассматриваемыми признаками.

Последующие авторы разработали критерии паттерна распределения признаков (pattern criteria) без ссылок на геологию, хронологию или онтогению. Эти паттерн-критерии обычно обсуждались под названием внегруппового критерия (outgroup criterion)*, однако паттерн-критерий является более общим термином, поскольку и внутригрупповой, и внегрупповой критерии (outgroup and ingroup criteria) должны быть приняты во внимание.

Все паттерн-критерии требуют, чтобы границы некоторых групп были уже обозначены. Если сестринская группа определенной группы была тоже обозначена, тогда внегрупповой критерий может быть приложен в его простейшей возможной форме (рис. 4).

Давайте предположим (см. рис. 4), что два взаимоисключающих состояния признака а и б встречаются у членов определенной группы. Если во внешней группе (т. е. сестринской) встречается лишь признак а, тогда можно будет предположить, что этот признак является плезиоморфным. Утверждение, что признак а является апоморфным, но б — плезиоморфным, было бы менее экономичным, поскольку оно повлекло бы за собой предположение, что признак а возникал дважды. Давайте также предположим, что по меньшей мере одна субординатная группа была обозначена внутри рассматриваемой группы. Тогда мы используем внутригрупповой критерий. Если состояния признака а и б оба встречаются у членов субординатной группы, а у видов, не относящихся к субординатной группе, встречается только признак а, то можно уверенно предполагать, что признак а является плезиоморфным.

* В русской литературе этот критерий также обозначается как «критерий внешней группы» (прим. ред.).

Противоположное утверждение (что признак *a* — апоморфный, а *b* — плезиоморфный) повлекло бы за собой предположение, что признак *a* возникал дважды. Данное предположение было бы неэкономичным.

Логическая структура вне- и внутригруппового критериев является в принципе одинаковой. Различия между этими критериями относительны и зависят от того, какая группа взята за основу анализа. Внутригрупповой аргумент в одном контексте может стать внегрупповым в другом.

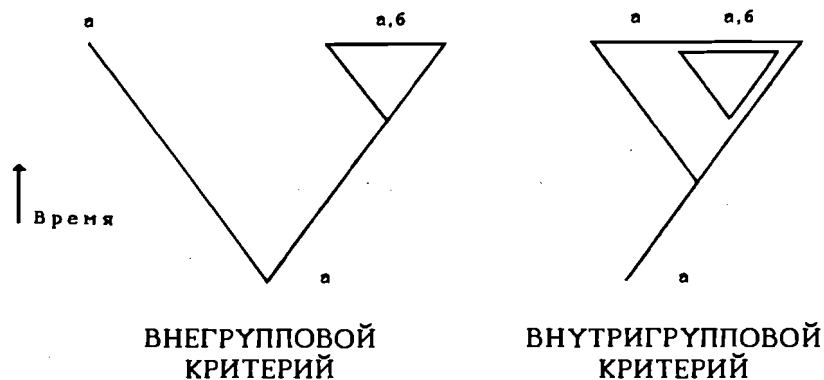


Рис. 4. Применение внегруппового и внутригруппового критериев
Треугольниками показаны группы, внутри которых родственные отношения неизвестны или не выражены

Как мне кажется, паттерн-критерии являются более фундаментальными, чем критерии, первоначально предложенные Хеннигом, и в особенности в связи с тем, что они должны заменить используемый прежде критерий частоты встречаемости признаков, еще сохраненный в первой книге Хеннига (Hennig, 1950). Сейчас известны многие примеры, в которых применение критерия частоты встречаемости привело бы к совершенно невероятным выводам. Например, у двукрылых внутри группы *Cyclorhapha*, включающей многие тысячи видов, имеется лишь 1 вид (*Ironomyia nigromaculata* White), у которого есть дискоидальная ячейка с 3 жилками, отходящими от ее дистального края (рис. 5).

Внегрупповое сравнение показывает, что состояние дискоидальной ячейки у *Ironomyia* должно быть плезиоморфным внутри *Cyclorhapha*, поскольку оно найдено во внешней группе (*Orthogenya*) и может быть прослежено до основного плана строения *Diptera*. Таким образом, важным является лишь этот паттерн распределения признаков, а не количество видов, обладающих ими.

Как я уже говорил, использование паттерн-критериев признаков требует того, чтобы границы, по меньшей мере, одной группы могли бы быть определены прежде. Обнаружение таких групп не является серьезной проблемой, по крайней мере в энтомологии.

Имеется очень много групп как высокого, так и низкого ранга, которые характеризуются приобретением новых органов или сложными модификациями такого рода, которые могут быть объяснены только наличием общего предка. Такие группы трактуются как монофилетические, используя „критерий сложности признаков“ (Hennig, 1950 с. 175). Предварительное выделение сестринской группы не является обязательным для использования этого критерия, если мы знаем, что другие организмы не обладают рассматриваемым признаком. Например, *Diptera* легко распознаются как монофилетическая группа по наличию у них уникальных гироскопических органов (жужжалец), образованных за счет модификации задних крыльев (рис. 6).

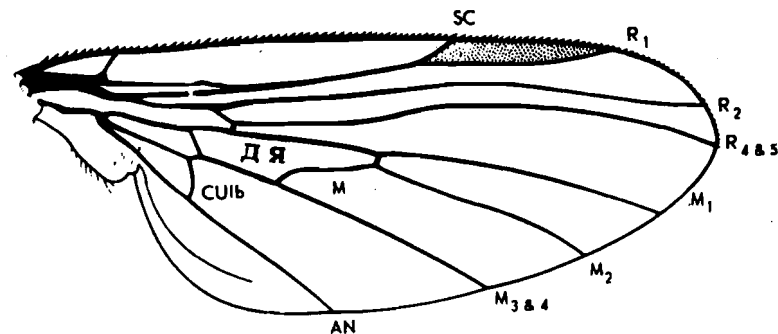


Рис. 5. Крыло *Ironomyia nigromaculata* White (Diptera, Ironomyiidae), по: McAlpine (1967)
ДЯ — дискоидальная ячейка

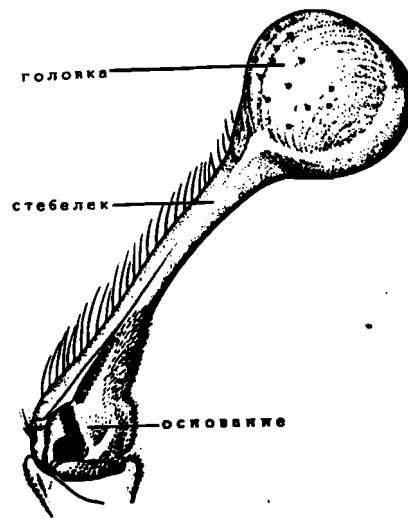


Рис. 6. Жужжалец *Bidio* sp. (Diptera, Bidionidae), по: McAlpine (1981)

Для того, чтобы продемонстрировать, что *Diptera* представляют собой монофилетическую группу, нет необходимости определять их сестринскую группу (которая фактически до сих пор спорна). Ведь для нас нет сомнений, что уникально измененными органами, известными как жужжальца, не обладают никакие другие организмы. Логическая структура аргумента в данном случае состоит в том, что все другие группы организмов принимаются как возможные внешние группы; не нужно более точного определения для вывода, что *Diptera* являются монофилетической группой.

Конечно, многие из первичных групп, которые могут быть легко распознаны путем использования критерия сложности, были известны очень давно, еще до формулировки теории эволюции, однако прогресс от распознавания этих первичных групп к детальному пониманию монофилетических групп организмов длительное время сдерживался из-за отсутствия адекватной теоретической основы. Высшее достижение Хеннига состояло в разработке нужной теоретической основы, коей является теория филогенетической систематики.

Со времени публикации работ Хеннига появилось большое количество литературы по методам филогенетической систематики, большая часть которой посвящена специализированным математическим методам и трудна для понимания. В Северной Америке сейчас имеется несколько компьютерных программ, предназначенных для использования в филогенетическом анализе. Некоторые из этих разработок важны, однако некоторые имеют тенденцию отвлекаться от основного объекта, т. е. от выявления структуры монофилетических групп организмов всего мира и, таким образом, создания генеральной справочной системы для всех областей биологии. В Северной Америке существует проблема, которая возникла в результате разделения между теоретиками филогенетики (или кладистики, как многие предпочитают ее называть) и систематиками-практиками. Лица, чья работа является чисто теоретической и кто длительное время не изучал организмы, могут легко перейти от изучения вопросов, важных для систематиков-практиков, к дебатам с их теоретическими коллегами. Этими дебатами уже длительное время заполнены страницы журнала „Systematic Zoology“. Поскольку часть этой литературы ошибочна или не имеет отношения к практическим проблемам, у многих практических систематиков сложилось ошибочное мнение, что теоретическая литература является маловажной и им нет нужды читать ее. По моему мнению, университетам и другим институтам не следует поощрять ученых заниматься лишь теоретическими исследованиями, а лучше сочетать теоретическую и практическую работу в области систематики. Ситуация, касающаяся процветания бесконечных дебатов и другой литературы преходящего значения, в настоящее время улучшилась благодаря созданию нового журнала „Cladistics“.

Поскольку этот журнал является органом общества имени Вилли Хеннига (*Willi Hennig Society*), он будет рассматривать исключительно теорию и практику филогенетической систематики (кладистики) и не будет заполнять свои страницы дебатами с защитниками ошибочных теоретических положений (таких, как так называемая фенетика). Я советую советским авторам участвовать в этом журнале для того, что бы их вклад в филогенетику был более широко известен в западных странах.

Позвольте мне теперь вернуться к теоретическим вопросам. Во-первых, я хочу обрисовать методы, которыми я пользуюсь для анализа морфологических данных. Логические этапы анализа, шаг за шагом, следующие:

1. Определить группу, которую следует изучить. Изучаемые организмы должны включать всех членов первичной группы (т. е. группы, удовлетворяющей критерию сложности признаков) или группы, хорошо обоснованной предыдущими исследованиями. Невалидна для обособленного изучения, например, филогения так называемых *Diptera Nematocera*, поскольку не продемонстрировано, что эта группировка представляет собой монофилетическую группу.

2. Определить основу внегруппового сравнения. Первичной основой для сравнения должна быть сестринская группа (если она известна) или две или более возможные сестринские группы. Например, в случае двукрылых (*Diptera*) имеется разногласие относительно того, является ли для них сестринской группой *Mecoptera* или *Siphonaptera* или *Mecoptera* плюс *Siphonaptera*, поэтому при внегрупповом сравнении имеет смысл рассмотреть все три возможные сестринские группы двукрылых. Если необходимо, сравнение может быть расширено и на других членов групп более высокого ранга. Например, сравнивая двукрылых с их тремя возможными сестринскими группами, мы можем расширить внегрупповое сравнение на *Amphiesmenoptera* (т. е. *Trichoptera* плюс *Lepidoptera*).

3. Определить основу внутригруппового сравнения, т. е. подчиненные группы на различных уровнях, удовлетворяющие критерию сложности признаков или считающиеся достаточно обоснованными предыдущими исследованиями. Эти группы будут обеспечивать основу для внутригруппового сравнения. Например, среди двукрылых группа *Schizophaga* является подчиненной группой, удовлетворяющей критерию сложности признаков в данном случае за счет образования нового органа (лобного пузыря).

4. Выделить, какие из признаков, вероятно, наиболее надежные, а какие менее надежные. Для этого потребуются широкое понимание структуры и генетики рассматриваемой группы. Сложные различия, отражающие изменения многих генетических локусов, требующие серии эволюционных шагов и/или затрагивающие более чем один орган, наименее вероятно должны встречаться независимо более чем в одной (филетической) линии. Среди дву-

крылых примером относительно сложной модификации, которая не должна подвергаться гомопластичности, является механизм питания личинок, приписываемый мною к основному плану *Diptera Polypeuiga* (мандибулы, косо ударяющие по выступающей гипостоме). Этот признак затрагивает изменения структуры и мандибул, и лабиума. Таким образом, он довольно сложный, и маловероятно, чтобы он мог возникнуть более чем один раз. Другая крайность, когда изменения требуют мутации лишь в одном геноме, могут часто встречаться более чем единожды, и обратные изменения также возможны. В качестве вероятного примера такого рода изменений я предполагаю редукцию числа сперматек с 3 до 2. Тот факт, что изменчивость по числу сперматек (с 2 до 3) сообщалась для лабораторных популяций *Drosophila*, предполагает, что сложные генетические изменения не являются обязательными, и показывает, что обратимость этой редукции возможна. Возможность гомопластичных (параллельных и конвергентных) изменений должна допускаться также и в случае просто пропорциональных или количественных изменений, потери модификаций и изменений, касающихся признаков полового диморфизма. Например, ширина лба (обычно признак полового диморфизма) у самцов *Diptera Calypttratae* подвергается очень многим параллельным модификациям, и авторы, которые не учитывали этого, многократно предлагали ошибочные группировки.

5. Теперь нужно отдельно рассмотреть распределение наиболее надежных признаков, оценить их полярность, используя вне- и внутригрупповые критерии, и определить, какие группировки предполагаются каждым апоморфным признаком. Затем проверить все группировки по совместимости и с ранее предложенными группировками, и друг с другом. Несовместимость должна указывать на какого-либо рода ошибку. Исследовать источник ошибок и исправить их. Затем определить, какие из подчиненных групп кажутся наиболее обоснованными, и присоединить их к списку тех групп, которые принимаются как базис для внутригруппового сравнения.

6. Затем продолжаем рассматривать распределение признаков, по-видимому, менее надежных, для которых допускается возможность гомопластичности (т. е. параллелизм или конвергенция). Необходимо рассматривать распределение каждого признака индивидуально, постоянно используя принцип экономности; под экономностью в данном контексте я понимаю то, что гомопластичные изменения не должны предлагаться без необходимости. Проверять дополнительные группировки, предполагаемые распределением каждого апоморфного признака, для совместимости с ранее установленной внутригрупповой структурой; удалять несовместимые группировки. Если полярность любого признака сомнительна, проверить альтернативные предположения. Это — метод проверки, коррекции и перепроверки (*checking, correcting & rechecking*) (Hennig, 1966). Правильно примененный, этот метод должен при-

вести к минимальному постулированию гомопластичных изменений.

Перечисленные выше методы не требуют применения компьютера. По моему мнению, использование компьютерных программ для анализа большинства морфологических данных не является существенным, однако, если вы хотите проверить ваши результаты с использованием компьютера, то в настоящее время существует несколько таких программ.

Программой, по-видимому, получившей наиболее широкое признание в Северной Америке, является *PHYSYS*, сочиненная Фаррисом и Мицкевич (Farris & Mickevich). Мои данные по двукрылым были пропущены через эту программу, и результаты оказались в основном одинаковыми с результатами, которые я получил ручными методами. Программа анализировала данные по принципу экономности (т. е. она выискивает минимальные предположения гомопластичности). Все современные программы очень ограничены в своих возможностях, так что было бы ошибкой смотреть на них, как на панацею. Морфологические данные необходимо анализировать вручную до того момента, пока полярности признаков различимы, лишь после этого они могут быть обработаны компьютером. Это всего лишь процесс уменьшения постулирования гомопластичности, который был компьютеризован. Преимущество использования компьютерных программ наиболее очевидно при изучении молекулярных данных (таких как последовательность белков), потому что эти данные, хотя и сложны, но являются однородными. Однако в случае исследований, касающихся широкого круга морфологических данных, все признаки не могли бы иметь равную ценность, и мы должны остерегаться ложных расчетов, основанных на трактовке всех признаков как эквивалентных единиц. Метод, который был принят мной, является попыткой разграничить более или менее надежные признаки и в первую очередь проанализировать более надежные. В принципе метрической основой для анализа признаков служит количество генетических мутаций, необходимых для преобразования одного признака в другой, однако в большинстве морфологических исследований это количество будет известно лишь для незначительного числа признаков. Большинство признаков может быть лишь грубо категоризовано в соответствии с их вероятной относительной надежностью.

В заключение позвольте мне кратко высказаться о современном статусе филогенетической систематики с моей точки зрения как дилтеролога. Когда впервые в 60-х годах я заинтересовался филогенетической систематикой, я был заверен несколькими видными профессорами в Англии, что точка зрения Хеннига является бесполезной. Я, конечно, не обратил на это внимания. Последующие события подтвердили мое мнение о значении работ Хеннига. Нынешний уровень интереса к филогенетической систематике гораздо выше, чем в какой-либо предыдущий период, и я очень рад,

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 древом. 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.

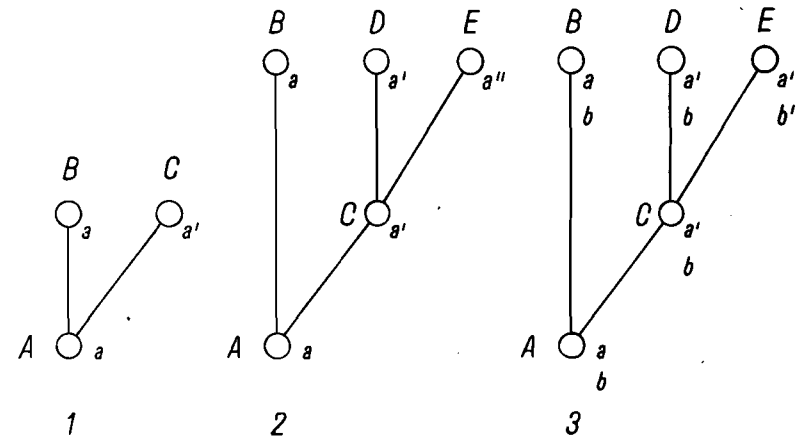


Рис. 1. Видообразование и трансформация признаков (по: Hennig, 1966)

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, принадлежат 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 показательно, 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?

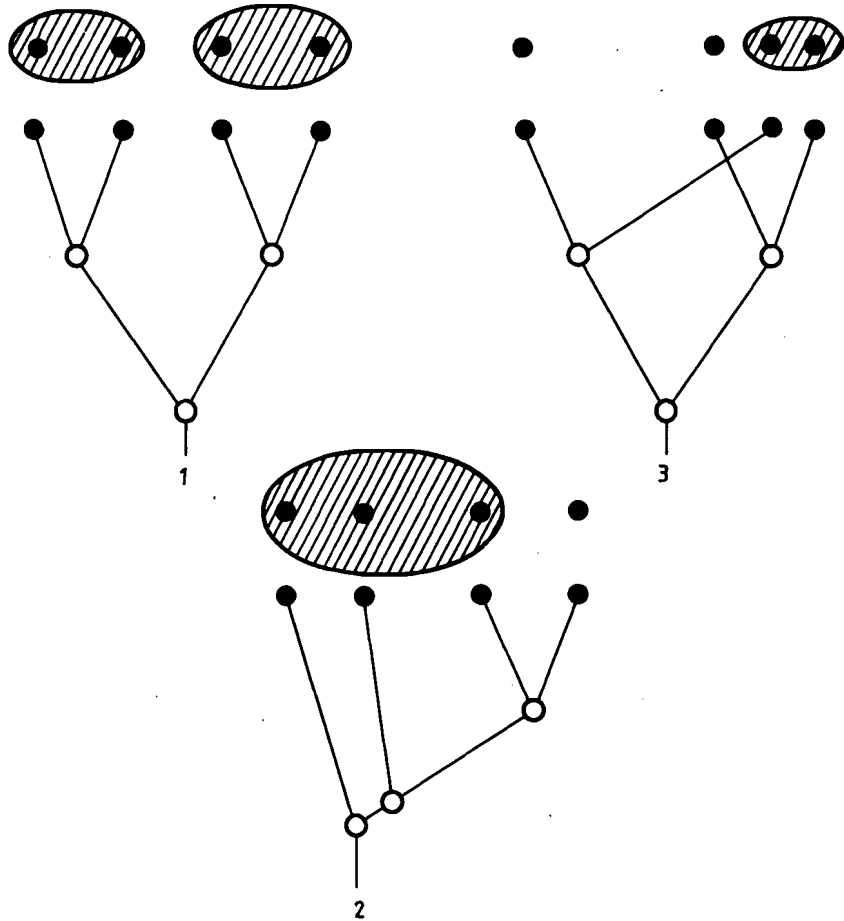


Рис. 2. Монофилия (1), парафилия (2) и полифилия (3) (по: Hennig, 1981)

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 девонем (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 соглашаются 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 явится 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.— Пушино, 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.— C. 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.

ФИЛОГЕНИЯ, КЛАССИФИКАЦИЯ И СИСТЕМА

А. Ф. Емельянов

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Вопрос о значении филогении для систематики, соотношение системы, классификации и филогении постоянно находится в сфере внимания систематиков-эволюционистов. Ряд публикаций, затрагивающих эту тему, появился и в последние десятилетия (Мауг, 1969; Пономаренко и Расницын, 1971; Скарлато и Старобогатов, 1974; Татаринев, 1979, 1984 и др.). Актуальность проблематики ныне определяется широким распространением учения В. Хеннига и его последователей, которые, наряду с развитием филогенетики, выдвигают и прокламируют негативное отношение к традиционной систематике, предлагая альтернативу в виде так называемой „филогенетической систематики“, которая сводит систему к изоморфному отражению филогении, приравненной к кладограмме. Сложившаяся ситуация вызывает необходимость вновь и вновь обращаться к казалось бы давно решенным вопросам и одновременно заново просматривать аргументацию традиционной точки зрения с целью ее расширения и укрепления. При таком обсуждении неизбежно приходится повторять многие общие места, но при всем при этом здесь я высказываю свою точку зрения, не пренебрегая спорными и недостаточно обоснованными суждениями, имея в виду пользу от самой их постановки и предположительного решения.

Наука систематика

Систематика есть наука о биологическом разнообразии, проявляющемся через индивиды. В ней достаточно четко различаются три составные части — теоретическая систематика, эмпирическая (описательная) и вспомогательная, занимающаяся классификацией исходного материала. Практическая систематика, систематика как ремесло, существенно обособлена от теоретической, в значительной мере существует помимо ее и представляет соединение описательной с линнеевским по происхождению номенклатурным языком и стилем восприятия материала, современный вариант которого сформировался под влиянием дарвиновских эволюцион-

ных идей. Теоретические обоснования и требования к системе изменились, но оболочка, найденная Линнеем, в главном верно отражала реальную структуру земного биологического разнообразия и не потребовала коренной перестройки.

Именно это обстоятельство позволяет систематикам-практикам, придерживающимся самых разных теоретических воззрений, и чистым ремесленникам без определенных теоретических посылок объективно работать на приближение к подлинной естественной системе. В биологии никогда не было множественности систем, построенных принципиально различно, никогда не было серьезных конкурентов линнеевской иерархической системы. Нынешняя атака кладистов — возможно, наиболее опасное посягательство на принципы линнеевской биологической систематики, но и она, думается, обречена на провал.

Теоретическая систематика, первоначально чисто типологическая, с утверждением эволюционного учения поднялась на новый уровень — филогенетический. Целью систематиков стала естественная система, признающая законными только монофилетические таксоны. Таким образом, к старому требованию, чтобы таксон был морфологически определенным и обособленным, Дарвин прибавил требование единого происхождения.

Классификаций, как известно, может быть множество; естественными среди них называют те, которые в основу берут наиболее существенные признаки объектов, свертывают максимум информации об объектах. Не для всяких объектов может быть создана естественная классификация. Для таких сложных объектов, как биологические, естественная система есть не абсолютом, а только определенное предпочтительное классификационное направление.

Для сторонников дарвиновского эволюционного учения теоретическая систематика и филогенетика почти синонимы. Конечный продукт филогенетики — исчерпывающая филогения. Филогения как совершившийся конкретный исторический процесс единственна, инвариантна; научные знания о ней, однако, не могут быть полными, и, по мере удаления в глубь времени, они убывают. Реконструкции филогении, таким образом, в различной степени приближительны. Филогения в высшей форме — каузальное, максимально полное и разностороннее описание совершившегося исторического развития с привлечением всех доступных научных данных, источником которых служат главным образом биологические науки и науки о Земле. Главнейшими источниками филогенетических сведений служит сравнительная морфология и палеонтология.

Естественная классификация организмов (в отличие от филогении) свойством единственности не обладает, это недостижимо и в идеале. Современная система классификации организмов по сравнению с теоретически мыслимой находится еще на весьма низкой (несовершенной) стадии своего формирования; многие ее понятия, нуждающиеся в объективизации, пока по-прежнему опре-

деляются интуитивно. Некоторые склонны в этом видеть кризис систематики, ее традиционной классификации; однако вряд ли это справедливо, так как ни ее гибели, ни замены на что-то принципиально новое и притом лучшее не предвидится. Уровень систематики (классификации) может быть поднят только накоплением знаний (фактов) об объектах систематики и достижением полноты этих фактов по всему фронту организмов. Реальное (практическое) решение этой задачи отодвигается в непрогнозируемое будущее.

Классификация

Таксоны и ранги. Основным звеном биологической классификации являются виды, которые распределяются по таксонам все более высоких рангов. Все таксоны уникальны (индивидуальны) в том смысле, что каждый таксон низшего ранга относится только к одному таксону более высокого, Число основных рангов четко определено, соседние ранги достаточно резко качественно отличаются друг от друга. Однако величина иерархических ступеней и мерки объема таксонов не имеют объективных критериев, не поддаются пока сравнению с помощью числа и меры. Причина такого положения заключается в том, что они очень сложны и в определенном смысле несравнимы, так как эволюция — это создание нового без четких предварительных ограничений, каждый заметный эволюционный сдвиг — это выход за пределы правил, по которым эволюция шла раньше. Систематики сравнивают несравнимое, и поэтому процедуру трудно формализовать, сейчас — невозможно. Мы знаем, что каждому рангу соответствует определенный уровень морфологических новообразований, уровень и широта, а значит и перспективность адаптаций то единичных, но высокоэффективных, то менее значительных, но более многочисленных, то в чем-то единообразных и синэргических, то разнородных и рассеянных. Я рискнул бы выразить убеждение, что основные таксономические ранги, (а они сформировались интуитивно — род, семейство, отряд (порядок), класс, тип) выработаны систематиками не произвольно, а отражают преобладающую ступенчатость самого процесса эволюции, дискретность уровней возможных адаптивных комплексов. Несколько упрощая ситуацию, можно сказать, что иерархия имеет пол (род) и потолок (тип). В реальной массовой работе систематика потолок обычно вторичен, за него приняты либо отряд, либо семейство так же, как у систематиков высших категорий пол повышен до семейства, отряда. Качественные отличия категорий не поддаются универсальному определению из-за серендипности эволюции, но интуитивная модель в головах систематиков существует и практически действует. Возможный путь объективизации ранговых уровней, которым систематики часто идут стихийно, заключается в поэтапном выравнивании объема таксонов, относимых к одному рангу в смежных и более отдаленных группах.

Главную роль здесь должны играть систематики с широким кругозором. Если мы не путаем класс с типом и род с семейством, то это и означает, что некоторая эквивалентность, ранговое соответствие, уже зафиксированы. Когда мы классифицируем (ревизуем) какую-либо группу, то обычно основной массив видов без принципиальных затруднений разделяется на таксоны более низкой категории, но остается небольшая часть, где типологическая экстраполяция выявленного таксономического метра встречает затруднения, не укладывается в стандартные рамки. Процент таких случаев, я думаю, и показывает отклонения реальной эволюции от стандартного шага. Интуитивная сторона деятельности развитого систематика должна ставиться ему в заслугу, так как процедура такого рода пока не под силу компьютерам.

Надежность калибровки таксонов при распределении их по категориям — при определении их рангов — очень важная сторона (задача) деятельности классификаторов, важный показатель качества создаваемой классификации, поэтому следует осознанно стремиться к отрешению от прагматических моментов, равно учитывать хиатусы и объем таксона, не преувеличивая объем при плохих хиатусах, и не деля таксон только из-за того, что в нем слишком много субъединиц. Само понятие хиатуса в филогенетической систематике неизбежно, ибо включает результаты как дивергенции, так и конвергенции. Закрытие хиатуса в силу вторичного сходства неравнозначно его изначальному отсутствию, хотя, конечно, закрытие хиатуса через механизм гомологических рядов вероятнее в многовидовых таксонах, но и здесь распознавание вторичности в таксонах выше рода большей частью не представляет труда. Понятие хиатуса относится к признакам и лишь опосредованно к организму как целому, понятие таксона относится к видовой совокупности индивидов, т. е. непосредственно к организму как целому.

Следует сказать об искажающем воздействии человеческой психологии, выражающемся во влиянии ошибочных и крайних взглядов отдельных авторитетов и привычно устоявшихся представлений на объем популярных таксонов. Из зоологии примеры приводит Майр, из ботаники можно упомянуть хотя бы хорошо известные роды *Astragalus*, *Salsola*, *Artemisia*.

Хиатусы. Историческое разделение на таксоны производилось под воздействием иерархически-дискретного отношения сходства организмов, т. е. преобладающее воздействие на формирование системы оказывали хиатусы, однако формирующаяся иерархическая система привела к признанию (хотя бы и неосознанно) первенствующего значения единства положительной характеристики таксона, что выражается в признании существования монотипных таксонов, в том числе и сразу на более чем одном уровне иерархии. Образно говоря, таксономист пропускает монофилетическую морфологически обособленную группу видов через систему сит с уменьшающейся ячейкой, и ранг таксона определяется

последним ситом, через которое эта группа еще провалится. Обратная операция дает определение высшего ранга.

Важность примата положительной характеристики таксона проявляется тогда, когда некий таксон не укладывается или плохо укладывается в рамки какого-либо обязательного ранга (триба есть, виды есть, группа явно больше рода, а подразделения с плоскими гиатусами). Такие случаи, когда система таксономических мерок приходит в противоречие с реальным материалом, не часты, поэтому не следует увеличивать число обязательных рангов, дабы не увеличивать долю несовпадений.

Голохронная система. Для того, чтобы четче понять соотношение системы и филогении, надо рассмотреть особенности филогении, важные для создания системы, и идеальный исчерпывающий вариант системы — голохронный — охватывающий все организмы (виды), которые когда-либо существовали на Земле, т. е. включая и вымершие, не оставившие непосредственных физических следов. Из голохронной системы могут быть выведены частные системы — олигохронные и монохронные; главным представителем последних является система современных организмов. Монохронные системы при выделении таксонов опираются, в частности, на хиатусы как показатели итога дивергенции; в голохронной системе хиатусов вне времени нет. Все таксономические границы режут по „живому“, условны. Выбор границ (особых точек на ветвях) зависит от ряда обстоятельств. Если бы в эволюции преобладал модус равномерности, границы пришлось бы привязывать только к узлам или выработать единый „филогенетический метр“, однако эволюция неравномерна, скорость ее изменчива. Вопрос стоит лишь о, так сказать, рисунке неравномерности. О неравномерности непреложно говорит тот факт, что в современной биоте мы имеем и примитивные, и сильно продвинутые группы, а в каждой группе любого ранга также менее и более продвинутые формы.

Сутью прогрессивной или, лучше сказать, анагенетической эволюции являются новые адаптации, они открывают для эволюции новые возможности, обеспечивают ее рывок, соответствующий значимости адаптации. Признаки же являются прямым или косвенным отражением адаптации. Рывок эволюции подробнее всего рассмотрен на уровне арогенеза, каковому соответствует ранг класса и выше, однако качественные скачки более ограниченного масштаба аналогичны, и в систематике они грубо оцениваются рангом таксонов.

Из приведенного рассуждения следует, что „резать“ филогенетическое древо на таксоны надо в пределах быстрых изменений, т. е. в момент сформирования новых адаптаций. Как известно, надвидовые таксоны характеризуются комплексом признаков — политетически. Если не стоять на позициях макромутационизма, придется признать, что они получены последовательно, путем накопления, и в голохронной системе у таких таксонов были таксономически переходные предки, пусть хотя бы и кратковременно

существовавшие. Из этого следует, что в голохронной системе будут таксоны двойного подчинения — таксон более низкого ранга будет находиться между двумя таксонами следующего. Если этого не делать, характеристики таксонов размоются. Предположение о скачкообразном, лавинном характере большей части анагенезов и особенно крупных, включая арогенезы, позволяет легче объяснить классифицируемость современной биоты, определенную легкость, например, разделения на роды большей части видового состава какой-либо трибы.

Неполнота геологической летописи в существенной мере снимает трудности практической голохронной системы также применительно к ископаемым организмам. Редкость или отсутствие находок ископаемых переходных форм „льет воду“ на ту же „мельницу“ тахитического (быстрого, скачкообразного) формирования крупных таксонов.

К усилению хиатусов в монохронных системах ведет также и относительная независимость видообразования путем расщепления (кладогенеза) от филетической эволюции. Можно предположить, что тахитические отрезки эволюции часто вообще не сопровождаются расщеплением. В пользу этого говорят, в частности, молодые (продвинутые) монотипные роды (Емельянов, 1980).

Дихотомия. Еще одной характерной особенностью макроэволюции является ее почти всегда дихотомический характер. Только наименьшая форма макроэволюции (кладогенетическое видообразование и, именно, аллопатрическое географическое) слабо скоррелирована с дихотомией. Иначе уже обстоит дело с прогрессивным кладогенетическим видообразованием, когда расщепление связано с появлением у одного из дочерних видов новой адаптации анагенетического характера; тем менее вероятно, чтобы вид распался на два, а тем более на три, и все три сразу получили разные перспективные адаптации. Против этого говорит, в частности, превышение числа видов над числом родов, родов над трибами и т. д.

Вероятность того, что три вида, образовавшиеся тритомически, послужат основанием трех перспективных линий эволюции, на мой взгляд, ничтожна, пренебрежительно мала.

Гомоплазия. Хотя основной тенденцией эволюции в целом и в более или менее крупных ветвях является дивергенция, диверсификация, рост числа и разнообразия видов, усложнение; на фоне этих тенденций существуют другие, в чем-то противоположные, но прямо связанные с первыми; это — параллелизмы, конвергенции и реверсии. Они связаны как с текущим воздействием на эволюцию внешней среды, так и с системой ответов, выработанных эволюцией за предшествующие эпохи. Из-за этих противоположных тенденций организмы могут приобретать черты вторичного непреемственного сходства, которые, будучи принятыми за первичные, ведут исследователя в заблуждение относительно форм и путей филогенеза в изучаемой группе.

Можно выделить две категории таких дезориентирующих псевдородственных признаков: экзогенные — конвергенции и часть параллелизмов, и эндогенные, буферные — инставрации и другая часть параллелизмов. Экзогенные параллелизмы вызывают сходные структуры в сходных условиях. Эндогенные параллелизмы связаны с отработанными отбором системами ответа организма на те или иные воздействия, описываемые как вавилонские гомологические ряды, рефрены (Мейен, 1988а), системы развертки и свертки, недоразвертки признака, вызванные системностью ответа организма на внешнее воздействие (Мейен, 1988б).

Традиционная систематика, провозглашая монофилетический принцип в формировании таксонов, выработала провизорные критерии определения монофилетичности, не прибегая к построению самой филогении. Эти критерии не абсолютны, но в большинстве случаев приводят к удовлетворительным результатам.

Филогения

Эволюционные идеи в биологии, быстро получившие распространение с обнародованием учения Дарвина, вскоре воплотились в потребность конкретного выяснения генеалогического развития живых существ и его наглядного отражения в виде графической схемы. Первую древовидную схему развития жизни нарисовал еще Ламарк (1809, цит. по: 1935). Главная же заслуга связана с именем Э. Геккеля, который создал термины „филогения“, „монофилия“, „полифилия“ и нарисовал древо всей органической жизни на Земле (Haeckel, 1866, 1868). В начальный период филогенетики рисовали схемы умозрительно, не прибегая к последовательной системе доказательств, руководствуясь либо общими впечатлениями сходства и различия, либо единичными признаками. Однако противоречия сходства и различия, разногласия в представлениях о филогении одних и тех же групп у разных авторов привели к тому, что вскоре было обращено внимание на конвергенции и параллелизмы, выработана соответствующая терминология: параллелизмы, конвергенции, изоморфии (Fürbringer, 1888), гомоплазии (Osborn, 1902, 1905). Филогенетические исследования прошли несколько этапов. На первом этапе филогения строилась умозрительно, не отличались схемы родства и схемы сходства, преимущественно рассматривалась история крупных групп, где такой подход легче сопрягается с общими рассуждениями. К началу XX века наступило охлаждение, легковесность филогенетических построений вызвала скептическое отношение к филогенетике вообще, однако полностью процесс не прекратился. Стали появляться схемы для низших звеньев иерархии; наряду с легковесными, произвольными появлялись и солидно обоснованные; детализовались и представления о судьбе признаков в процессе видообразования (например, Северцов, 1931, 1949), однако четко заявленных требований и правил филогенетических исследований никто не формулировал.

Ситуация резко изменилась после опубликования книги В. Хеннига „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1950), а, точнее, после ее переиздания на английском языке (Hennig, 1966). Учение Хеннига стало быстро завоевывать популярность, достигнув к 70-м годам уровня моды, продолжающейся и сейчас.

Учение Хеннига (кладизм) содержит две искусственно связанные проблемы совершенно различного научного значения. Первая — это технология филогенетического анализа, которая должна быть оценена в высшей степени положительно, вторая — новая, альтернативная линнеевской система классификации живых организмов, вредная и, в конечном счете, нежизненная, но тормозящая развитие традиционной классификации и снижающая ее престиж в среде биологов. Кладисты восприняли учение Хеннига целиком, хотя и не смогли отказаться от традиционной классификации, пользуются ею, так сказать, „брезгливо“; „незаконные“ с точки зрения Хеннига таксоны часто употребляют в кавычках, вводят массу таксонов (с названиями) промежуточного характера без номенклатурного ранга, отказываются описывать таксоны до выяснения их филогении; наконец, в новом несоответствующем смысле употребляют старые, ранее однозначно употреблявшиеся термины, в первую очередь термины „монофилия“ и „филогенетическая систематика“ (Ashlock, 1971, Эйхлер, 1981). ТанDEM хенниговского учения, таким образом, крутит педали в разные стороны. Хенниговский нигилизм в отношении классической систематики импонирует стремлению научной молодежи к новизне и самоутверждению.

Хенниг четко формализовал и описал процедуру реконструкции филогенетического древа — кладограммы — на основе анализа распределения (производных и исходных) признаков внутри таксона. Свою программу он оснастил новой и притом удачной терминологией, которая, хотя и имеет старые синонимы или соответствующие устойчивые описательные терминологические конструкции, лаконичнее, четче и сохраняет характер терминов, жестко привязанных к процедуре. Эти термины — „апоморфия“ и „плезиоморфия“, и, в особенности, „синапоморфия“ и „симплезиоморфия“, „аутапоморфия“, „аутплезиоморфия“. Неприемлемо, однако, сужение понятия „монофилии“ до понятия, которое при традиционном понимании получило название „голофилии“. Оно заключается в том, что монофилетическим хеннигисты называют таксон, не только произошедший от единого предка, но и не давший никаких производных, точнее, только со всеми производными. В хенниговской терминологии небесплодный монофилетический таксон получает название парафилетического, и в хенниговской систематике считается незаконным как таксон. Такие таксоны традиционной классификации сторонники Хеннига обычно пишут в кавычках. Если бы таксономическая практика пошла на поводу у кладистов, то пришлось бы отказаться от описания таксонов с невыясненной филогенетической, „чисто классификаторских“ по их тер-

минологии, а таких таксонов пока большинство. Логически получается процедурное торможение прогресса систематики — нельзя называть то, что еще надо изучать. Однако, если нечто названо, то оно становится известно всем, и всякий систематик может внести свои коррективы и приводить нечто (таксон) к филогенетическому виду, а если не названо, то его как бы и нет — каждый думает про себя и не может получить мнение коллег. Типологическое обособление таксонов — прекрасный механизм предварительной разборки хаоса для ускорения прогресса филогенетической систематики, чистоплюйство здесь ни к чему. Казалось бы все ясно: через возможные ошибки идти к истине, не дожидаясь лучших времен сложа руки.

Первоначально процедура выяснения филогении по Хеннигу понималась весьма упрощенно, достаточным доказательством монофилетичности (голофилетичности) считалось нахождение всего одной синапоморфии, но практика построения кладограмм постепенно ведет к более надежным приемам, к осознанию широкого распространения гомоплазий и выработке приемов их выявления (Пименов, 1987). Характерной особенностью кладизма является также канонизация познания филогении именно на уровне кладограммы, ограниченне кладограммой, которая не дает конкретной реальной последовательности событий между узлами, не интересуется ею, восприятие кладограммы как конечной цели филогенетического исследования.

Упрощенный подход к приемам выявления кладограммы полностью однако не изжит кладистами и ныне. Отрицая на словах традиционную классификацию и провозглашая собственные принципиально отличные способы классификации, кладисты до сих пор не дали ни одного примера последовательного проведения своей классификации на какой-либо группе. Это, помимо логики, говорит о том, что хенниговская классификация мертворожденна и не имеет будущего. Как было бы хорошо, если бы кладисты поняли, чем они занимаются и от чего следует отказаться.

Кладистическая систематика в отличие от традиционной отказывается от принципа общего сходства (первый принцип традиционной филогенетической систематики, унаследованный от чисто типологической доэволюционной) и сужает второй принцип монофилии таксона до голофилии. Таким образом, сохраняются от старой систематики только „бездетные, бесплодные“ таксоны, у которых традиционно понимаемое сходство и родство в смысле Хеннига совпадают. Большинство таксонов („плодовитые“) провозглашаются незаконными как парафилетические. Сама идея, так сказать, влияния будущего на прошедшее (зависимость таксономической оценки материнского таксона от того, возникнут ли дочерние или нет) выглядит абсурдно. Сходство родственного происхождения в традиционной филогенетической систематике имеет самый большой смысл и ценность, так как позволяет знать заранее основные свойства неизученных и даже неоткрытых предста-

вителей таксона; кладистская систематика этого лишена (Мауг, 1969). Хенниговская систематика далее признает показателем родства только „кладистическое отношение“, т. е. только счет ветвлений вида от корня кладограммы, по числу таких ветвлений определяется ранг таксона. Ранг, таким образом, дробится почти до нуля, так как он показывает только число дивергенций. Подсчет ветвлений снизу реально невыполним, так как требует знания филогенетического древа от начала жизни — гигантские, не поддающиеся реальному учету числа. Далее, обнаружение всякого нового вида, ветви на предшествующем участке кладограммы меняет ранг таксона (значит, ранг скачет, как цифры на счетчике). Фактически же рангов нет. В своей первоначальной концепции Хенниг, видимо, чтобы сохранить традиционные ранги, выдвинул принцип одновозрастности рангов в обычном смысле (т. е. семейств, классов и т. п.). Этой точки зрения сейчас, по-видимому, никто из кладистов не придерживается, ее забыли. И, действительно, она не выдерживает столкновения с палеонтологическими фактами и исходит из абсурдной посылки о равномерности эволюции. Биномиальная номенклатура в названии вида вводит название рода, но в кладизме родов нет, так как ранг таксона приблизительно пропорционален числу видов в нем (точнее, зависит от числа узлов в самой длинной ветви).

Подсчет узлов между двумя видами для оценки их кладистического родства также мало что дает для того, чтобы составить представление об этих видах, ибо кладогенез (видообразование) и анагенез (удаление от морфологического состояния предка), как уже говорилось, в существенной степени независимы. Вспомним хотя бы близкие роды, но с разным или, лучше, очень разным числом видов. Условно и представление, что разделившись надвое, старый вид исчезает, т. е. что оба сестринских вида получают по автапоморфии, скорее только один.

Итак, кладизм часто слишком упрощает картину реальной эволюции. Действительно, филогения была бы легко восстановима, если бы признаки, раз возникнув, не исчезали, и все возникшие признаки были бы индивидуальны, т. е. их нельзя было бы спутать. Филогенетическая практика все больше нас отдаляет от такой наивной точки зрения.

Определение порядка преобразования признаков. Для выяснения филогении используются ряды признаков (морфоклины), разбиваемые каждый на два состояния: исходное и производное, плезиоморфное и апоморфное. Однако на пути такой интерпретации изолированно рассматриваемых рядов признаков, как уже отчасти говорилось, стоят значительные препятствия, вызванные разнообразными и в целом трудно определяемыми однозначно возможностями их эволюционных преобразований. Можно насчитать, по крайней мере, семь препятствий к легкому отличению апоморфий от плезиоморфий:

1) *Невозможность* априорного установления направления

(макро-) эволюции положительного признака, особенно на малых отрезках, о которых преимущественно и идет здесь речь. От просто го ли к сложному, наоборот ли и т. п.

2) *Неотличимость* полностью исчезнувших признаков (структур) от еще не появившихся. Если признак исчез, то не ясно также, какой степени развития он достиг перед редукцией.

3) *Нестабильность*. Многие признаки нестабильны, легко меняют количественные показатели — величину, число. Показатели эти могут смещаться по неясным (по крайней мере, пока) для нас причинам в обе стороны и менять направление, преобразуясь по закону гомологических рядов Вавилова; при относительности адаптаций (особенно малых, о которых по преимуществу идет речь) толкованию с позиций адаптивного смысла не поддаются.

4). *Инставрируемость, реверсивность*. Многие признаки могут появляться вновь в результате инставрации (Емельянов, 1987), нарушая поступательность развития. При этом плезиоморфия как бы сливается с апоморфией.

5) *Параллельное возникновение признаков*. Оно дает ложную синапоморфию. Чем ближе ветви, тем вероятнее инставрация вместо параллелизма, но и тем труднее их распознать, отличить друг от друга.

6) *Неустановимость априори* порядка перестройки в части трехзвенных (и более) морфологических рядов — гипотетичность неморфных апоморфий: а — (б—в), или б — (в—а), или в — (а—б). Еще сложнее, если одно из состояний соответствует отсутствию признака.

7) *Неприменимость критерия внешней группы*. Изолированность признака — утрата плезиоморфии в сестринской группе (до утраты симплезиоморфии). Если симплезиоморфия с сестринской группой исчезла, то двухзвенный морфологический ряд в изучаемой группе без облегчающих дополнительных обстоятельств нельзя интерпретировать в отношении направления преобразований (полярности).

Перечисленные трудности относятся к интерпретации изолированных признаков. Эти трудности могут быть преодолены при совместном анализе (большого количества) морфоклин, так как макроэволюция имеет творческий (т. е. идущий прежде всего путем новообразований), и в целом необратимый и дивергентный характер, а это значит, ее прочтение „задом наперед“ имеет принципиальные отличия от правильного прочтения.

Теоретически абстрагируясь от многого, можно на минуту допустить, что под воздействием мощного пресса внешних условий в вершинной группе сойдутся инставрации, параллелизмы и конвергенции, и получится „веер наоборот“ (точнее, пучок, соединенный по концам), но практически это невероятно, если учесть много признаков, потому что главным содержанием эволюции является дивергенция и сотворение нового. Один и тот же адаптивный эффект может быть достигнут разными комбинациями признаков

даже у близкородственных представителей в сходной среде, эффективная адаптивная комбинация нескольких старых признаков в новой комплекс уведет ветвь от топтания в замкнутом круге. Разнообразие признаков у сложных организмов делает полный повтор статистически невероятным, так как каждое появление нового признака неизмеримо расширяет возможности комбинаторики, невзирая на канализирующее воздействие внешней среды.

Из перечисленных затруднений ясно, что при построении филогении наибольшую ценность имеют признаки позитивные, стабильные и сложные. В тех случаях, когда эволюция идет неравномерно (а это — правило), сосуществуют таксоны, ближе стоящие к предку и дальше от него отстоящие. В такой ситуации плезиоморфными состояниями должны быть признаны те концы морфоклин, которые сойдутся в каком-либо анализируемом таксоне или их узкой группе, при условии, что другие концы окажутся разбросанными по разным таксонам.

Выяснение филогении методом синапоморфий. Как уже говорилось, эта процедура, сформулированная В. Хеннигом; в дальнейшем была усовершенствована и успешно используется в практике систематиков-эволюционистов, не являющихся сторонниками кладистской систематики (Расницын, 1988).

Предварительные условия для выяснения филогении создает классификация, которая выделяет группы по сходству — таксоны, которые, будучи хорошо политетически обоснованы, выступают как провизорно монофилетические группы. Не следует забывать, что эту трудную черновую работу для филогенетиков проделала типологическая и эволюционная систематика.

Классификация — в значительной степени прикладное искусство; выводы систематиков часто обосновываются только 1—2 признаками, вводимыми в тезы определительных таблиц, однако выводы эти в большинстве случаев сознательно или бессознательно опираются на комплексное или интегральное представление о целостности и естественности таксона, т. е. на представление о его соответствии принципам традиционной филогенетической систематики. Такой подход, естественно, не гарантирует полностью от ошибок. Если таксономическая работа не доведена до описанной стадии, следует ее довести в объеме таксона рангом выше.

Дальнейшие операции можно свести к следующим пунктам:

1. Фронтальный массивированный поиск для выявления эволюционирующих в пределах избранного таксона признаков, меняющих свое выражение. Ранее известных, уже выявленных систематиками-классификаторами признаков обычно недостаточно.

2. Составление многочисленных морфологических рядов (морфоклин).

3. Попутный пересмотр и уточнение объема и состава таксонов низшей анализируемой категории в отношении монофилетичности и соответствия рангу.

4. Формирование рабочих малозвенных группировок низших таксонов — по 2, по 3 — по совпадению ряда признаков, объединение этих группировок иерархически в более крупные по совпадению отдельных комбинаций признаков. Отбор комбинаций иерархии низших таксонов с наибольшими совпадениями, отбрасывание признаков, распределяющихся случайно, явно в противоречии с другими, совместно комбинирующимися признаками — избавление от признаков, подверженных параллелизмам, конвергенциям, реверсиям и независимым исчезновениям. Движение от морфологических рядов к рабочей системе и от системы вновь к рядам.

5. Составление предварительной гипотезы о полярности морфоклин.

6. Дальнейшее расширение числа выявленных признаков, если процедуру очищения не удастся удовлетворительно завершить.

7. Ранжирование признаков по надежности и значимости в 2—5-балльной шкале, разрешение противоречий в пользу многобалльных признаков, перебор вариантов древа (см., например Емельянов, 1987).

8. Проверка выводов введением дополнительных признаков. Работу можно считать минимально завершенной, если найденные при дальнейшем поиске признаки не разрушают, а укрепляют полученную схему.

9. Использование критерия внешней группы с учетом указанных выше затруднений в выяснении плезиоморфных состояний. Одновременно выявление ошибочно отнесенных к соседним группам отдельных (обычно отклоняющихся) представителей избранных таксонов.

10. Построение кладограммы начисто и ее последовательное обоснование синапоморфиями.

11. Построение сценария эволюции группы с увязкой и привязкой ко всей доступной биологической, палеонтологической, географической и палеогеографической информации.

Если число элементарных таксонов велико, то предварительное расчленение избранного таксона на соподчиненные монофилетические единицы необходимо, так как в противном случае придется выполнить непосильно большой объем перебора вариантов древа. При 3 таксонах возможны 3 варианта древа, при 4 — 15, а при 5 — уже 105.

При сборке филогенетического древа из отдельных, предварительно проанализированных ветвей основное значение приобретает список плезиоморфий в каждой группе, ибо при построении общего древа именно их нужно будет рассортировать на ампорфии и плезиоморфии на новом уровне.

Списку плезиоморфий на уровне кладограммы соответствует гипотетический предок на уровне сценария. Гипотетический предок — весьма полезная гипотеза, следует только помнить, что эта абстракция определяет (по возможно большему числу признаков)

только пределы, в которых заключался подлинный предок, истинные конкретные признаки которого имели более узкие пределы вариации. Особенно нечетко можно определить гомологически изменчивые признаки, подверженные флуктуациям и реверсиям.

Чем крупнее таксономическая группа, тем абстрактнее, приблизительнее может быть определен ее общий предок без достаточного палеонтологического материала. Однако именно при переходе от набора плезиоморфий к конкретизации предка в сценарии данные о среде, образе жизни, жизненной форме и их преобразованиях в группе ретроспективно позволяют существенно сузить рамки неопределенности.

При построении филогении какой-либо конкретной группы большое значение приобретает знание о плезиоморфных признаках в соседних потенциально сестринских группах, поэтому очень полезно даже на предварительной стадии формирования филогении для облегчения работы вычленять плезиоморфии и строить гипотезы о признаках предка.

Парсимония. При выборе наиболее вероятного древа (кладограммы) у кладистов большое значение придается принципу парсимонии (правильно то древо, в котором признаки развиваются наиболее простым путем, без перерывов, реверсий, или при их возможном минимуме), точнее было бы его назвать по применению постулатом. Думается, что парсимонии следует отнести к презумпциям в смысле А. П. Расницына (1988). Истинное значение парсимонии подвергается проверке уже при взвешивании признаков, так как его соблюдение для признаков разной балльности может оказаться несовместимым, но наиболее сомнительно императивное использование парсимонии для описания сценария реально проделанной эволюции. Парсимония предполагает, так сказать, нейтральный фон среды протекания эволюции, а это — чрезмерное допущение. Принцип парсимонии также спрямляет эволюционный путь при интерполяции больших морфологических и временных дистанций между соседними таксонами. Сценарий призван критически оценивать допущения, вытекающие из парсимонии. Парсимония, видимо, мало применима к неустойчивым второстепенным и простым признакам с низкой адаптивной значимостью, которые большей частью подвержены значительной гомологической изменчивости. Таким образом, парсимония годится только как рабочая, операционная гипотеза.

Пределы применимости метода синапоморфий. Метод синапоморфий при выявлении филогении — самый надежный и универсальный, однако ограниченности эволюции на разных уровнях вносят определенные ограничения в сферу его применения. На уровне видообразования и вблизи него (грубо говоря, до уровня подрода и рода, где, как уже говорилось, необязателен дихотомический характер кладогенеза) анагенетические изменения при видообразовании незначительны, морфологические адаптации (новые признаки) минимальны и большей частью фор-

мируются как новые звенья гомологических рядов или как новые моды существующих рядов, т. е. как эволюционно обратимые структуры, противоположные направления эволюции которых близки к равной вероятности, притом диапазон отличий подвидов может даже превосходить отличия новообразовавшегося вида. На этом уровне синапоморфический анализ без сценария выявит графика фенетического сходства, которые необязательно будут соответствовать филогении. Дополнительные помехи и трудности может внести гибридизация.

Хенниговская методика наиболее применима на уровнях от рода и, приблизительно, до отряда и класса. В этом диапазоне, как уже говорилось, господствует дихотомическое ветвление. Затемняющее значение игры гомологических рядов по мере повышения ранга таксона все больше снижается формированием более устойчивых, сложных и адаптивно важных морфофункциональных комплексов, т. е. высокобалльных признаков и их сочетаний.

На уровнях родов, триб, подсемейств игра гомологических рядов приносит большие трудности, маскируя родственные отношения. Как мне кажется, здесь можно различать два случая:

1) Эволюция под узконаправленным воздействием внешней среды, экстремальных факторов, аридизации, микротермизации и т. п. В этом случае эволюция выясняется относительно легко как цепь нарастающих адаптаций определенного характера. Пример — филогения подсемейства *Orggeriinae* (Емельянов, 1980), шедшая под прессом возрастающей аридизации.

2). Свободная эволюция в оптимальных условиях. Богатство и разнообразие ветвей, отсутствие ведущего фактора и единичных ведущих адаптаций, обилие параллельных ветвей и разгул перестановок через механизм гомологических рядов. Характерны роды с большим числом видов. Филогения восстанавливается с трудом.

На уровне от подсемейства и выше игра гомологических рядов все более и более перекрывается адаптациями анагенетического характера возрастающей степени универсальности. Эти адаптации в зависимости от их значимости имеют следствием формирование таксонов того или иного ранга. Анагенетические сдвиги примерно на уровне классов достигают значения ароморфозов. На этих уровнях ключевые адаптации, имеющие высокие показатели сложности и прочие сопутствующие им индивидуальные особенности, облегчают филогенетический анализ, но здесь нарастают трудности, связанные с длительностью и, соответственно, с многоэтапностью эволюции, с ее зигзагами, когда автапоморфии начинают преобладать, скрывая синапоморфии и симплезиоморфии. Именно на этом уровне кладистический анализ наиболее плодотворен и часто приносит результаты, противоречащие стихийно сложившимся представлениям, опирающимся на общее сходство, без учета помех от плезиоморфий и автапоморфий.

На высших уровнях ранга типы признаки сходства и различия

таксонов приобретают весьма абстрактный и схематический характер (деиндивидуализируются), отчего большое значение приобретает наличие или отсутствие филогенетических реликтов, сокращающих огромные дистанции, разделяющие ныне существующие группы. Большие дистанции в признаках при схематизме самих признаков создают возможность ошибок за счет спрямления эволюции и просто за счет подмены истинной эволюции формальными вариантами возможных преобразований одной схемы строения в другую. Здесь принцип парсимонии работает явно против истины.

Разрешающая способность сравнительно-морфологического метода. Степень ущербности филогении, построенной только по неонтологическим данным, возрастает по мере удаления анализируемых событий вглубь прошлого и параллельно по мере повышения ранга анализируемых групп. Для молодых групп и групп низкого таксономического ранга (а эти категории в значительной степени совпадают) филогения, построенная по рецентным данным, будет достаточно полна. Современный материал не дает возможности „почувствовать“ слепые вымершие ветви и зигзаги трансформаций, ведущих к той или иной современной группе от общего предка после ее отделения от дожившей до современности сестринской группы. Попутно можно заметить, что статус сестринской группы зависит от превратностей выживания или вымирания ближайших ветвей к анализируемой рецентной группе. Анализ необходимых преобразований от общего предка с сестринской группой до современного состояния нарисует кратчайший путь или несколько возможных кратчайших путей, но не конкретно реальный. Вообще говоря, реальный путь редко, а может быть, и никогда, не бывает прямым. Об условности самого понятия прямой применительно к эволюции здесь я уже не говорю. Дистанция между современными сестринскими группами дает только глухие указания о степени многоэтапности на пути от предковой ступени к современной группе и еще более смутные указания на возможность существования между ними вымерших слепых ветвей с их обликом и образом жизни.

Филогения как отражение представлений о развитии наиболее цельное воплощение находит в учениях о дивергентном развитии от единого корня. Доказательства такого развития, однако, строятся на умозаключениях, объясняющих структуру разнообразия современной жизни или ее ископаемых остатков. Во втором случае прямые доказательства развития (в частности, дивергентного от единого корня) были бы возможны при отсутствии перерывов в геологической летописи. Теория интерпретации современных и палеонтологических фактов преемственности о системах такой невероятной сложности и интегрированности, как живые организмы, не разработана еще в должной мере, да и фактов еще маловато. При таком положении сохраняется возможность толковать эти факты весьма различно и с противоположных позиций,

придавать непомерное значение то полифилии, то гибридогенезу, то направленности исторического развития, то конвергенциям и так далее.

ЛИТЕРАТУРА

- Емельянов А. Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства *Orgeriinae* (Homoptera, Dictyopharidae) // Докл. на 32-м ежегод. чтении памяти Н. А. Холодковского.— Л.: Наука, 1980.— 96 с.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным. // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1987.— Т. 69.— С. 19—109.
- Мейен С. В. Принципы и методы палеонтологической систематики // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 1.— С. 447—466.
- Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 1.— С. 497—511.
- Пименов М. Г. Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. Ботаника.— М.: изд-во ВИНТИ, 1987.— Т. 8, вып. 2.— 94 с.
- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, вып. 1.— С. 5—14.
- Расницын А. П. Филогенетика // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 1.— С. 480—497.
- Северцов А. Н. (Sewertzoff A. N.). Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.— Jena: G. Fischer, 1931.— 371 S.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М.; Л.: изд-во АН СССР, 1939.— 610 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.
- Татаринов Л. П. Классификация и филогения // Журн. общ. биологии, 1977.— Т. 38.— С. 676—689.
- Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984.— № 3.— С. 3—16.
- Эйхлер В. Некоторые тенденции развития современной эволюционной систематики // Журн. общ. биологии, 1981.— Т. 42, № 1.— С. 89—97.
- Ashlock P. D. Monophyly and associated terms // Syst. Zool., 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 63—69.
- Fürbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II. Allgemeiner Teil.— Amsterdam; Jena, 1888.— S. 837—1751.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen.— Berlin, 1866.— 462 S.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.— Berlin: Deutsch. Zentralverlag, 1950.— 370 S.
- Hennig W. Phylogenetic systematics.— Urbana: Univ. Illinois Press, 1966.— 263 S.
- Lamarck J.-B.-P.-A. Philosophie zoologique.— Paris, 1809.— Т. 1. (цит. по: Ламарк. Философия зоологии.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935.— Т. 1.— 330 с.)
- Mayr E. Principles of systematic zoology.— New York: McGraw-Hill Book Co., 1969. (Цит. по: Э. Майр, Принципы зоологической систематики.— М.: Мир, 1971.— 454 с.)
- Osborn H. F. Homoplasy as a law of latent or potential homology // Amer. Naturalist., 1902.— Vol. 36.— P. 259—271.
- Osborn H. F. The ideas and terms of modern phylosophical anatomy // Science (N.Y.), 1905.— Vol. 21, N 547.— P. 959—961.

PHYLOGENY, CLASSIFICATION AND SYSTEM

A. F. Emeljanov

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Systematics can be subdivided into descriptive, theoretical and auxiliary. From the evolutionary standpoint theoretical systematics comes to phylogeny, auxiliary one to practical classification. Traditional classification reveals species and groups of them into taxa in the hierarchical order by similarity and unity of origin. Taxonomic ranks are intended to show the magnitude of evolutionary changes within the spontaneously formed scale from the genus to the phylum. Evaluation of the rank cannot be formalized, since the evolution is multimeric. The number of the main ranks does to a certain extent reflect the objective graduation of the magnitudes of evolutionary changes. Irregularity of the evolution in general and a relative independence of anagenesis and cladogenesis renders easy the task of classification of all organisms that have ever existed throughout the history of the Earth (holochronous system) and for definite moments including the present terminal moment (monochronous systems). In the monochronous systems extinction provides additional simplifications. Convergences, parallelisms, and reversions obscure the mainly divergent character of the evolution and therefore impede classification.

Since the 1950's W. Hennig's theory or cladism characterized by confusion of the tasks of classification and phylogeny has been developed. Classification is claimed to be isomorphic to the phylogenetic cladogram. Identifying classification with the cladogram cladists exaggerate importance of revealing the phylogeny, but depreciate the importance traditional classification, contending that it has grow obsolete and should be supplanted by cladistics.

Cladists reject in principle any consideration of the magnitude of evolutionary changes that manifests itself in similarity and take into account the number and sequence of dichotomies only. Rejecting the similarity principle cladists deprive their classification of practical importance. In cladism a taxon arises whenever there is a bifurcation of the species stem. Thus the number of taxa becomes equal to the number dichotomies of the cladogram. The rank of the cladistic taxon becomes equal to the number of speciation acts in its longest branch. The difference between close ranks in reduced to a possible minimum, practical importance of such ranks is negligible, also they are incomparable with the traditional ones.

Cladists have contributed greatly to the development of methods of elucidation of phylogeny improving the synapomorphy method formulated by Hennig. However cladists reduce the tasks of phylogenetic study to construction of a cladogram and are inclined to adopt a simplified view of the evolutionary processes although practical cladistics when it comes across actual material gradually discloses the imperfection of simplified approaches. Hennig's merit as concerns scientific language is creation of clear terminology connected with the procedure of constructing a cladogram (apomorphy, plesiomorphy, and derivatives). It has been a wrong move to reconsider the generally accepted term monophyly and contrasting it to paraphyly that in the conventional sense is included in the notion monophyly. To retain stability in comprehension of terms monophyly in Hennig's sense should be denoted holophyly after Ashlock.

The synapomorphy method is based on the fact that all ancestors of any species that has acquired a new character or its modification inherit it and this monophyletic group is marked by this character, i. e. (syn)apomorphy. If new formations that arose successively in each ancestor that gave two or more descendants are revealed one can construct a scheme of phylogenetic relationship, sequence of branchings, beginning from the terminal branches (from top downwards), i. e. from the strictest synapomorphies to broader ones. The most important task of such analysis is to determine the direction of transformation of characters in the morphological series, i. e. to determine polarity of morphoclines. Determination of polarity encounters certain difficulties that cladists mostly underestimate. Over short periods of the evolution opposite directions in transformation of a character a priori are equally probable. Lack of the structure in some species can be interpreted in two ways:

the character has not yet arisen, the character has disappeared. Similar characters can be the result of parallel origination or the result of instauration, furthermore, sister group can lose the plesiomorphic state of the character to be elucidated, etc. The consequence of incomplete significance of some synapomorphies is the necessity of weighting and of their numerous duplications. In practical respect this means the necessity of a much more detailed study of morphology of the groups considered. A researcher should not restrict himself to the cladogram but should move further towards the script as a higher level of knowledge about the phylogeny and a more profound criterion of the veracity of the reconstructions obtained.

The method of synapomorphies works well concerning short periods of macroevolution and where extinction has not led to large gaps impeding determination of homologies, i. e. members of the morphocline. On the speciation level synapomorphies are disguised overlapped by Brown's motion of features within the framework of homological variation. On high taxonomic levels the number of new formations reduces the common characters of certain groups to abstractions which are remote from the primary condition as a result of a long chain of various transformations.

Many tasks of phylogeny cannot be solved with put palaeontological material. The most significant results can undoubtedly be obtained using all neontological and palaeontological data available.

**ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ И НЕРАВНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ
КАК ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ НЕОБХОДИМОСТЬ
РАЗЛИЧЕНИЯ ТЕМПОРАЛЬНОГО, ГЕНЕАЛОГИЧЕСКОГО
И ГРАДИСТСКОГО ПОДХОДОВ В СИСТЕМАТИКЕ**

Л. А. Несов

Ленинградский государственный университет

Современная систематика биологических объектов является динамичной, быстро обновляющейся отраслью знания. Причина ее обновления — в нарастании противоречий между старыми, традиционными подходами к принципам классификации организмов и раскрывающимся значением ранее плохо известных свойств живого, прежде всего его качеств, связанных с эволюцией организмов и экосистем как системно соподчиненных, специфичных и взаимозависимых объектов.

Одно из важных свойств эволюции живых и неживых систем достаточно высокого уровня сложности — широкое распространение параллелизмов, имеющих место наряду с дивергентными процессами (см., например, эволюцию атмосфер планет). Эволюционные параллелизмы в живой природе (приобретение сходных черт в строении и/или в функционировании не от общего предка, а независимо) относительно легко обнаруживаются при значительных различиях общей организации у представителей далеких друг от друга эволюционных стволов (например, в характере пневматизации скелета птерозавров и птиц, в строении движителей у мозазавров, ихтиозавров и ранних китообразных *Archaeoceti*). Подобные случаи нередко и, видимо, не совсем правильно называют конвергенциями, хотя реального „схождения“ эволюционных ветвей при этом не происходит. В связи с этим мы считаем, что термин „конвергенция“ является для подобных случаев лишним; для всего спектра подобных случаев у близких и далеких друг от друга организмов можно обойтись термином „параллелизм“. Действительно, в морфологии между параллелизмами на основе преобразования полностью гомологичных структур и параллелизмами на базе совершенно негомологичных черт строения существует сплошной спектр переходов.

Параллелизмы в относительно близких эволюционных линиях обнаруживаются труднее, в них они бывают хорошо заметны лишь,

если касаются изолированных черт на фоне общей дивергенции филетических линий. В тех же случаях, когда в относительно близких, но расходящихся группах обнаруживается значительное количество сходных черт, то эти признаки традиционно рассматривают как унаследованные от общего предка. Оправдывается это обычно статистически верным утверждением, что при исследовании тех или иных явлений наиболее простая гипотеза самым кратким путем ведет к истине, и поэтому не следует подозревать наличия неоднократных случаев появления какой-либо структуры или функции там, где можно обойтись допущением однократного формирования их у общего предка. Однако случаи формирования параллелизмов в близких группах организмов являются не исключениями, не редкими, экзотическими явлениями, а отражением важного правила, закономерности эволюционного процесса. Ведь если представить, что организмы, обладающие достаточно большим сходством наследственной основы (например, относящиеся к близким родам или видам), независимо друг от друга попадают в новую для них, но сходную среду, то и отбор по отношению к ним будет действовать во многом сходным образом, определяя на данном этапе и сходство результатов эволюционного процесса. Отсюда следует, что в далеких друг от друга группах частота параллелизмов должна быть снижена из-за различий наследственной основы, тогда как в наиболее близких группах процессы параллельного появления или параллельного усиления тех или иных черт будут максимальны по своим проявлениям.

В реальности параллельно сходные пути отбора будут складываться не только для близких видов одного рода, обладающих достаточно сходной экологией, но и для разных популяций одного вида, поскольку на каждую из них отбор будет действовать во многом сходно и независимо от остальных. Здесь параллелизм в эволюционном развитии переходит уже на внутривидовой уровень. Все эти явления следует учитывать при тех или иных вариантах отражения хода эволюции в системе соподчиненных таксонов. В связи со всем отмеченным представления об одной особи или одной паре особей, являющейся основателем и носителем характерных черт будущего вида (или даже более крупной группы) следует считать значительным упрощением реального хода видообразования для большинства достаточно высокоорганизованных форм жизни.

Может возникнуть представление, что в ходе расхождения групп и нарастания отличий в их экологии направления отбора будут все более сильно изменяться, что вызовет заметное уменьшение вероятности появления параллелизмов в дивергирующих ветвях. Однако имеются важные факторы, определяющие сохранение довольно высокой встречаемости параллелизмов и в уже далеко разошедшихся группах. Это, прежде всего, усложнение биотической среды обитания, практически неизбежно наступающее в ходе эволюции систем связей в биогеоценозах. Нарастание переменчи-

вости биотической среды (неуклонное, хотя и неравномерное по скорости), происходящее в ряде важных подразделений частных экосистем и в биосфере в целом, определяет даже в далеких друг от друга группах организмов формирование отбора на повышение универсальности и пластичности их адаптаций, на увеличение независимости от условий окружающей среды, на сопряжение процессов дифференциации и интеграции, на получение и переработку максимального количества информации, наиболее надежную ее передачу генетическими и внегенетическими путями. Именно такой характер отбора определял независимое в разных и порой очень далеких друг от друга группах позвоночных появление и совершенствование механизмов водного и солевого обмена, внутреннего оплодотворения, яйцеживорождения и живорождения, звукопроводящих аппаратов от барабанной перепонки к внутреннему уху (Татаринов, 1987), гомойотермии, цефализации, сложных форм заботы о потомстве на базе независимо увеличивающихся возможностей функциональных особенностей приспособлений нередко могут осуществляться и ограниченным числом вариантов.

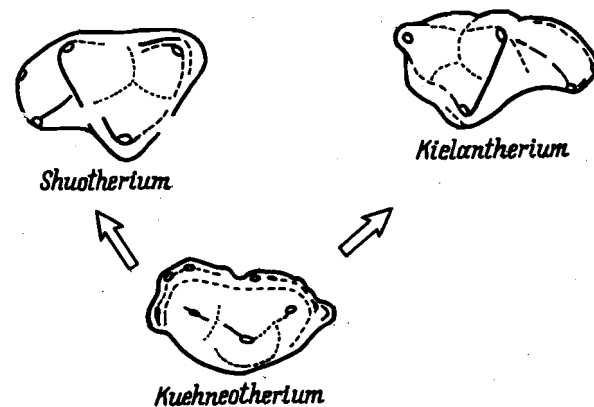


Рис. 1. Независимое формирование «пятки» (соответственно, псевдоталонида впереди от тригонида, талонида позади от тригонида) в 2 группах териевых млекопитающих. Передние стороны зубов расположены слева

Так, например, формирование талонида (пятки) на нижнем зубе млекопитающих может идти двумя путями (рис. 1): либо спереди от тригонида (реализуется у *Shuotherium*), либо сзади от тригонида (у *Tribotheria* и их потомков). Порой такой путь остается только один, к примеру, при усилении жевательной функции зубов среди териевых млекопитающих от уровня триботерий (*Tribotheria*) через примитивных дельтатероидов (*Deltatheroidea*)

к сумчатым, а также через примитивных паппотерид (*Parrotherida*) к типичным плацентарным (за счет независимого в двух ветвях увеличения высоты протокона на верхних зубах и площади работающего против него талонида на нижних зубах). Могут влиять на формирование параллелизмов и ограничения числа вариантов наследственной изменчивости (Татаринов, 1976), хотя роль их может быть меньшей, чем у морфогенетических запретов.

Таким образом, если мы видим, что развитие двух каких-либо достаточно близких групп осуществлялось специфическими путями, без хорошо заметных параллелизмов, то это возникновение непохожести может в большой степени быть результатом разных, весьма специфических обстановок, в которых эти группы обитали и эволюционировали. Если же мы наблюдаем многократность возникновения тех или иных структур и связанных с ними функций в эволюции уже достаточно разошедшихся групп организмов, то в этом отражается определенная закономерность, которая и ответственна за более или менее частое повторение схожих эволюционных событий.

Нам представляется, что причины тех или иных эволюционных событий и, соответственно, суть тех или иных закономерностей эволюционного процесса много легче познавать через повторяющиеся, сходные эволюционные события типа параллелизмов, чем с помощью анализа случаев формирования тех или иных уникальных черт. Так, прогрессивное увеличение размеров тела, если бы оно отмечалось в одной филогенетической ветви позвоночных, не давало бы ответа о причинах этого явления, но поскольку известно о подобном параллельном направлении развития во многих (но не во всех) экологически и филогенетически разных группах, то много легче устанавливаются общие причины таких явлений, заключающиеся в отборе на ускоренный рост тела в онтогенезе у некоторых видов, что обеспечивает довольно рано в жизни выход из-под контроля хищников. Соответственно среди хищников идет отбор на возможность использования наиболее широкого спектра жертв (в том числе крупных). Среди гомойотермных форм отбор на увеличение размеров тела может уменьшать потери на теплоотдачу во внешнюю среду и т. д. Итак, параллельное приобретение отдельных черт и их сложных комплексов в ходе эволюции как у далеких, так и близких групп является в большей степени правилом, а не исключением.

В последние десятилетия трудом многих исследователей (см., например, Ивахненко, 1982; Lauder, Liem, 1983; Wild, 1983) было обнаружено, что разные систематические группы, в том числе достаточно высокого ранга (в частности, надотряд костистых рыб, класс рептилий, подкласс архозавров и т. д.) независимо в разных ветвях сформировали комплексы черт, характерные для этих групп, точнее для данного уровня организации. У костистых рыб это — уменьшение в нижней челюсти числа костей до трех, сокращение объемов хряща в мозговой коробке, редукция ганоина в

чешуе, усиление механической роли тел позвонков, формирование гомоцеркального хвоста и т. д. Такие явления позволяют по-новому взглянуть на ступени, уровни в организации живого (Huxley, 1958), на которые в той или иной форме обращали внимание еще в древности. Ныне различия групп организмов, происходящих из одной ветви-развития, касающиеся степени морфологической и функциональной дифференциации и интеграции, универсальности приспособлений и степени независимости организмов от колебаний условий окружающей среды, уровня коммуникабельности и эффективности способов заботы о потомстве, а также различия по менее важным особенностям позволяют вполне ясно подразделять каждую достаточно крупную ветвь или линию развития на отрезки типа ступеней (рис. 2), характеризующиеся сходством относящихся к ним организмов. Такое подразделение возможно, несмотря на то, что та или иная часть этого сходства может быть приобретена независимо в близких или достаточно далеких филогенетических ветвях.

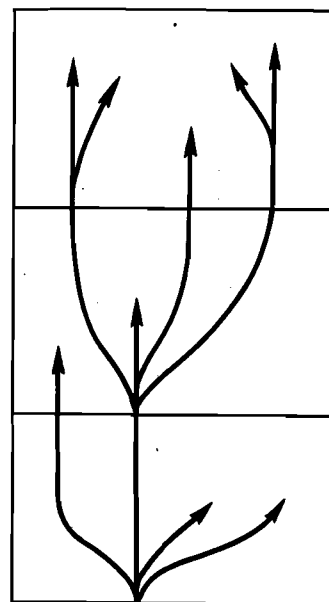


Рис. 2. Соотношение 3 град (ступеней) в монофиетической группе, признаки 2 град достигались разными ветвями независимо (по вертикали отмечается степень эволюционной продвинутости)

Подразделение филогенетических стволов и линий на отрезки облегчается наличием рубежей, на которых формировались наиболее важные, „ключевые“ адаптации. При этом прогностические свойства системы, построенной для крупной ветви лучеперых рыб, в которой есть ступени палеонисков (*Paleonisci*), цельнокостных (*Holostei*) и костистых (*Teleostei*), будут, видимо, выше или, во всяком случае, не ниже той, которая построена по принципу под-

разделения на небольшое количество „сквозных“ ветвей, пронизывающих отмеченные грады и имеющих, естественно, иной состав. Кистеперая рыба из Osteolepididae и серая ворона принадлежат одной генеалогической линии, но на основе черт строения первой из них очень трудно прогнозировать свойства второй, тогда как определенный прогноз свойств вымерших тероморф (Thegomorphic) на основе знания черт рептилий (Reptilia) оказывается вполне возможным. Однако мы знаем, что классы тероморф и рептилий (в частности, их низшие ступени капторинорморф и котилозавров) приобретали свои важные свойства, характерные для рептилийно-тероморфного уровня организации, в основном независимо (Татаринов, 1976). Большое число важных, параллельно возникающих особенностей организации отмечается в разных ветвях и на разных уровнях организации живого Ю. Г. Алеевым (1986), что было положено им в основу единой экоморфологической системы организмов.

В биосистематике последних десятилетий, в основном под влиянием крайне формализованных вариантов кладизма происходило нередкое отбрасывание, игнорирование ступеней (уровней, град). Особенно часто это касалось тех из них, которые содержат организмы с набором примитивных черт. Такие группы провозглашались парафилетическими в связи с тем, что содержали предка группы, но не всех его потомков, тогда как представители высшей ступени в той или иной ветви нередко признавались, по терминологии кладизма, голофилетической группой (включавшей общего предка с продвинутыми признаками и его потомков). При доведении подобного подхода до логического завершения телодонты и бесщитковые из бесчелюстных, палеониски, кистеперые рыбы, весь класс амфибий, отряд предбесхвостых, рептилии в узком смысле слова, котилозавры, текодонты, протозухии и мезозухии из крокодилов, ящерицы, тероподные динозавры, капторинорморфы, пеликозавры, териодонты, пантотерии и множество других нередко оказывались буквально изгоняемыми из системы позвоночных, хотя свойства организмов в пределах этих групп могут быть в довольно высокой степени прогнозируемы по свойствам отдельных их представителей. Таким образом, прогностическая способность крайне формализованных кладистических систем оказывается сниженной по сравнению с теми, в которых в той или иной форме употребляются такие парафилетические группировки. В связи с этим автор считает необходимым, не отбрасывая лучших достижений кладизма (в частности, анализа с поиском общих эволюционно продвинутых черт), сохранять при систематизации биологических объектов ступенчатые (уровневые, градистские) группировки, наряду с теми подразделениями, которые выделяются по генеалогическому принципу.

Здесь можно отметить, что в ортодоксальном кладизме отношение группы к парафилетической или монофилетической группировке более крупного ранга во многом зависит от ее эволюцион-

ной судьбы, что размывает границы раздела между парафилетической и голофилетической (в кладистическом смысле). Так, например, если бы позднепалеозойские представители подкласса Proganosauria среди рептилий не вымерли, а дали бы новые группы с различными эволюционно продвинутыми чертами, то известные ныне проганозавры считались бы не голофилетической группировкой (предок и все его потомки), а парафилетической.

Как это ни удивительно, но, по крайней мере, некоторые последователи кладизма все же сохраняют в своих системах градистские группировки. Это, однако, они делают в несколько завуалированном виде, в связи с чем данное обстоятельство почти никем не замечается. Возможность использования таких группировок в кладизме демонстрируется следующим примером. Так, если мы с позиций кладизма объединим в одну группу завропсид, у которых есть роговые образования кожи с бородками I и II порядка, а также с крючочками (т. е. перья), то это будут птицы (рис. 3, а), которые принимаются как голофилетическая группировка. На ранних этапах ее истории у части этих животных хвост сокращался в длину, в нем уменьшалось количество позвонков, на конце хвоста формировался пигостиль. Это будут птицехвостые, противопоставляемые птицам группы археорнитес, у которых еще была „ящерохвостость“, как у тероподных динозавров. У части птицехвостых форм исчезали зубы, это будут так называемые новые птицы, противопоставляемые зубастым птицам мела. У ряда новых птиц усиливался кинетизм в черепе, исчезало или перестраивалось базиптеригиоидное сочленение, что привело к формированию неогнат, которые как серия ветвей противопоставляются палеогнатам (в которые включаются в основном вымершие формы, способные к полету, а также значительное количество ветвей, утерявших способность летать). Ничто не исключает многократности и независимости перестроек от любого этапа к последующему, но это, на наш взгляд, не меняет характера кладограммы. В такой кладограмме (см. рис. 3, а) группы выделяются по общим эволюционно продвинутым чертам, однако каждая из производных групп противопоставляется равной ей по рангу, но характеризующейся набором примитивных черт. Если мы возьмем соответствующие пары групп (археорнитес и птицехвостых, зубастых и новых птиц, палеогнат и неогнат с отмеченными выше сокращенными характеристиками), то первый член каждой пары будет нижней ступенью (уровнем, градой) в эволюции, а второй — более высокой ступенью. Группы с эволюционно продвинутыми чертами будут вложены здесь друг в друга, как „матрешки“ (рис. 3, б). Следовательно, в такой кладограмме, организованной в соответствии с кладистическими принципами, будет присутствовать несколько ступеней (археорнитес, зубастые, палеогнаты и т. д.), образующих одну крупную ветвь эволюции. Однако многие исследователи, работающие в области теории биосистематики (см., например, важную обзорную статью Л. П. Татарникова, 1984), не

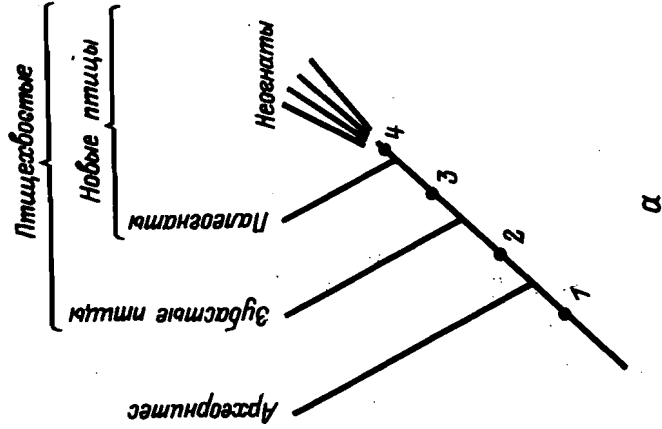


Рис. 3. Кладограммы соотношения крупных групп птиц (а, б) и черепах (в):

1 — появление пера, 2 — укорочение хвоста и приобретение пигменты, 3 — исчезновение зубов, 4 — преобразование неба, 5 — появление папиры, 6 — среднее ухо с латеральной стенкой, 7 — формирование блокового механизма приведения нижней челюсти за счет переборски сухожилия через латеральный отросток крыловидной кости, 8 — формирование блокового механизма за счет переборски сухожилия через разрастающуюся ушную капсулу (в — из Gaffney, 1975, с упрощениями)

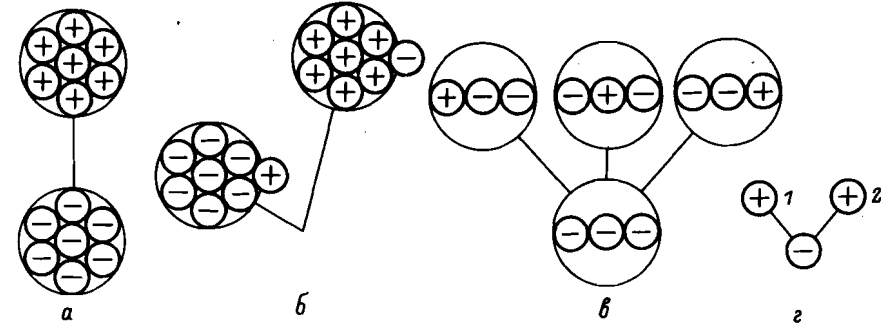
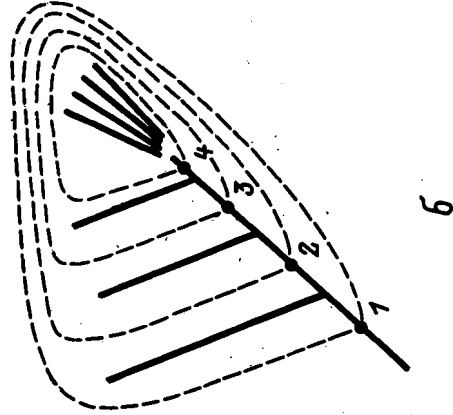
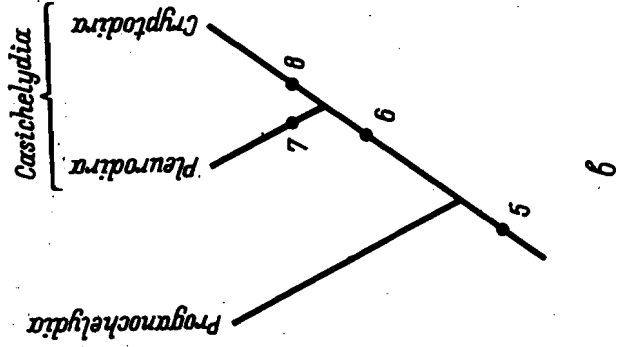


Рис. 4. Некоторые варианты соотношения групп:

а — по принципу град (ступеней), б — с некоторым расхождением 2 групп в признаках, но с большими различиями по уровню преобразований, в — расхождение 3 ветвей от примитивного предка с приобретением 3 вариантов продвинутой черты, г — приобретение функционально сходных черт разными путями. Знаком «+» указано примитивное состояние признака, знаком «-» отмечено продвинутое состояние, знаки «+1» и «+2» указывают 2 варианта продвинутых черт, функционально и структурно сходных и достигнутых независимо при дивергенции от общего предка, обладавшего лишь примитивным состоянием признака

признаков. Дихотомическое ветвление (или разветвление стволов, крайне близкое к дихотомическому) Ю. Гэффни отметил в данной работе лишь для бокошейных (Pleurodira) и скрытошейных (Cryptodira) черепах, у которых независимо формировался механизм для связки, которая ответственна за приведение нижней челюсти. Этот механизм возник двумя разными путями от стадии проганохелидий, у которых такого блокового механизма еще не было. Только такие случаи обнаружения альтернативно, зеркально развивающихся черт или их комплексов отмечают реальные случаи ветвления, которые мы предлагаем называть на кладограмме „симметричными вилками“ (рис. 4, г), при этом „зубцов“

на них может быть два или несколько. Позже (Gaffney, 1984) было продемонстрировано, что у всех черепах, кроме проганохелидий, бывает только 5 крупных „центральных“ щитков по средней линии карапакса, тогда как у проганохелидий их было 4. Учитывая, что в ходе возникновения и раннего филогенеза черепах должно было, видимо, идти уменьшение числа роговых щитков на карапаксе, можно предполагать, что проганохелидии более продвинуты, чем остальные черепахи, по числу щитков в „центральном“ ряду, тогда как по остальным известным чертам они примитивны. Наоборот, группа казихелидий имеет примитивное состояние по числу „центральных“ щитков, но несет много разных продвинутых черт (в ней двумя разными путями формируется блоковый механизм приведения нижней челюсти, независимо развивается способность прятать шею, а нередко и голову под панцирь, в двух ветвях независимо сокращалось число костных и роговых элементов в панцире, закрывались межптеригоидные щели в черепе и т. д.). На современном этапе изучения „вилка“ обнаруживается для проганохелидий и казихелидий, однако она не будет симметричной (рис. 4, б), так как большой комплекс примитивных черт и одна продвинутая особенность проганохелидий противопоставляются большому количеству продвинутых черт и всего лишь одной примитивной особенностью у казихелидий. В кладизме, особенно в его ортодоксальных вариантах, запрограммировано игнорирование указаний, что одна из сестринских групп сохраняет много больше черт сходства с предковой формой, чем другая (Татаринов, 1984), и поэтому сестринские группы такого типа в кладизме получают равный ранг.

Отношения, отраженные на рис. 4, а, мы называем градистскими, а соответствующие группы — ступенями, градами, уровнями по степени продвинутости (по степени измененности в сравнении с предковым состоянием) или просто уровнями. Переход между градами может осуществляться в одной линии (см. рис. 4, а), но при параллелизмах этот переход может осуществляться в двух линиях или даже в большем их числе. Отношения на рис. 4, в и г мы называем генеалогическими. Группы, представленные „на верхнем этаже“ (см. рис. 4, в и г), будут здесь по отношению друг к другу ветвями, но по отношению к „нижнему этажу“ (по отношению к предку) они сами будут образовывать более высокую ступень (граду). Наш метод поиска „вилки“ в филогенезе (симметричных или близких к таковым) заключается в следующем: отыскиваются две группы организмов, стоящих на разных ступенях эволюционного развития и соотносящихся друг с другом как предковая и потомковая (например, полуморские и морские черепахи *Toxochelyidae* и *Cheloniidae*: см. Несов, 1986), а затем для высшей из них ведется поиск такой группы, которая имеет тот же источник (в данном случае низшие токсохелииды), но независимо приобретает черты, сходные с отмечаемыми у более высшей группы (*Cheloniidae*). В данном случае такой группой, во многом „симметричной“ для хелониид, будут *Protostegidae* —

вымершая группа морских черепах, независимо и несколько в другое время усиливавшая свои морские адаптации во многом по типу хелониид.

Таким образом, параллелизмы, осуществляемые у форм, возникших от общего предка в ходе альтернативных, „зеркальных“ преобразований и дающие сходный функциональный результат, являются прекрасной основой как для разграничения низших и высших ступеней, так и для выяснения процессов расщепления в достаточно „симметричных вилках“.

Две группы, происходящие от общего корня, могут филогенетически соотноситься друг с другом: 1) по типу отношения двух град (см. рис. 4, а), 2) как две грады с расхождением по относительно немногим чертам или даже по одной черте (см. рис. 4, б), 3) как две ветви с относительно небольшим числом черт, характеризующих концевые их члены как находящиеся на несколько разных уровнях преобразований, 4) по типу двух более или менее симметричных ветвей (см. рис. 4, г). В первом случае ничто не противоречит, что производная группа могла произойти от исходной. Во втором и третьем случаях общий предок двух групп по уровню организации был близок к низшей из групп, но он все же находился чуть ниже этого уровня и имел, вероятно, все основные черты, отмечаемые для группы в их примитивном (исходном) состоянии. В четвертом случае обе рассматриваемые группы происходят от общего предка, стоявшего на заметно более низкой ступени развития, и возникают в ходе параллельных по сути изменений, которые обеспечивают функциональное сходство результатов, но достигаются несколькими разными путями. В целом между случаями 1 и 4 существует непрерывный спектр разных состояний, но реально в кладизме обычно они формализуются лишь до двух возможных: или две группы соотносятся как две ступени (одна несет только примитивные черты по отношению к продвинутой), либо как две ветви (если соотношения групп определяются состояниями на рис. 4, б, в или г). Таким образом, реально кладизм всех направлений не следует считать идентичным генеалогической систематике (см. Nesson, 1987), соподчиняющей группы лишь по давности ветвления. Одно из направлений кладизма, которое мы называем здесь реалистической систематикой или *реалистическим кладизмом*, является подходом, в котором оказывается возможным использовать чередуя и градистский, и генеалогический подходы (см. рис. 3, в). В этом заключается одна из важных привлекательных сторон кладизма, точнее, одного из его направлений. Другая привлекательная сторона кладизма (причем любого) связана с представлением аргументов, доступных для критики, что выгодно отличает его от старой, классической систематики, нередко использующей лишь авторитет личности исследователя вместо аргументов фактами (и построенными на их основе гипотезами).

Выявление достаточно симметричных ветвлений, а также установление наиболее естественных границ между преемственными

эволюционными ступенями являются одними из наиболее продуктивных результатов работы в той систематике, которая связана с реконструкцией хода филогенеза, учет изменения различий между расходящимися стволами также является важным. При подразделении на ступени следует учитывать, что любая сколь угодно крупная града может быть подразделена на несколько подступеней (более мелких град) так же, как и в любой ветви (линии) эволюции можно выделить „отрезки“, в пределах которых будут находиться организмы с разным количеством и разной степенью выраженности эволюционно продвинутых черт.

Некоторые систематики считают, что наилучшими таксонами в системе будут такие, на которые наиболее легко можно составить диагноз. Учитывая широкую распространенность параллелизмов в эволюции, довольно часто такие „хорошие“ таксоны будут градами (ступенями). Составление четких диагнозов на генеалогические таксоны, особенно крупного ранга, должно быть крайне трудным. Многие исследователи, не допускающие использование град для установления формальных таксонов, тем не менее не отрицают наличия морфо-эколого-физиологического прогресса при переходе с одной крупной ступени эволюции на другую (например, от грады амфибий к граде рептилий) и не отрицают различий в степени продвинутости форм, находящихся на разных участках одной филогенетической линии.

В работе настоящих генеалогических систематиков игнорируется степень различия между группами „по горизонтали“, т. е. различия, достигнутые при расхождении групп. Однако нет никаких особых оснований одну из сторон процесса филогенеза (расщепление на ветви с прекращением между ними генетического обмена) ставить выше и считать более важной в сравнении с двумя другими (расхождением в признаках уже расщепившихся ветвей и набором в ходе эволюции в каждой ветви все большего количества эволюционно продвинутых черт в сравнении с предковыми стадиями).

Очень важно для правильного воссоздания хода филогенеза и для построения соответствующей системы организмов знать темпы эволюции групп. Эти данные практически очень трудно получить непосредственно, без опоры на палеонтологические материалы. Реально же скорости эволюции даже в близких ветвях могут отличаться во много раз. Так, у двукоготных и морских черепах (*Carettochelyidae* и *Cheloniidae*), а также морских змей (*Ascrochordoidea* древнейшие известные науке формы по многим особенностям являются существенно более продвинутыми (измененными в сравнении с реконструированным предковым состоянием), чем современные их представители (рис. 5). Чтобы объяснить такой „странный“ ход эволюции, приходится принимать, что во все известные времена существования отмеченных групп была относительно примитивная группировка, которая в линии к древним продвинутым формам крайне быстро эволюционировала с на-

бором все новых и новых черт, а в линии к современным примитивным формам изменялась крайне медленно и незначительно. Небольшая скорость преобразований в этом случае определяется, видимо, малыми изменениями абиотической среды, стабильностью занимаемой экологической ниши, простотой (щадящим характером) биотической среды, значительным воздействием стабилизирующих форм отбора. Подобные примеры ясно указывают на возможность крайне неравномерного хода развития в разных, в том числе относительно близкородственных филогенетических линиях.

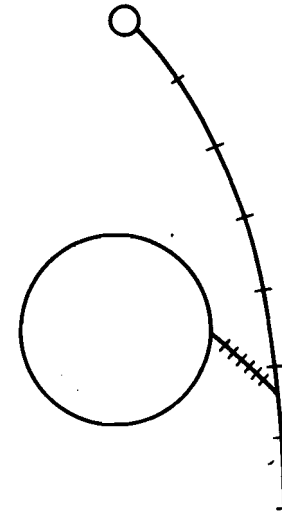


Рис. 5. Условная графическая модель эволюции в пределах группы, характеризующейся крайней неравномерностью преобразования в ее 2 ветвях

Диаметр кругов соответствует степени эволюционной продвинутости терминальных групп, поперечными штрихами условно отмечена частота эволюционных „шагов“, по вертикали отмечается время

Неонтолог почти не видит ясных и недвусмысленных указаний на крайне неравномерный ход эволюционного процесса, поскольку он имеет только дистанции между современными формами. Такой исследователь весьма ограничен в получении информации об изменениях скоростей расхождения групп, определивших эти дистанции между ними. При ограниченности палеонтологических данных у неонтолога может, например, возникнуть представление, что предки серого кита приобретали черты более высокого уровня организации в сравнении с утконосом постепенно в течение долгого времени с позднего триаса до современности, т. е. примерно за 200 миллионов лет. В связи с этим разница в скоростях эволюции в двух указанных ветвях может показаться небольшой. Неонтологи нередко вынуждены считать, что если современные организмы близки друг другу, то они разошлись как ветви от общего предка недавно, а если они далеки друг от друга, то это расхождение произошло давно. При таком подходе вольно или невольно постулируется положение, что расхождение в признаках идет постоянно

и примерно с одной скоростью. Такой же подход получил отражение даже в классической схеме абстрактного филогенеза, выполненной Ч. Дарвиным (1937).

Однако в последнее время становится все более ясным, что эволюция видов и более крупных групп идет крайне неравномерно, и эта ее неравномерность в очень большой степени определяется прежде всего неравномерностью хода преобразования экологических систем (Красилов, 1977, 1986; Несов, Головнева, 1987) как комплексов иерархически соподчиненных связей в их пределах. При резких, однонаправленных и долгих стрессовых воздействиях на экосистемы извне упрощаются связи в их пределах за счет выпадения форм, неустойчивых к этим воздействиям. При продолжительном воздействии избыточного увлажнения, аридизации, низких или высоких температур, увеличении или уменьшении солености, изменения содержания в воде или почвах O_2 или H_2S , других кислот (и отборе в таких и иных подобных стрессовых обстоятельствах) может произойти расширение или иное изменение экологических возможностей оставшихся видов. При этом нередко уже оказывается возможным внедрение адвентивных (чужеродных) форм во флористические и фаунистические комплексы, а также в системы экологических связей биогеоценозов, тогда как включение посторонних форм в ненарушенные природные экосистемы происходит с очень большим трудом (Еськов, 1984). При значительном освобождении экологических ниш в результате долговременного стрессового воздействия эволюция оставшихся форм в направлении занятия этих ниш пойдет очень быстро. Однако при возврате прежних условий вовсе необязательно, что отступившие в рефугиумы виды (не переносящие соответствующего стресса) смогут снова занять все их прежнее экологическое пространство, так как часть его уже будет занята изменившимися формами из тех, которые устойчивы к стрессовому воздействию, или же заполнена пришельцами. Таким образом, даже без вымирания „отступивших“ видов может произойти необратимый сдвиг (изменения) в системе связей биогеоценозов. В этом случае может происходить замещение одних форм жизни другими, выполняющими хотя и сходную, но все же несколько иную биогеоценологическую роль. Поскольку стрессовые экологические воздействия на экосистемы в их истории чередуются с периодами спокойной и благоприятной экологической обстановки (при которой за счет стабилизирующих форм отбора ограничивается возможность эволюции видов), то и будет складываться неравномерность темпов эволюции конкретных видов, тесно сопряженная с неравномерностью эволюции экосистем и определяемая последней.

Таким образом, в связи с неравномерностью скоростей эволюции и различиями в обстановках на обширных ареалах групп есть полные основания представить отвлеченную схему филогенеза группы (рис. 6, а), в которой ветви к современным формам А и В слабо расходились в достаточно стабильных обстоятельствах

среды, но расщепились очень давно. Ветвь С на этой схеме отделилась недавно от ветви В, но очень быстро по степени сходства-различия ушла далеко в сторону, попав в особые экосистемные обстоятельства. Подобный ход филогенеза, видимо, имел место, например, у трехкоготных, или мягкокожих черепах *Trionychidae* (см. рис. 6, б; группа С) по отношению к другим группам скрытошейных черепах или у семейства *Hominidae* по отношению к иным группам высших приматов.

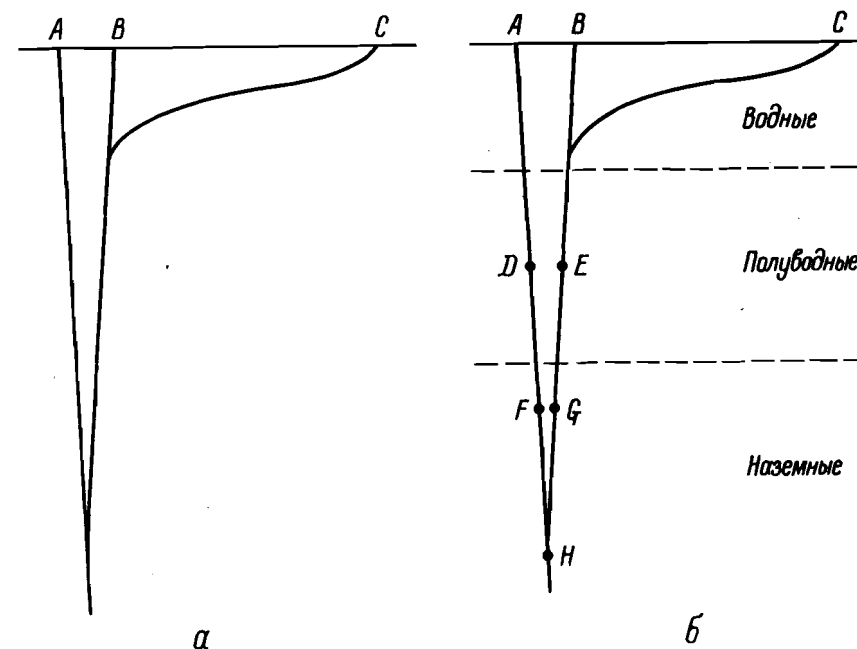


Рис. 6. Условные графические модели эволюции 3 современных групп (А, В, С): а — без принципиальной смены среды обитания, б — со значительной сменой среды обитания (по вертикали отмечается время, по горизонтали — степень сходства-различия между группами)

Следует отметить, что от во многом независимых процессов расщепления ветвей и их расхождения будет во многом независимым и процесс анагенеза — все большего приобретения черт высокой эволюционной продвинутости (измененности в сравнении с предковым состоянием). Этот процесс (рис. 6, б), если он идет при переходе из одной среды в другую, значительно отличающейся от первой (см. характеристики среды в правой части рис. 6, б), будет в ходе отбора вести к перестройке организации, которая обычно идет независимо в разных линиях, обеспечивая определенное сходство и единство формирующихся группировок типа D и E (или А, В и С) как членов той (или другой) грады. Такие грады

нередко выступают как систематические группы, например, отряд Pinnipedia при сопоставлении с Carnivora. Темп набора отличий от предка в пределах последовательной серии форм в каждой из генеалогических линий здесь будет в очень малой степени зависеть от темпов набора отличий между ветвями, в частности из-за параллелизмов (см. разные ветви водных кунных, ушастых и настоящих тюленей).

Исходя из всего отмеченного можно заключить, что филогенез характеризуется тремя до некоторой степени независимыми процессами: расщеплением ветвей, формированием их различий друг от друга, приобретением различий в каждой ветви от исходного (предкового) состояния.

Иерархическая система таксонов обладает лишь одним свойством, в котором она может отражать особенности филогенеза — это ее иерархичность (Nessov, 1987). Поскольку три отмеченные стороны филогенеза, как было показано, могут очень мало зависеть друг от друга, то при попытке отразить в иерархической системе любое из трех свойств (сторон) реального филогенеза два других будут отражаться крайне плохо или даже вообще будут отражены неправильно. Так (см. рис. 6, а), если мы противопоставим группу $A+B$ группе C , то мы отразим близость конечных членов двух первых ветвей и отдаленность от них C , но совершенно неправильно отразим их генеалогические взаимоотношения (в них A должно противопоставляться ветвям $B+C$, именно так они соотносятся по давности ветвления). С учетом давности расщепления, степени дивергенции и ступеней развития, а также неравномерности эволюционного развития складывается *тройная система неопределенностей*: чем точнее отражается одна сторона филогенеза, тем менее точно отражаются любая из двух других.

Видимо, исходя из такой ситуации, в ходе осознания неравномерности хода эволюции и ограниченности возможностей самой иерархической системы, все большее количество исследователей поляризуется: 1) на сторонников отражать в системе лишь степень сходства—различия между группами, живущими в одно время; сторонники такого направления называются нами темпорарными систематиками (Несов, 1986, 1987), 2) на сторонников соподчинять таксоны в системе по давности ветвления стволов (называемых нами генеалогическими систематиками), 3) на сторонников отражать „ступенчатость“ эволюции, проводящих границы между таксонами по приобретению эволюционно продвинутых черт или их разных по степени важности комплексов (они называются нами градистскими систематиками). К темпорарным систематикам будут относиться все нумерические и фенетические систематики и им подобные, обычно работающие с современным материалом. Они в соответствии со степенью широты своих взглядов нередко утверждают, что нельзя построить одну систему для современных и древних организмов, так как эволюционные „расстояния“ между группами (например, в мелу, палеогене, неогене) будут

меняться со временем. Генеалогическая систематика не является синонимом кладистической („филогенетической“) систематики, поскольку, как было показано выше, кладизм нередко является систематикой, чередующей градистский и генеалогический подходы (Несов, 1987). Некоторая часть систематиков (их самоназвание — „эволюционные“ систематики) считает, что система является конечным результатом всех исследований организмов, проводимых по разным методикам и с разной направленностью, и что в одной системе вполне можно достаточно точно отразить любой филогенез. Однако при такой позиции осознанно или неосознанно принимается постоянство и равномерность хода расхождения ветвей в ходе эволюции групп и пропорциональное им постоянство темпов приобретения ими черт отличия от предкового состояния, причем постоянство, одинаковое в разных ветвях. Однако такое предположение противоречит тому, что становится известным о крайне неравномерном ходе эволюции как экосистем, так и входящих в них как функциональные единицы конкретных видов. В связи с попытками найти компромисс между темпорарным, генеалогическим и градистским подходами или между любыми двумя из этих подходов (на наш взгляд, все подобные попытки безуспешны) мы называем такую систематику *компромиссной*.

Подводя итог, следует отметить, что в нынешние времена, если систематик строит систему изучаемых им организмов, он должен указывать способ ее построения: является ли она темпорарной, генеалогической или градистской (эти три подхода мы называем „чистыми“), или же его система компромиссная (темпорарно-генеалогическая, генеалогически-градистская, т. е. кладистическая, или темпорарно-градистская или даже компромиссная между всеми тремя отмеченными подходами). Неуказание систематиком способа построения системы (что в целом очень характерно для компромиссных систематиков разного толка) лишает коллег возможность воспринимать ту информацию, которая заложена в системе. Всегда полезными для взаимопонимания будут и указания о степени отражения, например, генеалогического и темпорарного подходов, так как степень учета в системе той или иной стороны филогенеза тоже может значительно различаться. При отнесении какого-либо организма к той или иной формальной систематической группе следует указывать не только ее ранг как таксона, но и характер этого таксона: является ли он группой, объединенной по сходству—различию (т. е. это — темпоралис) или ветвью (т. е. это — кладон) или группа является ступенью (градой). Два последних уточнения являются особенно важными в кладизме, поскольку в нем в системе различие между градистскими таксонами и генеалогическими таксонами не дается, и такого рода информация о характере групп в неявном виде бывает сосредоточена лишь в самой кладограмме и приложениях к ней (Несов, 1987). Для примера положение мезозойского млекопитающего *Sulestes karakshi* Nessov среди позвоночных может быть определено сле-

дующим образом с употреблением известной ныне системы таксонов и указанием их характера (в скобках)

Инфратип (ветвь) Gnathostomi

Суперкласс (ступень) Amniota

Класс (ветвь?) Mammalia Linnaeus, 1758

Подкласс (ветвь) Theria Parker et Haswell, 1879

Инфракласс (ступень) Tribotheria Butler, 1978

Отряд (ветвь) Deltatheroidea Kielan-Jaworowska, 1982

Надсемейство (ветвь) Deltatheroidea Gregory et Simpson, 1926

Семейство (ступень) Deltatheridiidae Gregory et Simpson, 1926

Род (ветвь) *Sulestes* Nesson, 1985

Таким способом (с отражением характера таксона, а не только его ранга) вскрывается эклектичность используемых ныне систем организмов, которая без употребления отмеченных в скобках пояснений остается завуалированной. При таком подходе становятся более ясными пути совершенствования систем конкретных групп через приведение их к тому или иному подходу — темпоральному, генеалогическому, градистскому или одному из вариантов компромиссного подхода.

У каждого систематика есть право свободно выбрать ту систему для работы, которая лучше всего отражает важные для его работы свойства изучаемых объектов. Такой плюрализм в сочетании с точными указаниями принципа построения системы и целей ее построения (например, отражения максимальной прогностичности) позволит экономить много времени и сил, до сих пор уходящих на бесплодные споры о том, какая система лучше, например, темпоральная или генеалогическая.

Один из важных вариантов подхода в систематике — это признание наивысшей важности за теми системами, которые обладают наивысшей прогностической ценностью. Надо отметить, что высокая степень мозаичности эволюции, имеющая место наряду со скореллированными изменениями тех или иных признаков, значительно, хотя и не полностью, ограничивает возможность прогнозирования неизвестных свойств организмов по наборам уже известных их свойств. Особенно это касается прогнозирования свойств одних древних форм по другим древним или современным формам. Мозаичность (Татаринов, 1976) проявляется, по нашему мнению, не только у организмов, находящихся на границах между градами, где она всего лишь наиболее легко может быть отмечена; она присуща любым организмам, в том числе находящимся в „толще“ град, т. е. мозаичность является свойством эволюционного процесса в целом. Так, человек унаследовал стопохождение от раннеамфибийной стадии развития среднепалеозойских предков, фаланговую формулу — от позднепалеозойских терапидов, многие важные детали взаимоотношения бугорков на зубах — от позднемеловых и раннепалеогеновых приматов, тогда как структуры, обеспечивающие у человека эволюционно продвинутое состояние в строе-

нии головного мозга и системе терморегуляции в основном появились недавно и очень быстро развивались независимо от иных, архаичных структур. У некоторых растительноядных приматов строение бугорков на зубах бывает даже более продвинутое, чем у человека, а строение стопы существенно более примитивным. По-видимому, мозаичность эволюционного преобразования признаков (имеющая место наряду с онтогенетическими и филогенетическими корреляциями) есть особое выражение правила неравномерности эволюции, но касающееся не разных ветвей эволюции организмов, а признаков в пределах организменного уровня существования живого.

В заключение хочется пожелать, чтобы развивающийся отечественный кладизм не становился бы похожим на песни Майкла Джексона, в чем-то даже и талантливо исполняемые на русском языке. Надо взять от кладизма лишь лучшее и развивать методологию систематики дальше.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Экоморфология. — Киев: Наукова думка, 1986. — 423 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. — М.—Л.: Сельхозиздат, 1937. — 608 с.
- Еськов К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. — М.: Наука, 1984. — С. 24—92.
- Ивахненко М. Ф. Пермские парарептилии СССР // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1987. — Т. 223. — 160с.
- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 256 с.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы эволюции. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 138 с.
- Несов Л. А. Об уровнях организации и филогенетических ветвях в эволюции морских черепах // Морфология и эволюция животных. — М.: Наука, 1986. — С. 179—186.
- Несов Л. А. (Nesson L. A.) On some Mesozoic turtles of the Soviet Union, Mongolia and China with comments on systematics // *Studia Geol. Salamanticensia, Studia Palaeochelonologica*, 1987. — Vol. 2. — Fasc. 4. — P. 87.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М.: Наука, 1976. — 258 с.
- Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984. — № 3. — С. 3—16.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. — М.: Наука, 1987. — 250 с.
- Cracraft J. Phylogenetic theory and methodology in avian paleontology: a critical appraisal // *Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County*, 1980. — N 330. — P. 9—16.
- Gaffney E. S. A phylogeny and classification of higher categories of turtles // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1975. — Vol. 155. — Art. 5. — P. 387—436.
- Gaffney E. S. Historical analysis of theories of chelonian relationship // *Syst. Zool.*, 1984. — Vol. 33. — N 3. — P. 283—301.
- Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // *Uppsala Univ. Arsskr.*, 1958. — N 6. — P. 21—39.
- Lauder G. V., Liem K. F. The evolution and relationships of the actinopterygian fishes // *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1983. — Vol. 150. — N 3. — P. 95—197.
- Wild R. Über den Ursprung der Flugsaurier // *Erwin Rutte-Festschrift. Kelheim/Weltenburg: Weltenburger Akademie*, 1983. — P. 231—238.

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. Моделль 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. И так, 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-

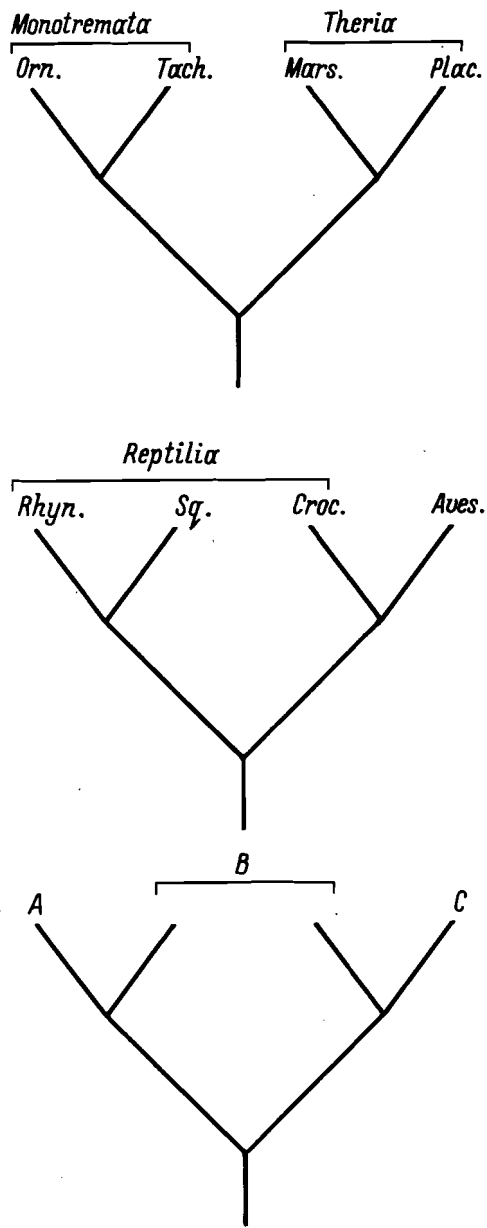


Рис. 1. Монофилия (в смысле Хеннига), иначе голофилия (верх), парафилия (в смысле Хеннига) (середина), ограниченная монофилия или „парафилия“ (в нехенниговом смысле) (низ)
Croc. — Crocodylia, *Mars.* — Marsupialia, *Orn.* — Ornithorhynchidae, *Plac.* — Placentaria, *Rhyn.* — Rhynchocephalia, *Sq.* —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

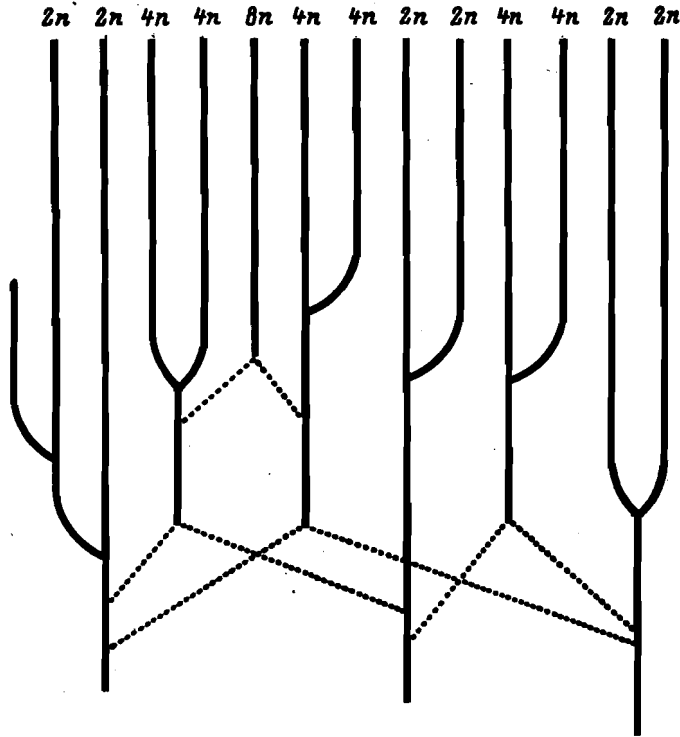


Рис. 2. Филогенетические связи видов в случае явления амфиполиплоидии (по Розановой, 1946)
Сплошные линии — преемственность популяций, пунктир — связь особей

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 подродов 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-

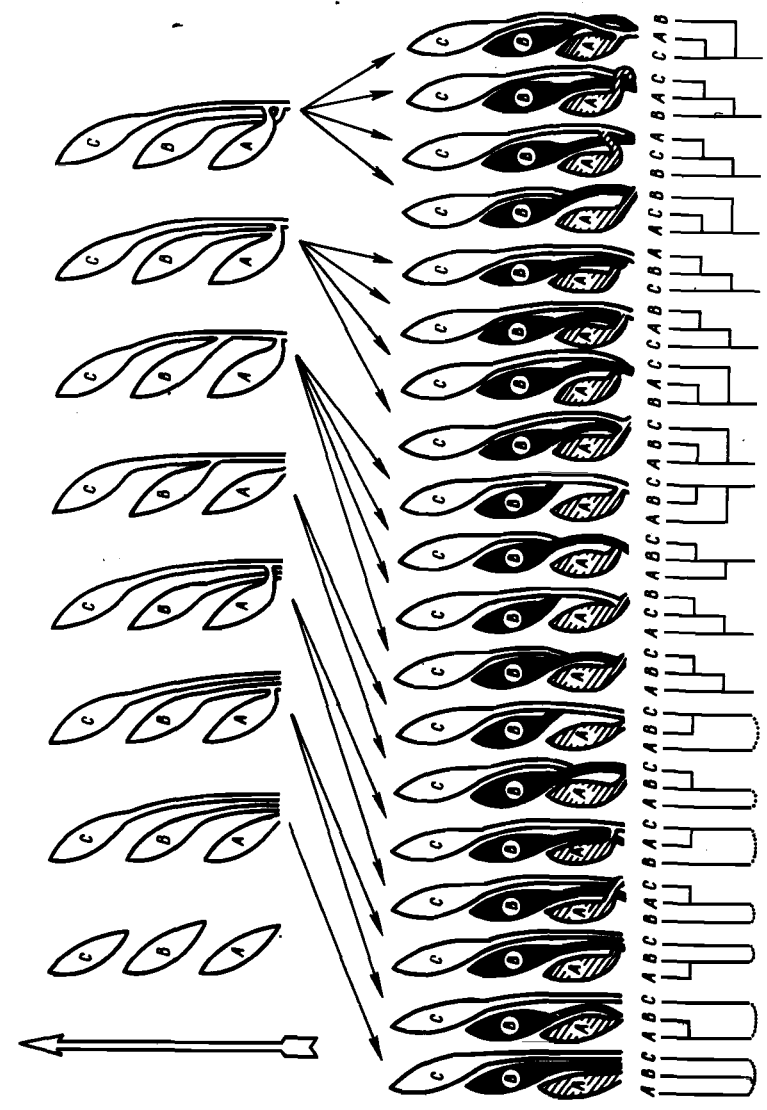


Рис. 3. Возможные филогенетические связи 3 родственных вымерших групп, найденных в последовательных слоях. Вверху слева — стрела времени и реально наблюдаемая картина, 7 колонок правее — ее филогенетическая интерпретация без разделения на таксоны; внизу — то же, но с разделением на таксоны (еще ниже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

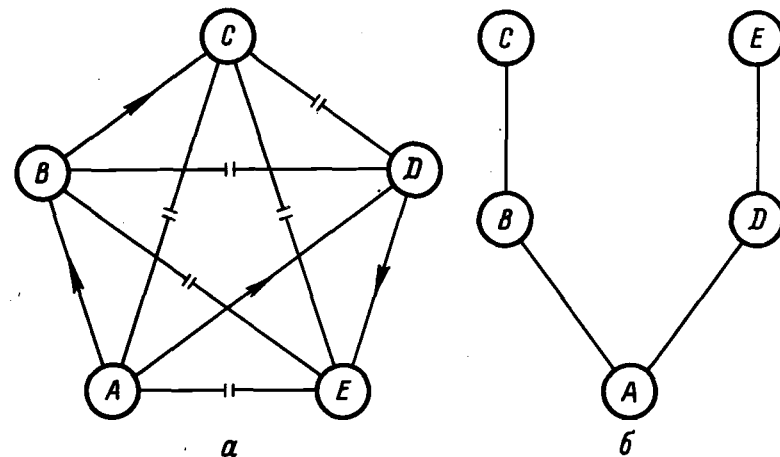


Рис. 4. Метод последовательного исключения связей между группами (на примере 5 групп):
а — вся совокупность возможных связей (исключаемые перечеркнуты, направление оставшихся показано стрелками), б — итоговая дендрограмма

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 пре-дусматривают, насколько набор признаков (в своем комплексе) свидетельствует о филогенетическом родстве, что можно осуществить только через вероятность (или как антитезу — не-вероятность) 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 аннелид 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 анатоми-

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).

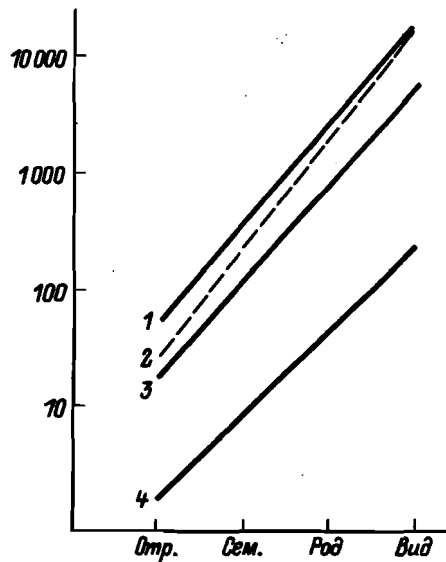


Рис. 5. Связь между числом таксонов разного ранга в пределах крупных групп животных (в мировой фауне) (по Голикову, 1976):

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 Виссипіае 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 *Anthracotheium* 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 conditionally 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

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

CONTENTS

<i>Borkin L. J.</i> Over cladism towards a new systematics? (instead of introduction)	3
<i>Pesenko Yu. A.</i> Methodological analysis of systematics. I. Clarification of the problem, the main taxonomic schools	8
<i>Griffiths G. C. D.</i> On the foundations and development of phylogenetic systematics	120
<i>Trjapitzin V. A.</i> A short review of the theory of phylogenetic systematics of Willi Hennig	133
<i>Emeljanov A. F.</i> Phylogeny, classification and system	152
<i>Nessov L. A.</i> Parallelisms and unevennesses of evolution as factors that made necessary to distinguish temporary, genealogical and gradistical approaches in systematics	171
<i>Starobogatov Ya. I.</i> Natural system, artificial systems and certain principles of phylogenetic and taxonomic researches	191
Abstracts (in Russian)	227

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 206

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1989 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник Д. А. Грозный
Технический редактор Г. С. Гененрайх

Подписано к печати 15.12.89. М-34276. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная.
Гарнитура литер. Бумага тип. Печ. л. 14,75. Уч.-изд. л. 15,0. Тираж 1000 экз.
Заказ 1962. Цена 2 р. 25 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55

УДК 57.06+575.8

Через кладизм к новой систематике? (вместо предисловия). Боркин Л. Я. — В кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л. Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 3—7 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

В послевоенное время сформировались три основных направления: эволюционная систематика, нумерическая (фенетическая) систематика и кладизм (филогенетическая систематика). На глазах одного поколения произошли сильные изменения, которые можно назвать „кладистической революцией“: кладизм явно вытесняет эволюционную систематику, а престиж нумерической систематики заметно упал. Указаны черты, делающие кладизм привлекательным. Отмечается, что СССР — единственная страна, где кладизм не получил широкого признания. Рекомендуется издать по-русски основные западные руководства, а также отечественные книги с критикой. Это позволит иметь более полное представление о развитии теории за рубежом. Судя по всему, кладизм будет доминировать до конца столетия, однако будущая (новая) систематика впитает в себя лучшие стороны всех трех сегодняшних направлений.

УДК 57.06+575.8

Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы. Песенко Ю. А. — В кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л., Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 8—119 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

Представленная статья является первой частью большой работы, в которой методологический анализ систематики проводится путем выявления в ее структуре процедур следующих типов: 1) соответствующих гипотетико-дедуктивному методу, 2) связанных с индуктивными заключениями, 3) имеющих характер компромиссных решений и конвенций. Статья состоит из 5 разделов: 1) современное состояние систематики, 2) реконструкция филогении и классификация организмов — составные части эволюционной систематики, 3) конкурентные таксономические школы, 4) количественная филетика, 5) экономность и равенство признаков. В 1-м разделе обсуждены основные источники стремления к объективизации систематики, причины привлекательности кладистики и фенетики, иллюстрирована прозелитическая активность лидеров этих таксономических школ. Показана недостаточная разработанность методологии (теории, принципов и аксиоматики) эволюционной систематики, что объясняется ее неоднородностью и кастовой замкнутостью систематиков.

Во 2-м разделе статьи формулируются 2 основные концептуально-графические модели таксономической процедуры эволюционной систематики. В „плоскостной модели“ сначала устанавливаются фенетические отношения между исследуемыми таксонами, затем выделяются монофилетические группы путем выявления и исключения гомопластичного (негомологичного) сходства. Эта модель предусматривает минимально необходимую связь между филогенией и классификацией, но является лишь первым и грубым приближением к описанию таксономической процедуры. Более полно и адекватно ее отображает модель „рубки филогенетического дерева“. Филогения включает 2 основных компонента: кладогенетический (направление и паттерн ветвления родословных) и анагенетический („количество“ эволюции вдоль ветвей дерева). Показана условность разделения этих компонентов. Даны определения кладограммы и филограммы. Подробно анализируется понятие монофилии. Выведено правило, согласно которому установление какой-либо монофилетической группы не должно проводиться независимо от других групп. Критически обсуждены основные определения „естественной системы“. Показано, что виды в эволюционной систематике должны рассматриваться как индивидуумы в актуализированном (в соответствии с концепцией биологического вида) и историческом (как одиночные родословные линии) аспектах. Надвидовые таксоны исто-

рически реальны и индивидуальны как пучки родословных, „связанные“ общим предком. Однако дискретность таксонов является прежде всего следствием вымирания видов и неполноты палеонтологической летописи. „Естественность“ таксонов эволюционной систематики означает, во-первых, их монофилетичность (как голо-, так и парафилию), во-вторых, что различия между ними по гомологичным признакам больше, чем между их членами. Естественный таксон — это компактный цельный сегмент филогенетического дерева, длина ветвей которого отражает анагенетический компонент. Завершает раздел обобщенная характеристика эволюционной систематики в виде 8 „постулатов“, сформулированных для сопоставления всех известных таксономических школ: 1) тип отношений между таксонами, включение/невключение эволюционных представлений; 2) принципы выделения и фиксации видов; 3) концептуально-графическая основа классификации, процедура ее построения; 4) теоретические и операциональные определения понятий, основной научный метод; 5) соотношение дендрограммы и классификации; 6) определение „естественности“ таксонов; 7) взвешивание признаков; 8) критерии и факторы, учитываемые в классификационной процедуре.

В 3-м разделе посредством 8 постулатов охарактеризованы численная фенетика, хеннигова кладистика и паттерн-кладистика. Также кратко описана их история и дана критика основных положений. В частности, впервые показана возможность присутствия в кладистических классификациях псевдогофилетических таксонов („скрытых парафилий“). Сопоставление основных таксономических школ приводит к установлению их следующего „линейного порядка возрастания научного оптимизма“: фенетика (привлекается только операциональная гомология признаков) — паттерн-кладистика (также требует знания паттернов состояний признаков) — хеннигова кладистика (также считает необходимым привлечение эволюционных интерпретаций признаков и ветвлений) — эволюционная систематика (также признает возможным оценивание анагенетического компонента и установление отношения „предок—потомок“). В 4-м разделе приведены основные методы количественной филетики, с помощью которых строятся деревья по признакам с дискретными состояниями, связанными паттерном (экономности по Вагнеру, Долло, Кэймину-Сокэлу; методы совместности признаков), по непрерывным признакам (методы вычисления „генетических“ расстояний) и по признакам с состояниями, не связанными паттерном (методы максимального подобия). Показаны содержательные и вычислительные проблемы количественных подходов и соотношения разных подходов. Охарактеризованы „выпуклая фенетика“ Истабука, методы измерения сходства между деревьями (для изучения их конгруэнтности и стабильности) и выведения консенсус-деревьев.

В 5-м разделе показано, что применение принципа экономности в паттерн-кладистике и количественной филетике противоречит гипотетико-дедуктивному методу. Эти школы, а также фенетика являются сугубо индуктивными направлениями в систематике, причем имеется глубокое противоречие между принятием всеми тремя школами „объективной“ систематики принципа экономности в качестве единственного решающего правила и взятой ими же установкой на априорное равенство признаков. Эта установка, неизбежная для формализованных методов выведения филогений и построения фенограмм, делает неадекватным применение принципа экономности, а следовательно, и сами эти школы — бесперспективными.

Ил. 6, библ. 571 назв.

УДК 57.06+575.8

Об основных положениях и развитии филогенетической систематики. Гринфитс Г. Ч. Д. — В кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л., Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 120—132 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

Рассматриваются философские (логические) основы филогенетической систематики Хеннига. Анализируются критерии полярности признаков. Предложена логическая последовательность филогенетического анализа группы организмов.

Ил. 6, библ. 9 назв.

Краткий очерк теории филогенетической систематики Вилли Хеннига. Третьицын В. А. — В кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л., Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 133—151 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

Принципы Хеннига (Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana, Chicago, London, 1966. 263 p.) 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, возникающую 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. Кроме изложения принципов Хеннига, статья дает представление об отзывах Э. Майра и П. Дарлингтона о теории филогенетической систематики и об ответе Хеннига на критику Майра. В заключение автор статьи констатирует, что система взглядов Хеннига представляет собою яркий результат влияния логической систематики на биологическую систематику и кладизм Хеннига носит черты логического редукционизма. В то же время это направление с его методами стало одним из мощных инструментов познания в систематике и филогенетике. Формализованный характер методологии филогенетической систематики Хеннига и современного кладизма оказался весьма приемлемым для компьютерной интерпретации, однако, как и всякая односторонняя, хотя и логически выдержанная и четкая система взглядов, эта теория вряд ли вполне адекватно отражает сложные процессы эволюции организмов.

Ил. 2, библ. 32 назв.

Филогения, классификация и система. Емельянов А. Ф. — В кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л., Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 152—170 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

В статье рассмотрено соотношение классификации и филогении. Традиционная систематика гомоморфна филогении, таксоны выделяет и группирует по рангам на основе оценки сходства и единства происхождения. Число основных рангов фиксировано и невелико. Кладистская классификация изоморфна филогении. Кладистский таксон образуется при каждой видовой дивергенции, ранг таксона определяется числом дивергенций в самой длинной цепи, сходство и различие подчиненных таксонов (видов) во внимание не принимается. Ранги и таксоны лишаются определенности, зависят от числа включенных видов, несопоставимы рационально с традиционными, не могут быть созданы до выяснения филогении (в виде кладограммы), не могут служить для прогностических целей. Заслуга кладизма заключается в разработке приемов построения филогенетических деревьев (кладограмм) методом синапоморфий. При этом, однако, кладисты создали терминологические затруднения, сузив традиционное содержание понятия монофилии. Кладисты склонны упрощать приемы определения направления эволюционно-морфологических преобразований, затемняемых конвергенциями, параллелизмами и реверсиями. Единичные синапоморфии не могут служить надежным доказательством конкретной филогении. Метод синапоморфий ненадежен на самых низких и высоких таксономических уровнях традиционной классификации.

Библ. 22 назв.

Параллелизмы и неравномерности эволюции как факторы, определяющие необходимость различения темпорального, генеалогического и градиетского подходов в систематике. Несов Л. А. — В кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л., Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 171—190 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

Параллелизмы (=конвергенции) в ходе эволюции имеют место как среди близких филогенетических ветвей, так и у организмов далеких ветвей. В обоих случаях они имеют сходный комплекс причин. Мозаичность эволюции ограничивает возможность прогностического использования систем организмов. На нынешнем этапе развития систематики пока еще недостаточно оценены положительные стороны использования град (ступеней, уровней), которые характеризуются важными комплексами черт, определяемых возрастанием степени продвинутости, в том числе морфо-эколого-физиологическим прогрессом. Свойства одних членов град по свойствам других их членов могут быть достаточно успешно прогнозируемы. В систематике выделяется три „чистых“ подхода: темпоральная систематика (классифицирует объекты по степени сходства-различия), генеалогическая систематика (ранжирует ветви по давности их ветвления) и градиетская систематика (распределяет организмы по уровням и подуровням разного ранга в соответствии со степенью дифференциации, интеграции, степени независимости от колебаний среды и вообще по степени эволюционной продвинутости от общего предка). Могут быть компромиссные подходы между указанными „чистыми“, например, „эволюционная“ систематика, использующая одновременно и темпоральный, и генеалогический подходы. Кладизм („филогенетическая“ систематика) является не синонимом генеалогической систематики, а особым направлением, чередующим градиетский и генеалогический подходы или, по крайней мере, способным это делать. Любой систематик волен выбирать тот подход, который наиболее подходит для целей его работы, но обязан перед коллегами указывать способ построения системы.

Ил. 6, библ. 17 назв.

УДК 57.06+575.8

Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований. Старобогатов Я. И. — в кн.: Принципы и методы зоологической систематики. Л., Зоологический институт АН СССР, 1989, с. 191—222 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 206).

Утверждается, что конечной целью систематики является построение системы с максимальными прогностическими свойствами, за которой и следует сохранить традиционное название „естественная система“. Конкретные попытки разработать такую систему для отдельных групп приводят (в силу неполноты знаний) к созданию конкретных систем — черновых набросков естественной. Многочисленные искусственные системы (определители, алфавитные каталоги, классификации видов по типам ареалов, классификации жизненных форм и т. п.) также важны, поскольку упорядочивают информацию об одной из немногих особенностей организмов. Филогенетическая система в понимании В. Хеннига — искусственная, поскольку ее построение не преследует прогностической цели и притом существенно обесценивается тем, что дублирует филогенетическое древо, теряя часть заключенной в нем информации. Обсуждаются методы филогенетики, условно группируемые в 3 типа: анализ морфологических рядов, совокупный анализ признаков (к которому относятся и филогенетические методы кладизма) и восстановление организации прототипа. При переходе от филогении к системе необходимо соблюдать 3 принципов, вытекающих из определения естественной системы: 1) принципа исключения полифилии, 2) принципа оптимальной диагностируемости и 3) принципа единства уровня различий и целостности таксонов одного ранга. Обсуждаются возможности проверки естественности конкретных систем.

Ил. 5. библ. 64 назв.