

PROBLEMS OF SYSTEMATICS AND EVOLUTION OF INSECTS

Edited by A. G. Kirejtshuk

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, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпцын,  
М. Г. Петрушевская, И. М. Фокин, С. Я. Цалолыхин, В. В. Хлебович

Рецензенты:

Д. Р. Каспарян, А. К. Бродский

А. Г. Кирейчук

ЗАМЕЧАНИЯ К ПРОБЛЕМЕ СООТВЕТСТВИЯ  
ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМЫ

A. G. Kirejtshuk. Notes on the problem of conformity between phylogeny and system

«Именно этот порядок (установленный самой природой — А. К.), по мере нашего ознакомления с ним, должен заменить те систематические или искусственные распределения, которые необходимо было создать в целях удобного размещения различных тел природы, бывших предметом наших наблюдений». Ж. Б. Ламарк «Философия зоологии» // М.: Изд-во АН СССР, 1955, Т. 1. С. 206.

«С самого начала мы сталкиваемся с фундаментальным условием опыта, в силу которого начала всех вещей имеют тенденцию становиться материально неуловимыми — закон, повсюду встречаемый в природе, который мы позднее назовем «автоматическим устранением эволюционных черешков». П. Тейяр де Шарден «Феномен человека» // М.: Наука, 1987. С. 80.

«Научное построение, как правило, реально существующее, не есть логически стройная, во всех основах своих сознательно определяемая разумом система знаний. Она полна непрерывных исправлений и противоречий, подвижна чрезвычайно, как жизнь, сложна в своем содержании; она есть динамически неустойчивое равновесие». В. И. Вернадский «Размышления натуралиста (Научная мысль как планетарное явление)». // М.: Наука, 1977. Кн. 2. С. 38.

Принципиальная возможность построения «естественной» системы живых объектов всегда волновала натуралистов, большинство из которых, по крайней мере в последнее столетие, признавало, что только установленные отношения родства позволяют нам к ней приближаться.\* В естественной системе все

\* Среди систематиков стихийные или принципиальные сторонники чисто фенетического подхода объединяют живые объекты в таксоны иерархической или другой системы согласно большему или меньшему соответствию по тому или иному сочетанию сходств. Позиции фенетиков время от времени укрепляются вследствие появляющихся опровержений традиционных представлений о монофилетическом происхождении той или иной представляемой ранее очень «естественной» группы. Мы никогда не можем найти надежных свидетельств родства, но, по мнению некоторых теоретиков нумерической таксономии (фенетики), при определенном анализе всех доступных объективному разграничению признаков сходства и различия родственные отношения могут автоматически выявиться в силу преобладания в эволюции элементов дивергенции над параллелизмами и конвергенциями. Теоретические и практические трудности, возникающие при построении и применении фенетической системы, отчетливо показаны в работе А. Г. Пономаренко и А. П. Расницына (1971).



природные тела должны группироваться в классы согласно некоторым свойствам, определяющим максимальное число их особенностей, подобно тому, как атомный вес элементов скоррелирован со всеми остальными свойствами химических элементов. В живой природе наиболее ярким и характерным свойством обычно рассматривается именно родство. Оно определяется из предположения, что некоторые признаки, возникшие у предков, могут устойчиво сохраняться и соответственно свидетельствовать о той или иной глубине родственных отношений, которые по аналогии с аристократическими генеалогиями по мужской линии еще более двух столетий назад представлялись в виде дерева. Однако при введении в такую генеалогию индивидов второго пола неизбежно разрушается четкость дерева, а «родственные отношения» становятся (в силу сетчатости реальных скрещиваний в предшествующих генерациях) весьма относительными (Шмальгаузен, 1969: см. рис. 1). Таким образом, неадекватность отображения родственных отношений в виде дерева обнаруживается уже в ряду сменяющих друг друга во времени популяций из возможно свободных в скрещивании особей.

Неадекватность характера онтологического детерминизма в эволюции группы и характера эпистемологического детерминизма «паттерна» в анализе распределения признаков среди имеющих для исследования представителей этой группы определяет некоторую долю метафизичности любых систематических построений. Это метафизическое содержание системы, как и находящиеся за пределами опыта постулаты, имеет тенденцию к уменьшению по мере установления того или иного несоответствия наших представлений с реальностью и устранения этого несоответствия (Любишев, 1982), однако полностью метафизика в систематике, по-видимому, неустранима. Примирение данного гносеологического противоречия обычно видят в принципе парсимонии или методе презумпций, вытекающих из общих теоретических положений (Расницын, 1988 а).

Среди других, надежно не доказанных допущений в систематических построениях нередко явно или неявно используется предположение о том, что эволюция есть процесс накопления инноваций. Это предположение кажется естественным следствием синтетической теории эволюции, в рамках которой объяснение филогенетических процессов экстраполируется от закономерностей, выявленных на молекулярном (молекулярно-генетическом) уровне, где показана высокая вероятность случайных явлений. Процесс считается теоретически обоснованным, если он объяснен по логическому пути охватывающего закона из аксиоматических допущений синтетической теории эволюции (Рьюз, 1977). Редукционизм таких представлений прослеживается и в тенденции превратить признак, вопреки предостережению К. Линнея, из «слуги» в «господина». Аналогично возникло мнение о том, что молекулярные признаки, часть из которых в меньшей степени

подвержена влиянию среды, могут более надежно, чем другие, свидетельствовать о родстве, особенно в тех случаях, когда происходит предполагаемое регулярное замещение отдельных структурных компонентов молекул («биологические часы»).

К сожалению, родственные отношения, которые могли бы связать все живое в единой системе как универсальный его атрибут, не проявляются непосредственно в наблюдении сосуществующих организмов, даже в чрезвычайно сложных структурах молекул ДНК или других органических веществ. Реальность этих отношений обнаруживается лишь во времени, а ретроспективно не установима. Однако в зависимости от того или иного положения некоей выраженной в признаке структурной особенности в системе внутреннего регулирования, либо от ее использования во взаимоотношениях с внешней средой, проявляется большая или меньшая устойчивость, позволяющая делать предположения об относительном родстве форм, обладающих такой особенностью, путем каузальных интерпретаций в контексте общего эволюционного процесса. Интерпретация различных свойств живых объектов, в которых сохраняются следы родства разного возраста, позволяет устанавливать филогенетические связи групп. Признавая, что мы никогда не сможем установить родство в смысле генеалогии, как и не сможем измерить абсолютное сходство, нельзя упускать из виду также высокую вероятность редукции тех структурных особенностей, которые утратили свое функциональное значение или препятствуют приспособлениям к изменившейся среде, причем эта редукция далеко не всегда зависит от времени происхождения или времени сохранения в онтогенезе этих особенностей. Отсюда следуют относительность всех систематических признаков (Любишев, 1982) и утверждение Линнея о том, что не признаки определяют род, а род определяет признаки. Вместе с тем, поскольку ни теоретически, ни практически мы не можем доказать монофилию какой-либо группы, понимаемой как таксон надвидового ранга, стремление привести систему в полное соответствие с генеалогией методологически невыполнимо. Некоторый типологизм систематических построений неизбежен не только как выражение действующих в эволюции группы законов формы (нормогенетические закономерности Берга), но и как метафизический компонент систематических построений или как субъективное выражение «неосознанного (объективного) знания».

Попытки упростить исследовательскую процедуру введением тех или иных формальных правил, принимаемых как универсальные, не раз определяли моду в биологии XX века. Такие попытки предпринимались и в систематике, при этом авторы объясняли их стремлением сделать эту процедуру более номотетической. Наверное, самой влиятельной из них оказалась «филогенетическая систематика» Вилли Хеннига (Hennig, 1950; 1966), которая в конце 60-х годов получила чрезвычайно широкое распространение

и трансформировалась у последователей в популярнейшее и поныне направление исследований, называемое кладистикой или кладизмом.

Основой этого направления стало допущение, что можно найти признаки, интерпретация которых позволяет более или менее надежные суждения об относительных генеалогических расстояниях между видами и соответственно между группами видов, объединенных согласно этим признакам в абсолютно монофилетические (или голофилетические) таксоны. Путем отсева признаков, параллельное (гомойология, гомоплазия) или независимое (конвергенция, аналогия) появление которых достаточно вероятно, можно найти признаки или, по крайней мере, один признак, по которому хотя бы один из дочерних видов отличен от материнского. Такая процедура требует, чтобы виды, произошедшие в результате дивергенции одного вида вследствие нарушения его качественной определенности, трактовались только как дочерние (т. е. сестринские по отношению друг к другу) с соответствующими, фиксирующими этот разрыв качественной определенности, таксономическими обозначениями. Однако в дальнейших исследованиях и острейших дискуссиях выяснялось, что многие трактуемые как апоморфий признаки в действительности оказываются гомойологиями, вследствие чего первоначальная строгость выводов кладистов о генеалогии и кладогенезах оказывалась кажущейся. Некоторые исследователи стали различать «объективную» синапоморфию и такую синапоморфию («underlying synapomorphy»: Brundin, 1976; Saether, 1988), которая проявляется как следствие имманентных или наследуемых предрасположенностей того или иного коллективного таксона («collective taxon»). В данном случае речь идет об изначально неявной апоморфной тенденции внутри монофилетической группы (Saether, 1983), которая реализуется сходными анагенетическими \* преобразованиями у всех представителей группы. Такие явления известны натуралистам давно (например, Берг, 1922; Соболев, 1924 и др.), их можно свести к «закону родственных отклонений», расширив его первоначальное содержание (Кренке, 1933—1935, цитируется по Мейен, 1988 а; Расницын, 1988 б), однако они не получили пока адекватного теоретического объяснения. По-видимому, молекулярной основой во многих этих случаях бывают преобразования, возникающие согласно закону гомологических рядов наследственной изменчивости (Вавилов, 1987).

Из-за чрезвычайной сложности установления бесспорных апоморфий в более поздних работах кладистов понимание родства, а также критериев его определения и описания в предложенных

\* В статье используются термины «кладо-» и «анагенез» в буквальном значении (кладос — ветвь, ана — вверх), т. е. как увеличение числа видов или групп вследствие дивергенции, и второе — как преобразование тех или других, осуществленное вне прямой связи с дивергенцией (Rensch, 1947; Wagner, 1962). Р. Д. Эшлок (Ashlock, 1974) определяет анагенетический как «относящийся к аккумуляции изменений в ряду предок — потомок».

Хеннигом терминах трактуется не столь строго, как у основателей, причем порой настолько, что термин «филогенез» едва ли уместен в таких построениях даже как маловероятная гипотеза. В этих случаях формальный анализ признаков при использовании критерия парсимонии рассматривается как объективный метод тестирования выдвинутой ранее гипотетико-дедуктивной модели процесса.

Рассмотренные выше положения показывают, насколько существенными для всех дальнейших рассуждений и построений значит выявление сестринских групп. Хенниг (Hennig, 1950; 1966; 1981) определяет сестринские группы как наиболее близкородственные, характеризующиеся тем, что члены одной из них показывают появившуюся при обособлении последней апоморфию в тех или иных свойствах (структурах), а другая группа сохраняет плезиоморфное состояние гомологичных свойств (структур). Сестринские группы должны к тому же обладать какой-нибудь общей синапоморфией, унаследованной от предка и свидетельствующей о монофилии, понимаемой как происхождение всех членов группы от общего вида-основателя («Stammarten», «stem-species»), причем за пределами группы не должен находиться ни один вид, являющийся потомком этого вида-основателя (в дальнейших работах такие группы нередко называются голофилетическими: Ashlock, 1971). Принципы реконструкции кладогенетических явлений допускают предположение о последовательности появления и формирования одной из сестринских групп на основании таковых сведений о другой сестринской группе и сравнительно-морфологического анализа с решающим критерием, называемым в последних работах методом внегруппового сравнения («out-group comparison»: Watrous a. Wheeler, 1981).

Хенниг, а вслед за ним многие кладисты понимают кладогенетическое явление как расщепление одного вида на два и как исключение допускают при определенных условиях единовременное образование нескольких, более чем двух видов из одного. М. Т. Гизелин (Ghiselin, 1981) называет кладогенетические реконструкции метафизикой, потому что они, построенные эпистемологически, только иногда и случайно совпадают с протеканием онтологических явлений. С позиций упрощенного позитивизма, которую занимают многие кладисты (например, Elledge a. Cracraft 1980; Nelson a. Platnick, 1981), описание филогении (как паттерн-процесс) становится тем легче, чем меньше оно требует допустимых эволюционных шагов для объяснения существования у этих видов специфических черт (согласно «бритве Оккама»), даже в случаях отсутствия прямых и косвенных свидетельств истории формирования этих черт. Число допустимых шагов прямо пропорционально числу членов рассматриваемой выборки и может определяться априорно (Шаталкин, 1988). Нередко модельный случай с 3 таксонами трактуется «основной классификацией» (Løvtrup, 1975), через которую якобы можно провести большинство классификаций путем последовательного объединения



в единые группы, понимаемые как систематические единицы, большего или меньшего числа видов. Многие другие исследователи (не только кладисты) для анализа допускают большее число одновременно рассматриваемых элементов, составленных по тому же принципу (например, Ах, 1984; Емельянов, 1987; Шаталкин, 1988). Однако при достаточном насыщении выборки различающимися состояниями признаков во всех трансформационных рядах, которые в действительности редко конгруируют друг с другом, формализация гипотетических кладогенетических явлений становится очевидно произвольным занятием. Таким образом, для многих обильных видами и разнообразных по признакам групп построение кладограмм логически невозможно вследствие многих мыслимых альтернатив в преобразовании структур в разных трансформационных рядах. Это противоречие уже само по себе свидетельствует о том, что правдоподобность описанной выше логики исследования по существу должна представляться иллюзорной. Тем не менее в филогенетических и систематических трудах ряда авторов возобладал именно такой упрощенный подход.

Однако, нельзя не отметить, что и сам Хенниг допускал возможность появления большего, чем две, числа сестринских групп, а в последних своих работах он, кажется, избегал построения новых кладограмм, скептически уже оценивая как возможности своего метода, так и успехи подхвативших его идеи многочисленных последователей (Hennig, 1981). И, наконец, в отличие от большинства теоретиков кладизма, Хенниг представлял и не раз подчеркивал то, что любые интерпретации (= реконструкции) филогенетических отношений должны отражать ту или иную степень приближения к действительным отношениям родства видов и групп, т. е. существующим *in ge*, а поэтому все высказанные или высказываемые интерпретации приемлемы лишь до тех пор, пока они соответствуют фактам и проверяются согласно принципу негативной верификации или фальсифицируемости Карла Поппера.

Попробуем проанализировать некоторые методологические особенности представлений о филогенетических реконструкциях Хеннига, который считал, что рано или поздно можно найти следы родственных связей при тщательном изучении ныне живущих организмов, в том числе и при отсутствии палеонтологических данных. Сразу же, однако, заметим, что Хенниг, как и некоторые кладисты, признавая значительные сходства в анагенетических тенденциях во многих близких группах, существенно недооценивали явные свидетельства редукции следов родства, нередкие случаи реверсий в развитии структур и органов, транзитивного полиморфизма и псевдоциклов в филогенезе (Мейен, 1988 а; 1988 б). Хенниг соглашался с мнением, что в горизонтальном по времени срезе все категории систематики (как и таксоны) не реальны и могут рассматриваться классами, объединенными в

иерархической структуре по категориям логики («метафизическим ступеням»: Hennig, 1966). Вместе с тем он все же считал, что «все индивидуальные категории, от вида до категории самого высокого ранга, обладают индивидуальностью и реальностью» как «сегменты временного потока» последовательных, сменяющих друг друга популяций (генераций) в том случае, если генеалогические отношения между ними правильно распознаны (Hennig, 1950; 1966). Согласно такой модели иерархия происходивших последовательных дивергенций должна соответствовать иерархии таксонов в системе.

Чтобы представить эвристическое значение описанной выше модели, допускающей генеалогическую индивидуальность и реальность используемых в систематике таксонов, а также чтобы критически оценить возможность приведения этой модели в соответствие с реальной филогенией, рассмотрим следующую аналогию. Если мы возьмем дефинитивную стадию развития какого-либо организма с чрезвычайно сложным метаморфозом, о сложности которого нам известно по косвенным свидетельствам, и попробуем представить, насколько могут быть принципиально надежными наши суждения об онтогенезе этого данного в дефинитивной фазе организма и развитии его отдельных органов, даже при том, что некоторые факты, показывающие нелинейный характер процессов качественных изменений, нам известны (аналогично фрагментарности палеонтологической летописи). Уже при первых попытках интерпретации станет очевидным, что вероятность построения адекватной реальному онтогенезу модели весьма низка. Если в очевидных структурных элементах изучаемой фазы развития легко увидеть индивидуальность и реальность, то признавать их в наших представлениях о формировании этих структурных элементов по меньшей мере весьма рискованно. В этой аналогии можно увидеть еще несколько немаловажных моментов. Утверждение кладистов, что существующий предковый вид есть таксономический артефакт, соответствует утверждению, будто бы, к примеру, кроветворные клетки перестают быть таковыми после деления, если одна или часть из дочерних (= сестринских) модифицировалась в кровяные клетки. Зная, что какой-либо орган развился из первоначально единственной клетки мы не сможем с уверенностью реконструировать свойства этой клетки-основательницы с тем, чтобы гипотетически ее диагностировать и включить в «индивидуальность» органа (голофилетическая группа); к тому же мы не можем быть уверенными, что ни одна клетка, возникшая в результате деления клетки-основательницы, не находится за пределами органа. И наконец, диффузная (метаопная) закладка какого-либо органа может вовсе не отразиться на его структурном и функциональном единстве (как в случае развития нервной системы).

Взятый для иллюстрации методологии кладизма и проведения аналогий с филогенией групп пример онтогенеза отдельного орга-

низма, конечно, показывает не так много аналогичного сходства; эти процессы принципиально отличаются по уровню целостности (холизма), способами регуляции и многими другими особенностями. Обычно соотношение онтогенеза и филогенеза рассматривается в аспекте биогенетического закона (Шмальгаузен, 1947; 1969; Шишкин, 1988 и т. д.), т. е. в аспекте рекапитуляции анагенетической компоненты филогенеза в онтогенезе. Несомненная заслуга Хеннига в том, что он отчетливее, чем кто-либо до него поставил проблему анализа кладогенетической компоненты филогенеза. Опубликовано множество работ, в которых детально разбираются эпистемологические и онтологические аспекты проблемы в связи с кладистическим подходом к ней (например, Ashlock, 1974; Ghiselin, 1981; 1988; Расницын, 1988 а, 1988 б; Мейен, 1987, 1988 а и др.). Однако, с целью выяснения эвристических возможностей кладистической модели по аналогии с таковой онтогенеза, отметим некоторые существенные отличия этих процессов. Во-первых, мы легко можем исследовать один организм в дефинитивной фазе онтогенеза, но не можем просмотреть всю совокупность представителей одной генерации даже сравнительно небольшой группы видов. Во-вторых, в отличие от органогенеза, где происходит в основном непрерывное увеличение числа клеток до достижения полной структурной дифференцировки, в филогении, состоящей из последовательной смены потенциально бесконечного числа генераций, большинство участвующих элементов бесследно пропадает, причем выяснить специфику элиминированной части и причины элиминации совершенно невозможно. В-третьих, онтогенез какого-либо организма можно представить, изучив онтогенезы других организмов, а филогенетическое развитие любой группы не доступно наблюдению. Эти обстоятельства еще значительно ограничивают наши возможности реконструкции филогенезов.

Рассмотренная аналогия допускает некоторые предположения, уже высказанные разными авторами, нередко используемые при интерпретации сторон филогенеза ряда конкретных групп.

1. Невозможно строго доказать, что вид А генеалогически ближе к виду Б, чем к виду В, или что вид Г — предок вида Е, в связи с чем приходится делать допущения, не вытекающие как следствия из анализа изучаемых фактов (система презумпций: см. в работе Расницына, 1988 а).

2. Нелинейность (анизоморфизм) характера диверсификаций не дает уверенности в соответствии процессу выдвинутой на основании кладистического анализа гипотезы и провести окончательный выбор между конкурирующими системами надвидовых таксонов (Мейен, 1987).

3. При вероятном преобладании дивергенции допустимо формирование фундаментального единства группы как на основе разных типов монофилии (Ashlock, 1971; Боркин, 1984), так и на конвергентной основе (Берг, 1922; Цвелев, 1979; Расницын, 1988 б).

Таким образом, основополагающие для «филогенетической систематики» представления Хеннига применимы лишь в качестве (гносеологического) построения, удобного орудия исследования в силу особенностей человеческой логики, а не как претендующая на адекватность модель действительности. Кроме того, в контексте логических требований вероятности суждений, выработанных на основании кладистически гипотетизированных сестринских групп, тем ниже, чем полнее рассматриваемая выборка и чем чаще осуществляются повторные (итеративные) проверки с привлечением новых данных (Расницын, 1988 б), причем уменьшение вероятности построений не снимает и никогда не может изменить относительный характер устанавливаемого родства. Возможности выяснения истинного характера диверсификации во многих случаях обратно пропорциональны интервалу во времени, который отделяет период основной дифференциации группы от времени взятия выборки, по которой предпринимаются попытки филогенетических реконструкций. Следовательно выполненное на таком основании теоретическое построение в существенной мере носит статистический характер и не может иметь большой объяснительной силы. В этом можно видеть существующие в природе корни, дающие пищу для нумерической систематики (фенетики), неприемлемость логических принципов которой для построения претендующей на естественность системы принимается здесь вполне доказанной (Hennig, 1950; 1966; Пономаренко и Расницын, 1971 и др.). Помимо чисто теоретических трудностей обоснования нумерических методов, технически бинарное кодирование, используемое фенетикой, исключает рассмотрение значительных объемов информации, заключенной в неформализуемых отличительных нюансах различных структур (Hall, 1988).

Представления о некоторой четкости макроэволюционных явлений в группах видов, дихотомическом характере диверсификации групп организмов и выраженном в контрастных признаках хиатусе между группами, по-видимому, уходят корнями в традицию альтернативной логики, особенно используемых биологами определительных таблиц. Представляется вполне естественным, что виды и группы видов должны диагностироваться, при этом признаки тем существеннее для диагноза, чем меньше вероятность их обнаружения за пределами диагностируемой группы, а прочим признакам обычно уделяется существенно меньше внимания.

Принцип выделения в отдельные таксоны только монофиетических групп требует при расположении групп в системе в первую очередь учитывать время существования общего для той или иной группы вида-основателя, и, соответственно, в зависимости от древности ближайшего общего предка устанавливать ранг и иерархию таксонов, которые предлагаются для обозначения групп видов. В результате проведения идеальной в кладистическом отношении классификационной работы система организмов



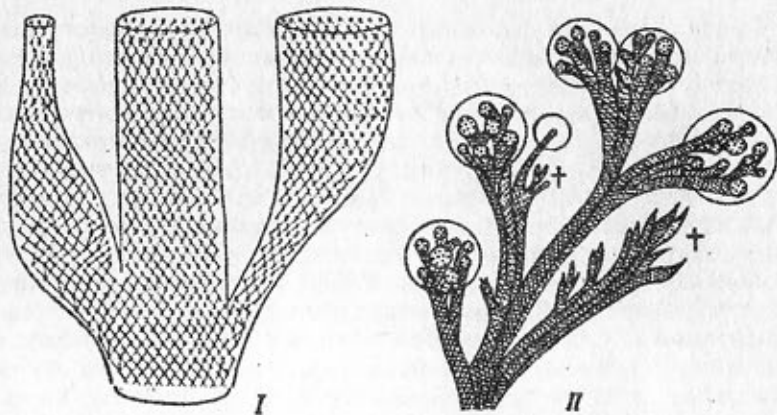


Рис. 1. Схема, показывающая формы реального родства близких организмов (по Шмальгаузен, 1969)

Каждая особь происходит от 2 родителей, 4 прародителей и т. д. и оставляет при спаривании с другой особью не менее 2 потомков... I — обособление 3 видов, из которых один (в центре) оказался биологически стабильным, другой (справа) — биологически прогрессивным, а третий (слева) находится на пути к вымиранию. Отдельные особи обозначены точками, поколения — последовательными их рядами. Масштабы времени не соблюдены. II — родство 6 современных родов с различным числом видов в каждом и несколько вымерших ветвей.

должна получить вид дихотомически ветвящегося древа (кладограммы).

Однако в ограничивающих изменчивость и выживаемость факторах пока не обнаружены основания для дихотомии. Возникающая и накапливаемая в ряду поколений изменчивость, составляющая основу дивергенции, сама по себе также не носит дихотомический характер. Если «дихотомическая» дивергенция и происходит, то в основном как следствие внешних по отношению к дивергирующей группе обстоятельств, которые ограничивают выживание одной, двух или большего числа сосуществующих форм, а не как следствие внутренних причин. Однако невозможно найти среди мыслимых внешних возмущений, приводящих к смене нормы реакции или тенденций к ее изменению, которые бы сами по себе были дихотомизирующими, за исключением упрощенных моделей образования единственной преграды, исключающей обмен наследственной информации между дивергирующими формами. Поэтому трудно объяснить дихотомическую модель иначе, чем как частный случай, поскольку группа, понимаемая как самостоятельный вид, может распадаться на множество групп того же порядка, так как число членов этого множества скорее зависит от определяющих конкретное видообразование внешних обстоятельств (возмущений). Только численность в популяциях вида будет внутренним ограничением возможностей дивергенции (т. е. количественные потенции дивергенции на видовом уровне практически безграничны).

Более того, ввиду сетчатого родства между особями одного вида (рис. 1) дихотомически линейное ветвление не может коррект-

но моделировать обособление двух групп особей друг от друга в ряду поколений от первоначально единой группы, так как среди совместно обособляющихся не обязательно окажутся генеалогически более близкие по отношению к особям другой участвующей в дивергенции группы. Хенниг понимает кладогенетическое явление как образование интервала в родственных («токогенетических») отношениях. Такой подход вытекает из схемы, изображающей только дивергенцию форм в ряду поколений, которая приведена в работе Дарвина (1939) (рис. 2). Трудности определения интервалов в структуре токогенетических отношений носят, по мнению Хеннига, не столько теоретический, сколько практический характер. Это было бы, наверное, так, если бы следы таких интервалов сохранялись в действительности. Однако они нередко редуцируются, а, кроме этого, нет четких разграничений между возникающими анагенетически и кладогенетически признаками. Интерпретации этих признаков, конечно, зависят от характера их распределения, но в самом характере распределения нет очевидных свидетельств верности наших интерпретаций, как это пытаются утверждать кладисты на основании принципа парсимонии (Eldridge a. Cracraft, 1980; Nelson a. Platnick, 1981).

Выше видового уровня дихотомическое расхождение эволюирующих групп многим исследователям представляется более естественным, по-видимому, из-за кажущейся малой вероятности параллельного макроэволюционного преобразования (инновации), тем более у сравнительно неблизкородственных форм, которое привело бы к формированию фундаментального единства свойств, признаваемого за таксонами высокого ранга. Однако такой ход макроэволюции допустим при признании ее медленного протекания в плавно изменяющихся условиях как единственно возможный. Вместе с тем в последние годы накапливаются все больше свидетельств и аргументации в пользу прерывистого равновесия («punctuated equilibrium») в эволюции как отдельных групп (Eldridge a. Cracraft, 1980), так и биоты в целом (Жерихин, 1987), где периоды когерентной эволюции на основе стабилизирующего отбора перемежаются с периодами некогерентной эволюции (Красилов, 1986) в условиях неустойчивой обстановки и ослабленной конкуренции. Некогерентность реакции в дестабилизированных условиях может усиливать как масштабы дивергенции, так и параллелизм эволюции разных групп, а дальнейшая стабилизация абиотических и биотических условий дает еще больше оснований для параллельного развития и конвергенции групп при приемлемых разрешениях конкурентных противоречий. Параллелизмы в эволюции близких линий, по-видимому, достаточно обычные в историческом развитии биосферы, а, может быть, и всех групп организмов. При этом у обособляющихся параллельно групп степень сходства может увеличиваться, а следы прежних значительных различий, напротив, сильно редуцироваться (Берг, 1922). Редукции в том числе подвергаются и апоморфные органы (Цвелев, 1979).

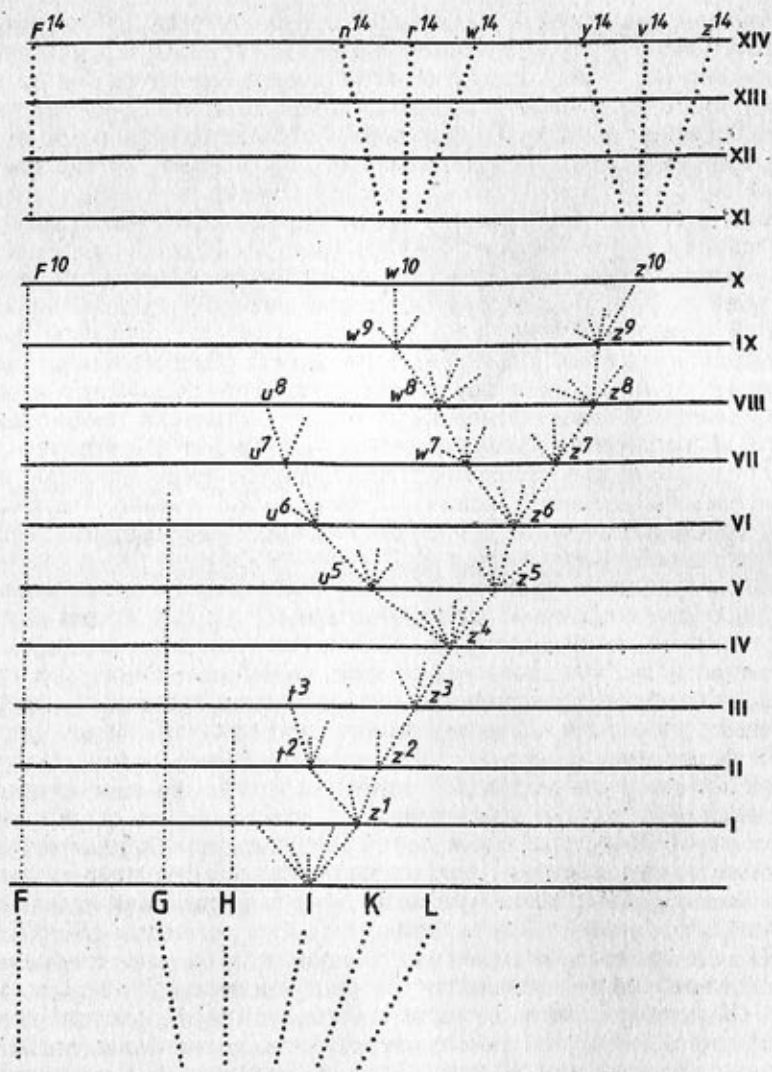


Рис. 2. Диаграмма, показывающая вероятные результаты воздействия естественного отбора путем дивергенции признаков и вымирания на потомков одного общего ствола (по: Дарвин, 1939, частично)

Римские цифры отражают временную последовательность, а буквы обозначают формы, участвующие в процессе дивергенции.

Р. Мацуда (Matsuda, 1976; 1981) придает большое филогенетическое значение маскирующим истинное родство явлениям субституции, особенно в тех случаях, когда сходные органы возникают под действием разных стимулирующих факторов из первоначально менее сходных, но гомологичных органов («сими-

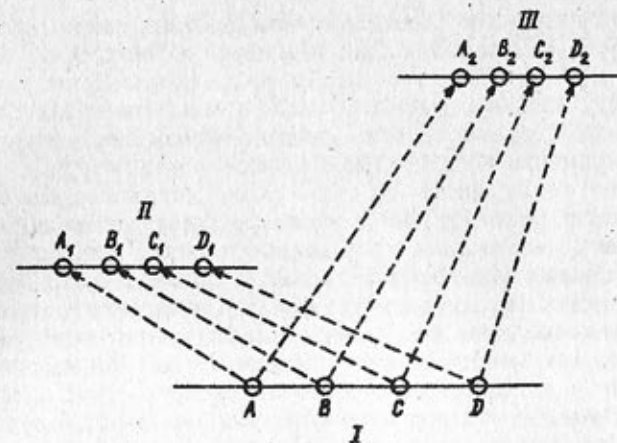


Рис. 3. Схема конвергентной дивергенции ряда таксонов с одного эволюционного уровня на разные (по: Цвелев, 1979).

A, B, C, D — исходные таксоны; A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>, D<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, B<sub>2</sub>, C<sub>2</sub>, D<sub>2</sub> — производные таксоны, являющиеся результатом дивергенции. I — исходный таксон более высокого ранга; II и III — производные таксоны более высокого ранга, являющиеся результатом конвергентной дивергенции.

ляция»: Северцов, 1939). Подобные явления позволяют предполагать, что могут дивергировать как виды, так и группы видов, однако не только в рамках «правила составных сестринских групп» («Hennig's multiple sister-group rule»: Ashlock, 1974), объединяющих генеалогически ближайшие виды, но и в одном направлении могут изменяться группы, состоящие из сравнительно более далеких форм.

Н. Н. Цвелев предполагает, что такая модель, которую он называет «дивергентной конвергенцией» (рис. 3) не только допустима, но и отражает обычные явления при формировании группировок, понимаемых как надвидовые таксоны, однако в силу утраты черт исходной группы истинное родство в этих случаях едва прослеживается или не установимо (Цвелев, 1979). Однако кажется вероятным, что чем шире общность рассматриваемых групп (выше ранг таксона), тем меньше возможность параллелизмов (Расницын, 1988 б), по-видимому, вследствие преобладания в эволюционных явлениях элементов дивергенции, распространяющихся на действие и закона родственных отклонений, и закона гомологических рядов наследственной изменчивости.

Кладистическая трактовка появления в филогенезе признаков с использованием метода последовательных синапоморфий и с допущением изоморфизма в макро- и микроэволюции приводит к выводу, будто бы филогенетическое развитие проходит путем последовательных генетических и организационных сдвигов от более крупного (макромутации) у более отдаленного предка к наименее значительному у самого ближайшего, или же будто бы



некогда возникшая отличительная особенность сходно развивается у всех без исключения сохраняющих ее потомков, а степень развития и значимость этой особенности прямо пропорциональны ее возрасту (это по существу может называться неопреформизмом). Соответственно с этим предок может реконструироваться как совокупность всех предполагаемых плезиоморфий.

Вместе с тем, прежде чем стать «конституционными» в понимании Хеннига (Hennig, 1981: «constitutive»), признаки скорее и чаще всего возникают и развиваются адаптивно, т. е. как «кондиционные» (по Любищеву, 1982). Иначе говоря, возникшие как инновации сходные структурные или другие особенности в одной или нескольких родственных либо, напротив, сравнительно удаленных друг от друга популяциях в ряду последовательных, сменяющих друг друга генераций могут постепенно накапливать свое адаптивное и морфогенетико-коррелятивное содержание, получая все большее выражение и превращаясь в неотъемлемую часть организации. Допустимо и сравнительно быстрое формирование отличительных особенностей группы как синдрома надвидового таксона (например, при освоении группой новой адаптивной зоны и т. п.), что, однако, не исключает и обратного развития всего комплекса или части ставших «конституционными» признаков группы любого таксономического ранга до незначительных атавистических проявлений или полного исчезновения.

Таким образом, полное соответствие между филогенией и системой невозможно, поскольку последняя строится только на основе фрагментарных сведений о первой. Филогенетические реконструкции так же, как и таксономические ранги и границы групп, в большей или меньшей степени субъективны, однако объективное содержание наших представлений о них в процессе итеративных проверок и обнаруженных несоответствий исправлений имеет тенденцию ко все большему вытеснению субъективности из построений. Генеалогическое древо мыслимо лишь для изображения родства на уровне видов однополых форм, но не может адекватно отражать истинное либо относительное родство сосуществующих видов и групп, состоящих из раздельнополых или гермафродитных организмов, в силу сетчатости предшествующих взаимных скрещиваний, а также относительное родство надвидовых групп (Тухел, 1960; Шмальгаузен, 1969).

Все признаки имеют относительное таксономическое значение и не выражают отношения родства непосредственно (сходство и родство неоднозначны). Относительное родство выясняется лишь благодаря интерпретациям (взвешиваниям) признаков, которые, однако, едва ли возможно довести до автоматически производимых действий из-за несоответствия характера онтологического детерминизма в эволюции группы и характера эпистемологического детерминизма в анализе распределения признаков среди имеющих для исследований представителей этой группы.

Иерархия таксонов далеко не всегда согласуется с последовательностью дивергенции группы, однако в силу внешнего (аналогичного) сходства иерархии таксонов с реальным филогенетическим процессом и в силу высокой прогностической способности иерархической системы по сравнению с другими (Пономаренко, Расницын, 1971) такое изображение системы живых объектов сохраняет приемлемость.

Построение кладистической модели эволюции группы допустима как начальный этап филогенетических реконструкций, где она предлагается в качестве рабочей гипотезы, которая, обогащаясь фактическими материалами, заменяется системой с не столь линейными зависимостями, т. е. освобождается от метафизики кладистической логики. «Кладистические отношения между видами» не существуют за пределами человеческих логики и мышления, как и пространство возможного разнообразия организмов. Только в исторической биогеографии кладистическая модель объяснений может обнаружить наибольшее приближение к процессам, происходящим в природе (Ashlock, 1974), однако отсутствие универсального типа хорологических дивергенций (Erwin, 1981; Endrödy-Younga, 1982 и др.) в значительной мере ограничивает возможности кладистического метода и в этой области.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Тр. Геогр. ин-та, 1922, Т. 1.— 303 с.
- Боркин Л. Я. Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы).— Л.: Наука, 1983.— С. 22—26.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости.— Л.: Наука, 1987.— 259 с.
- Вернадский В. И. Размышления натуралиста (Научная мысль как планетное явление).— М.: Наука, 1977.— Кн. 2.— 174 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Сочинения.— М.— Л., 1939.— Т. 3.— 832 с.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Тр. Всесоюз. энтомол. О-ва, 1987.— Т. 69.— С. 19—109.
- Жерихин В. В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонт. журн., 1987.— № 1.— С. 3—12.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.— 137 с.
- Ламарк Ж.—Б. Философия зоологии // М.: Изд-во АН СССР, 1955.— Т. 1.— С. 171—775.
- Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов.— М.: Наука, 1982.— 227 с.
- Мейен С. В. Общая палеоботаника.— (депонированное в ВИНТИ приложение к «Основам палеоботаники»).— М.: Недра, 1987.— 201 с.
- Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988 а.— Т. 1.— С. 497—511.
- Мейен С. В. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии.— М.: Наука, 1988 б.— С. 91—103.



- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, № 1.— С. 5—14.
- Расницын А. П. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой кризис и эволюция насекомых.— М.: Наука, 1988 а.— С. 5—15.
- Расницын А. П. Филогенетика // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988 б.— Т. 2.— С. 480—497.
- Рюж М. Философия биологии.— М.: Прогресс, 1977.— 319 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции // М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1939.— 610 с.
- Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики.— Симферополь: Гос. изд-во Украины, 1924.— 202 с.
- Тейяр де Шарден П. Феномен человека.— М.: Наука, 1987.— 240 с.
- Цвелев Н. Н. О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке.— Л.: Наука, 1979.— С. 23—31.
- Шаталин А. И. Биологическая систематика.— М.: Изд-во МГУ, 1988.— 184 с.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 2.— С. 142—209.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии.— М.: Совр. наука, 1947.— 540 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблема дарвинизма.— Л.: Наука, 1969.— 493 с.
- Ashlock P. D. Monophyly and associated terms // Syst. Zool., 1971.— Vol. 20.— N 1.— P. 63—69.
- Ashlock P. D. The uses of cladistics // Ann. Rev. Ecol. System., 1974.— Vol. 5.— P. 81—99.
- Ax P. Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese.— Stuttgart-N. Y.: Gustav Fischer Verlag, 1984.— S. 349.
- Brundin L. Neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae in the light of phylogenetic and biogeography // Zool. Scripta, 1976.— Vol. 5.— P. 139—160.
- Eldredge N., Cracraft J. Phylogenetic patterns of the evolutionary process: methods and theory in comparative biology.— N. Y.: Columbia Univ. Press., 1980.— 349 p.
- Endrödy-Younga S. The concept of heteromorph speciation... // Ann. Transv. Mus., 1980.— Vol. 32.— P. 341—347.
- Erwin T. L. Taxon pulses, vicariance and dispersal: an evolutionary synthesis... // Vicariance Biogeography: A. Critique.— N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981.— P. 159—183.
- Ghiselin M. The metaphysics of phylogeny // Palaeobiology, 1981.— Vol. 7.— N 1.— P. 139—143.
- Ghiselin M. T. Species individuality has no necessary connection with evolutionary gradualism // Syst. Zool., 1988.— Vol. 37.— N 1.— P. 66—67.
- Hall A. V. A joint phenetic and cladistic approach for systematics // Biol. J. Linn. Soc., 1988.— Vol. 33.— N 4.— P. 367—382.
- Hennig W. Grundzüge eine Theorie der phylogenetischen Systematik // Berlin, Deutsche Zentralverlag, 1950.— 370 S.
- Hennig W. Phylogenetic systematics // Urbana, Chicago-London: Univ. Illinois Press, 1966.— 263 p.
- Hennig W. Insect phylogeny // Chichester-N. Y.-Brisbane-Toronto: J. Wiley a. sons, 1981.— 514 p.
- Løvtrup S. On the phylogenetic classification // Acta Zool. Cracov., 1975.— T. 20.— P. 499—523.
- Matsuda R. Morphology and evolution of the insect abdomen // Intern. Ser. Pure a. Appl. Biol., Zool. Div., 1976.— Vol. 56.— 534 p.
- Matsuda R. The origin of insect wings (Arthropoda, Insecta) // Intern. J. Insect Morph. Embryol., 1981.— Vol. 10.— N 5/6.— P. 387—398.
- Nelson G., Platnick N. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.— N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981.— 567 p.

- Rensch B. Neue Probleme der Abstammungslehre.— Stuttgart: Enke, 1947.— 407 s.
- Saether O. A. The canalized evolutionary potential: inconsistencies in phylogenetic reasoning // Syst. Zool., 1983.— Vol. 32.— P. 343—359.
- Saether O. A. On the limitations of parsimony in phylogenetic analysis // Quaest. Entomol., 1988.— Vol. 24.— N 1.— P. 45—50.
- Tuxen S. L. Ontogenie und Phylogenie bezogen auf die apterygoten Insekten // Zool. Anz., 1960.— Bd. 164.— S. 379—416.
- Wagner W. Dynamische Taxonomie angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas // Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst., 1962.— Bd. 60.— S. 11—180.
- Wainwright L. E., Wheeler Q. D. The outgroup comparison method of character analysis // Syst. Zool., 1981.— Vol. 30.— P. 1—11.

#### SUMMARY

Complete conformity between phylogeny and system is impossible because the latter is constructed on the base of fragmentary data about the former. The phylogenetical reconstruction as well as taxonomical rank and limits of any group are subjective to some extent, but the objective content of our notions on them tends to increasingly supersede the subjective one in our theoretical constructions as a result of iterative testings of them and correction of discovered incompatibilities. Genealogical tree is thinkable, in strict sense only for representation of kinship of agamic organisms on the species level, but this form of representation is unable to reflect adequately true of comparative kinship between coexistent recent species and groups consisting of heterosexual or hermaphroditic ones by virtue of reticulation raised during preceding crossbreedings. The genealogical model is not adequate for reflection of comparative kinship of supraspecific groups.

All the characters have a relative taxonomical significance and they are not immediately express kinship relations (similarity and kinship are not equivalent). Comparative kinship may be elucidated only owing to interpretations (weighings) of characters, which, however, cannot be spontaneously obtained due to a formal procedure because of disparity between nature of ontological determinism in evolution of any group and peculiarities of epistemological determinism in the analysis of distribution of characters among representatives of this group available for study.

Hierarchy of taxa by no means always conforms to sequence of divergence events in the history of the group, however hierarchic representation of the system of organisms remains acceptable owing to analogous and rough similarity of hierarchic system to phylogenetical process and also owing to high ability of this system for prediction in comparison with the others.

The construction of a cladistic model of the evolution of the group seems to be admissible as an initial stage of phylogenetical study in which this model is proposed as a working hypothesis. Then it must be replaced by other system with less linear relations but after enriching of it with extensive material, i. e. this hypothesis gradually becomes free from the metaphysics of the cladistic logics. The cladistic relations between species as well as between supraspecific taxa do not exist beyond human logics and thought. The same regards to the space of possible diversity of organisms. Only in historical biogeography the cladistic model of explanation may show a close approach to natural processes, but absence of any universal type of chronological divergence limits using of cladistics in this field of knowledge.