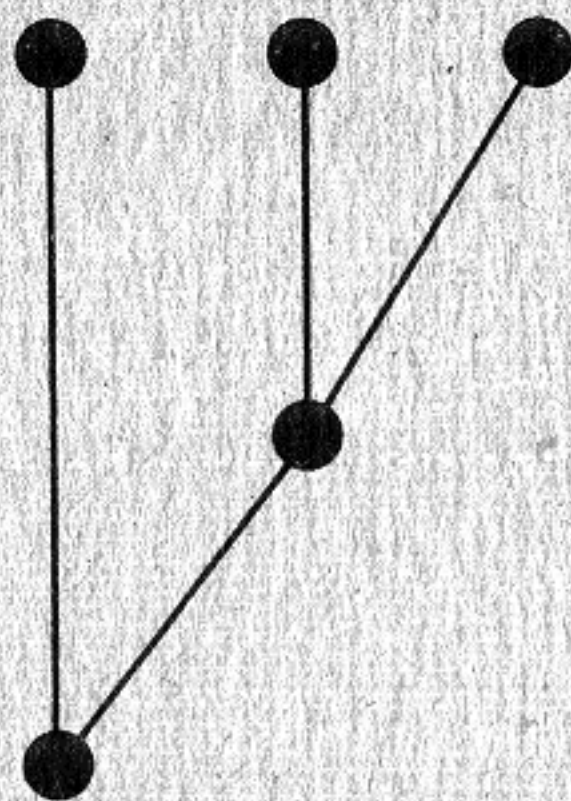


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

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

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).

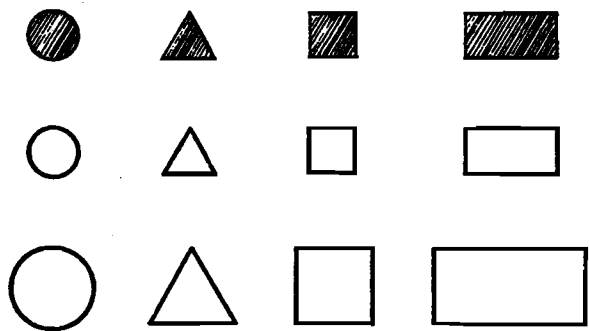


Рис. 1. Сходственные отношения между простыми геометрическими фигурами (по: Popper, 1968)

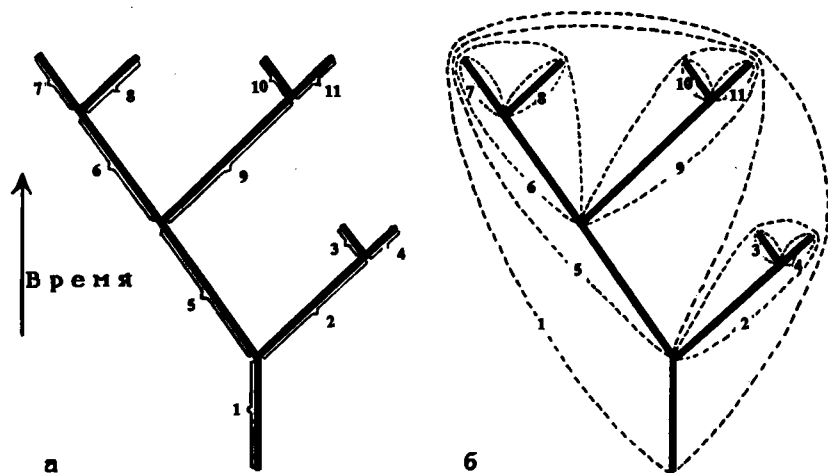


Рис. 2. Два метода применения названий к данной филогении (по: Griffiths, 1974): а — наименование продолжительных во времени видов (каждая цифра указывает вид, способный нести название) и б — наименование иерархии монофилетических групп видов (каждая цифра указывает монофилетическую группу, способную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

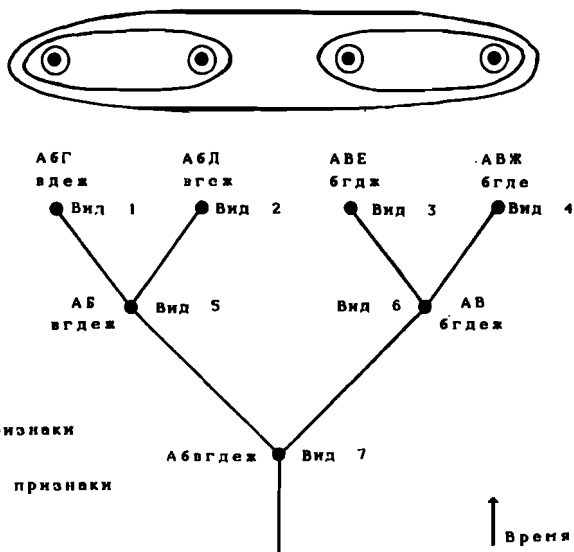
Рис. 3 показывает очень простой пример — отношения между монофилетической группой четырех современных видов и их непосредственных предков. Давайте теперь рассмотрим распределение признаков между современными видами на этом рисунке. Распределение апоморфных признаков иерархично и таким образом может быть 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



Неиерархическое
распределение
всех признаков

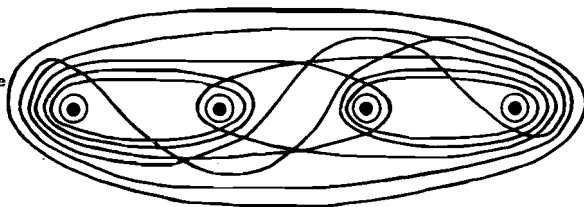


Рис. 3. Отношения между монофилетической группой 4 современных видов (1—4) и их непосредственных предков (5—7)

Апоморфные признаки А, Б и В 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 вопоморфные признаки Б и В каждый лишь у 2 из современных видов. Каждый современный вид приобрел также и свои собственные апоморфные признаки (Г, 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.

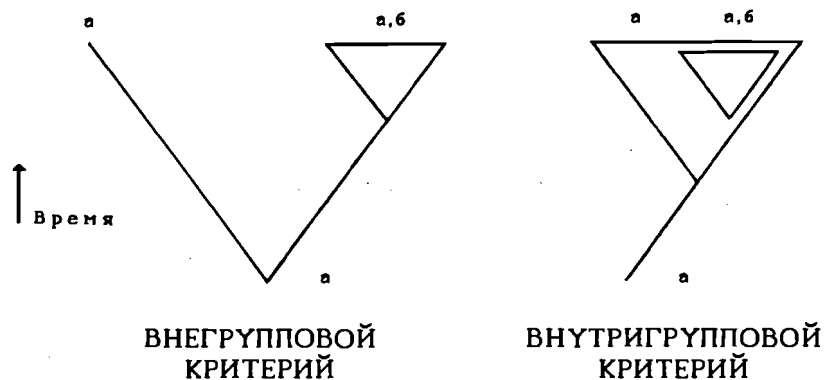


Рис. 4. Применение внегруппового и внутригруппового критериев
Треугольниками показаны группы, внутри которых родственные отношения неизвестны или не выражены

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).

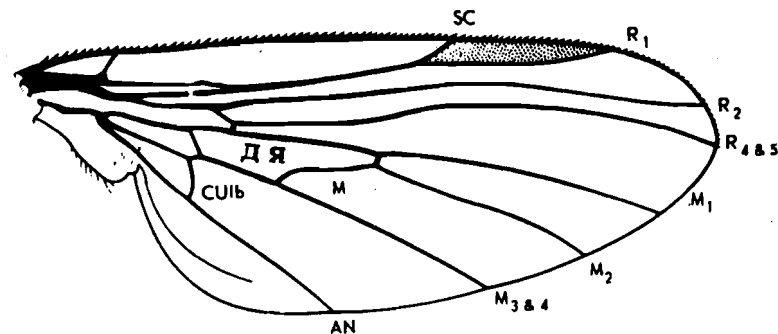


Рис. 5. Крыло *Ironomyia nigromaculata* White (Diptera, Ironomyiidae), по: McAlpine (1967)
ДЯ — дискоидальная ячейка

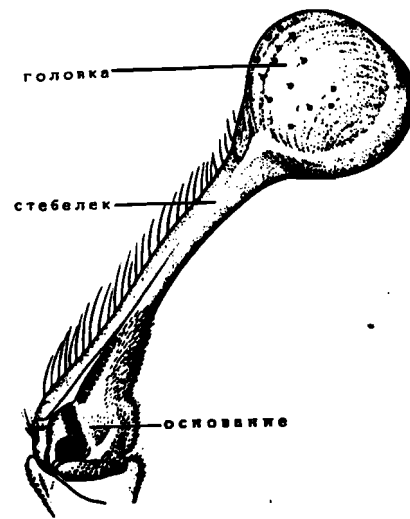


Рис. 6. Жужжалец *Bidio* sp. (Diptera, Bidionidae), по: McAlpine (1981)

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 & Micevich). 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).