

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том 1

Под редакцией Н. Н. Воронцова

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

НОВОСИБИРСК • 1968

Общие вопросы

А. А. ЛЮБИЦЕВ

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ

1. Часто говорят, что систематика, классификация — азбука каждой науки, без которой невозможно успешно работать в любой области знания. Это, конечно, истина, но эта истина неполная. С еще большим правом можно сказать, что систематика — начало и конец, альфа и омега каждой науки, Вспомним периодическую систему Д. И. Менделеева, кристаллографическую систематику Е. С. Федорова, классификацию звезд, систематику геометрий и пр.— все эти построения относятся к высшим достижениям точных наук. И даже в биологии, где систематика в течение долгого времени (для многих и сейчас) считалась золушкой науки, систематике отводится соответствующее место как одному из солиднейших обоснований эволюционной теории, пронизывающей современную биологию. Но на этом ее роль кончалась как теоретической отрасли биологии. Теория систематики была проста и без перспектив высокого развития, подобно развитию в точных науках, так как объекты биологии, живые организмы, отличаются от неорганических объектов тремя существенными особенностями, не позволяющими надеяться в биологии на успехи, подобные таковым в неорганических науках. Эти особенности: 1) исключительная сложность и гетерогенность организмов; 2) исторический момент в развитии органических форм и 3) примат проблемы приспособления. Общая структура системы и исторического процесса казалась достаточно однообразной, простой, а колоссальное разнообразие организмов — не поддающимся никакому рациональному подходу в силу своей неповторимости. Естественно, что и внедрение математических методов казалось почти бесперспективным. Период увлечения филогенетическими построениями довольно быстро сменился разочарованием в силу противоречивости получавшихся филогении. Понятно, что большинство биологов, стремящихся к повышению научного уровня биологии, ушли в области биологии, где очень плодотворным оказалось применение методов точных наук: биофизику, биохимию, генетику, молекулярную биологию и пр. Систематика справедливо оказалась золушкой.

Но за последние десятилетия положение существенно изменилось. Возникли трудности в практической систематике, возникли сомнения в изоморфизме систематики и филогении, наконец, оказалось, что структура системы вовсе не так проста, однообразна и неповторима как думало (и как по инерции еще и сейчас думают) большинство биологов. Возник целый ряд направлений в практической и теоретической системе, оказались затронутыми глубочайшие биологические, логические и даже философские проблемы. Появились крупные сводки по общей систематике, отражающие большое разнообразие мнений. Возникли и успешно развиваются направления по математизации систематики. Все эти работы еще не пользуются широкой известностью, в особенности в нашей литерату-

ре. Задачей настоящей статьи и является освещение основных проблем всей биологической систематики. Автор, начиная с 1923 г., неоднократно выступал по этим вопросам, что и отмечено в списке литературы, но разные проблемы освещались порознь. Сейчас я попытаюсь охватить по возможности полно основные проблемы. Те стороны, которые уже получили достаточное освещение, будут изложены кратко со ссылкой на прежние работы, более подробно — недостаточно освещенные. Критически будут разобраны результаты дискуссий в новейшее время.

2. Коснусь прежде всего терминологии. Понятия классификации, системы, систематики, таксономии часто употребляются как синонимы, что, конечно, неточно. Часто говорят: систематика животных, хотя речь идет о системе животных. Систематика же есть учение о системе, а не система.

В своей работе систематики прежде всего стремятся к установлению порядка в колоссальном многообразии наблюдаемых объектов. Но порядок может быть или искусственно установлен, или открыт. Например, если мы не можем обнаружить (или не успели этого сделать) порядка в том или ином многообразии, то мы нумеруем объекты или называем их и потом регистрируем по номерам или по алфавиту. Здесь нет еще не только никакой систематизации, но даже классификации, а есть простая регистрация по чуждому объекту признаку. Классификация наступает тогда, когда мы распределяем объекты по классам (последовательно убывающего объема), используя свойства самих объектов: она может быть искусственной или естественной — последнее в том случае, если иерархическая структура свойственна изучаемому нами многообразию.

Наконец, систематизация в истинном смысле слова есть нахождение такой системы многообразия, которая допускает возможно полное, краткое и точное математическое описание многообразия с возможностью прогноза. Классификация есть частный случай построения системы, и оба понятия совпадают лишь в том случае, если исследуемое многообразие не допускает более строгого упорядочения, чем на основе иерархической системы. Периодическая система элементов не является классификацией элементов. Во избежание путаницы понятий полезно в биологии называть таксономией (а не систематикой) общее учение о системе организмов.

Моя терминология отличается от таковой Симпсона (Simpson, 1961), и это вполне понятно, так как в согласии со своими общебиологическими взглядами Симпсон признает только иерархическую систему.

Многовековое развитие биологической систематики привело к следующим основным представлениям о системе организмов (напомним главные имена — Аристотель, Линней, Дарвин):

- 1) система строится на иерархии: каждый последующий таксон (вид в логическом смысле) определяется принадлежностью к ближайшему высшему таксону (род в логическом смысле) и специфическим различием;
- 2) специфические различия, как правило, не повторяются и каждый таксон занимает единственное место в системе;
- 3) последовательная дихотомия дает кратчайший путь для определения и наиболее полного и краткого описания всего многообразия;
- 4) последовательная иерархическая система вполне отвечает (изоморфна) филогенетическому дереву, так как на всех ступенях эволюции господствует единый принцип дивергенции.

Все это имеет теоретическое обоснование в том, что эволюция организмов основана на постепенном накоплении мелких, случайных, непредвиденных изменений, что определяет ведущее значение проблемы при-

способления под руководством естественного отбора. Эти основные положения характерны для господствующего направления в систематике, которое обычно называют классическим, ортодоксальным или традиционным. Наряду с ним всегда существовали слабо выраженные оппозиционные течения, которые за последние десятилетия окрепли и определились достаточно четко. Они определились как в практической, так и в теоретической систематике.

ПРОБЛЕМЫ ПРАКТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

3. В современной литературе имеются высказывания, недооценивающие научное значение и перспективы чисто практической систематики. Конечно, когда объектов интересующего нас многообразия немного и мы подходим к этому многообразию с узко практической целью, то нужная нам систематика имеет невысокое научное значение. Профессиональные охотники и рыболовы хорошо различают ценных в том или ином отношении животных, малоценных и неценных, грибники отличают ядовитые грибы, мало съедобные и особенно ценные в гастрономическом отношении: они могут прекрасно знать свое дело, не будучи учеными. Но когда количество объектов очень возрастает и возрастает многообразие подходов, то тогда приходится стремиться к тому, чтобы уметь возможно быстро и надежно ориентироваться в этом комплексе. Возникают две задачи: надежное отличие элементов системы и выработка методов, позволяющих возможно более быстро определять любой объект. Крупным шагом на этом пути, сохраняющим до сего, времени высокую ценность, явилось построение определительных дихотомических таблиц, что связано с именем Ламарка, впервые предложившего их в своей «Флоре Франции». Для того чтобы определить то или иное растение, уже не требовалось сличить его признаки последовательно с большим числом описаний отдельных видов, а было достаточно решить ряд антитез, в каждой из которых сравнение с нашим объектом относило его к одной из двух возможных модальностей очередного признака. Есть рассказ, что Ламарк предлагал проверить эффективность его определительных таблиц простым способом: приглашался первый попавшийся прохожий, ему объясняли сущность метода и он сразу безошибочно определял растение. Возможно, так и было во времена Ламарка. Сейчас можно сказать с уверенностью, что во многих трудных группах не только посторонний человек, но даже и специалист не гарантирован от ошибок. Мало того! Если мы сравним для одной и той же группы организмов, например для известного мне по личному опыту подсемейству земляных блошек *Halticinae* роды *Phyllotreta*, *Aphthona* или *Chaetocnema*, определительные таблицы двух выдающихся специалистов — Вейзе (Weise, 1893) и Гейкертингера (Heikertinger, 1941 — 1951), то увидим, что в последнем случае они очень усложнились, одни и те же виды оказываются в разных местах таблицы, используются такие антитезы, как «западнее Урала» и «восточнее Урала», и, наконец, решающее значение придается во многих случаях строению мужских копулятивных органов. Мы получаем определение по рисункам, и в этом случае самки оказываются неопределимыми. Первая задача практической систематики — надежное различие, дискриминация соседних таксонов — оказывается неразрешенной. Это объясняется значительной изменчивостью всех признаков и трансгрессией признаков многих трудных видов. Старое правило, что два таксона могут считаться видами, а не подвидами в том случае, если можно найти хотя бы один признак, показывающий ясный разрыв, хиатус, между двумя таксонами, в данном случае не соблю-

дается. Такие таксоны можно назвать критическими или семикриптическими, если невозможность дискриминации относится к одному полу, а не к обоим. Вместе с тем в ряде случаев видовое различие не вызывает сомнений, так как эти виды («биологические виды» в старом понимании Н. А. Холодковского) очень легко, отличаются по своим экологическим и биологическим свойствам (например, смена поколений и миграция у тлей и отсутствие их) и не смешиваются в природе. Сейчас найдены критические виды, не способные к плодовитому скрещиванию в силу отличий хромосомного аппарата.

Проблема дискриминации критических таксонов сейчас получает практическое разрешение путем комплексирования признаков, в простейшем случае путем комплексирования двух признаков на скаттер-диаграмме. Это показано на рис. 1 и 4 моей работы (Lubischew, 1962). Из известной литературы наиболее эффективные результаты этим методом получены для близких видов сверчков в работе Кузен (Cousin, 1956, рис. 10, 13 и 14).

Дальнейшее распространение метода комплексирования привело к методу дискриминантных функций Р- Фишера, примеры имеются в моих работах (Lubischew, 1962; Любищев, 1963а, б). Ведется в ряде мест интенсивная работа по распространению метода дискриминантных функций на случай трех и более таксонов (см., например, Rao, 1952; Dupraw, 1965). Примеров успешного применения дискриминантных функций в самых разнообразных областях (включая медицину и генетику) накопилось уже довольно много, но общей сводки мы пока не имеем.

4. Второй задачей практической систематики является построение объективной, эффективной и наиболее экономной естественной системы, дающей возможность быстро ориентироваться в многообразии. Имеется ряд попыток количественно определить степень сходства между соседними таксонами. Все они связаны с иерархическим пониманием системы, однако при этом использовались и различные математические аппараты.

Одно направление связано с именами Махаланобиса, Р. Фишера и других и основано на дискриминантном анализе. Часто, как уже указано выше, группа близкородственных таксонов изображается в виде скаттер-диаграммы. Поле каждого таксона очерчено корреляционными эллипсами. Расстояние между таксонами определяется, например, номером эллипсов соседних таксонов, имеющих одну общую точку касания, и другими методами. Дюпроу называет это направление в систематике нелинейным, лучше назвать его конгрегационным, пользуясь термином, предложенным Е. С. Смирновым.

Другое направление, так называемая нумерическая или неoadансовская систематика, развивается прежде всего в работах Сокала и Снеса (Sokal, Sneath, 1963) и сейчас претерпевает период довольно бурного развития. Имеется значительная литература, заключающая весьма оживленную дискуссию горячих сторонников и не менее горячих противников этого направления, связанного со сложным аппаратом факторного анализа. Наибольшее число статей, посвященных этому спору, появляется за последние годы в журнале «Systematic Zoology». Критический разбор нумерической таксономии и сравнение ее с другими направлениями дан и мною (Любищев, 1966), поэтому более подробно на этом останавливаться не следует. Укажу только кратко на те недостатки, которые выявились уже в настоящее время: а) связь работы с современными сложными машинами, так как нумерическая таксономия тесно связана с очень сложными вычислениями; б) игнорирование внутритаксонной изменчивости; в) произвольность последовательных таксонов и г) отсутствие статистической оценки уровней иерархии. Использование только

иерархической формы системы не может быть поставлено в вину нумерической таксономии, так как она может быть приспособлена и к другим формам системы, а с другой стороны, и остальные направления математической систематики пока работают в рамках иерархической системы.

Мне известно существование третьего направления математической систематики, основанного на -использовании математической логики, но конкретные результаты этого направления, разрабатываемого серьезными учеными, еще пока, насколько мне известно, не стали достоянием печати.

Мы видим, таким образом, что практическая систематика далеко отошла от того узкого практицизма, который свойствен малоразвитой отрасли знаниями имеются большие перспективы ее научного развития. Но, конечно, всякая практическая отрасль науки развивается особенно успешно только тогда, когда ясен теоретический смысл всех технических и методических приемов данной дисциплины. Перейдем к разбору теории системы.

ПРОБЛЕМЫ ТЕОРИИ СИСТЕМЫ

5. Додарвинским систематикам, как правило, было чуждо представление о родственной связи организмов. Возникшее тогда понятие естественной системы совершенно не было связано поэтому с филогенезом. Система старых систематиков строилась, выражаясь современным языком, целиком на фенотипе, была фенотипической или, короче, фенетической. С торжеством эволюционной теории естественной системе был придан филогенетический или, короче, филетический смысл, так как предполагалось, что сходство, как правило, есть мерило родства. С развитием генетики на основе законов Менделя оказалась принципиально возможной третья основа системы — генотипическая, или генетическая. Влияние генетики на систематику несомненно, но оно сказывается лишь на низшем систематическом уровне и, кроме того, в силу отсутствия однозначного соответствия между фенотипом и генотипом не изменяет существенно наши систематические построения.

Несмотря на придание нового смысла системе, практика систематиков не претерпела существенных изменений, и вся практическая систематика остается фенетической. Однако в XIX в. возникли серьезные сомнения в тождестве фенетического и филетического подхода к систематике. В настоящее время разгорелась очень горячая дискуссия в значительной степени благодаря крупным успехам в области палеонтологии. Вопрос освещался в ряде моих прежних работ (Любищев, 1923, 1962, 1965; Lubischew, 1963), за недавнее время вышли книги Геннига (Hennig, 1950), Ремане (Remane, 1956), уже цитированные книги Скмпсона (1961), Сокала и Снеса (1963) и другие, много статей. Особенный интерес вызывает дискуссия о полифилии и монофилии, отраженная в специальном номере журнала «Zoologischer Anzeiger» (1964, Bd. 173, № 1). При значительном расхождении мнений по конкретным и общим вопросам все указанные авторы стремятся защитить монофилетическое понимание системы, господство дивергенции и филетическое ее обоснование. Поэтому их аргументация заслуживает тщательного разбора: он обнаружит исключительную сложность создавшегося положения в теоретической систематике. Чтобы не запутаться в этой сложности, начнем разбор постулатов классической таксономии по очереди.

Не будем пока критиковать принцип монофилии и последовательной дивергенции. Но, даже сохраняя этот принцип, мы наталкиваемся на противоположение кладистической и патристической формы филетических связей. Поясним это рис. 1. Расстояние по горизонтали соответствует

фенетическим различиям, по вертикали — времени. Таксон Н и фенетически (по общему сходству) и патриотически (по сходству в унаследованных от общих предков особенностях организации) ближе к таксонам А, В, С, Е и потому вместе с ними составляет высший таксон, противопоставляемый другому таксону, содержащему К, М и О. Но если обратим внимание на разветвления филогенетического дерева, то увидим, что к

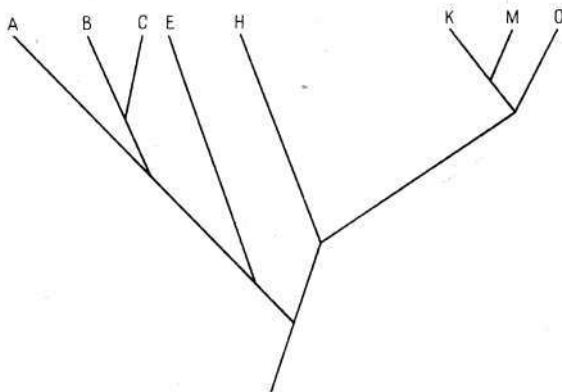


Рис. 1. Схема патристической и кладистической связи.

левой ветви (кладусу) относятся таксоны А, В, С, Е, а таксон Н, несмотря на значительное фенетическое (и патриотическое) различие, должен быть объединен с таксонами К, М и О, так как они вместе составляют правую ветвь. Такая дилемма случилась, например, с крокодилами. Издревле их относили к рептилиям, но палеонтологи показали, что их родоначальники *Pseudosuchia*, рано обособившиеся от остальных рептилий, близки и к предкам птиц и потому с кладистической точки зрения крокодилов надо объединить с пти-

цами и отделить от остальных рептилий. Подобные дилеммы зарегистрированы неоднократно и в разных типах организмов. В частности, с кладистической точки зрения есть ученые, которые считают, что шимпанзе и гориллу надо объединить с человеком и противопоставить орангутангу. Защитники полной переделки системы организмов на кладистической основе во главе с Геннигом (1950) называют такую систематику единственно филогенетической, единственно научной и называют более умеренных филогенетиков защитниками псевдофилогенетической, типологической, идеалистической систематики. Умеренные, консервативные филогенетики, напротив, считают, что патриотическая близость тоже имеет научное основание в генетике (наличие сходных генов) и что Геннига с его сторонниками следует называть кладистами для того, чтобы подчеркнуть, что они игнорируют другой аспект филогенетических связей — патриотическое сходство (см. Мауг, 1965, стр. 79). Таким образом, не затрагивая принципа монофилии и дивергенции, мы обнаруживаем две школы филогенетической систематики: кладистов и патриотов. Но этим разногласия не исчерпываются.

6. В той же статье Майра (стр. 80) указано, что филетическая диаграмма в идеале должна содержать следующую информацию.

А. Кладогенезис. 1) Какие главные ветвления генеалогии предков ответственны за формирование существующих или вымерших таксонов?

2) В какое время на геологической шкале произошло каждое ветвление?

Б. Анагенезис. 3) Как много эволюционного изменения произошло в каждой линии после последнего ветвления?

В данной статье не будем касаться второй, хронистической стороны. Что касается противопоставления кладогенезиса анагенезису, то оно принадлежит Дж. Гексли и указывает на новую сторону теории филогенеза. В классической систематике предполагалось (вернее, читалось между

строк), что главные эволюционные изменения связаны с дивергенцией, ветвлением. А оказывается, возможно допустить, что значительная часть изменений не связана с дивергенцией.

(Г другой стороны, представители нумерической, фенетической таксономии Сокал и Кемин (Sokal, Camin, 1965, стр. 186) дают разделение фенетического сходства на следующие категории:

1. Патристическое сходство, в свою очередь делящееся на: а) первичное патристическое сходство (классическая гомология) и б) вторичное патристическое сходство (сходство, основанное на параллелизме, гомойология).

2. **Гомопластическое сходство** — сходство, обязанное конвергенции (различные признаки или модальности признаков, ошибочно кодированные как гомологичные).

Авторы, очевидно, не касаются всей широты вопросов, связанных с понятием гомологии (см., например, Любищев, 1962), и их терминология не безупречна, но для нас важно отметить, что они расширяют понятие патристического сходства, включая туда и основанное на параллельном развитии (и, очевидно, не могущее быть истолкованным сохранением общего примитивного генотипа), и что они резко выделяют конвергентные сходства (многие авторы, надо отметить, не делают существенного отличия между параллелизмом и конвергенцией). Понятия параллелизма, и конвергенции уже приводят нас к спору о монофилии и полифилии. Начнем с вопроса о конвергенции.

7. Свою статью Акс (Ах, 1964) озаглавил: «Понятие полифилии следует устранить из терминологии естественной, филогенетической систематики». Значит, Акс полностью отрицает полифилию? Нет, он не отрицает и даже сам описывает многие случаи полифилетического возникновения признаков, но считает, что лучше говорить о параллельном или конвергентном возникновении. Что же касается таксонов, то он считает, как и многие другие биологи, что в случае доказанности полифилетического происхождения такие таксоны надо просто разделить на монофилетические. В случае конвергентного развития эта практика не вызывает возражений (разделение отряда неполнозубых в старом понимании; недавно осуществленное разделение грызунов), но, несомненно, есть случаи, когда при доказанном конвергентном происхождении (т. е. полифилетическом) таксоны невозможно разделить. Первый случай — синтетические виды, вроде капустно-редечного гибрида Карпеченко. Данный гибрид — новый хороший вид, имеющий два источника происхождения, но так как это один вид, то его разделить на два невозможно. На более высоком уровне мы имеем симбиотические виды, например лишайники. Как известно, лишайники построены из двух или трех компонентов: гриба, водоросли и бактерии. Грибы принадлежат к дискомицетам, пиреномицетам и гименомицетам и, как правило, не встречаются в свободном состоянии. Водоросли же (из зеленых и сине-зеленых) нередко встречаются в свободном состоянии. Полифилетизм, притом чрезвычайного порядка, совершенно несомненен, и, однако, группу лишайников сохраняют в системе растений, хотя оговариваются, что лишайники не являются самостоятельной по происхождению группой растений и что они являются «как бы новыми организмами» (см., например, Л. И. Курсанов и др. 1951, стр.102). Однако эти «как бы организмы» обнаруживают самостоятельный путь эволюции. До открытия их комплексной природы все считали лишайники нормальными организмами, систематика их имеет совершенно нормальную структуру, они имеют и биохимическую характеристику (лишайниковые кислоты) и, наконец, играют весьма почтенную специфическую роль в биосфере, являясь пионерами растительности на бес-

плодном субстрате. Да и являются ли лишайники таким редким исключением? Наш покойный выдающийся ученый Фаминцын, сыгравший свою роль в раскрытии природы лишайников, склонен был считать все зеленые растения симбиотическими организмами (хлорофилловые зерна — водоросли, утратившие способность к самостоятельной жизни). В животном мире имеется много облигатных симбионтов (плоский червь *Convoluta*, многие радиолярии и пр.). Многие генетики полагают, что первичными организмами были гены или что-то в этом роде. Не окажутся ли все или почти все организмы «как бы организмами»!?

Мы видим, таким образом, что понятие конвергенции имеет много смыслов. Можно различить следующие:

- 1) габитуальная конвергенция — давно известное поверхностное сходство (дельфины, акулы, ихтиозавры, сюда же относятся явления миметизма, толкуемые как приспособления);
- 2) далеко идущая конвергенция, распространяющаяся и на многие черты внутреннего строения, например сходство обыкновенного и сумчатого кротов;
- 3) **образование как бы** естественной группы, долгое время считавшейся монофилетической, например отряд грызунов в старом понимании;
- 4) **синтетические виды**, полученные скрещиванием;
- 5) **синтетические таксоны**, полученные симбиозом совершенно разнородных компонентов, как лишайники.

Возможен ли шестой случай: образование настолько сходных "форм", что между ними происходило бы плодовитое скрещивание, несмотря на значительное расстояние исходных форм? Такие случаи не известны, и, по-видимому, все ученые, за редчайшими исключениями, отрицают такую возможность.

8. Гораздо более трудно решить вопрос, когда речь идет не о конвергентном, а о параллельном развитии, и вот здесь-то и ведется наиболее оживленная дискуссия по вопросу полифилии и монофилии. Сторонники полифилии определенных групп в значительной степени основываются на палеонтологических данных, доказывающих, что определенные таксоны развивались параллельно в течение очень длительного периода и имеют самостоятельные корни. Сторонники монофилии часто аргументируют, исходя из невозможности допустить самостоятельное происхождение каких-либо сложных образований или вообще комплекса признаков, характеризующих данный таксон. Коснемся нескольких конкретных примеров*, вызывающих особенно оживленные споры, почему они и отразились в дискуссии 1964 г. («Zoologischer Anzeiger», Bd. 173, № 1).

Начнем с круглоротых. Уже в 1927 г. знаменитый шведский палеонтолог Стеншио на основе своих, составивших эпоху исследований высказал мнение, что миноги и миксины происходят от разных групп панцирных рыб. Защитники монофилии (см. Gross, 1964, стр. 3) говорят, что невозможно допустить независимое происхождение специфически построенного сложного языка круглоротых. Ремане (Remane, 1964) допускает полифилетизм, а Герре (Негге, 1964, стр. 83) указывает, ссылаясь на ряд авторов, что языки миног и миксин построены настолько различно, что только с трудом допускают гомологизацию, а функционально резко отличаются: сосательный аппарат у миног и транспортный — у миксин. Герре справедливо указывает, что аргумент о «невозможности» не имеет силы, так как в ряде случаев доказано независимое происхождение сложных образований.

Очень оживленная дискуссия идет по вопросу о поли- или монофилии в происхождении наземных позвоночных. Этому вопросу посвящена специальная глава XIX в книге И. И. Шмальгаузена (1964). На данные

Шмальгаузен ссылается и Ремане (1964) как на решительное опровержение полифилетичности четвероногих, защищаемой шведскими палеонтологами и многими к ним примыкающими учеными. Главным доводом в пользу монофилетизма считают чрезвычайное сходство конечностей хвостатых амфибий и стегоцефалов (Шмальгаузен, 1964, рис. 156; Ремане, 1964, рис. 5). Опять тот же аргумент о невозможности независимого возникновения очень сходных образований. Сила этого аргумента все время падает, как увидим дальше. Здесь же отметим, что история вопроса о происхождении амфибий и всех четвероногих прошла следующие этапы:

- 1) самый ранний, ныне оставленный; все амфибии произошли монофилетически от какого-то стегоцефала, который, в свою очередь, произошел от рыбоподобных двоякодышащих;
- 2) место двоякодышащих в качестве предка заняли кистеперые рыбы;
- 3) дифилетизм (хвостатые, с одной стороны, бесхвостые амфибии и все остальные четвероногие — с другой) от двоякодышащих и кистеперых;
- 4) по Ярвику (Jarvik, 1960) корнями двух (по крайней мере) стволов *Tetrapoda* являются два отряда кистеперых — *Porolepiformes* и *Osteolepiformes*;
- 5) все амфибии происходят от *Osteolepiformes*, но современные амфибии дифилетичны: бесхвостые произошли от батрахоморфных лабиринтодонтов, хвостатых и безногие — от лепоспондильных стегоцефалов (Шмальгаузен, 1964; Remane, 1964); трифилетизм современных отрядов амфибий защищает Noble (цит. по Негге, 1964);
- 6) умеренный полифилетизм Герре (1964), который сомневался в том, чтобы сильно окостенелые стегоцефалы могли быть предками современных амфибий, так как сравнительно-анатомические данные заставляют думать, что сильно окостенелые формы являются конечными, а не начальными звеньями эволюционных рядов.

Из этих шести гипотез первые три (две монофилетические и одна крайне полифилетическая) могут считаться опровергнутыми, среди оставшихся же гипотез нет ни одной строго монофилетической расхождение лишь в уровне полифилетизма. Но если монофилетизм в том или ином его понимании во многих случаях еще не опровергнут, то совершенно несомненно установлено огромное число случаев решительно во всех группах организмов параллельного развития. И. И. Шмальгаузен (1964) допускает, что переход на сушу мог реализоваться многократно у разных представителей кистеперых рыб (стр. 248), что преобразования первичного черепа шли параллельно у предков бесхвостых и хвостатых амфибий и привели к очень сходным формам (стр. 251), что хвостатые амфибии обособились много раньше бесхвостых (стр. 259). Он допускает также полифилетизм всех современных рептилий (стр. 244, 260). Но, однако, Шмальгаузен, как и большинство других ученых, продолжает считать, что надо принимать монофилию, пока не доказано противного. Это объясняется его теоретическими воззрениями на ход эволюционного процесса. Признавая, что организация кистеперых как бы подготовлена к переходу на сушу, он, однако, считает, что переход был, несомненно, длительным и сложным процессом и «те формы, которые первыми справились с трудностями перехода из воды на сушу, имели все преимущества в борьбе за существование. Формы, отстававшие в этом приспособлении или предпринимавшие позднее подобные попытки, попадали в уже занятую экологическую зону, в которой они не могли конкурировать с уже приспособившимися первыми колонизаторами» (стр. 248). Давно известно, что гипотеза монофилии теснейшим образом связана с селекционизмом (учение о ведущей роли естественного отбора в эволюции).

9. Коснемся теперь происхождения амниот, в частности рептилий. Опять видим разнообразие мнений. Гросс (1964) указывает, что большинство современных ученых принимает полифилетизм рептилий, и приводит на рис. 4 схему Кун-Шнидера (Kuhn-Schnyder, 1963), где обозначено семь почти параллельных стволов рептилий, независимо происшедших от разных амфибий. Кладогенез, связанный с дивергенцией, выражен очень слабо, анагенез в форме параллельного развития—очень сильно. Рептилии не clade (ветвь), по терминологии Дж. Гекели, а grade—ступень. Другие авторы принимают дифилетизм, наконец, есть и защитники монофилии, но их аргументы, как обычно, основаны на все той же «невероятности» полифилии. Например, Ремане (1964) указывает на ряд черт, общих всем амниотам, в частности на наличие амниона и аллантаоиса. Он отмечает, что зародышевые оболочки имеются и у беспозвоночных (насекомые, скорпионы) и устанавливает правильное положение: «вероятность того, что две структуры гомологичны (т. е. имеют общее происхождение), падает при доказанности подобных структур заведомо независимого происхождения».

Замечу, что это правильное положение давно сформулировано Штейнманом (Steinmann, 1908), скомпрометировавшим, однако, свои взгляды подбором совершенно неудачных примеров. Поэтому Ремане считает, что нельзя исключить возможности параллельного возникновения зародышевых оболочек в двух стволах рептилий, что же касается аллантаоиса, то он встречается только у амниот, всегда возникает в том же месте кишки и оазальная часть его дает мочевой пузырь. В этом он видит сильнейший довод в пользу монофилии амниот, не доказанный, но и неопровержимый, так как аллантаоис нельзя обнаружить у ископаемых. Ремане, однако, не оспаривает вывода ведущих сравнительных анатомов о том, что два главных ствола рептилий — *Sauropsida* и *Therapsida*—разделились еще с таких форм, которые сейчас все относят к амфибиям, но он полагает, что монофилию рептилий можно спасти, передвинув границу между амфибиями и рептилиями. Предполагаемые предки рептилий *Seymouriamorpha* обладают рядом признаков амфибий, в том числе наличием боковой линии, постоянно отсутствующей у рептилий; на этом основании большинство ученых относят их к* амфибиям, и рептилии оказываются по крайней мере дифилетическими. Но все признаки, сходные с амфибиями, являются, по Ремане, примитивными, и поэтому *Seymouriamorpha* можно отнести как базисную группу к рептилиям, спасая тем монофилию последних. Но боковая линия — особенность организмов, живущих в воде, а зародышевые оболочки связаны с переходом на сушу. Это не смущает Ремане. Он полагает, что даже если бы у *Seymouriamorpha* были найдены личинки с жабрными лепестками (явный признак амфибий), то нельзя отрицать у них наличия амниона и аллантаоиса. По его мнению, они могли бы быть выработаны еще при водном образе жизни личинок. Их приобретение могло бы способствовать переносу всего развития на сушу, но вовсе не обязательно должно быть следствием развития на суше. Ремане указывает, что с этим согласен и Ромер. Но это уже явное предварительное приспособление, преадаптация, никак не укладывающееся в рамки селекционистских воззрений.

10. Обратимся теперь к дискуссии о происхождении млекопитающих. И здесь такое же резкое расхождение взглядов. Ремане (1964) на основе рецентных данных, монофилетизма естественной системы и невероятности независимого происхождения комплекса признаков, характеризующих млекопитающих, считает единственно возможным филогенетическое дерево, изображенное им на рис. 6 стр. 42, и отрицает возможность самостоятельного происхождения однопроходных. Защитник умеренной по-

лифилии Гросс (1964) показывает на стр. 16 (рис. 6) филогению млекопитающих на основе палеонтологических данных. Имеем три пучка почти параллельных линий: 1) в пермскую эпоху — много линий рептилий, в числе которых были и предки млекопитающих; 2) в юрскую и меловую эпохи — линии форм, переходных от рептилий к млекопитающим, и 3) в третичную — линии млекопитающих. Намечена и дивергенция, но всегда пунктиром — предположительно, это характерно для подавляющего большинства филогенетических схем, основанных на палеонтологическом материале. Корни *Monotremata* и *Placentalia* сходятся только в триасе. Полифилетизм защищает и крупнейший знаток палеонтологии Симпсон. Почему же упорствует Ремане? Он считает возможным сохранить монофилетизм *Mammalia*, изменив диагностические признаки млекопитающих. Симпсон считает признаком, отделяющим млекопитающих от рептилий, возникновение вторичного сочленения нижней челюсти, и тогда совершенно бесспорно млекопитающие имеют по крайней мере 4—5 корней. Ремане соглашается с тем, что целый комплекс признаков млекопитающих: 1) образование вторичного неба. 2) усложнение коренных зубов, 3) сокращение зубных генераций, 4) сближение *dentale* и *squamosum*, связанных одной общей функцией, мог возникнуть параллельно, соглашается с параллельной редукцией фаланг до формулы 2.3.3.3.3. Что же касается образования среднего уха (превращение квадратной и сочленовной кости в молоточек и наковальню, приращение *goniale* к *malleus*, преобразование *angulare* в *tympanicum*), то оно не является обязательным следствием освобождения квадратной и сочленовной кости от их функции в челюстном сочленении. А так как у однопроходных среднее ухо построено, как и у остальных млекопитающих, и независимое происхождение такого комплекса Ремане допустить отказывается, то он проводит границу млекопитающих гораздо ниже, чем Симпсон. Таким образом, он не считает монофилетизм всех млекопитающих опровергнутым, невзирая на ряд доводов. Но Гросс допускает полифилетическое образование слуховых косточек, рассматривая это как один сложный признак, и сомневается лишь в возможности полифилетического происхождения комбинации многих признаков различных систем органов. По этому вопросу мнения исследователей разделились. Все дело в том, что наличие параллелизма в возникновении отдельных признаков млекопитающих стоит вне всякого сомнения, так что чрезвычайная распространенность полифилетизма признаков не отрицается решительно никем из компетентных ученых.

Коснемся еще одного примера, затронутого в разбираемой дискуссии: полифилии или монофилии жвачных. Герре основательно доказывает, что мозологие (верблюды и ламы) имеют совершенно независимое параллельное происхождение от остальных жвачных. Таким образом, два признака: жвачность и парнопалость, касающиеся совершенно различных систем органов, развивались независимо как комбинации двух признаков. Этот факт очень важен, если принять только что цитированное мнение Гросса, сомневавшегося в возможности независимого происхождения комбинаций признаков разных систем. Но доказанное независимое происхождение комбинации признаков далеко не новость. Вспомним вымерших южноамериканских *Litopterna*, сходных с лошадьми по строению ног, зубов и некоторых особенностей черепа; однако никто не сомневается, что эта комбинация признаков возникла совершенно независимо. Возвращаясь к жвачным, заметим, что там, кроме оленей и полорогих, обладающих весьма различными рогами, небольшие рожки (весьма сомнительного значения) имеются у жирафа. Резонно усомниться в монофилетическом происхождении всех парных рогов жвачных, но они всегда парны, в то время как у непарнокопытных, на полифилетиче-

ском происхождении которых настаивает ряд палеонтологов, рога всегда непарные. Очевидно, есть какие-то морфологические законы (указание на них мы найдем еще у Аристотеля), ограничивающие многообразие и связывающие развитие органов, не стоящих как-будто ни в какой физиологической связи.

11. Примеры полифилетического параллельного развития можно встретить повсюду. К этим выводам приходят серьезные ученые, воспитанные в монофилетических воззрениях, но принужденные силой фактов соглашаться с тем, что изученный ими таксон полифилетичен. Гораздо труднее найти примеры, где тщательное изучение какого-либо таксона приносит убедительные доводы в пользу его монофилии. Но как же все упомянутые авторы (а всего в дискуссии, опубликованной в «Zoologischer Anzeiger», принимало участие 14 человек) продолжают считать, что монофилия не опровергнута? Одни, как показано было с Ремане, не отвергая параллелизма в достаточно хорошо известных отрезках филогении, постулируют дивергенцию там, где проверка невозможна. Неудивительно, что в подавляющей массе приводимых филогении дивергенция показана пунктиром; спасает «убежище невежества» (*asylum ignorantiae*).

Другой выход — изменения содержания понятия монофилии. На этот путь встал Симпсон (1961, стр. 120—125). Он признает, что параллелизм чрезвычайно распространен и что если понимать монофилетизм в «минимальном» смысле, то ничтожно малое количество животных таксонов окажется монофилетическим. Поэтому с практической точки зрения он дает такое определение: «монофилия есть происхождение таксона через одно или несколько поколений от другого непосредственного предшествующего таксона того же или низшего ранга» (стр. 124). Поэтому принимаются различные уровни монофилии, и уровень монофилии должен быть в каждом случае указан. Например, ископаемый род лошадей *Meryckippus*, видимо, произошел от более чем одного вида рода *Parahippus*; поэтому *Meryckippus* следует считать монофилетическим на родовом и полифилетическим на видовом уровне. Это решение обозначает, что при доказанном параллельном происхождении нескольких таксонов одного высшего таксона от нескольких таксонов более раннего высшего таксона, т. е. при доказательстве того, что рассматриваемая группа есть ступень развития (*grade*), а не ветвь (*clade*), эту группу не следует разделять, как предполагают крайние филогенетики. Пользуясь разделением, приведенным в § 6, можно сказать, что здесь мы имеем классификацию, основанную на вторичном патриотическом сходстве,— третья категория систематиков, претендующих на название филогенетиков наряду с кладистами и первичными патриотами. Тут уже только один шаг до крайних полифилетиков, к которым, как указывает Симпсон (стр. 120), относится соратник Дарвина знаменитый Т. Гексли, который (тут у него было расхождение с Ч. Дарвином) считал, что «законы эволюции» требуют высокой степени полифилии и что каждый отряд современных млекопитающих имеет самостоятельного рептильного предка.

12. Таким образом, принцип монофилетического происхождения таксонов спасен отказом от дарвинского понимания монофилии: все виды одного рода произошли от одного вида предшествовавшего рода, приобретшего однократно признаки нового рода. Упреки сторонников филогенетической кладистической систематики (Hennig и др.) по отношению к вторичным патриотам в высокой степени справедливы. На почве современной генетики мне приходилось слышать такую попытку спасти монофилетичность даже в случае вторичной патриотичности. Мутация рецессивного характера может незаметно распространиться в популяции, а затем проявиться в некоторых местах как бы независимо, в связи

с появлением гомозиготных рецессивов: кажущаяся полифилия при фактической монофилии. Не думаю, чтобы даже для низшего уровня систематики можно бы этим путем получить удовлетворительное объяснение, в дальнейшем на конкретных примерах постараемся показать, что универсального характера это толкование, во всяком случае, иметь не может.

Но помимо искусственного спасения монофилии путем изменения понятий, имеется другой путь, на который встали Гросс и Ремане,—предположение о радиации, предшествующей параллельному развитию. Этим путем просто переносится искомый общий предок в более нижний ярус. Правда, найти этого общего предка как будто нигде не удастся и потому схождение к нему обозначается пунктиром; ненахождение общего предка объясняют недостаточностью палеонтологической летописи и редкостью пионеров новой радиации. Ремане (1964) посвятил проблеме радиации краткую, но очень содержательную статью. Однако она приводит к новым усложнениям проблемы филогенеза. Он указывает, что три сорта сильного расщепления: 1) чисто видовое (специация), 2) биологическое и экологическое (специализация) и 3) органо-логическое с богатым органообразованием в филогенезе — идут в значительной степени независимо. На примере ряда групп животных Ремане показывает, что в разных случаях преобладает та или иная форма расщепления и не так часто все три формы идут одновременно. В качестве таковых Ремане называет клещей и костистых рыб. Но все три сорта радиации не затрагивают наиболее интересной формы эволюции: прогрессивного повышения организации, градиации Ламарка или ароморфозы Северцова. Вместо монизма форм эволюционного процесса, будет ли здесь понимание эволюции самим Дарвином (отразившееся в названии «Происхождение видов», что, по классификации Ремане, затрагивает только специацию) или сведение современными неodarвинистами всей эволюции к накоплению изменений в расположении оснований в ДНК, мы наталкиваемся на ясно выраженный плюрализм. Ремане не скрывает, что вспышки радиации представляют большие трудности для банального объяснения изменением частоты мутаций. Попытка объяснить филогенетические радиации периодическими колебаниями физической "мутагенной радиации неудачны уже потому, что, например, по данным Гюне (пит. по Ремане, 1964), геологически радиация растений предшествует радиации животных стволов.

Всего понятнее кажется Ремане экологическая радиация, связанная с появлением новых ненасыщенных жизненных пространств; так же думает в дискуссии Тениус (Thenius, 1964), который, как и другие авторы, склонен объяснять радиацию недостаточной конкуренцией, т. е. ослаблением естественного отбора. Таким образом, наиболее «понятная» форма радиации связана с ослаблением того фактора, который современная «синтетическая» теория эволюции считает ведущим. Можно вспомнить старую поговорку «чем черт не шутит, пока бог спит» и модернизировать ее, принимая во внимание, что естественный отбор в мировоззрении неodarвинистов исполняет обязанности всемогущего бога: «чего только автогенез и номогенез не производят, пока естественный отбор спит».

13. Таким образом, мы видим, что наиболее солидные и вдумчивые защитники филогенетической системы делают такие уступки в пользу полифилии, которые заставляют серьезно ставить вопрос о пересмотре той системы постулатов, которые связаны с монофилетическим пониманием системы. Тот же Ремане (1964) призывает, что далеко не все таксоны современной системы могут быть названы истинно филогенетическими (Eutaxia), наряду с ними и чисто искусственными таксонами (Semotaxa) он различает (стр. 28): Adaptotaxa, Gradotaxa, Basitaxa, Neoteniota. Ремане, конечно, прав, когда протестует против злоупотреблений законом Дол-

ло или принципом перекрещения специальностей, но в своем протесте он идет слишком далеко, говоря, что широко распространенная методика приводит к нулевому значению специализации, тогда как всякое существо имеет специальный образ жизни. Разумеется, каждое существо так или

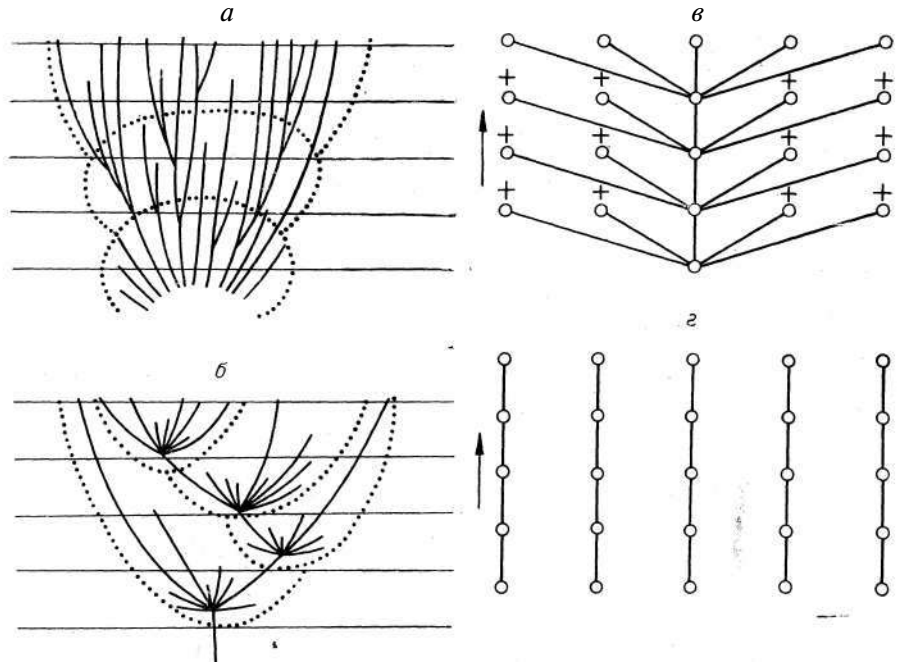


Рис. 2. Четыре схемы современного понимания эволюционного процесса, *а* и *б* — по Гроссу (Gross, 1964); *а* — кустовая [схема (Weidenstrauch Schema), *б* — схема неупорядоченных мутовок (Raketen-Schema).] Ветви, не доходящие до верхней линии, — вымершие; *а* — схема упорядоченных мутовок или радиации; крестики — вымершие ветви; *г* — ортогенез, параллельное развитие

иначе приспособлено к определенным условиям существования, но экологи давно различают эврибионтов и стенобионтов в зависимости от степени пластичности организмов.

Подводя итоги по развитию представлений о связи филогенеза и систематики, можем сказать, что схема рис. 1 уже сейчас должна быть признана чрезмерно упрощенной, разногласия же авторов могут быть представлены на схемах рис. 2. Рисунки 2, *а* и 2, *б* взяты из работы Гросса (1964, рис. 2). Он их называет Weidenstrauch- та Raketen-Schema, что по-русски можно перевести как кустовая схема и схема неупорядоченных мутовок. В кустовой схеме, принимаемой многими авторами, имеет место и параллелизм, и дивергенция. Новые крупные таксоны (обозначенные пунктиром) возникают полифилетически и являются ступенями (grade), а не ветвями (clade). В радиационной схеме мутовок сохранен монофилетизм: в отличие от классической схемы развитие и дивергенция идут не монотонно, а периодически, взрывами. Но в схеме 2, *б* недостаточно отмечен факт параллелизма, так как таксоны каждой мутовки никак не связаны с таксонами предшествовавшей мутовки. Это ясно обозначено на схеме упорядоченных радиации или мутовок (рис. 2, *в*), где имеется

соответствие в признаках таксонов последовательных радиации, несмотря на вымирание большинства таксонов предшествовавшей мутовки. В схеме же 2, *г* показан чистый параллелизм — превращение без вымирания, то, что можно назвать чистым ортогенезом. В качестве конкретного примера можно привести разногласие по вопросу о филогении лошадей. Хорошо известно, что и в Северной Америке и в Европе можно установить ряды развития лошадей от пятипалых до однопалых, относимых к роду *Equus*. По мнению одних ученых, происходило самостоятельное развитие по схеме 2, *г*, по мнению других — основная линия развития шла на одном континенте, но новые члены ряда мигрировали периодически на другой и вытесняли там не успевших вступить в следующую стадию. Параллелизм мнимый, на самом деле развитие шло по схеме 2, *в*. Но для некоторых случаев приходится допустить и схему 2, *а* — чистый параллелизм, без всякого следа дивергенции. Но современные селекционисты утверждают, что это все-таки не ортогенез в смысле Эймера, а ортоселекция. Возможно, что в некоторых случаях (например, при постепенном похолодании климата) ортоселекция и имеет место, постараемся показать дальше, что в некоторых случаях ортоселекционное объяснение параллелизма совершенно исключено.

14. Предыдущее изложение может вызвать у читателя впечатление, что палеонтологи и рецентные биологи (неонтологи) занимают по вопросам полифилии и монофилии прямо противоположные непримиримые позиции, а так как палеонтологи могут учесть фактор времени, чего не могут сделать неонтологи, то их позиция кажется более солидно обоснованной. Ремане справедливо возражает, что и палеонтология далеко не свободна от недостатков: неполнота геологической летописи; трудность, за редкими исключениями, судить о строении мягких частей; фрагментарность остатков делает и палеонтологически обоснованные суждения далекими от безупречности. Он также полагает, что и по рецентным данным можно строить филогению. Все это в значительной степени справедливо, можно прибавить, что нет надобности привлекать палеонтологию, чтобы убедиться в широком распространении явлений параллелизма в биологии. Достаточно напомнить хотя бы закон гомологических рядов Н. И. Вавилова, игнорируемый как раз теми, кто считает себя его единомышленниками или почитателями. Приведу несколько иллюстраций из довольно хорошо известной мне группы жуков, именно земляных блошек (*Halticinae*, *Chrysomelidae*). Начнем с передних лапок. Как известно, у многих жуков самцы имеют расширенные передние лапки, что, видимо, облегчает прикрепление к самкам во время копуляции. Но это не общее правило, и в том же семействе имеются самцы как с расширенными, так и с нерасширенными лапками. Так, в семействе *Carabidae* целые роды могут отличаться по этому признаку, и в некоторых родах, например *Cambus*, есть виды с нерасширенными члениками или с 3—4 расширенными (из пяти члеников). У земляных блошек может быть расширен только первый членик лапок (из четырех), но виды с расширенными и нерасширенными члениками попадают едва ли не в каждом значительном роде и даже часто в отдельных группах видов. У самок всегда примитивное состояние — ширина первого членика почти не отличается от ширины второго. Наиболее резкое расширение я нашел у нечастого вида *Dibolia metallica* Motsch. (рис 3, 1), где первый членик примерно в 4 раза шире второго. У другого вида того же рода *Dibolia rugulosa* Reitt. различие совсем невелико (рис. 3, 2). В роде *Chaetocnema* мы имеем пару близких видов: *Ch. aridula* Gyll. с порядочно расширенным первым члеником (рис. 3, 3) и *Ch. mannerheimi* Gyll. с почти не расширенным (рис. 3, 4). Отмечу, что в группе трех чрезвычайно близких видов того же рода, до недавнего

времени считавшихся одним видом, именно *Ch. concinna* Marsh., *Ch. heikertingeri* Lub. и *Ch. heptapotmica* Lub., отношение ширины двух члеников характерно для каждого вида и по одному этому признаку можно надежно отличить *Ch. heptapotmica* от остальных двух видов (Любищев, 1963а). Это же явление мы наблюдаем и в других родах. В роде *Phyllotreta* чрезвычайно близкие внешне виды (хорошо различимые по мужскому копулятивному аппарату) образуют такую же пару: *Ph. bang-haasi* Heikert.

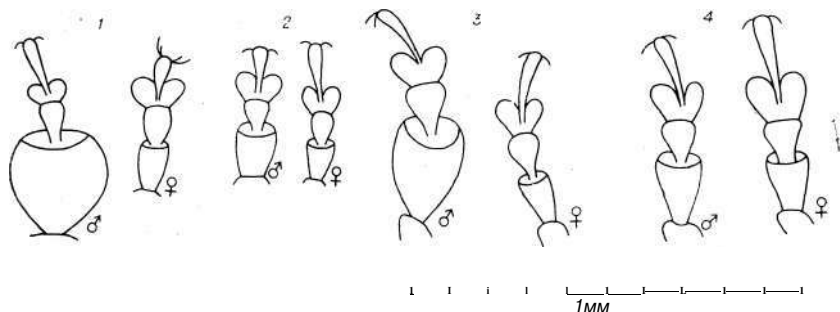


Рис. 3. Передние лапки самцов и самок

1 — *Dibolia metallica*, Motsch.; 2 — *Dibolia rugylosa* Reitt.; 3 — *Chaetoncnema aridula* Gyll.; 4 — *Ch. mannerheimi* Gyll.

(почти не расширен) и *Ph. praticola* Weise (более чем в 2 раза шире второго членика). Такие же пары или ряды видов с нерасширенным, слабо, умеренно и сильно расширенным первым члеником можно найти в родах *Longitarsus*, *Haltica*, *Psylliodes* и др. Эти факты наводят на размышления. Приспособительное значение этого признака совершенно ясно, однако это такого рода приспособление, которое никак не вяжется с теорией естественного или полового отбора. Никак не свяжешь это и с экологическими нишами, так как совершенно невозможно представить, чтобы экологические условия копуляции были столь различны, чтоб в одном случае была надобность в значительном расширении, а в другом членик остался в первобытном состоянии. Не известно, как выпутаются и генетики. Конечно, возможно допустить, что признак расширения первого членика самца обязан своим существованием какой-то древней рецессивной мутации еще у предка всех земляных блошек, что он сохранился в невидимом гетерозиготном состоянии до недавнего времени, а потом двойные рецессивы стали выщепляться в виде близких видов. Наши ортодоксы, возможно, удовлетворятся таким объяснением. Но несмотря на то, что какие-то неизвестные нам законы ограничили утолщение только первым члеником (из четырех), в отличие от жужелиц, где имеется большая свобода изменений, и здесь расширение настолько разнообразно, что вряд ли может быть сведено к одному исходному изменению.

15. Такое сведение становится просто невозможным, если мы обратим внимание на другой вторично-половой признак блошек — изменение усиков у самцов. Из всех палеарктических родов, насколько мне известно, это изменение встречается только в роде *Phyllotreta* и опять-таки у большинства видов, в разных группах видов (и у одноцветных, и у полосатых) и в достаточно разнообразном проявлении. На рис. 4 показаны первые шесть члеников усиков самцов у восьми видов: 1 — примитивное состояние, кроме первого членика, имеющего особую форму (это свойственно всем блошкам), остальные пять мало отличаются друг от друга; 2 — удлинение пятого членика; 3 — удлинение четвертого; 4 — расширение четвертого; 5 — расширение и удлинение пятого; 6 — образование из 3—5-го

члеников некоторого подобия булавы; 7 — очень сильное увеличение четвертого членика; 8 — крючок на третьем членике. Изменение усиков самцов имеются и в ряде неарктических видов *Phyllotreta*. Здесь мы видим пример очень распространенного явления, на которое мало обращают внимания. Так как эти изменения имеются только у самцов, то, вероятно, они играют роль при сближении полов. Вывести их из одного корня решительно невозможно, непонятно, какое селективное значение все это имеет (большинство видов превосходно обходятся простыми усиками). Конечно, и гипотеза сведения этих образований к отдаленной рецессивной мутации не выдерживает никакой критики, так как то общее, которое характеризует все виды с измененными усиками, заключается лишь в тенденции (trend), замысле, но не исполнении. Можно сказать: виды рода *Phyllotreta* обладают тенденцией к разнообразным изменениям начальных члеников усиков у самцов.

Не может быть, конечно, и речи о том, что независимые изменения усиков сконцентрировались в роде *Phyllotreta* случайно; всего в Палеарктической области водится несколько

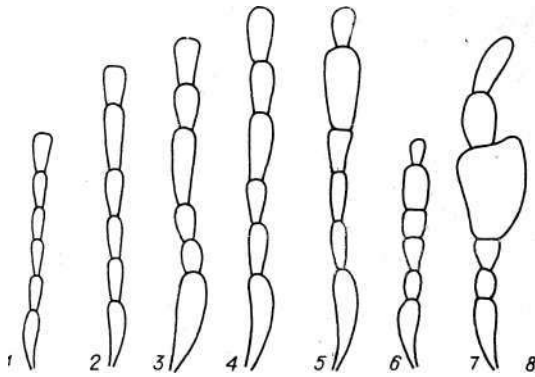


Рис. 4. Первые шесть члеников усиков самцов *Phyllotreta*.

1 — *ph. praticola* Weise; 2 — *Ph. latevittata* Kut.; 3 — *Ph. procerca* Redt.; 4 — *Ph. nemorum* L.; 5 — *Ph. ochripes* Curt.; 6 — *Ph. consobrina* Curt.; 7 — *Ph. nodicornis* Marsh.; 8 — *Ph. weiseana* Jac.

ест видов земляных блошек, и то, что только в роде *Phyllotreta* возникли своеобразные изменения усиков самцов, указывает на характерную особенность рода, ставящую нас перед какой-то удивительной загадкой природы. Эта тенденция к изменению усиков самцов в иной форме (но еще более разнообразной) характерна для многих видов африканского рода *Gabonia Jacoby* (*flametenia* Jac, *Thrymnes* Weise, *Omeates Jacoby*) (рис. 5). Из 88 видов этого рода, приведенных в определительной таблице Шерера (Scherer, 1959), у 60 видов усики мало отличаются или не отличаются от нормальных, у 20 отличия такого же характера, как в роде *Phyllotreta*: утолщение, удлинение или изменение формы отдельных члеников, а у восьми видов своеобразные изменения, показанные на рис. 5 для пяти видов (см. также Laboissiere, 1939; Beechynne, 1955). Имеются своеобразные изменения усиков самцов и у некоторых видов в подсемействе Galerucinae. Любопытно, что в том же роде *Gabonia*, где так часто проявляются своеобразные отклонения усиков, отмечены и другие удивительные отклонения, например строение задних бедер *Gabonia miraculosa* Sell. (Scherer, 1963). Scherer (стр. 654) прямо поражен тем, что этот род склонен «роскошествовать» (luxurieren), так как, помимо изменений усиков и задних бедер, наблюдаются удивительные выросты на задних голених и на элитрах.

Появление сходных по замыслу, но различных по выполнению или по месту нахождения новообразований далеко не является редкостью. Такие факты описаны в огромном количестве; они добросовестно регистрируются в журналах и специальных работах, но в большие сводки не попадают, так как этим «киргичам» нет места в здании современной «синтетической»

теории эволюции. Из таких фактов укажу, например, на осоюе выпячивания у самцов (excitators), играющие роль при сближении полов у жуков семейства Malachiidae (Stammer, 1959), и особенно на изумительное разнообразие стридуляционных органов у жуков, клопов и прямокрылых (Haskell, 1961). Этот вопрос вполне заслуживает рассмотрения в специальной статье.

16 Все изложенное показывает, что проблематика систематики оказывается неизмеримо более сложной, чем думали во второй половине

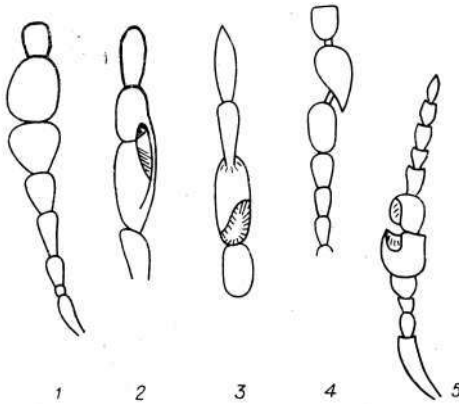


Рис. 5. Усики самцов африканского рода *Gabonia* (*Jamesonia*).

1 — 1—8-й членики *Gabonia amplicornis* Bechyne; 2 — 7-й членики *G. inusitaticornis* Scherer; 3 — 8—11-й членики *G. diversicornis* Scherer; 4 — 2—8-й членики *G. media* Weise; 5 — весь усик *G. Nodicornis* Laboiss. 1 — по Bechyne, 1955, 2 — 4 — по Scherer, 1959; 5 — по Laboissiere, 1939.

XIX в. Несмотря на гетерогенность и исключительную сложность в строении организмов (а новейшие данные науки показали, что организмы, даже самые простейшие, несравненно сложнее, чем думали сто лет назад), имеется проникающая всю систематику повторяемость сходных форм, наводящая на мысль, что формы организмов не являются эпифеноменом сложной структуры. Та же повторяемость, параллелизм развития указывает, что в историческом развитии нет накопления мелких изменений, независимых для каждой развивающейся ветви, а есть законы, лежащие в основе филогенеза, мысль, развиваемая давно многими исследователями и с особой силой выраженная в книге Л. С. Берга «Номогенез» (1922). Что касается одного из основных постулатов селекционизма — гегемонии проб-

лемы приспособления, то, с одной стороны, мы имеем огромное количество фактов, свидетельствующих о наличии ателического (отсутствие приспособительного значения) момента в эволюции, с другой — мы имеем такие формы приспособления, которые совсем не вяжутся с гипотезой возникновения их путем естественного или полового отбора. Наконец, эволюция потеряла свой монистический характер, т. е. представление, что единая форма эволюции господствует на всех уровнях филогенетического процесса. Все это приводит к убеждению, что наряду с обычно рассматриваемыми факторами эволюционного процесса имеется и много таких, о существовании которых мы пока только догадываемся. «Допустимых» в науке эволюционных теорий гораздо больше, чем обычно думают. Об этом кратко у меня изложено в статье 1965 г. Кроме обычной иерархической системы, развитие менделевской генетики привело к допущению комбинативной системы на низшем уровне; имеется много намеков на возможность построения коррелятивной или параметрической системы (Любищев, 1923, 1965). Для успешной работы желательно изучение вопроса о характере систем во всех науках, разработка логики систематики, Это должно составить предмет особой статьи.

Желательность привлечения аналогий из неорганической области может быть иллюстрирована рассмотрением и размышлениями над таким своеобразным и почти не изученным явлением, как морозные узоры на окнах (рис. 6). Многие, в том числе и К. А. Тимирязев, обращали внима-

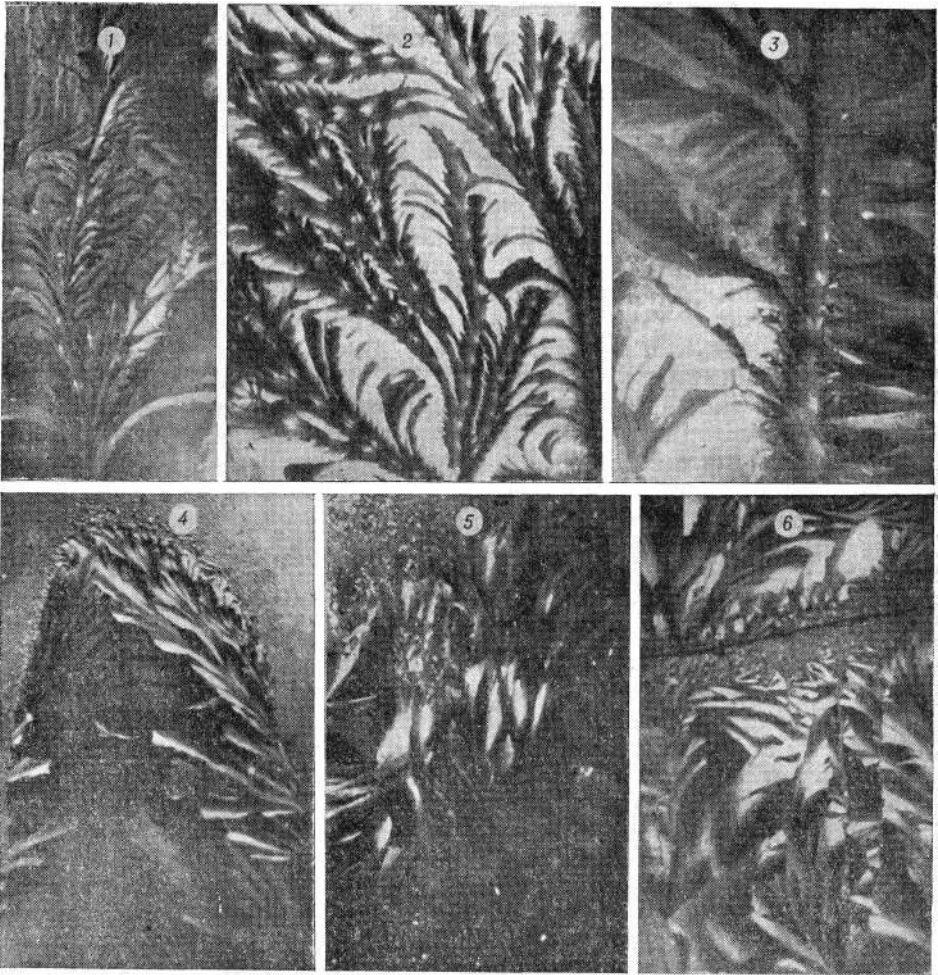


Рис. 6. Образцы морозных узоров на окнах.

ние на сходство этих узоров с листьями и другими образованиями растений, но на этом дело и останавливалось. Считалось, и многими считается сейчас, что привлечение аналогий здесь недопустимо, так как органические формы принципиально отличаются от морозных узоров: 1) сложностью химического состава; 2) долгой историей развития и 3) адаптивным характером. Но тогда чем же объясняется действительное сходство столь разнообразных образований? Не правильнее ли будет принять, что неверны оба крайних подхода: моделирование всех органических форм по образцу неорганических или принятие того, что при трактовке органических форм нельзя совершенно использовать принципы неограниченной морфологии. Не правильнее ли будет принять, что проблема органической формы есть многоплановая проблема и что наряду с такими особенностями органической формы, которые могут быть поняты, только принимая во внимание всю специфику биологических явлений, существуют и такие, где мы можем игнорировать эту биологическую специфику. И не придем ли мы тогда к пониманию того разногласия в подходе к таксономической

ценности признаков, которая разделяет большинство ботаников и зоологов. Ботаники склонны считать, что признаки рода принципиально отличны от признаков вида, зоологи это оспаривают. Не объясняется ли это тем, что у животных мало развиты образования, подобные листьям, таксономическое значение которых не поднимается, как правило, выше видового. Здесь тоже много поводов для наблюдений и размышлений.

17. Все эти сообщения приводят к тому, что современное положение систематики и биологии вообще следует охарактеризовать как период накопления противоречий, предшествующий новому крупному синтезу. Но несмотря на то, что можно привести длинный список ученых, настаивающих на пересмотре господствующих биологических представлений, подавляющее большинство биологов, да и не только биологов, склонно удовлетворяться существующей «синтетической» теорией эволюции и не считать достойными рассмотрения аргументы оппозиции. Книга «Номогенез» Л. С. Берга, несмотря на огромное уважение, каким пользуется в мировой науке этот автор, подвергалась самой поверхностной критике и о ней часто упоминают только в примечаниях или вовсе не упоминают. Причин такого положения много, могу указать на три главные: 1) всякое зарождающееся учение не лишено крупных недостатков, в числе крупнейших считаю непонимание необходимости полного пересмотра наших представлений о форме системы; 2) господствующее направление в биологии связано с блестящими успехами генетики и молекулярной биологии, что приводит к вполне понятному головокружению от успехов, стремлению экстраполировать выводы этих дисциплин на всю биологию; 3) самой главной причиной является то, что ревизия биологических представлений связана с ревизией философских представлений, считающихся незыблемыми. Многим, знающим ту печальную роль, которую сыграли наши официальные философы в развитии науки, в частности биологии, начиная с 1948 г. (и даже раньше) философские возражения могут казаться несущественными. Но надо помнить, что наша философия образца 1948 г., известно, что эта философия всегда решительно противопоставляла себя зарубежной, буржуазной. В данном же случае, когда речь идет о философии системы и эволюции, наблюдается трогательное единство взглядов между советскими защитниками ортодоксальной систематики и зарубежными авторами самых разнообразных таксономических школ. Этот вопрос о философии системы необходимо разобрать в особой статье, пока я ограничусь указанием на несколько авторов и на те места, где имеются практически совпадающие высказывания о недопустимости определенных философских взглядов в биологии. Эти авторы: В. Е. Руженцев (1960, стр. 18, 20, 70), В. А. Алексеев (1964, стр. 392—395), Симпсон (1961, стр. 46, 48, 40), Сокал и Снес (1963, стр. 266), Кирьяков (Kiriakoff, 1963, стр. 85, ссылка из Bloch, стр. 75). Этот список можно было бы значительно увеличить. Обозначает ли такое согласие непогрешимость их общего суждения? Думаю, что нет, так как, во-первых, в науке и философии проблемы не решаются большинством голосов, а во-вторых, история науки показывает, что единство мнений, казалось бы, враждебных направлений просто означает, что все они придерживаются привычных «убеждений чувства», а не убеждений разума, единственно ценных в науке.

В период Возрождения устаревшую философию Аристотеля защищали обширные корпорации, как, например, официальные католические богословы, следовавшие за Фомой Аквинатом, лидеры мусульманской философии, враждебной во многом первой, во главе с Ибн-Рощдом (Аверро Эсом) и, наконец, так называемые александриты (Петр Помпонацци и др.) с более последовательной атеистической тенденцией («История философии», 1941, т. 2, стр. 28).

Работа по продумыванию отдельных философских постулатов и целых философских систем совершенно необходима для прогресса биологии во всех ее ответвлениях.

Можно сказать с уверенностью, что эта работа покажет путь к преодолению многих философских предрассудков и тогда систематика займет подобающее ей место альфы и омеги биологии.

ВЫВОДЫ

1. В современной биологической систематике наблюдается расхождение и достаточная независимость трех точек зрения: фенетической, филетической и генетической.

2. Практическая систематика, целиком являющаяся фенетической, развивается в направлениях: 1) конгрегационной, связанной с дискриминантным анализом, 2) нумерической, связанной с факторным анализом, и 3) намечающимся направлением, связанным с математической логикой.

3. В филетической систематике обозначились кладистическое и первично-патристическое направления. Что касается вторично-патристического направления, то оно связано с наличием определенных законов развития и является переходом к номогенетической систематике.

4. Номогенетическая систематика низшего уровня может быть названа комбинативной, на более высоком — параметрической.

5. Некоторые формы конвергенции приводят к возникновению полифилетических таксонов, не могущих быть разделенными.

6. Параллелизм и полифилия в том или ином значении принимаются всеми исследователями. Общий принцип монофилии пытаются спасти изменением понятия монофилии.

7. Параллелизм не может быть сведен ни к ортоселекции, ни к скрытой генетической основе, а во многих случаях указывает на наличие морфологических тенденций, характерных для определенных таксонов.

8. Накопление противоречий в биологической систематике и наличие аналогий в неорганическом мире требуют развития общей логики систематики и пересмотра постулатов, лежащих в основе распространенной философии систематики.

Добавление. После того, как данная статья была написана, я ознакомился с работой Ярвика (Jarvik, 1965). В ней подробно разбираются доводы в пользу монофилетизма круглоротых и четвероногих, о чем шла речь в настоящей статье. Весьма убедительно на основе литературы, в частности новейших работ Ярвика и Стеншио, расширяются доводы в пользу полифилии указанных групп. Показано, что строение пятипалой конечности — наиболее убедительный, по мнению Шмальгаузена и Ремане, довод в пользу монофилии четвероногих — может быть использовано и для защиты гипотезы полифилетического происхождения.

SUMMARY

PROBLEMS OF SYSTEMATICS

A. A. Lubischev

1. There exist in modern biological systematics three different and rather independent points of view: phenetic, phyletic and genetic.

2. The practical taxonomy is quite phenetic and is developing in three directions: 1) congregational or non — Linnean taxonomy, connected with discriminant functions;

2) numerical or neo — Adansonian, connected with factor analysis and 3) a new trend connected with mathematical logic.

3. The phyletic taxonomy can be divided into cladistic and primarily patristic ones. The secondary patristic taxonomy is connected with laws of evolution and is a transition to nomogenetic taxonomy.

4. The nomogenetic taxonomy of the lowest level can be named a combinative one, for higher levels — parametric ones.

5. Some forms of convergence produce polyphyletic taxons that cannot be divided.

6. Parallelism and polyphyly in some sense of the word are admitted by all scientists, but many biologists are trying to defend the monophyletic conception of evolution by the change definition of monophyly.

7. Parallelism in evolution cannot be explained neither by orthoselection or by latent genetic factors, but in many cases it is an indication of morphological trends peculiar to definite taxons.

8. The accumulation of contradictions in biological systematics and many analogies in inorganic world demand the development of logics of taxonomy and revision of basic postulates of the philosophy of taxonomy.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А., 1964. Основы дарвинизма. Изд-во МГУ.
- Берг Л. С., 1922. Номогенез.
- История философии, т. 2. Под ред. Г. Ф. Александрова, Б. Э. Быховского, М. Б. Митина, П. Ф. Юдина. 1941. М., Госполитиздат.
- Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Мейер К. И., Раздорский В. Ф., Уранов А. А., 1951. Ботаника. Т. 2. Систематика растений. Изд-во «Сов. наука».
- Любищев А. А., 1923. О форме естественной системы организмов. «Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском ун-те», вып. 2 : 99—110.
- Любищев А. А., 1962. Понятие сравнительной анатомии. «Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии». М.: 189—214.
- Любищев А. А., 1963а. Два новых палеарктических вида рода *Chaetocnema*. «Энтомологическое обозрение», т. XLII: 858—863.
- Любищев А. А., 1963б. «О количественной оценке сходства. «Применение математических методов в биологии». Сб. 2. Изд-во ЛГУ: 152—160.
- Любищев А. А., 1966. Систематика и эволюция. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных и микроэволюции». Свердловск (в печати).
- Любищев А. А., 1966. О некоторых новых направлениях в математической таксономии. «Ж. общ. биол.», т. XXVII, №6: 688—697.
- Руженцев В. Е., 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей М., Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И. И., 1964. Происхождение наземных позвоночных. М., «Наука».
- Ах. Р., 1964. Der Begriff der Polyphyly ist aus der Terminologie der natürlichen, phylogenetischen Systematik zu eliminieren. «Zool. Anzeiger», Bd. 173 : 52—56.
- Весчуне J., 1955. Über die westafrikanische Alticiden. «Entomolog. Arbeiten aus dem Museum Frey», Bd. 6, H. 2: 486—568.
- Cousin G., 1956. Biometrie et definitions de morphologie quantitative des especes et des leur hybrides. «Bull. de la Societe Zool. de France», v. LXXXI: 247—289.
- Dupraw E. L., 1965. Non-Linnean taxonomy and the systematics of honeybees. «Systemat. Zool.», v. 14: 1—24.
- Gross W., 1964. Polyphyletische Stamme im System der Wirbeltiere. «Zool. Anzeiger», Bd. 173: 1—22.
- Haskell P. T., 1961. Insect sounds. London.
- Heikertinger F., 1941—1951. Bestimmungstabeller europaischen Kafer LXXXXII Fam. Chrysomelidae. 5. Subfam. Halticinae. Koleopterologische Rundschau. Bd. 27: 15—64, 69—116, Bd. 30: 37—124, Bd. 32: 163—216.
- Hennig W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin. Deut. Zentralverlag.
- Herre W. 1964. Zum Abstammungsproblem von Amphibien und Tylopoden sowie über Parallelbildungen und zum Polyphyly-Frage. «Zool. Anzeiger», Bd. 173: 66—91.
- Jarvik E. 1960. Theories de levolution des vertebres. Paris.
- Jarvik E. 1965. Die Raspelzunge der Cyclostomen und die pentodactyle Extremitat der Tetrapoden als Beweise für monophyletische Herkunft. «Zool. Anzeiger», Bd. 175, H. 2-3: 101-143.

- I Ciriakoff S. G. 1963. Les fondements philosophiques de la systematique biologique. La classification dans les sciences. Editions J. Duculot S. A. Gembloux. Belgique: 61—88.
- Laboissiere V., 1939. Notes sur les Horticinae de la collection du Musee du Congo. «Revue de la zool. et de botan. Africaines», v. XXXII, Fasc. 3—4: 394—407.
- Lubischev A. A. 1962. On the use of discriminant functions in taxonomy. «Biometrics», v. 18: 455—477.
- Lubischev A. A. 1963. On some contradictions in general taxonomy and evolution. «Evolution», v. 17: 414—430.
- Mayr E., 1965. Numerical Phenetics and Taxonomic Theory. «Systemat. Zool.», v. 14: 73—97.
- Bao R. 1952. Advanced statistical methods in biometric research. New York, John Wiley and Sons.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natuerlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, Geest und Portig.
- Remane A., 1964a. Das Problem Monophylie — Polyphylie mit besonderer Beruecksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden. «Zool. Anzeiger», Bd. 173: 22—49.
- Remane A., 1964b. Zum Problem der Radiationen, ibidem: 92—95.
- Scherer G. 1959. Die Altiden — Ansbeute der Expedition des Museums G. Frey nach Nigeria—Kamerun, 1955, 1956. «Entomol. Arbeit aus dem Museum G. Frey», Bd. 10, H. 1: 177—265.
- Scherer G. 1963. Beitrage zur Kenntniss der Altidenfauna Afrikas, ibidem. Bd. 14, H. 2: 648—684.
- Simpson G. G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. New York. Columbia University Press.
- Sokal R. R., Camin J. H., 1965. The two taxonomies: Areas of Agreement and Conflict. «System. Zoology», v. 14: 176—195.
- Sokal R. R., Sneath P. H. A. 1963. Principles of numerical taxonomy. San Francisco and London.
- Stammer H. J. 1959. «Trends» in der Phylogenes des Tiere, Ectogenese und Autogenese. «Zool. Anzeiger», Bd. 162: 187—208.
- Steinmann G. 1908. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre Leipzig, W. Engelmann.
- Thenijs D. E. 1964. Diskussionsbemerking. «Zool. Anzeiger», Bd. 173 : 62.
- Weise J., 1893. Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Erste Abt. Sechste Band. Berlin.