

PRINCIPLES OF ZOOSYSTEMATICS

A. K. BRODSKY

Systematics of any animal group, including insects, has been developed through 3 main levels or stages. The principal task of zoological systematics is to build up the classification, but the degree of involvement of group phylogenesis in its system varies in different theories. The principles and methods in zoological systematics as well as the procedure of classification typical for Cladism and Evolutionary systematics are discussed and estimated.

Развитие систематики любой группы животных, в том числе и насекомых, проходит через три последовательных уровня или стадии. Основная задача зоологической систематики – построение классификации. Степень полноты отражения филогенеза группы в ее системе трактуется различными теориями зоологической систематики по-разному. Рассмотрены и оценены принципы и методы кладизма и эволюционной систематики.

© Бродский А.К., 1997

ПРИНЦИПЫ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

А. К. БРОДСКИЙ

Санкт-Петербургский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Необозримое многообразие насекомых – в настоящее время зарегистрировано и описано более миллиона видов, то есть больше чем всех остальных животных, а также растений и других организмов, вместе взятых, – придает первостепенное значение их классификации и диагностике. Быстрый приток новых данных, крушение старых, ранее казавшихся незыблемыми принципов порождают создание все новых и новых систем класса насекомых. В основе системы любой крупной группы животных лежит попытка отразить ход исторического развития данной группы, или ее филогенез. Смысл эволюционного учения состоит в том, что виды, существующие на данном отрезке времени, произошли от существовавших ранее, причем филогенез идет от простых форм жизни к более сложным и специализированным. Эволюцию как исторический процесс, идущий миллионы лет, как целое невозможно ни проследить, ни воспроизвести экспериментально. Поэтому ее реальность доказывается, а ход, насколько это возможно, реконструируется на основании имеющихся указаний и свидетельств.

Воссоздание филогенеза представляет собой основной и наиболее важный шаг в построении системы. Вместе с тем среди современных систематиков мало единодушия в отношении того, насколько полно система должна отражать филогенез и каким событиям в истории группы следует отдать предпочтение. Различные взгляды на соотношение филогенеза и системы группируются в несколько противоборствующих теорий зоологической систематики. Знакомству с ними, с принципами и методами, лежащими в основе построения классификации, посвящена статья.

СИСТЕМАТИКА КАК НАУКА

Систематика – область биологии, которая охватывает исследованием не только разнообразие животного и растительного мира, но и причины этого разнообразия. В целом же систематика – наука о разнообразии организмов. Цель и задачи систематики хорошо выразил Гёте при помощи афоризма, вложенного им в уста Мефистофеля: “Чтобы разобратся в бесконечном, надо сперва различать, а затем связывать”. В соответствии с этим различают две основные задачи систематики: 1) аналитическую, 2) синтетическую. В последнее время термин

“систематика” все более вытесняется термином “таксономия”. Это практически синонимы, однако понятие “таксономия” несколько уже, чем систематика.

Каждую большую группу животных можно разбить на все более и более мелкие подгруппы. Задача классификации состоит в разграничении этих групп и расположении их в правильной последовательности. Систематика каждой конкретной группы проходит через три стадии или уровня. Это справедливо и для насекомых. Три уровня систематических исследований — α -, β -, γ -таксономия. На уровне α -таксономии происходит описание видов и распределение их по различным родам. Уровень α -таксономии характерен для слабоизученных групп или групп чрезвычайно многочисленных, таких, какими являются, например, многие группы насекомых (жуки, чешуекрылые, двукрылые, перепончатокрылые, особенно *Parasitica*, и др.). β -Таксономия — это уже выяснение взаимоотношений между видами и группами более высокого ранга. Сюда относятся сравнительно-морфологические и эмбриологические исследования, устанавливающие сходство или различие структур, проливающие свет на те или иные родственные отношения между группами организмов, а также сравнительно-морфологические работы, дающие представление об эволюции тех или иных систем органов. γ -Таксономия — это уровень, на котором исследуются внутривидовые отношения, то есть это таксономия на популяционном уровне. Подобные исследования присущи хорошо изученным группам. Среди насекомых к их числу можно отнести прямокрылых, настоящих комаров, некоторых чешуекрылых и ряд других. γ -Таксономия занята выяснением причин многообразия видов, и насекомые дают благодатный материал для подобных исследований.

Значение систематики для биологии трудно переоценить. Без систематики биология превратилась бы в хаотическое нагромождение разнообразных наблюдений и экспериментальных данных. Систематика — основа для научно-исследовательской работы в любой области биологии. Особенно тесно связана с систематикой экология. Эколог получает от систематики сведения о поведении, образе жизни и природной обстановке, в которой обитает данное животное, представление об изменчивости вида в различных частях ареала, о самом ареале и т.д.

Самый же крупный и постоянный вклад систематики в биологию — создание естественной системы органического мира на Земле. Мы получаем возможность, пусть в различной степени приближения, представить себе историческое развитие различных групп животных и растений. Следует отметить, что изучение путей и закономерностей эволюции жизни на Земле — основная проблема и задача биологии как науки.

И наконец, необходимо представлять, что определенное положение животного в естественной системе само по себе уже содержит массу информации об анатомии, морфологии, физиологии, биохимии и этологии организма. В этом заключается, как пишет выдающийся систематик Э. Майр, огромная прогностическая ценность естественной системы. Экспериментатор, например, получает счастливую возможность сознательно выбрать необходимый объект для проверки своей гипотезы.

Любая наука имеет свой собственный объект исследования. Для систематики объектом исследования служит таксон. Иными словами, таксон — конкретный объект зоологической классификации.

Группы популяций, достаточно обособленные от других таких групп, чтобы им можно было присвоить определенный ранг иерархической системы, называются таксоном. Так, белянки, бабочки, жесткокрылые, насекомые — все это таксоны определенного ранга. Таким образом, таксоны, во-первых, конкретные зоологические объекты (не вид вообще, а вид репная белянка или род *Locusta*) и, во-вторых, таксон должен быть формально признан систематиками, то есть ему должен быть присвоен вполне определенный ранг в иерархической системе.

Таксон нельзя путать с таксономической категорией. Таксономическая категория обозначает ранг или уровень в иерархической классификации. Вид, род, семейство, отряд — это таксономические категории. Иными словами, таксономическая категория — класс, членами которого являются все таксоны, имеющие данный ранг.

КОНЦЕПЦИЯ ВИДА

В качестве важнейшего таксона и основной таксономической категории выступает вид. Существуют две основные концепции вида: типологическая и биологическая. Первая основана целиком на морфологическом критерии: вид обладает вполне определенным типом или планом строения и все, что не укладывается в рамки этого типа, не есть данный вид. В основу разграничения видов кладутся морфологические отличия. Типологическая концепция с успехом применяется в минералогии, но совершенно неприемлема для биологических объектов, поскольку она рассматривает живые организмы как совокупность неодушевленных предметов.

Основа биологической концепции вида — критерий скрещиваемости. Вид — это группа особей, репродуктивно изолированная от других таких групп. Биологическая концепция вида представлена, в свою очередь, двумя концепциями: концепцией одномерного и многомерного видов.

Концепция одномерного вида рассматривает взаимоотношение двух популяций, сосуществующих друг с другом, не смешивающихся в одном и том же месте и в одно и то же время, то есть

симпатрические и синхронные популяции. Симпатрические популяции имеют резкие разрывы, отражающие обособленность видов. Таким образом, если в типологической концепции вид устанавливается на основании субъективно выбранных различий, то в концепции одномерного вида используются морфологические отличия, отражающие репродуктивную изоляцию данного вида от других.

В концепции многомерного вида (или концепции скрещивающихся популяций) вид рассматривается как группа популяций, фактически или потенциально скрещивающихся друг с другом. Данная концепция рассматривает пространственно разобщенные, или аллопатрические, популяции. Разобщенные в пространстве и времени популяции могут значительно отличаться друг от друга, хотя они и не изолированы репродуктивно. В данном случае мы имеем дело с видом, который представлен многими различными аллопатрическими популяциями.

Концепция многомерного вида наиболее полно отражает положение вещей в природе, однако в практической деятельности этой концепцией пользоваться крайне трудно. Все-таки вид Линнея и Джона Рея (одномерный вид) до сих пор занимает господствующее положение в зоологической систематике, во всяком случае в систематике насекомых.

ТРУДНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ВИДА

В эпоху господства типологической концепции вида существовала потрясающая путаница из-за субъективизма в оценке статуса вида. Видом называли каждую морфологически отличную популяцию, варианты полиморфизма, каждую географически изолированную популяцию и т.д. Казалось бы, что с введением в систематику биологической концепции вида все должно было встать на свои места. Однако возникли новые трудности, которые связаны со многими причинами.

Недостаток данных. Очень часто систематик затрудняется дать ответ, является ли его выборка отдельным видом или только пространственно-генетической группировкой внутри изменчивой популяции.

Бесполое размножение. Для видов, размножающихся бесполом путем или партеногенетически, неприменим критерий скрещиваемости. В данной группе организмов предлагают вернуться к морфологическому виду. Поскольку степень генетического различия ответственна как за репродуктивную изоляцию, так и за морфологические различия, такому подходу дается и некоторое биологическое оправдание.

Незавершенность видообразования. Существуют популяции, которые находятся на различных этапах формирования нового вида. Возникают ситуации, которые Э. Майр делит на шесть групп.

1. *Эволюционная непрерывность в пространстве и времени.* В данном случае существует репродуктивная изоляция географически удаленных популяций, хотя они и связаны непрерывным рядом скрещивающихся популяций. Среди насекомых имеются крайне демонстративные примеры такой репродуктивной изоляции.

2. *Возникновение репродуктивной изоляции без эквивалентных морфологических изменений.* Такие случаи, связанные с образованием так называемых видов-двойников, создают большие трудности практического характера. Первый случай обнаружения видов-двойников, когда Лансфилд описал различия между двумя расами *Drosophila pseudoobscura*, относят к 1929 году. В первом поколении от скрещивания рас А и В появились плодовитые самки и стерильные самцы, Y-хромосомы у мух этих рас различны. В 1944 году было установлено, что в природе эти расы сосуществуют на больших территориях не скрещиваясь, то есть ведут себя как настоящие виды. В последующем были обнаружены и некоторые морфологические различия между этими видами (*D. pseudoobscura* и *D. persimilis* имеют различия, правда мелкие, в строении груди, размерах крыльев и т.п.).

Виды-двойники встречаются довольно часто во всех группах животных, но наиболее широко они представлены среди насекомых. Существование видов-двойников укрепляет теоретическую базу биологической концепции вида и указывает на недостаток морфологической концепции. В то же время в практической таксономии выявить такие виды чрезвычайно сложно. Необходимо либо совершенствование методики диагноза, либо постановка эксперимента.

3. *Возникновение морфологических различий без репродуктивной изоляции.*

4. *Репродуктивная изоляция, основанная на биотопической разобщенности.* Наиболее часто встречается у позвоночных животных.

5. *Неполнота изолирующих механизмов.* Изолирующие механизмы — это биологические свойства индивидуумов, которые препятствуют скрещиванию между действительно или потенциально симпатрическими популяциями. Существует большое число разнообразных изолирующих механизмов, в основе которых лежат особенности строения, поведения и т.д. Изолирующие механизмы создаются постепенно и до определенного уровня обратимы.

6. *Достижение разными локальными популяциями различных уровней видообразования.*

Эти шесть типов явлений, описанных выше, представляют собой следствие постепенности обычного процесса видообразования. Во многих из описанных случаев установление видового статуса для данной популяции — задача трудная или вовсе невыполнимая.

ДВЕ ТЕОРИИ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Как уже упоминалось, одна из самых важных задач таксономии – построение классификации. Действительно, все разнообразие животного мира должно быть классифицировано таким образом, чтобы можно было по месту организма в системе извлечь о нем максимально возможную информацию.

Зоологическая классификация – это распределение животных по группам на основании их сходства и родства (в самом широком смысле последнего слова) – такое определение дает Э. Майр. Первые классификации были целиком типологическими. Группы выделялись на основании сходства. Еще до Ч. Дарвина говорили о низших и высших организмах, понимая под этим сложность организации, но не степень эволюционного развития. В литературе того периода можно встретить и слова “родственные группы”, но здесь также вкладывается лишь типологический смысл (группы сходного плана строения). Эмпирическая оценка признаков (большого количества признаков) приводила к созданию порой действительно естественных групп не только в типологическом плане, но и в эволюционном.

В последарвиновский период и вплоть до настоящего времени господствуют две теории зоологической классификации: кладизм и эволюционная систематика. Кладизм – теория, согласно которой организмы получают ранг и классифицируются исключительно в зависимости от “давности происхождения от общего предка”. Основные идеи кладизма (другое название – филогенетическая систематика) восходят к выдающемуся немецкому энтомологу и систематику В. Хеннигу, который, видя недостатки отдельных систематических школ, предложил свою стройную систему логических построений в биологической систематике. Кладизм с его методами стал одним из мощных инструментов познания в систематике и филогенетике. Принципы Хеннига сводятся в основном к следующему.

1. Классификация последовательно отождествляется с филогенией, точнее даже, с генеалогией.
2. Система представляется как иерархия дихотомического (надвое) деления групп, которые должны быть строго монофилетическими.
3. Порядок соподчинения групп (относительный ранг), определяется только временем их возникновения.

Статус категории, согласно теории Хеннига, зависит от положения точки ветвления на филогенетическом древе. Кладизм, учитывая ветвление, не принимает во внимание степень дивергенции, то есть темпы эволюционных преобразований. Эволюционное же родство обязательно должно включать оба эти момента. Наиболее демонстративным примером может служить приводимый Э. Майром

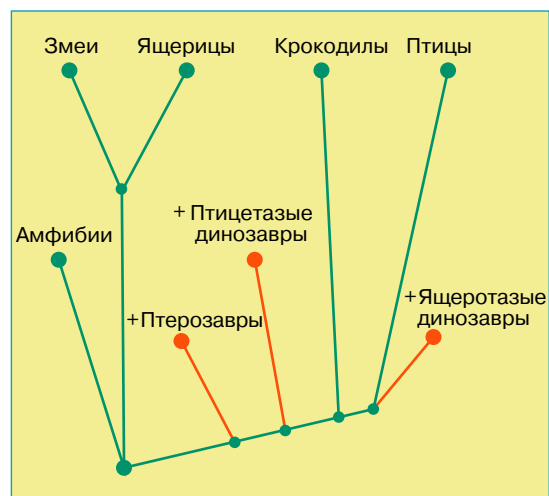


Рис. 1. Филогенетическое древо пресмыкающихся. Вымершие группы отмечены знаком +

случай с филогенетическим родством птиц, крокодилов, ящериц и змей (рис. 1).

Следуя кладистам, нужно объединить в один таксон крокодилов, птиц, ящеротазых динозавров и еще две вымершие группы, а пресмыкающихся противопоставить им как другой монофилетический таксон – таксон, происходящий от одной общей предковой группы. Хотя генеалогически крокодилы более близки к птицам, их все-таки необходимо объединять с рептилиями. Птицы настолько бурно эволюционировали, что их генотипы намного сильнее отличаются как от крокодилов, так и от других рептилий. Крокодилы и ящерицы, несомненно, сохранили гораздо больше общего. Именно генетическое родство указывает на существование двух четких таксонов: Aves и Reptilia. Если же формально придерживаться генеалогического родства, то совершенно различные группы окажутся в одном таксоне и прогностическая ценность классификации в значительной степени пострадает. Классификацию, видимо, нельзя сводить к филогении. Классификация основывается на филогении, но не является ее простой и слепой проекцией.

Другой пример, который демонстрирует точку зрения кладистов, с одной стороны, и представителей эволюционной систематики – с другой, также касается соотношения степени эволюционного преобразования и давности происхождения группы (рис. 2).

Таким образом, кладисты считают, что дивергенция представляет собой единственный исторический процесс, имеющий место в эволюции надвидовых групп организмов в природе, исключая различие в темпах эволюции. Далее кладисты считают, что можно определить ранг таксона, устанавливая точку ветвления на геологической временной

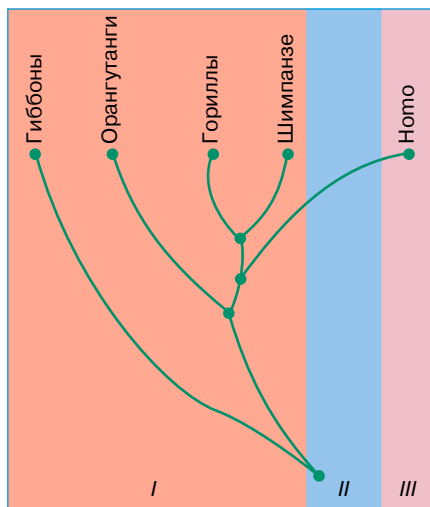


Рис. 2. Филогенетическое древо человекообразных обезьян и человека. Филогенетическая ветвь, приведшая к появлению человека, бурно эволюционирует и вторгается в совершенно новую адаптивную зону (зона гоминид III), отделенную от зоны человекообразных обезьян (I) свободной, незанятой зоной (II)

шкале. Таксоны в иерархии подчинены друг другу в соответствии с временной дистанцией между моментами их возникновения и настоящим временем. Положение точки ветвления на геологической временной шкале определяет ранг категории. Так, с точки зрения кладистов, на схеме (рис. 3) таксон $d + e$ является родом семейства f отряда g , несмотря на то что по своей организации таксон $d + e$ резко отличается от остальных. В то же время таксоны b и c ,

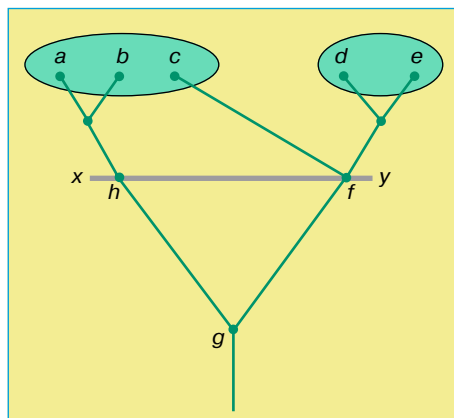


Рис. 3. Схема ветвления, иллюстрирующая различия во взглядах на классификацию таксонов $a - e$ между кладистами и эволюционными систематиками. Эллипсы на схеме объединяют таксоны в соответствии со взглядами эволюционных систематиков. Остальные обозначения см. в тексте

сходные по многим признакам, оказываются в различных семействах.

Систематик-эволюционист соглашается с кладистом, когда допускает, что обычно два таксона тем более сходны, чем позднее разошлись их филогенетические линии. Однако систематик-эволюционист, кроме того, должным образом учитывает в своей классификации любую неравную дивергенцию линий потомков. Сознательно игнорируя эти различия, кладист часто вынужден признавать таксоны, весьма неравноценные по своему значению.

Таксон $a + b + c$ (рис. 3) кладисты называют парафилетическим и считают его существование неправомерным, искусственным. Действительно ли такие таксоны искусственны? Казалось бы, да, если мы хотим получить максимум информации из системы, таксоны должны быть монофилетическими. Однако до уровня $x - y$ дивергенция еще не зашла очень далеко, и многие признаки у вновь возникшего таксона f появляются параллельно с признаками таксона h . Здесь имеется еще очень сходная генетическая программа, которая предполагает возможность параллельного развития. Таксон $d + e$ начинает бурно эволюционировать, занимая новую экологическую нишу. Генетическая программа резко изменяется и уже не сходна с сестринской. Если какая-либо дочерняя группа эволюционировала быстрее, чем другие родственные линии, не только можно, но и должно возвести ее в более высокий ранг, чем сестринские группы.

ПРОЦЕДУРА КЛАССИФИКАЦИИ

Виды, близкие по многим существенным признакам, но все же репродуктивно изолированные друг от друга, объединяются в роды. По мере ступенчатого расширения критериев сходства близкие между собой роды соединяются в семейства, семейства – в отряды, отряды – в классы, классы – в типы. Иерархическая структура этих таксонов должна указывать на степень филогенетического родства. В построенной таким образом естественной системе объединение видов в таксон высшего ранга свидетельствует о наличии у них общего предка в определенное геологическое время, причем, чем дальше от современности момент расхождения родственных форм, тем выше должен быть ранг охватывающей виды систематической категории.

Все таксоны рангом выше видового называются высшими таксонами. Объединение видов в высшие таксоны осуществляется в три этапа:

- 1) установление ближайших родичей вида;
- 2) отыскание разрывов, которые позволяют выделить группы видов и решить, какие из этих групп следует формально различать как отдельные роды;
- 3) сведение родов в группы таксонов все более высокого ранга и придание этим таксонам рангов

соответствующих категорий таксономической иерархии.

В свою очередь, объединение в группы может быть осуществлено следующими путями:

- 1) по невзвешенному фенетическому сходству;
- 2) выявление путем логики характера ветвления филогенетических линий;
- 3) по взвешенному фенетическому сходству.

Второй путь свойствен кладизму. При этом большое значение имеет установление примитивных (плезиоморфных) признаков и специализированных (апоморфных). На схеме (рис. 4) каждый из видов апоморфен по какому-либо признаку. *B* и *C* синапоморфны, следовательно, апоморфия, то есть отклонение от исходного плана строения, возникла у их общего предка *D*. Из этого следует, что общий предок *F* дивергировал сначала на *A* и *D*, последний позднее дал *B* и *C*. Важно подчеркнуть, что симплезиоморфия не может быть надежным ориентиром при объединении в группы. При установлении родства на основе взвешенного сходства (третий путь) сразу возникает проблема выбора признаков. Наибольшим доверием пользуются признаки с большим весом, то есть признаки, не подвергшиеся воздействию экологических сдвигов, коррелированные признаки, признаки, которым характерна низкая степень изменчивости. Доверие вызывают также сложные признаки и общие производные признаки (синапоморфные). К признакам с малым весом относятся моногенные или олигогенные признаки, регрессивные признаки и признаки, являющиеся результатом узкой специализации. Признаки, которым свойственна широкая изменчивость (например, трахейная система или жилкование в дистальной части крыла), мало пригодны для выявления сходства между таксонами.

Описанная выше процедура объединения таксонов в группы представляет собой важнейший этап

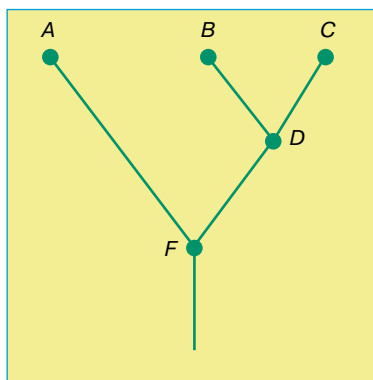


Рис. 4. Схема ветвления филогенетического древа, завершившегося образованием трех таксонов: *A*, *B* и *C*. Объяснения в тексте

филогенетического анализа. В целом филогенетический анализ заключается в решении двух тесно связанных, но все же различных вопросов. В первую очередь восстанавливаются особенности строения и биологии предка каждой из групп исследуемых таксонов, предполагаемых монофилетическими. На втором этапе выясняются родственные отношения членов этой группы, то есть определение последовательности ветвления филогенетического древа. В этом случае приходится сравнивать характер признаков, сближающих и различающих родственные группы.

При разграничении и распределении таксонов по рангам необходимо учитывать такие особенности, как обособленность, то есть величину разрыва между группами, измеряемую не просто в терминах фенетической дистанции, а в терминах биологической значимости. Необходимо помнить, что разрывы между таксонами — результат значительных событий в истории группы. Четко ограниченные высшие таксоны почти неизменно имеют вполне определенный экологический смысл. Различия в использовании условий среды и занимаемой адаптивной зоне обуславливают ширину и четкость разрыва между таксонами (см. рис. 2).

Заключительным этапом построения системы, итогом работы служит изображение родственных отношений между рассматриваемыми таксонами, при этом используется один из трех возможных способов (рис. 5). Фенограмма (рис. 5, *a*) удобна тем, что все рассматриваемые признаки делятся на пары, которые затем последовательно соединяются попарно на основании сходства признаков, а также в зависимости от вкусов автора. Несмотря на очевидную субъективность такого подхода, построение фенограмм полезно как первый этап оценки признаков. В кладограмме (рис. 5, *б*) основная нагрузка ложится на точки ветвления филогенетического древа, которые затем строго датируются на основании

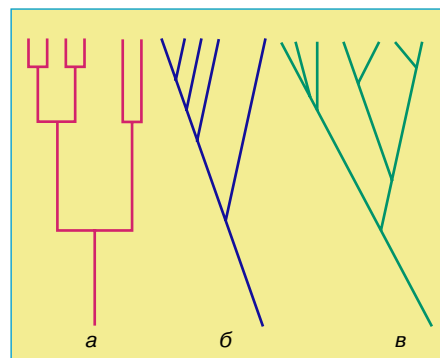


Рис. 5. Три различных способа изображения родственных отношений между рассматриваемыми таксонами: *a* — фенограмма, *б* — кладограмма, *в* — филограмма

палеонтологических данных. В данном случае ранг категории основывается на геологическом времени, когда предок того или иного таксона отошел от родительского ствола. В филограмме (рис. 5, в) в отличие от кладограммы различные углы отхождения ветвей от предковых линий отражают различную степень дивергенции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сама возможность построения иерархической классификации животных по различным уровням сходства объяснима лишь тем, что этажи этой системы отражают в той или иной степени близкое или отдаленное филогенетическое родство. В противоположность чисто типологическим классификациям (например, минералов или почтовых марок) система организмов априорно основана на процессах, свойственных живой природе. Именно в их выявлении состоит смысл таксономических исследований. Результаты такой работы можно представить в виде филогенетического древа, наглядно показывающего в наиболее удачных случаях не только генеалогическое родство, но и различную скорость эволюции групп. Обычно при изучении генеалогии таксонов получают древа, большинство разветвлений кото-

рых не доходит до современности, а заканчивается вымершими формами.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
2. *Майр Э.* Принципы и методы зоологической систематики. М.: Мир, 1971.
3. *Захваткин Ю.А.* Курс общей энтомологии. М.: Агропромиздат, 1986.
4. *Хордон Э., Венер Р.* Общая зоология. М.: Мир, 1989.
5. *Шаталкин А.И.* Биологическая систематика. М.: Изд-во МГУ, 1988.

* * *

Андрей Константинович Бродский, энтомолог, профессор кафедры общей экологии Санкт-Петербургского государственного университета. Основное направление научных интересов – изучение полета насекомых. Автор нескольких научных монографий, в том числе “Эволюция полета насекомых”.