
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ

Эволюция, система, филогения (к анализу взглядов С.В. Мейена)

И.А. Игнатъев

Геологический институт РАН, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7
ignatievia@mail.ru, ignatievia@ginras.ru

Со времен Ч.Дарвина и Э.Геккеля вопросы построения естественной системы и филогении организмов тесно связаны с теорией эволюции. При этом сама эта теория в лице господствующего селекционизма прошла путь от основанной на метафорах и аналогиях научной концепции у Ч.Дарвина до идеологии, т.е. совокупности научных мифов и верований в наше время. Эту «эволюцию эволюции» прекрасно показал Ю.В. Чайковский, открыто сопоставивший в этом отношении дарвинизм с марксизмом¹. Ненаучный характер дарвинизма признавал и такой известный критик К.Маркса, как основатель методологического фальсификационизма К.Р. Поппер.

Неудовлетворенность научной стороной традиционного дарвинизма привела к созданию так называемой «синтетической теории эволюции», которая, в терминах концепции ученика К.Р. Поппера И.Лакатоша, представляла собой «защитный пояс» теорий, вокруг селекционистского «ядра» исследовательской программы дарвинизма. И.Лакатош полагал, что развитие исследовательских программ происходит путем вырождения «защитной оболочки» за счет роста числа *ad hoc* гипотез. Пример дарвинизма показывает, что это более сложный процесс, связанный с догматической идеологизацией «ядра» и попытками формирования дочерних «ядер» в еще сохраняющем научный характер «защитном поясе» теорий.

В этой духовно-исторической ситуации вызывают интерес взгляды тех оппонентов селекционизма, которые к началу 1990-х годов смогли создать оригинальную исследовательскую программу познания эволюции органического разнообразия, названную Ю.В.Чайковским *эволюционной диатропикой*.

Одним из таких мыслителей был палеоботаник и эволюционист С.В.Мейен (1935–1987), взглядам которого на естественную систему и филогению посвящена настоящая работа.

* * *

Диатропика С.В. Мейена (сам он называл ее *типологией*) представляет собой общее учение о разнообразии организмов (как и любых природных объектов).

Ядро исследовательской программы диатропики состоит, с одной стороны, в выявлении свойств объектов, которым занимается такая область мыследеятельности, как *мерономия*, а с другой – в группировании объектов в систематические группы или таксоны, относящейся к сфере *таксономии*.

Мерономия выявляет строение (в широком смысле морфологию), функционирование (физиологию) и внешние системные связи (в широком смысле «экологию») объектов. С этой целью она расчленяет объекты на *мероны* – классы частей, функций и внешних связей.

Выясняется, что для всех членов любого таксона можно указать инвариантную для них совокупность меронов, называемую *архетипом*.

Поскольку полная характеристика архетипов и таксонов может быть дана лишь с учетом их становления, диатропика включает в себя онтогенетический и филогенетический аспекты.

Таксономия и мерономия взаимодополнительны. Выделение и изучение меронов требует хотя бы предварительного выделения таксонов и, в свою очередь, отражается на объеме и характеристике таксонов. К мерономии относятся все конкретные биологические дисциплины, результаты которых могут быть использованы в таксономии. С другой стороны, не зная таксономии организмов, нельзя обеспечить воспроизводимость результатов и определить допустимые

¹ Чайковский Ю.В. Феномен эволюции организмов в понимании С.В. Мейена // Эволюция флор в палеозое: сборник трудов. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 99–105.

пределы экстраполяции результатов, в том числе, мерномического свойства.

Отсюда вытекает основная задача диатропики: получить такие таксоны, состав которых бы не менялся при смене используемых признаков, иными словами *построить естественную систему*. Тогда по небольшой выборке можно было бы судить о всех членах таксона.

С.В. Мейен считал, что пока неясно, можно ли построить единую естественную систему организмов, или же необходимо параллельное существование нескольких независимых естественных систем, построенных по разным группам признаков.

Главная трудность построения естественной системы состоит в том, что степень выдержанности каждого признака как у таксонов, так и у меронов жестко не детерминирована. У отдельных представителей таксона или мерона может отсутствовать даже ведущий признак.

Поэтому построение естественной системы возможно лишь по *конгрегационному принципу* – путем апостериорного выявления статистически устойчивых сочетаний признаков и соответствующих группировок объектов или *конгрегаций*.

* * *

По образному выражению С.В. Мейена, «эволюцию можно определить как непредсказуемую траекторию в расширяющемся признаковом пространстве. Все предсказуемое в заданном признаковом пространстве тогда будет не эволюцией, а *преформированной трансформацией* (если использовать старые биологические понятия)».

В эволюционном процессе можно выделить два взаимодополнительных компонента – *номогенетический*, связанный с закономерным расширением признакового пространства и историческими изменениями биоразнообразия, и *тихогенетический*, отражающий случайность и непредсказуемость в конкретных филетических линиях.

Это двуединство эволюции ярко отражено в палеоботаническом материале. Весьма показательны примеры, даваемые древнейшими высшими растениями, чья морфологическая простота обеспечивает необходимую модельную чистоту.

* * *

Так, у древнейших (поздний силур) псилофитов рода *Cooksonia* были дихотомически ветвящиеся, гладкие стебли, лишенные вторичных тканей и достигавшие всего 6 см высоты. На концах осей располагались одиночные спорангии, по-видимому, не имевшие специализированных механизмов для раскрытия.

В палеогеографическом отношении куксонии обитали на двух разделенных океаном палеокон-

тинентах – Лавруссии и Гондване (в понятиях современной географии – от Великобритании до Восточной Австралии).

Представлять подобные формы в качестве эффективных R-стратегов нет оснований. Они обладали лишь некоторыми морфологическими особенностями, свойственными R-стратегам: мелкими размерами спорофита, вероятной кратковременностью его развития и быстротой достижения репродуктивной стадии. Но и только. Эти качества могли способствовать выживанию в условиях нарушенных или необжитых растениями близких к воде участков геохимических ландшафтов, но едва ли могли обеспечить эффективность дальних, тем более скачкообразных миграций, связанных с преодолением крупных морских акваторий. Таким образом, дизъюнкция реконструируемого ареала куксоний, скорее всего, связана с направленной, параллельной эволюцией.

* * *

Еще один яркий пример закономерного, номогенетического характера эволюции высших растений дают, на мой взгляд, планетарные макрофлористические зоны, выделенные для силура и девона американским палеоботаником Х.П. Бэнксом.

Для каждой из зон Х.П. Бэнкс смог указать совокупность морфологических черт, появляющихся впервые только у растений соответствующей зоны, причем у разных форм в разных местах Земли.

Например, растения самой нижней, охватывающей временной интервал от 406 до 395 млн лет, зоны *Cooksonia* характеризуются такими чертами, как:

- 1) мелкие размеры;
- 2) общая простота организации (в том числе слабая дифференцированность тела растения);
- 3) дихотомическое ветвление;
- 4) отсутствие листьев и корней;
- 5) терминальные спорангии, не образующие больших скоплений;
- 6) гомоспория;
- 7) тонкий (возможно, центральным) ксилемный пучок.

Для растений следующей зоны *Zosterophyllum*, охватывающей интервал от 395 до 380 млн лет, к признакам, характерным для растений зоны *Cooksonia*, добавляются:

- 1) боковые спорангии,
- 2) H-образное ветвление и, возможно,
- 3) экзархная ксилема.

У растений следующей зоны *Psilophyton*, соответствующей промежутку 380 до 370 млн лет:

- 1) ветвление становится более интенсивным и сложным;

2) путем перевершинивания возникает псевдомоноподальное ветвление, некоторые ветви оказывается возможным интерпретировать как боковые с детерминированным ростом;

3) появляются микрофиллы и ризомы;

4) корни по-прежнему отсутствуют за исключением структур, интерпретируемых как адвентивные корни у отдельных родов;

5) появляются адаксиальные спорангии, первые паразитные устьица, специализированные фертильные побеги с множественными спорангиями.

Вырисовывающаяся картина весьма напоминает представления о ходе эволюции, развивавшиеся Л.С. Бергом²: значительное количество, десятки тысяч первичных организмов развивались параллельно, испытывая конвергентно приблизительно одинаковые превращения и совершая этот процесс одни быстрее, другие медленнее. Развитие органического мира идет полифилетично и закономерно. Как проявляются эти закономерности, это мы видим, но почему они таковы, это пока скрыто от нас.

* * *

С.В. Мейен выявил на палеоботаническом материале ряд общих закономерностей эволюции высших растений, из которых упомяну лишь две, описанные им как «синтетические типы» и «транзитивный полиморфизм».

«Синтетическими типами» С.В. Мейен называл ископаемые таксоны, у которых комбинируются признаки, свойственные разным более молодым таксонам. Он обратил внимание на то, что, чем дальше вглубь геологической летописи, тем чаще встречаются такие таксоны и тем выше их ранг. Так, для неогена «синтетические» (по отношению к современным) типы представлены, в основном, родами и видами. Для позднего палеозоя нередки «синтетические» семейства, а в раннем палеозое «синтетические типы» можно встретить на уровне порядков и классов³.

² Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. – Пгд: Госиздат, 1922. – VIII+306 с.

³ Справедливости ради следует отметить, что феномен «синтетических типов» был открыт по крайней мере еще в начале прошлого столетия на палеозоологическом материале [Соболев Д.Н. Начала исторической биогенетики. – Б/м: Госиздат Украины, 1924. – С. 136, 137]. Они были названы «коллективными типами». Как пишет Д.Н. Соболев, «палеонтология может привести несколько примеров, когда древнейшие представители различных ветвей какой-либо крупной систематической группы организмов, обладая более примитивными признаками, ближе сходятся между собою, чем позднейшие представители, обнаруживая подчас как бы смешение признаков отдельных ветвей» [там же, с. 136].

С.В. Мейен предполагал, что «синтетические типы» могут обладать потенциалом сложности, дающим возможности быть постоянным генератором эволюционных новаций. По его словам, «предковые виды достаточно крупных таксонов не обязательно апостериорно везучие. В них может быть что-то иное с самого начала – иная организация генома. Те, кому они эту «априорную» везучесть передают, продолжают эстафету крупных новаций. Противоположность – персистенты, слепые ветви, как *Ginkgo*. Почему иначе от *Ginkgo* ничего не было с позднего мела?»

* * *

Феномен транзитивного (переходящего) полиморфизма состоит в том, что разнообразие предковой группы (таксона, популяции) воспроизводится в потомковой, причем малая доля может воспроизводить все. Известное еще во времена Ч.Дарвина на внутривидовом уровне, это явление, как показал С.В. Мейен, свойственно и высшим таксонам. В реальной эволюции многообразия предков переходит в разнообразие потомков. Задача эволюционной морфологии состоит в выяснении этого процесса с учетом постепенности или сальтационности преобразований признаков и частоты их встречаемости в ходе эволюции.

По представлениям С.В. Мейена, транзитивный полиморфизм, «синтетические типы» и «правило родственных отклонений» Н.П. Кренке⁴, являющиеся разными аспектами гомологических рядов Н.И. Вавилова, дают все наблюдаемое разнообразие в филогении.

* * *

Вслед за своим учителем А.А. Любищевым С.В. Мейен считал, что *естественная система в целом не изоморфна филогении*. В этом он был принципиальным оппонентом кладистики, основатель которой В.Хенниг полагал, что таксоны, обоснованные синапоморфиями, слагают систему изоморфную филогении и потому наиболее естественную и эффективную.

По мнению С.В. Мейена, кладисты необоснованно вводят дискретность в отношения между признаками и их состояниями. Полярность признаков экстраполируется на всю группу, хотя в действительности может варьировать в ее пределах. При этом не учитывается, что в условиях транзитивного полиморфизма лишается смысла само понятие полярности. Кладисты не учитывают регуляторность и латентность признаков,

⁴ Признак, наблюдающийся в качестве тератологического, может встречаться в качестве нормы у представителей родственного таксона.

тератологический материал и проявления связанного с ним «правила родственных отклонений», статистическую природу таксонов. Каким-то предковые группы явно персистируют, но при этом не выделяются в кладограммах. Это приводит к отрыву кладограмм от реальных филогенетических деревьев, причем вопрос о том, как строить последние, остается открытым.

Кладистика не различает моно- и политетические таксоны, необоснованно отождествляя политетику с парафилией.

В целом, кладизм не предлагает универсальных филогенетических методов выделения таксонов всех рангов. По существу, кладистика занимается интерпретацией таксонов, выделенных нефилогенетическими методами, и связанной с этим перестройкой системы на основе весьма упрощенных филогенетических допущений.

* * *

Будучи палеоботаником, С.В. Мейен хорошо представлял себе реальные трудности филогенетических исследований, сознавая, что порой эти трудности могут быть непреодолимы. Он призывал не обходить и не игнорировать их, а адекватно описывать сложившуюся ситуацию, четко фиксируя «белые пятна» в филогенетических связях и неясности положения в системе тех или иных таксонов.

Основным рабочим методом реконструкции филогений С.В. Мейен считал выяснение на палеонтологическом материале семофилогений наиболее важных в таксономическом отношении признаков. При этом большое значение придавалось критерию пространственно-временной, биогеографической локализации и преемственности изучаемых таксонов.

С.В. Мейен подчеркивал, что пока не изучена достаточно полная последовательность родов, точно привязанных к геохронологической шкале, не восстановлены хотя бы основные вехи реальной истории соответствующей группы, все рассуждения о ее филогенетических связях выглядят умозрительными, а потому мало интересными.

* * *

В 1984 году С.В. Мейен опубликовал систему голосеменных растений на уровне порядков и классов, оказавшуюся неожиданной для его единомышленников. Вместо «сетки», вытекающей из развивавшихся им представлений о статистической природе таксона, было представлено традиционное монофилетическое древо. В январе 1987 года, за два месяца до кончины, С.В. Мейен признался Ю.В. Чайковскому, что стал «самым ярким монофилистом». По его словам, оказалось, что когда знаешь весь материал, ветви склады-

ваются в дерево, пусть и не имеющее отношение к систематике. Ведь таксон нельзя познать, не поняв его становления.

Чтобы объяснить это противоречие, Ю.В. Чайковский предположил, что «филогения по Мейену» является как бы взглядом на эволюцию издали. Филогенетическая схема, как ей и положено, выглядит как «сеть», но отдельные ее части связаны слабо («сращений» между порядками, классами нет), схема их связей похожа на расходящиеся ветви. В рамках таксонов от порядка и выше филогению можно представить в виде древа. Напротив, виды, роды и семейства эволюционируют с широкой «транстрессией признаков».

Думается, однако, что монофилетизм выстроенной С.В. Мейеном филогении является в значительной мере артефактом, связанным, с одной стороны, с неполнотой палеонтологической летописи, а с другой – с построением системы по конгрегационному принципу.

Пользуясь понятиями, введенными К.-Э. фон Бэрмом, можно сказать, что палеоботанические таксоны уровня родов и семейств состоят из небольшого «ядра» относительно полно реконструированных, близко сходных, соответственно, видов и родов, окруженного широкой «периферией» формальных таксонов или паратаксонов, сближаемых с более естественными таксонами «ядра» по отдельным признакам. Тем самым создается *искусственная монотетичность* таксонов, переходящая на уровень порядков и семейств.

Как уже отмечалось, многие порядки системы голосеменных С.В. Мейена, по всей видимости, не являются монофилетическими. Таковы, например, кордаитантовые (Cordaitanthales). До сих пор нет убедительных подтверждений того, что ангарские кордаиты, относящиеся к эндемичным семействам Ruffloriaceae и Vojnovskyaceae, произошли от одних предков с классическими европейскими и североамериканскими кордаитами (сем. Cordaitanthaceae). Имеющиеся материалы скорее свидетельствуют об обратном.

Естественно, чем выше ранг таксонов, тем уже список тех логических «*differentia specifica*», которые составляют их диагноз и подбираются таким образом, чтобы они не повторялись у одноранговых единиц. Иначе иерархия начнет разваливаться. Если находятся «синтетические типы», нарушающие принятую диагностику порядков и классов, от них немедленно избавляются, или путем замалчивания, как это было с праголо-семенными, или выделяя в новые единицы высокого ранга. Например, у плауновидного *Takhtajanodoxa* из пермо-триаса Сибири обнаружился нетипичный для представителей указанного

класса рассеченный проводящий цилиндр. Род был немедленно выделен в отдельный порядок.

Представляется, что с учетом перечисленных моментов, изображение филогении голосеменных все же должно представлять собой не дерево, а сложное переплетение установленных на основе конкретного палеонтологического материала семофилогений, показывающее становление основных архетипов.

* * *

В заключение несколько слов о теории эволюции.

До последних дней жизни С.В. Мейен размышлял об общей эволюционной теории и с горечью, усугубленной смертельной болезнью, признавал, что она не выстраивается. Слишком многое оставалось неясным, а силы ученого катастрофически таяли...

По сохранившимся заметкам (некоторые из них опубликованы)⁵, можно представить себе контуры той общей теории эволюции, которые рисовались С.В. Мейену.

Он называл эту теорию *политетической*, имея в виду соединение в ней частных концепций, отвечающих разным составляющим и условиям протекания эволюционного процесса. Компонентами этой теории, писал он, «будут частные теории эволюции, вырабатываемые по разным таксономическим и мерономическим компонентам органического мира, для разных этапов эволюции в каждом из этих компонентом и для разных экосистем. Нынешние теории эволюции строятся преимущественно для многоклеточных животных, для некоторых растений умеренных зон, для соответствующих экосистем. В тропиках многое может быть иначе. <...> Подмена политетического подхода монотетическим возможна лишь на уровне действительно универсальных механизмов. Но неизвестно, как эту универсальность устанавливать»⁶.

Одна из задач виделась С.В. Мейену в том, чтобы, как он говорил, «скрестить» макроэволюцию в тропиках – «тепличную» макроэволюцию – с эволюцией синтетических типов, транзитив-

ным полиморфизмом, правилом Кренке и другими изученными им закономерностями⁷.

Ярко выраженный логико-интуитивный интроверт, С.В. Мейен предвидел результат этого «скрещивания» и оставил о нем следующую запись: «Вероятно, так: «тепличный» этап создает первичный полиморфный пул с «нейтральными» намерениями. Дальше стабилизирующий отбор выщепляет оппортунистические модальности для импотентных в макроэволюционном смысле экосистем. Чем больше степень этой импотенции, тем в большей степени эволюция идет по Шишкину, Майру и кому угодно (сюда же Стеббинс, Грант, Шмальгаузен). В этом и заключается географо-экосистемная политетика эволюции. Со всем этим хорошо согласуются нейтралистские взгляды Кимуры и Ко.

В рамках политетической теории вопрос ставится не так: «Какая из предложенных эволюционных теорий верна?», а так: «В каких областях органического мира верна та или иная теория эволюции?».

Тогда мы приходим к подлинному синтезу. Соответственно, если раньше фальсификации претендовали на уничтожение теорий, то теперь они должны быть ориентированы на установление граничных условий теорий, на их ограничение»⁸.

Указанному «скрещиванию» теорий посвящена одна из последних статей С.В. Мейена «География макроэволюции у высших растений»⁹. Согласно сформулированной в ней концепции «фитоспединга», основные макроэволюционные события носят селективно нейтральный характер и происходят во влажных тропиках. Оттуда эволюционно продвинутые таксоны расселяются в эпохи потеплений в умеренные широты, где при последующем похолодании либо вымирают, либо сохраняются, эволюционируя в очень узких таксономических рамках. Внетропические биоты в макроэволюционном отношении дают мало или почти ничего.

⁷ Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики // Эволюция флор в палеозое. Сб. научн. тр. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 127.

⁸ Там же.

⁹ Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48. – №3. – С. 291–309.

⁵ Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики // Эволюция флор в палеозое. Сб. научн. тр. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 106–135.

⁶ Там же. С. 126.