

Сравнение принципов систематики ископаемых и современных организмов¹

С.В. Мейен

Каждый, кому доводилось проводить обширные исследования по систематике ископаемых организмов, знает, какая это трудная работа. Начинаящий палеонтолог быстро сталкивается с трудностями и сначала уповает на помощь «мэтров», которым приносит показать свой материал. Неожиданно он обнаруживает, что стоящие перед ним трудности беспокоят «мэтров» не меньше. Они тоже не могут решить, как разграничить виды и роды, куда поместить непонятные аберрантные формы. Нередко преимущество многоопытного палеонтолога-систематика заключается лишь в том, что он легче идет на условные решения, спокойнее относится к трудностям. Правда, иногда он обращает внимание ученика на какие-то детали строения ископаемого или даже на второстепенные обстоятельства (вроде сопутствующих таксонов, стратиграфической, географической или фацальной приуроченности), которые никогда не упоминаются в опубликованных работах и, скорее, напоминают секреты мастера, чем компонент научной технологии. Вот лишь некоторые примеры вышесказанного.

Палеонтологи знают, что конхостраки относятся к членистоногим, а двустворки – к моллюскам. Таксономическая дистанция между теми и другими столь велика, что трудно даже сказать, что между ними общего. На практике же начинающий палеонтолог может легко ошибиться и принять раковины конхострак за раковины двустворок. Опытный палеонтолог и смотреть не станет, есть ли у данной раковины замок или иные признаки двустворок. Он, скорее, обратит внимание на резкость линий нарастания, уплотненность створок или просто будет исходить из того, что перед ним, скажем, род *Leaia*, который, как известно, относится к конхостракам.

Разница между хвойными и плауновидными тоже очень велика. Однако если на отпечатках не сохранилась кутикула, то отличить облиственные побеги плауновидных от хвойных непросто. Найдя в скоплении таких побегов много мега-

спор, палеоботаник получит серьезный довод в пользу того, что данные остатки относятся к плауновидным. Разумеется, ни в одном курсе палеоботаники начинающий исследователь не найдет такой подсказки.

Для систематики пыльцы с мешками перво-степенное значение имеет количество мешков. В палинологических комплексах с резко преобладающей двумешковой пыльцой можно встретить исключительно редкие одномешковые зерна, которые по тонкой структуре мешков и тела очень сходны с встречающейся здесь же двумешковой пыльцой, и которые формально нужно отнести к какому-либо роду одномешковой пыльцы. Неопытный или чрезмерно педантичный палинолог так и поступит. Опытный же и не слишком педантичный палинолог примет во внимание, что в микроспорангиях голосеменных, нормально имеющих двумешковую пыльцу, изредка встречаются аберрантные одномешковые зерна. С этой точки зрения он и будет рассматривать найденное единичное одномешковое зерно, оставив его без определения. В палинологических руководствах подобные решения не оговорены.

Описанные случаи столь часты в практике палеонтологической систематики, что к ней порой относятся как к искусству дегустатора, которым овладевают за долгие годы и которое передают от учителя к ученику, а не как к строго научной работе. Вполне понятны стремления поставить палеонтологическую систематику на более прочную основу за счет более точной диагностики, а также формализации и математизации таксономической работы. Однако удельный вес таксономической работы, проводимой с помощью средств формализации и математизации, очень невелик (если не считать формализацией введение в описание простейшей буквенной символики, а математизацией – таблицы измерений, не обработанные математически).

Это можно связать как с инертностью палеонтологов, привыкших работать по старинке,

¹ Печатается по изданию: Математика и ЭВМ в палеонтологии. – Кишинёв: Штиинца, 1983. – С. 10–27. С учетом рукописной правки и вставок, сделанных автором на принадлежавшем ему экземпляре книги. Вставки выделены квадратными скобками.

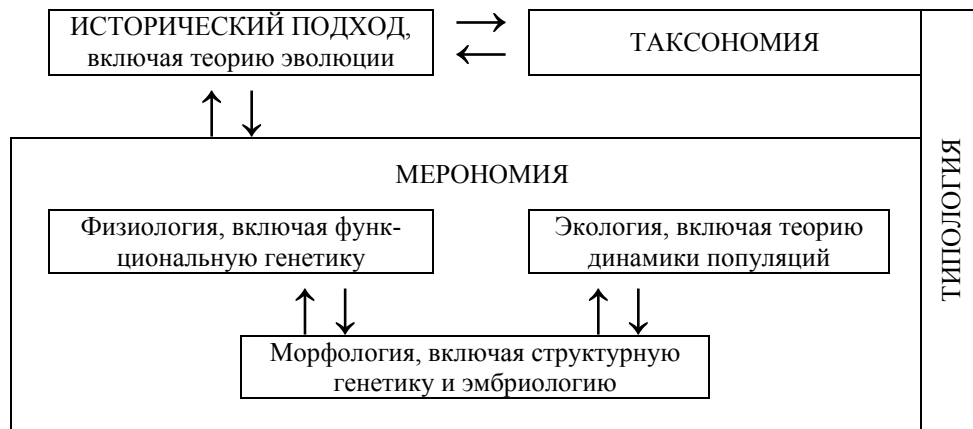


Рисунок. Структура типологии организмов. Встречными стрелками показана обратная связь между разделами типологии. «Исторический подход» входит в качестве компонента в каждый из разделов

так и с тем, что в ходе формализации и математизации утрачиваются важные и необходимые компоненты палеонтологической таксономической работы. По крайней мере, некоторые из этих компонентов ускользают и от внимания авторов руководств по принципам биологической систематики, что будет показано в дальнейшем. Имеются в виду прежде всего следующие компоненты: 1) соотношение веса и самостоятельности признаков; 2) роль типологических экстраполяций в систематике; 3) принцип монотопных выборок; 4) статистическая природа индивида, мерона и таксона.

Основные понятия типологии. В работах по теории систематики обычно явно или неявно подразумевается, что нам уже известны признаки организмов, и потому остается лишь сгруппировать индивиды в таксоны. На практике так бывает лишь в чисто определительской работе и при хорошо разработанной систематике группы. Имея дело с плохо или вовсе не изученной группой, систематик не может сразу отобрать значимые признаки, а затем лишь раскладывать индивиды по «кучкам» в соответствии с этими признаками. Таксономическое исследование идет параллельно с морфологическим. Все время «всплывают» новые, ранее не учтенные признаки, отчего приходится неоднократно возвращаться к уже просмотренным экземплярам. Признаки, которые сначала казались устойчивыми, начинают флюктуировать, и вместо них приходится искать другие. Слово «искать» в последней фразе и означает вмешательство морфологии в систематику. Ведь речь идет часто именно о поиске, а не просто о выборе уже известных признаков.

Была предпринята попытка учесть в теории систематики это вмешательство морфологиче-

ских исследований в таксономические [Мейен, 1977, 1978б; Мейен, Шрейдер, 1976; Раскина и др., 1976; Чебанов, 1977]. Строго говоря, речь идет не только о морфологических, но и любых других исследованиях, где фигурируют признаковое пространство и распределение признаков по индивидам. Обобщенную дисциплину, ответственную за эти операции, предложено называть *мерономией*. Она расчленяет объект на части, классифицирует части (т.е. гомологизирует) на классы (*мероны*), которые составляет в структуру (*архетип*), инвариантную для представителей данного таксона. Под частями необязательно понимать лишь морфологические составляющие индивидов. Это могут быть физиологические и экологические свойства организмов. Соответственно архетип включает в себя не только морфологические, но также физиологические и экологические мероны.

Таксономия и мерономия в сумме составляют *типологию* [Мейен, 1978б], структура которой представлена на рисунке. Заметим, что слово «типология» в своем первоначальном смысле как раз и обозначает деление организмов на таксоны, и что каждому таксону свойствен определенный морфологический тип (архетип), позднее дополненный физиологической и экологической характеристиками. Если так трактовать типологию, что кажется вполне оправданным, то ставшие традиционными противопоставления типологического подхода «биологическому» или эволюционному теряют смысл (подробнее см. [Мейен, 1978б]).

Самостоятельные и несамостоятельные признаки. Известно, что к числу наиболее важных таксономических признаков относится обладание клеточным ядром с ядерной мембраной и хромосомами. По этому признаку организмы

делятся на прокариоты и эукариоты. Тем не менее на практике можно увидеть ядро лишь у очень немногих организмов (признаки ядра учитываются в систематике некоторых водорослей, например зигнемовых, и в немногих других случаях, постоянно они учитываются только в кариосистематике). Большинство палеонтологов видели хромосомы лишь на книжных иллюстрациях. Точно так же важным таксономическим признаком человека является строение его головного мозга. Однако никто из антропологов не видел у себя самого не только мозга, но и многих других весьма важных таксономических признаков (строения скелета, легких, печени и др.). Совершенно та же ситуация и в типологии других объектов. Мы знаем химические свойства и кристаллическую структуру алмаза. Именно они положены в основу минералогического диагноза алмаза. Все знаменитые алмазы (и бриллианты) – «Шах», «Орел», «Кохинур» и др. – наверное, испытывались на некоторые диагностические признаки, в числе которых не было самых важных. Никто не подвергал их химическому и рентгеноструктурному анализу, не сомневаясь в то же время, что это алмазы.

Подобных примеров много. Оказывается, многие таксономические признаки, в том числе важнейшие, наиболее весомые, вовсе не изучаются у большинства объектов и в то же время уверенно приписываются им. Можно протестовать против этой практики, но едва ли удастся предложить ей разумную альтернативу. А пока согласимся с тем, что некоторые весомые признаки, даже решающие с точки зрения новейшей систематики, могут наблюдаться лишь в исключительных случаях, а обычно их присутствие постулируется. Такие постулируемые признаки назовем *несамостоятельными*, а действительно наблюдаемые признаки – *самостоятельными*. По-видимому, не существует признаков, которые неизменно самостоятельны или несамостоятельны. Каждый признак может быть или тем, или другим в зависимости от детальности и целей таксономического исследования.

О присутствии весомых несамостоятельных признаков обычно приходится заключать по комплексу других, менее весомых, но самостоятельных признаков при условии, что все эти признаки (обоих типов) входят в некий комплекс (*синдром*), достаточно устойчивый в пределах данного таксона. Каждый из признаков может выходить у отдельных объектов из синдрома (бывают черные непрозрачные алмазы и белые вороны).

Возможность делать заключение о присутствии несамостоятельных признаков по самостоя-

тельным свидетельствует о неслучайности синдромов, то есть об их закономерности. Отсюда дедукция ведет к проблеме естественной таксономии и естественной мерономии. Возможность выхода любого признака из синдрома свидетельствует о том, что закономерность синдромов имеет не жесткий, а статистический характер. Отсюда дедукция ведет к проблеме статистической природы естественных таксонов и меронов, а также к вероятностному характеру всех таксономических и мерономических (т.е. вообще типологических) утверждений [Мейен, 1978б].

Типологические экстраполяции. Любое типологическое исследование основывается на определенных правилах выборки. Мы не изучаем всю популяцию, а делаем выборку, которую подвергаем детальному изучению. Его результаты экстраполируются на всю популяцию. Из этой выборки первого порядка делаются выборки следующих порядков. Так, какие-то экземпляры подвергаются анатомическому изучению и могут быть расшлифованы. Другая часть экземпляров может быть изучена химическими методами (например, для извлечения спор из минерализованных спорангиев). Далеко не всегда можно применить весь комплекс палеонтологической (или биологической) техники к одному экземпляру. Даже использование одного технического приема может потребовать для исследования нескольких экземпляров. Например, если мы хотим получить большую серию поперечных сечений одиночного коралла, то для полной серии продольных сечений придется брать другой экземпляр. Изучив на серии пришлифовок ручной аппарат брахиоподы, мы лишимся возможности сделать из этого же экземпляра шлиф для исследования микроструктуры раковины.

Сложные технические приемы применяются не для того, чтобы приписать полученный результат единичным изученным экземплярам. Приходится экстраполировать изученные важные признаки на прочие экземпляры, причем эти признаки становятся несамостоятельными.

Та же ситуация возникает и при мерономических исследованиях. Здесь тоже делаются выборки первого, второго и следующих порядков. Обнаружив крупный ствол древесины, палеоботаник ограничится изготовлением трех типов шлифов (радиального, тангентального и поперечного),готавливаемых из небольших кусочков ствола. На радиальных шлифах наблюдают поры полей перекреста и радиальных стенок трахеид, на тангентальных – смоляные ходы и высоту сердцевинных лучей, на поперечных – слои прироста и т.д. Затем все эти данные экстрапо-

лируются на весь ствол. Палеозоолог делает выборочные шлифы из колонии коралла или мшанки. Исследователь строматолитов изучает тип нарастания и общий облик постройки на серии пластинок (метод графического препарирования И.Н. Крылова), а микроструктуру – на отдельно изготовленных шлифах.

Онтогенетические исследования в палеонтологии сплошь и рядом приходится проводить на множестве индивидов, каждый из которых интерпретируется как отдельная онтогенетическая стадия. Так изучается, например, онтогенез трилобитов, панцири которых, естественно, не несут следов предыдущих онтогенетических стадий, поскольку панцири их, как считают, сбрасывались при линьке, как у многих членистоногих. Полученные данные тоже экстраполируются на всех представителей изучавшегося таксона. Здесь признаки онтогенеза, по существу, не наблюдаются, а дедуцируются из сравнения множества особей. Это, пожалуй, наиболее яркий пример несамостоятельности важного таксономического признака.

Обычно экстраполяции обоих типов – таксономические (с отдельных особей на весь вид) и мерономические (с отдельных частей на весь мерон), осуществляются одновременно. Поэтому разумнее говорить об общем принципе типологических (таксономических и мерономических) экстраполяций, без которых немыслима систематика, как палеонтологическая, так и любая иная.

В литературе по теории систематики типологические экстраполяции косвенно подразумеваются, когда рассматриваются правила выборки и обработки наблюдений. Но мерономическая компонента типологических экстраполяций при этом опускается. Она обсуждается лишь тогда, когда надо дать рекомендации по отбору частей на изготовление шлифов, пришлифовок, препаратов и т.п. При этом такие рекомендации имеют технический характер и не рассматриваются как важный компонент теории.

Нетрудно догадаться, что суждение о ненаблюдавшихся несамостоятельных признаках по наблюдавшимся, о чем шла речь в предыдущем разделе, – лишь частный случай типологических экстраполяций.

Заметим, что правила и виды типологических экстраполяций остаются невыявленными и неформализованными. Поэтому они пока не поддаются и математизации. Отсюда, в частности, и невысокая продуктивность математических методов в систематике.

Принцип монотонных выборок. К числу несамостоятельных признаков почти всех ископае-

мых организмов принадлежит свойство интерфертильности особей, принадлежащих одному виду. Захороненных при копуляции животных как будто до сих пор неизвестно. Имеются данные о бесполом размножении (например, почкование у кораллов). Некоторые фазы полового процесса известны у растений (проросшая пыльца в семязачатке птеридосперма *Callospermation*), многочисленные находки непроросшей пыльцы в семязачатках многих ископаемых голосеменных; предполагаемое чередование поколений у *Rhynia*. Все эти данные играют некоторую роль в систематике, позволяя, в частности, соотносить форм-роды, выделяемые по пыльце и макрофоссилиям. В остальном ничего нельзя сказать о репродуктивной изоляции у ископаемых форм, то есть отсутствует крайне важный видовой критерий.

Надо заметить, что в систематике современных организмов репродуктивная изоляция и совместимость чаще всего относятся к несамостоятельным признакам. О них часто судят не по наблюдениям скрещиваний, а по косвенным свидетельствам. Вывод о межвидовых скрещиваниях делают, находя особей с трансгрессирующими признаками обоих видов. О репродуктивной изоляции заключают по отсутствию переходных форм, размежеванию экологических ниш и (или) географических ареалов. Такие возможности, хотя и более ограниченные, есть и у палеонтолога. В этом, в частности, и состоит смысл приложения географического и стратиграфического критериев видовой и надвидовой обособленности палеопопуляций.

Против обоих критериев было выдвинуто немало возражений. Указывалось, что приложение стратиграфического и географического критериев к таксономии приводит к логическому кругу, поскольку сначала мы обособляем таксон по этим критериям, а потом используем тот же таксон для стратиграфических и биогеографических построений. Думается, что эти высказывания справедливы лишь тогда, когда стратиграфическая и географическая обособленность не подкрепляются пусть мелкими, но хорошо прослеживаемыми самостоятельными признаками.

В палеонтологии стратиграфический и географический критерии могут (и должны) применяться совместно, что ведет к *принципу монотонных выборок* (ранее называвшихся *монотонными рядами*; см. [Мейен, 1970]). Смысл их состоит в следующем предположении: в одном захоронении или в стратиграфически и географически сближенных захоронениях больше вероятность того, что формы, близкие по самостоятельным признакам, представляют организмы,

обладавшие общими несамостоятельными и весомыми признаками, в том числе и репродуктивной совместимостью. Устанавливая в монотопной выборке постепенные переходы между формами, резко различающимися по какому-либо признаку, интерпретируем эти различия как внутривидовые. Примерно такой же смысл имеют так называемые «биозаписи» (biorecords) Н.Хьюза [Hughes, 1970], нацеленные на отказ от традиционной видовой систематики и максимальный учет полиморфизма в выборках.

В общем, опытные палеонтологи так всегда и поступают, хотя порой приходится сталкиваться и с противоположным подходом, когда малейшие различия в деталях служат для обоснования множества видов одного рода в одном захоронении. То же происходит часто и в определительской работе. Собранные в одном захоронении экземпляры порознь сравнивают с имеющимися в литературе таксонами и относят к разным таксонам даже в тех случаях, когда в данном захоронении имеется постепенный переход между формами, до того считавшимися представителями разных таксонов. Такая практика при установлении видов ведет к их бесконечному дроблению, а при определении видов – к канонизации когда-то установленного диапазона внутривидовой изменчивости.

И тот, и другой подходы нет оснований осуждать. Исследователь волен выделять и определять таксоны, в том числе виды, так, как он считает правильным. Все же заметим, что игнорирование принципа монотопных выборок лишает исследователя возможности выявлять внутривидовую изменчивость или корректировать ранее сложившиеся представления о ней. Изучение современных организмов убеждает, что внутривидовая изменчивость свойственна им всем. Поэтому нет особых оснований считать, что ее не было. С другой стороны, существующие взгляды на конкретный диапазон изменчивости могли сложиться на худшем материале, чем тот, который надо определить.

Можно назвать случаи, когда удавалось показать справедливость принципа монотопных выборок и несостоятельность практики выделения очень мелких видов и сведения к минимуму внутривидовой изменчивости. Например, систематика верхнепалеозойских кордаитов Сибири долго строилась на таких признаках, как пропорции, форма и размеры листа, густота и степень расхождения жилок к краям. К началу 1960-х годов было выделено несколько десятков видов, различающихся только этими признаками. Часто в одном захоронении устанавливалось множество видов. Изучение монотопных выборок приво-

дило к совершенно иной систематике. Выявлялось ведущее значение для систематики микроструктуры поверхности листа и строения его основания. Вывод по монотопным выборкам полностью подтвердился, когда были найдены облиственные побеги. Листья одного побега по традиционным систематическим признакам следовало бы относить к разным видам, но они попадали в один вид, установленный с помощью монотопных выборок [Мейен, 1970].

Известно, что в палеоботанике извечно стоит проблема воссоединения частей (листьев, семян, пыльцы и т.д.), обычно встречающихся дисперсно. Анализ монотопных выборок часто помогает устанавливать прижизненные связи частей. Разумеется, простое сонахождение разных частей в одном захоронении не доказывает их прижизненной связи. Скорее, это служит подсказкой, побуждает внимательно изучить постоянно ассоциирующиеся части. В 1930-х годах Т.М. Гаррис выдвинул следующее общее правило. Если в захоронениях встречаются определенные фруктификации (органы размножения), то хотя бы какие-то листья, известные в том же захоронении, при жизни ассоциировали с этими фруктификациями (т.е. принадлежали тем же растениям). Последующие исследования дали множество подтверждений этому правилу, когда удавалось подкрепить прижизненную ассоциацию частей изучением кутикулы, спор в спорангиях и пыльцевых камерах и т.д. (подробнее см. [Красилов, 1972]).

Статистическая природа индивида, таксона и мерона. Сталкиваясь с трудностями в разграничении видов, начинающий исследователь обычно надеется решить задачу увеличением выборки, что приводит к обратному результату: границы между видами расплываются еще сильнее, все яснее проявляется параллелизм во внутривидовой изменчивости. Обычно границы между видами легко проводятся тогда, когда видов в роде мало, по крайней мере в данном регионе.

Не вполне четкие границы между таксонами были известны еще основоположникам современной систематики организмов. С появлением эволюционного учения этот феномен стали рассматривать как свидетельство незавершенной дивергенции между таксонами. Именно так его пояснял Ч.Дарвин в работе о происхождении видов. Он же отметил повторяющуюся («аналогическую») изменчивость разных таксонов, известную до него и в 1920 году положенную в основу «закона гомологических рядов наследственной изменчивости» Н.И. Вавилова [1967].

Чаще всего смысл «гомологических рядов» видели в том, что от одного вида к другому по-

вторяются признаки разновидностей. Находили также сходство видов, принадлежащих к разным родам. Н.И. Вавилов считал проявлением «гомологических рядов» альбинизм, карликовость, гигантизм и другие признаки, независимо возникающие на более далекой таксономической дистанции. Интерес «гомологических рядов» не только в том, что в разных таксонах появляются одинаковые модификации какого-то признака, а в том, что эти повторяющиеся модификации могут быть одинаково упорядочены. Впервые на этот факт обратил внимание Н.П. Кренке [1933–1935], связавший одинаковую упорядоченность полиформизма в разных таксонах с законами формообразования. Эти законы или, лучше сказать, закономерности формообразования особенно полно иллюстрировались на расчленении листовых пластинок высших растений [Кренке, 1933–1935; Meyen, 1973], где в разных таксонах можно видеть одинаковые переходы между простыми, перистыми, пальчатыми и иначе расчлененными листьями.

Такие повторяющиеся, одинаково упорядоченные ряды форм сначала были названы «повторными полиморфическими множествами» (RPS, [Meyen, 1973]), а затем «рефренами» [Мейен, 1978б]. Упорядочивая члены «гомологических рядов» Вавилова по какому-либо правилу, можно свести их в рефрены.

Н.И. Вавилов различал признаки, подверженные изменчивости и складывающиеся в ряды, и признаки, не изменяющиеся в пределах таксона, – *радикалы*. Тем самым радикал обратился в некую неизменную сущность таксона. Различие в радикалах и отражено в дискретности таксонов.

Такое разбиение признаков на принадлежащие радикалам и рефренам более или менее удерживается лишь при относительно небольших выборках и при отбрасывании так называемой *тератологической* («уродливой») изменчивости. Если брать крупные выборки, исчисляющиеся многими тысячами экземпляров, и не отбрасывать тераты, то удастся выявить изменчивость и признаков радикала. Заметим, что тераты, повторяющие признаки форм, которые считаются предковыми, обычно относят к *атавизмам*.

В общем, систематики не привыкли относиться всерьез к тератам, в том числе и атавизмам. В таких экземплярах в лучшем случае видят средство для уточнения гомологии или реконструкции предков. Для решения многих практических вопросов, например, при составлении полевых атласов руководящих ископаемых или определителей отбрасывание тератов не только полезно, но и необходимо. В подобных изданиях откло-

нения от нормы учитываются лишь тогда, когда они захватывают заметный процент особей.

В теоретических работах по систематике или при детальном исследовании таксонов доля отклоняющихся особей не имеет значения. Тераты должны рассматриваться наравне с нормальными формами, тем более что это позволяет установить важные таксономические закономерности. Н.П. Кренке [1933–1935] отметил, что признаки, являющиеся редким отклонением (т.е. уродством) в одном таксоне, становятся нормой в другом, чаще всего близкородственном. Это явление, названное им «законом родственных отклонений», позднее получило название «правило Кренке» [Мейен, 1978б; Meyen, 1973]. Поскольку признаки, редко подверженные изменчивости, имеют особое таксономическое значение, легко понять, что тератологическая изменчивость как раз и приходится в большинстве случаев на признаки радикала. Нетрудно догадаться, что правило Кренке, во-первых, лишает радикал статуса неизменной сущности таксона и, во-вторых, подчиняет его определенным рефренам. Разница между таксонами, у которых признаки радикала следуют правилу Кренке, становится статистической.

При обосновании «закона родственных отклонений» Кренке иллюстрировал его многочисленными примерами. Позднее были приведены дополнительные примеры [Meyen, 1973]. Есть серьезные основания считать правило Кренке универсальным. К этому выводу приводит сравнение тератологической изменчивости растений, суммированной в обширной сводке Пенцига [Penzig, 1921, 1922], с нормальными признаками близких таксонов. К этому можно добавить, что формы, являющиеся тератами у диких форм, становятся нормой в культуре. Давно известно ([Bergdolt, 1932], цит. по [Troll, 1937]), что при введении растений в культуру резко и быстро усиливается диапазон их изменчивости, причем возрастает частота форм, исключительно редких в диком состоянии. Появляются признаки, в норме свойственные другим видам. Интересно также, что признаки, являющиеся тератологическими у видов, обитающих в умеренном климате, становятся нормой у тропических видов.

В зависимости от того, какой признак стал тератологическим, данный вид можно связать с помощью правила Кренке с разными видами. Уже по этой причине нельзя видеть в тератах прямое свидетельство филогенетической связи между такими видами. Поэтому атавизмы есть лишь частный случай правила Кренке. Беря поочередно разные тератологические и вообще «рефрено-образующие» признаки, можно связать таксоны в сложные решетки. При этом тераты

могут связывать с помощью правила Кренке весьма удаленные таксоны. Например, у многих хвойных обнаружены тератологические обополюе стробилы. В норме обополюе стробилы хвойных неизвестны, и правило Кренке ведет от хвойных к покрытосеменным или к покровосеменным, то есть в другой класс или даже отдел (в зависимости от принимаемой системы высших растений).

Кажется правомерным подводить под правило Кренке не только редкие выражения внутривидовой изменчивости, но и отклоняющиеся виды рода, если они обнаруживают близость по каким-то признакам к большинству видов другого рода. Так же можно интерпретировать отклоняющиеся роды семейства, отклоняющиеся семейства отряда (порядка) и т.д. Если согласиться с этой мыслью, то статистической природой могут быть наделены таксоны всех рангов [Meуen, 1973].

Тогда типологию организмов можно будет представить такой аналогией. Вообразим признаковое пространство как объемную (многомерную) панель со множеством лампочек-признаков, зажигающихся при наличии признака у таксона. Дискретные таксоны в той упрощенной характеристике, которую им дают определители, будут представлены пятном постоянно горящих лампочек, а тераты – лампочками, редко вспыхивающими вдали от основного пятна. Таксоны, детально изученные на огромных выборках (известны случаи, когда выборки исчислялись сотнями тысяч особей), обнаруживают изменчивость чуть ли не по всем признакам. Такие таксоны будут представлены соответственно более крупным пятном горящих лампочек, ни одна из которых не будет гореть постоянно, а лишь с большей или меньшей частотой (или с разной яркостью, если изменчивость континуальна). Переход от таксона к таксону (с учетом рефренов и правила Кренке) будет происходить за счет вспыхивания новых лампочек и за счет перераспределения частот вспыхиваний (или яркости свечения) в одном и том же множестве лампочек. Строго говоря, каждый рефрен можно представить скорее не набором лампочек, а нитью, у которой в одном таксоне светятся (причем с варьирующей яркостью) одни участки, а в другом – те же или иные участки.

Вполне допустимо предположение, что сложная картина изменчивости, наблюдающаяся у хорошо изученных таксонов, свойственна всем таксонам. Тогда типология организмов во всей ее полноте предстанет в виде сложной системы размытых и прихотливо переплетающихся пятен на нашей воображаемой панели. Таксономическая эволюция организмов будет выглядеть как

перемещение пятен и как разрастание самой панели. Различить оба процесса на практике, видимо, можно лишь в масштабе геологической летописи. (Так называемая микроэволюция демонстрирует лишь перераспределение частот в проявлении признаков и пока практически ничего не говорит об их появлении. Поэтому относить учение о микроэволюции к числу эволюционных преждевременно.)

Если предположение о статистической природе всех таксонов справедливо, то его придется отнести к меронам, которые по определению являются классами (т.е. опять же таксонами) частей. Проблемам классификации частей посвящены многочисленные труды о теории и практике гомологизации. Обсуждаются критерии и виды гомологичности, конкретные гомологии частей организмов. О сходстве процедур при классификации организмов и гомологизации их частей писал еще в прошлом веке Н.Н. Страхов [1865], а позднее и другие авторы [Смирнов, 1959; Мейен, 1977, 1978б; Чебанов, 1977; и др.]. Различие между ними лишь в том, что при гомологизации учитывается критерий положения части в целом. Поразительно сходство проблем, возникающих в обоих случаях, главная из которых: как избавиться от переходных форм или, иными словами, как получить дискретность там, где она не получается сама собой. Наличие переходных форм и есть основное свидетельство в пользу статистической природы не только таксонов, но и меронов. Более того, надо проанализировать вопрос, не возникает ли статистическая природа таксонов из-за статистической природы меронов.

Наконец, следует учесть и трудности в индивидуализации объектов. Они не возникают лишь в рамках ставших традиционными идеализаций. Например, при практической классификации тетрапод, основывающейся, главным образом, на дефинитивных стадиях, не возникает проблемы, где кончается один индивид и начинается другой. Трудности будут лишь на небольшом отрезке онтогенеза, когда происходит объединение гамет при оплодотворении. При учете этого отрезка индивиды обращаются в недискретные участки того, что В.Генниг [Hennig, 1950] называет *токогенетической линией*. Членение токогенетической линии сталкивает исследователя с переходными формами и приводит к статистичности индивидов.

При изучении других организмов проблема индивидуализации значительно острее. Известно, что считать индивидом у облигатно-колониальных организмов, особенно если имеются сложное чередование поколений и функциональная дифференциация членов колонии. В миколо-

гии индивидом можно считать отдельное плодое тело или весь комплекс плодовых тел, принадлежащих одной микоризе. Еще сложнее проблема при образовании вегетативных клонов, размножении путем отмирания старых частей (как у маршанциевых мхов) и в других случаях.

При формализации типологии все эти проблемы статистической природы таксонов, меронов и индивидов учитывались лишь с той целью, чтобы искусственными приемами обратить континуальность в дискретность. Тем самым исследователи избавлялись от важной, а может быть, и фундаментальной типологической закономерности.

Заметим, что отсутствие дискретности таксонов и меронов, а также комбинативность признаков, порождаемая рефренами и нарушающая иерархичность таксонов и меронов, издавна рассматриваются как свидетельства против существования естественной системы, и не только организмов, но и любых других объектов (существование естественной системы П.Дюгем считал одним из фундаментальных философских предрассудков естествоиспытателей). Защитников естественной системы можно разделить на две группы. Одни искали обоснование естественности системы в филогении таксонов. Особенно полно эта точка зрения обоснована В.Геннигом [Hennig, 1950], отрицающим любые иные рациональные интерпретации естественной системы. Другие указывали на то, что естественная система необязательно должна быть иерархической, а может иметь и более сложную форму [Любищев, 1972]. К этому можно добавить, что понятием естественности системы можно охватывать все виды упорядоченности в разнообразии природы. Тогда проявлением естественной системы будут любые естественно-научные законы, в том числе физические. Обоснование этого положения для наук о Земле дано, в частности, в работах И.В. Крутя [1973, 1978]. Заметим, что когда В.Виндельбанд [1904] делил научные понятия на *номотетические* (касающиеся общего, закономерностей) и *идиографические* (касающиеся единичного, уникального), он относил понятия систематики, то есть таксоны, к числу номотетических. Лишь невнимательное отношение к аргументам Виндельбанда его последователя Г.Риккерта породило сначала историко-научный, а затем и методологический миф, что систематика – идиографическая дисциплина.

Специфика палеонтологической типологии и номенклатуры. Изложенные до сих пор понятия и процедуры типологии почти в равной мере приложимы к современным и ископаемым орга-

низмам. Имея дело с ископаемыми объектами, мы вынуждены обходиться без важных признаков, которые или становятся несамостоятельными, или вовсе исключаются из рассмотрения. Место индивидов сплошь и рядом занимают отдельные части. Перед палеонтологом встает проблема воссоединения дисперсно встречающихся частей. Эти трудности воссоединения частей особенно ярко выражены в палеоботанике, где они нашли и наиболее полное отражение в принятых нормах классификации и номенклатуры, в частности в появлении понятий *органа-рода* и *форм-рода* (породивших обширную литературу), а также целой иерархии надродовых таксонов палиноморф (*антетурмы*, *турмы* и т.д.).

Опираясь на палеоботаническую практику, можно сформулировать по меньшей мере пять различий в таксономии и номенклатуре ископаемых (ИР) и современных (СР) растений.

1. СР: каждый индивид, в том числе все его части, находимые отдельно (например, опавшие листья, семена и т.д.), включается в один таксон каждого ранга и получает единственное видовое и родовое название; исключение делается только для гибридов.

ИР: различающиеся дисперсные части, даже первоначально принадлежащие одному индивиду, если их прижизненная связь не наблюдается, а лишь предполагается, могут быть отнесены к разным таксонам одного ранга и потому получают самостоятельное видовое и родовое название. В этом случае части выступают как независимые индивиды, классифицируемые безотносительно к их первичной связи с другими частями. Как отмечено выше, классификация частей входит в компетенцию мерономии и называется гомологизацией. В этом смысле классификация дисперсных частей ископаемых растений ближе к гомологизации и отличается от нее лишь тем, что критерий положения или не учитывается вовсе, или приобретает статус несамостоятельного признака. В целом можно говорить, что в палеоботанике происходит мерономизация таксономии [Мейен, 1978а].

Примеры. Род *Stigmaria* объединяет ризофоры плауновидных. Последние по строению коры относятся к родам *Lepidodendron*, *Sigillaria* и другим, а по стробилам – к *Lepidostrobus*, *Lepidocarpon* и др. Упразднить род *Stigmaria* на основании знания прижизненной связи ризофоров, стволов и стробилов нельзя, поскольку невозможно поставить во взаимно однозначное (изоморфное) соответствие виды, принадлежащие этим разным родам. Скажем, неизвестно, с какими стволами и стробилами ассоциировали ризофоры вида *Stigmaria stellata* Goeppert.

2. СР: Все индивиды вида принадлежат к одному роду, все виды рода – к одному семейству и т.д.

ИР: Равные экземпляры, которые (нередко весьма условно) интерпретируются как индивиды одного вида, могут принадлежать к разным родам и надродовым таксонам; разные виды одного рода в действительности могут принадлежать к разным родам и надродовым таксонам.

Примеры. Экземпляры вида *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Ad.Brongniart, могут принадлежать к самым разным плауновидным, в том числе относящимся к разным семействам; *Pecopteris arborescens* (Schlotheim) Ad.Brongniart принадлежит порядку Marattiales, *P. feminaeformis* (Schlotheim) Sterzel. – порядку Coenopteridales; систематическое положение *P. tajmyrensis* Schvedov неизвестно, по-видимому, это лептоспорангиантный папоротник. Вообще род *Pecopteris* выделяется по стерильным вайям папоротников, которые по строению спорангиев, анатомическим и другим признакам относятся к самым разнообразным семействам папоротников и даже птеридоспермам.

3. СР: Каждый индивид должен быть включен в полную иерархию таксономических категорий, из которых основные вид, род, семейство, порядок, класс, отдел.

ИР: Каждый экземпляр должен быть включен (если это допускает сохранность) в определенный вид и род; таксоны более высокого ранга могут быть неизвестны или ими можно пренебречь.

Пример. Имеется вид *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalhausen; его иногда условно относят к порядку Ginkgoales без указания семейства, однако не исключена возможность, что *R. ginkgoides* – папоротник; допустимо не включать этот вид и род в какой-либо надродовой таксон.

4. СР: Если экземпляр не обнаруживает признаков, по которым можно определить его вид, род и т.д., это не служит основанием для выделения такого экземпляра в самостоятельный таксон только в силу его дефектности.

ИР: Виды и роды могут устанавливаться для различных степеней сохранности даже одной и той же части.

Примеры. В зависимости от степени декортикации стволы лепидофитов, даже первично относившихся к одному виду, могут быть отнесены к родам *Lepidodendron* (или иному роду недекортированных стволов), *Aspidiaria*, *Bergeria* и *Knorria*. К роду *Taeniopteris* относят листья с несохранившимся эпидермальным строением; листья с известным эпидермальным строением относят к родам *Nilssoniopteris*, *Doratophyllum* и др.

5. СР: Разные онтогенетические фазы растений одного вида не могут выделяться в самостоятельные таксоны.

ИР: Виды и роды могут устанавливаться по разным фазам онтогенетического цикла даже одного вида.

Примеры. Есть серьезные основания считать, что *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston et Lang и *R. major* Kidston et Lang не самостоятельные виды, а гаметофит и спорофит одного вида. Споры, семена и плоды, обычно выделяемые в роды, независимые от родов произведших их растений, являются определенными формами онтогенеза. Род *Eddyia* Beck был выделен по экземпляру, возможно, являющемуся проростком растения типа *Archaeopteris*.

На основании некоторых из перечисленных пяти различий таксономии и номенклатуры ископаемых и современных растений делались неоднократные попытки различить полноценные роды, не отличающиеся по статусу от родов современных растений, орган-роды и форм-роды. Эти попытки нашли отражение и в «Международном кодексе ботанической номенклатуры». Особенно острой была дискуссия о дефиниции орган- и форм-родов. Ее участники не учли, что перечисленные пять особенностей в большей или меньшей мере, явно или завуалированно, актуально или потенциально, свойственны всем родам ископаемых растений. Каждый род выделяется по частям растений. Всегда может обнаружиться, что разные виды рода относятся к разным семействам, всегда можно оспорить помещенные в полную иерархию таксономических категорий, высшие таксоны ископаемых растений крайне ненадежны, каждый род устанавливается для определенной онтогенетической фазы. Мы почти не знаем гаметофитов, кроме пыльцы, у всех ископаемых высших растений, за исключением мхов; у большинства ископаемых мхов неизвестны спорофиты). Поэтому попытки разделить роды ископаемых растений на категории для отражения отличий от родов современных растений безнадежны и не нужны.

Сказанное о таксономии приложимо и к палеоботанической мерономии, поскольку к частям ископаемых растений часто нельзя применить критерии гомологизации, используемые у современных растений. Поэтому в палеонтологии используется термин «миоспоры», охватывающий микро-, мегаспоры, предпыльцу и пыльцу. Еще шире по смыслу термин «палиноморфы», охватывающий, помимо миоспор, также акритархи и многие другие остатки, извлекаемые из породы палинологическими методами. По той же причине в палеоботанике широко применяются мор-

фологически нейтральные термины (ось, придаток, вздутие и др.).

В настоящей статье сделана попытка резюмировать типологические принципы, которые играют существенную роль в практике типологии (таксономии и мерономии) и которые недостаточно отражены или вовсе опущены в работах по формализации и математизации типологических исследований не только в палеонтологии, но и в других областях. По крайней мере, некоторые из этих принципов кажутся неизбежными в содержательном типологическом исследовании.

И.А. Ванчуров справедливо отметил еще одно важное обстоятельство. Формализация и математизация в палеонтологической таксономии фактически обращается лишь к морфологическим признакам. В современной биологической систематике чисто морфологическое направление давно признано недостаточным (именно поэтому появилась, например, так называемая биосистематика), что в принципе не оспаривают и палеонтологи. Почему-то тот же чисто морфологический подход, но уже с позиций формализации и математизации обрел прежнюю привлекательность, хотя его недостаточность ничем не была восполнена.

Эта мысль И.А. Ванчура очень важна. Можно добавить, что так называемые биологические

признаки для палеонтолога почти всегда выступают в качестве несамостоятельных. Их приходится реконструировать. Стремление к однозначности таксономических построений провоцирует недоверие ко всяким реконструкциям. Однако нельзя забывать, что полностью избавиться от несамостоятельных признаков таксономия не может. Раз уж мы относим ископаемых носорогов к млекопитающим и тем самым вводим в их характеристику такие несамостоятельные (для палеонтолога) признаки, как наличие молочных желез или теплокровность, то ничто не мешает нам вводить и «биологические» несамостоятельные признаки, что и делается без особых колебаний. Уже в тот момент, когда мы считаем аммонитов морскими животными, а птеродактилей наделяем способностью к полету, мы вводим «несамостоятельные» признаки. Для палеонтологической систематики важно понимание разницы прикрепленного и свободного образа жизни (поэтому искажение формы раковин устриц в тесном скоплении особей не имеет большого таксономического значения). Современные попытки формализации и математизации в палеонтологической систематике пока обходят стороной эти проблемы. Возможно, в этом кроется одна из причин того, что традиционные методы систематики часто оказываются гораздо эффективнее.

Литература

- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // *Н.И. Вавилов. Избранные произведения*. В 2 т. Т. 1. – Л.: Наука, 1967. – С. 7–61.
- Виндельбанд В.* Прелюдии: Философские статьи и речи. – СПб.: Изд. Д.Е. Жуковского, 1904. – 374 с.
- Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений. – Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1972. – 212 с.
- Кренке Н.П.* Соматические показатели и факторы формообразования // *Феногенетическая изменчивость*. Т. 1. – М.: изд. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. – С. 11–415.
- Круть И.В.* Исследование оснований теоретической геологии. – М.: Наука, 1973. – 201 с.
- Круть И.В.* Введение в общую теорию Земли. – М.: Мысль, 1978. – 367 с.
- Любичев А.А.* К логике систематики // *Проблемы эволюции*. Т. 2. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 45–68.
- Мейен С.В.* Некоторые теоретические вопросы современной палеоботаники // *Палеонтол. журн.* – 1970. – №4. – С. 3–15.
- Мейен С.В., Шрейдер Ю.А.* Методологические аспекты теории классификации // *Вопр. филос.* – 1976. – №12. – С. 67–79.
- Мейен С.В.* Таксономия и мерономия // *Вопросы методологии в геологических науках*. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 25–33.
- Мейен С.В.* О наиболее общих принципах исторических реконструкций в геологии // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* – 1978а. – №11. – С. 79–91.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // *Журн. общ. биол.* – 1978б. – Т. 39. – №4. – С. 495–508.
- Раскина А.А., Сидоров И.С., Шрейдер Ю.А.* Семантические основания объектно-признаковых языков // *Научно-техническая информация. Сер. 2. Информационные процессы и системы*. – 1976. – №5. – С. 18–25.
- Смирнов Е.С.* Таксономический анализ. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – 187 с.
- Страхов Н.Н.* О методе естественных наук и значении их в общем образовании. – СПб., 1865. – 185 с.
- Чебанов С.В.* Теория классификации и методика классифицирования // *Научно-техническая информация. Сер. 2. Информационные процессы и системы*. – 1977. – №10. – С. 1–10.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin: Dtsch. Zentralverlag, 1950. – 370 S.
- Hughes N.F.* The need of agreed standards of recording of Palaeopalynology and Palaeobotany // *Palaeontol. Abh. Abt. B.* – 1970. – Bd 3. – H. ¾. – S. 357–364.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* – 1973. – Vol. 39. – №3. – P. 205–260.
- Penzig O.* Pflanzen-Teratologie. – Bd. I, 1921, 283 S.; Bd. II, 1921, 548 S.; Bd. III, 1922, 624 S.
- Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I. Vegetationsorgane. Theil 1. – Berlin: Verlag von Gebrüder Bornträger, 1937. – XII+955 S.