



УДК 575.826: 575.86

МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В ФИЛОГЕНЕТИКЕ (ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ)

Е.Г. Потапова

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр., 33, 119071, Москва, Россия;
e-mail: lena-potapova@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ

Кратко изложена специфика морфо-биологического направления в морфологии, предметом которого являются морфологические адаптации, пути их становления и смены. В филогенетических исследованиях этот подход наиболее плодотворен при изучении, прежде всего, адаптивной и анагенетической составляющих филогенеза. Обсуждаются его возможности и ограничения в реконструкции генеалогических отношений групп организмов. Изложены основные методологические принципы таких построений. Рассмотрены значимость выбора признаков, процедура анализа и аргументация в принятии решений о природе сходства.

Ключевые слова: реконструкция филогенеза, адаптагенез, семофилез морфо-функциональных систем, признак в филогенетике.

MORPHO-BIOLOGICAL APPROACH IN PHYLOGENETICS (POSSIBILITIES AND LIMITATIONS)

E.G. Potapova

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Leninskii pr., 33, 119071, Moscow, Russia;
e-mail: lena-potapova@yandex.ru*

ABSTRACT

Specifics of morpho-biological approach in morphology is briefly outlined. Its subject is defined as analysis of morphological adaptations including their formation and changes. In the phylogenetic studies, this approach is most fruitful in the study of, above all, adaptive and anagenetic components of phylogenesis. Possibilities and limitations of this approach in the reconstruction of genealogical relationships of organisms are also discussed. The basic methodological principles, of phylogenetic reconstructions of the morphological and functional systems are set out. Significance of the characters choice, the procedure of analysis and reasoning in making decisions about the nature of similarity are discussed.

Key words: phylogenetic reconstruction, adaptogenesis, semophylysis of morpho-functional systems, character in phylogenetics

ВВЕДЕНИЕ

Ключевые понятия филогенетики

Цель данной публикации – обсудить возможности одного из разделов морфологии, направленного на изучение адаптаций, в решении задач филогенетики. Филогенетика переживала взлеты и падения, ее цели и задачи расширялись и сужались, менялась концептуальная база и методы исследования (обзор: Павлинов 2005)¹. Поэтому прежде чем перейти к рассмотрению существа вопроса, считаю важным кратко охарактеризовать основные положения и понятия филогенетики.

Предметом исследования филогенетики является **филогенез**, то есть историческое развитие конкретных групп организмов, в результате которого складывается их определенным образом структурированное разнообразие – филогенетический паттерн (Eldredge, Stасraft 1980; Павлинов 2005). По большому счету филогенетика призвана объяснить с исторических позиций процесс формирования этого разнообразия.

Филогенетика теснейшим образом связана с систематикой, причем в историческом плане систематика предшествует филогенетике. Но и на практике, выбор группы, ее предполагаемый состав и даже представления об отношениях с другими группами предваряют филогенетический анализ. В свою очередь, с появлением филогенетики расширяется и видоизменяется концептуальная база и структура систематики, выдвигается требование согласованности (или даже изоморфизма) системы и филогении.

Исходно термин «филогенез» обозначал «историю миротворения» (Наескел 1866) или «племенное развитие форм организмов на Земле» (Наескел 1894, перевод: Геккель 1908). По мере развития эволюционных представлений, значение термина несколько видоизменялось и то расширялось, то сужалось.

Классическая филогенетика основывалась на концепции адаптивной эволюции и опиралась

на широкую трактовку филогенеза, как процесса исторического развития групп организмов во всем многообразии его проявлений, включая последовательность возникновения новых групп, феноменологию и закономерности эволюционных изменений свойств этих групп, и даже механизмы, причинно-следственные связи и движущие факторы этого процесса. Модернистская филогенетика – кладизм, «новая филогенетика» (=«молекулярная филогенетика») наоборот, существенно сузила понятие филогенеза, полностью отказавшись от рассмотрения его содержательной стороны.

В понятии филогенеза, как всякого исторического процесса, заложена определенная двойственность. Филогенез можно рассматривать, с одной стороны, с точки зрения *последовательности* составляющих его *событий*, с другой – с позиций изменений его сущностных характеристик, выражающихся в *изменении свойств групп* организмов. Эти два аспекта филогенеза соответствуют двум его составляющим: *генеалогической (кладогенетической)* и *анагенетической* (в широкой трактовке термина – см., например, Песенко 1989), или в иной интерпретации: *кладогенезу* и *семогенезу* (см. подробнее Павлинов 2005).

Изменения свойств², происходящие в ходе филогенеза, в свою очередь, тоже могут быть оценены двояко: с точки зрения *изменения уровня организации и плана строения* входящих в группу организмов (собственно *анагенетическая* составляющая филогенеза), и с точки зрения *изменения приспособленности (адаптивная* составляющая филогенеза). Эти составляющие отражают два разных аспекта проявления и, соответственно, два разных аспекта рассмотрения филогенетического изменения свойств. Эти компоненты взаимосвязаны, но между ними нет взаимно-однозначного соответствия. Например, повышение адаптивности может происходить в рамках одного и того же уровня организации или может сопровождаться его повышением или понижением и, наоборот.

Анагенетическая составляющая филогенеза отражает изменение структурного разнообразия

¹В статье я намерено отказалась от обширных ссылок к положениям общего порядка. Определение ряда понятий, с необходимыми уточнениями и разъяснениями, а также исторические справки основаны на обзорной работе И.Я. Павлинова (2005).

²Следует отметить, что поскольку понятие филогенез применяется к группе организмов, то к морфологическим свойствам групп относятся не только особенности строения организма и его онтогенеза, но и надорганизменные характеристики групп такие, например, как структура их морфологического разнообразия.

групп. Она описывает появление, исчезновение, *изменение* единичных элементов или их комплекса, характеризующих различные (морфологические, физиологические, поведенческие и др.) *свойства* групп, с точки зрения *изменения сложности, степени дифференциации и интеграции образуемых ими систем (уровень организации)*, а также через *изменение сочетания и характера связи элементов системы (план строения)*.

План строения и уровень организации могут быть определены для групп любого таксономического ранга (как структурный аспект их морфо-биологической специфики) и рассмотрены на уровне группы, целостного организма, отдельных органов или морфологических конструкций.

Анагенез в классической трактовке этого термина (Huxley 1957) как эволюционное развитие групп в направлении повышения уровня организации, является частным проявлением анагенетических преобразований, наблюдаемых при макромасштабном рассмотрении филогенеза. В историческом развитии конкретных групп анагенетические изменения свойств могут быть связаны как с повышением, так и с понижением уровня организации не только отдельных морфосистем, но и организма и группы в целом или могут проходить без изменения их уровня организации.

Адаптивная составляющая филогенеза отражает отношения групп с точки зрения изменения структуры их адаптаций и проявляется в изменении тех свойств или их элементов, которые характеризуют изменение направления и уровня специализации групп. Адаптивная компонента, так же как и анагенетическая, может быть рассмотрена для групп разного таксономического ранга и описана на уровне группы, организма или отдельных морфо-функциональных узлов.

Адаптивная значимость изменений может быть определена с точки зрения их влияния на эффективность выполнения определенных функций, лежащих в основе конкретных адаптаций. Понятно, что одни и те же элементы (например, элементы морфоструктур) могут быть компонентами разных адаптаций. Их изменение в рамках одной адаптации может быть расценено как адаптивно полезное, а по отношению к другим – как адаптивно нейтральное или даже минимально вредное.

Для описания анагенетических и адаптивных преобразований подбираются разные наборы признаков (даже при рассмотрении одной и той

же системы в рамках одной и той же группы). Выбор признаков зависит от таксономического ранга рассматриваемых групп и масштаба рассмотрения названных составляющих филогенеза (на уровне группы, организма или отдельных систем).

Анагенетическая и адаптивная составляющие «порождают» разные объединения групп: первая «порождает» грады (группы, характеризующиеся определенным уровнем организации организма в целом или его отдельных систем), вторая – жизненные формы (группы, сходные по внешнему облику, отражающему их приспособленность к существованию в определенных условиях среды). Ни грады, ни жизненные формы *без анализа истории их становления* нельзя считать элементами филогенетического паттерна.

Как аспект филогенеза каждая из этих составляющих имеет временную компоненту, которая проявляется в последовательности описываемых ими событий. Эта компонента может быть выявлена только в контексте группы и в конечном итоге, задается ее генеалогией.

Кладогенетическая (=генеалогическая) составляющая филогенеза проявляется в последовательности **филогенетических событий** (т.е. в последовательности возникновения или исчезновения групп) и выражается в структуре родственных отношений групп. Именно эту компоненту часто считают специфическим предметом изучения филогенетики.

Все составляющие филогенеза (кладогенетическая и обе сегогенетические: анагенетическая и адаптивная) выделяются условно. Как разные аспекты проявления одного сложного многогранного процесса онтологически они едины и одинаково важны для понимания сущности процесса исторического развития групп. Однако в силу специфики каждой из компонент рассматривать их целесообразно по отдельности, основываясь на соответствующей методологии и применяя для анализа каждой из них соответствующие приемы и методы.

Разные направления филогенетики концентрируют внимание на разных сторонах филогенеза. Классическое эволюционно-морфологическое направление главное внимание уделяет истории изменения уровней организации и морфологическим закономерностям эволюции; в рамках адапционистского направления приоритеты смещены на изучение исторического развития адаптаций; все

кладогенетические направления, как классического, так и модернистского толка, сосредоточены на реконструкции родственных отношений.

Кладизм (Hennig 1950, 1965), появившийся в середине прошлого века, как одно из направлений систематики, существенным образом изменил положение дел в филогенетике. Он отказался от анализа содержательной стороны филогенеза, и сосредоточил внимание только на разработке принципов выявления его генеалогической составляющей, которую свел к последовательности реконструируемых особым образом кладистических событий. Сходные приоритеты и сходная основа характерны и для молекулярной филогенетики.

Под влиянием кладизма возрос интерес к анализу генеалогических отношений и со стороны классической филогенетики, что выразилось в разработке более строгих правил такого анализа (Старобогатов 1989; Скарлато, Старобогатов 1974; Мейен 1988; Песенко 1989; Расницын 2002), но на базе классических представлений о сущности эволюционного процесса. Особенно плодотворной на этом поприще оказалась филистика (Rasnitsyn 1996; Расницын 1988, 2002 и др.).

Все это привело к тому, что в настоящее время филогенетику все чаще стали понимать как «теорию, методологию и совокупность методов реконструкции только родственных отношений» (Расницын 1988, 2002; Павлинов 2005.).

Понятие **родства** является одним из ключевых понятий в филогенетике и, несмотря на существование разных трактовок (генеалогическое, филогенетическое, кладистическое, генетическое, эволюционное, и пр. – обзор, см. Павлинов 2005), в целом, отражает *отношения групп по происхождению*.

Родство может быть задано **в абсолютной** (по вертикали) и **относительной** (по горизонтали) **форме**. Для определения родства в абсолютной (прямой) форме «необходимым и достаточным условием является прямая ссылка на предка» (*генеалогическое родство*). В этом случае родство групп устанавливается в виде структуры отношений предок-потомок (т.е. в виде *родословного древа*). В относительной форме родство двух групп определяется по отношению к третьей (внешней) группе, не родственной им на рассматриваемом уровне. В этом случае родство задается иерархией сестринских групп без указания на предка (*кладистическое родство*). Для установления родства

в относительной форме достаточно показать, что две группы являются сестринскими (т.е. группами, имеющими общего ближайшего предка) относительно третьей группы.

Степень родства оценивается по количеству филогенетических событий, разделяющих группы, или по абсолютному времени, прошедшему с момента разделения групп (*филогенетическое родство*).

Понятно, что структура родственных отношений групп организмов, определенных вышеназванным способом, не тождественна структуре их морфо-биологической дифференциации, поскольку филогенетические события могут довольно существенно различаться по «качеству» морфологических проявлений (по анагенетической компоненте) и, следовательно, равное количество событий, а, значит, по определению, и равная степень родства, может характеризовать разную степень дифференциации. Чтобы разрешить это противоречие в ряде случаев при определении родства учитывается также и единство эволюционной тенденции развития групп (*эволюционное родство*).

Родственные отношения групп организмов устанавливаются на основе анализа сходства. Основанием для этого служит взаимоподобие кладогенетической и сегогенетических составляющих филогенеза. Но поскольку между ними нет однозначного соответствия, проблема реконструкции родства на основе анализа сходства оказывается довольно сложной и неоднозначной. Методологическая основа и, соответственно, правила, процедуры и методы таких реконструкций, равно как и трактовки понятия родства, в разных направлениях филогенетики различны (обзор, см. Павлинов 2005).

Например, концептуальная база всех направлений классической филогенетики, в которой важное место занимает понятие предка (как правило, реконструируемого), позволяет устанавливать родство как в прямой, так и в относительной форме. Для модернистских направлений (кладистики и новой филогенетики) – отношения предок-потомок формально не доступны, в их рамках концепция предка считается неоперациональной, а родство оценивается только в относительной форме.

В настоящее время сложилась точка зрения, согласно которой изучение генеалогических отношений является прерогативой «молекулярной» филогенетики, которая уже в обозримом будущем

сможет выстроить достаточно непротиворечивую систему, отражающую родство ныне живущих форм. И на этом, образно говоря, филогенетика и закончится.

С этим тезисом можно было бы даже согласиться, если бы филогенетика сводилась только к изучению кладогенеза современных форм, а структура родственных отношений групп была бы тождественна структуре сходства выбираемых для анализа генов, причем структуре, выстроенной в соответствии с базовыми концепциями кладизма.

Морфо-биологическое направление («морфо-биологическая» филогенетика – Юдин 1974), которому посвящена данная публикация, по сути своей, является полной противоположностью кладогенетическим направлениям филогенетики. Главная его задача – изучения содержательной стороны филогенеза, который приравнивается к адаптагенезу (а в крайнем выражении, даже полностью отождествляется с ним – Gutmann 1977). Генеалогические отношения устанавливаются как результат реконструкции адаптагенеза, исходя из общих представлений о последовательности событий, связанных со сменой адаптаций. Целенаправленный анализ кладогенетических отношений, и обоснование правил и процедуры такого анализа – долгое время не входили в сферу интересов данного направления. Ниже сделана попытка, в какой-то мере, заполнить этот пробел, и обсудить методологические основы и возможности данного направления, прежде всего, в установлении именно генеалогических связей.

Специфика морфо-биологического направления

Морфо-биологическое направление³ это направление в морфологии, специфический предмет изучения которого – морфологические адаптации, пути их становления и смены. Его основная задача – разработка принципов и осуществление комплексного анализа морфологических структур с целью изучения адаптаций. При таком подходе морфологический объект рассматривается не только с точки зрения его формы и внутреннего строения, но и анализируется в соответствии с его функцией и адаптивной значимостью (см., например, Юдин 1965; Держинский 1980, 1982;

Воск 1981; Держинский, Корзун 1981; Корзун 1981, 1996; Потапова 2000; и др.)

Объектами исследования этого направления являются отдельные морфо-функциональные системы, которые должны удовлетворять определенным требованиям. Они должны: 1) обладать бесспорной целостностью; 2) иметь достаточно сложное устройство; 3) выполнять интерпретируемые механические функции и 4) обеспечивать кардинально важные стороны жизнедеятельности.

Например, этим требованиям удовлетворяют сложные морфо-функциональные системы, обеспечивающие локомоцию, питание, слух и т.п. Геометрические особенности их скелетных элементов, связок и мышц прямо определяют механические (а значит – функциональные) свойства этих узлов, и позволяют исследователю достаточно уверенно и надежно о них судить (Держинский 1977). Однако такие повышенные требования к объекту исследования накладывают определенные ограничения на использование морфо-биологического подхода в филогенетике. Часто морфологические преобразования, маркирующие филогенетические события, например, происходящие на видовом уровне, функционально не интерпретируемы и к ним не может быть применен морфо-биологический анализ.

Морфо-биологический подход основан на гипотетико-дедуктивном методе и рассматривает изучаемый морфологический объект как целостную структуру. Анализ проводится с помощью комплекса методов сравнительной и функциональной морфологии и экологии.

Конечная цель исследования – установить специфику морфологических адаптаций, понять путь их становления и смены, и выяснить последовательность их эволюционных преобразований. Одним из аспектов такого анализа является реконструкция развития адаптаций в процессе исторического развития групп организмов.

Обоснование правомочности филогенетических реконструкций на основе анализа адаптаций

Применение морфо-биологического подхода в целях филогенетики теоретически обосновано и наиболее продуктивно лишь в рамках эволюцион-

³О специфике данного направления, как направления в филогенетике см. Юдин 1974.

ной доктрины, признающей приспособительный характер эволюции и опирающейся на широкую трактовку филогенеза как процесса исторического развития групп организмов, протекающего путем становления и смены адаптаций. В таком контексте история группы может быть представлена в виде адаптивного процесса, протекающего в соответствии с меняющимися условиями жизни, а значит, реконструкция адаптагенеза группы теоретически может быть приравнена к реконструкции их филогенеза.

Однако задача реконструкции адаптагенеза группы как целого, исходя только из ее строения, практически невыполнима (учитывая неравномерность темпов адаптагенеза; высокую вероятность смены ведущей адаптации в истории группы и смены направления преобразования одной и той же адаптации; возможность развития адаптаций, не связанных с морфологическими преобразованиями рассматриваемых морфо-функциональных структур и т.п.).

На практике приходится ограничиваться анализом отдельных систем. В этом случае выдвигаемая гипотеза адаптагенеза будет отражать адаптагенез не целого, а части. Филогенетическому преобразованию части эволюирующей системы соответствует понятие *семофилез* (Мейен 1977). Поэтому *история преобразования отдельного морфо-функционального узла в историческом развитии исследуемой группы*, будет соответствовать семофилезу этого узла. Термин семофилез предполагает указания на то, какие свойства или какие системы и в какой группе рассматриваются. Например, семофилез челюстного аппарата в группе тушканчиковых, или семофилез передней конечности рукокрылых.

Следует подчеркнуть, что в такой трактовке семофилез выступает как «часть» филогенеза, и также проявляется двояко: в изменении свойств конструкции, и в последовательности этих изменений.

Понятно, что между адаптагенезом, представленным в виде адаптивных семофилезов отдельных систем, и кладогенезом носителей этих адаптаций, нет полного соответствия. Однако в силу единства части и целого, можно судить о филогении целого (группы), изучая его часть, но лишь в той мере, в какой филогенетическая судьба части соответствует филогенетической судьбе целого, т.е. в той мере, в какой последовательность преобразований морфо-функционального узла

соответствует последовательности возникновения новых групп.

Понятно, что схемы семофилезов разных систем могут и даже должны различаться, хотя бы потому, что в эволюции конкретных таксонов скорость развития одной и той же адаптации может быть непостоянна, кроме того, может происходить смена ведущей адаптации, определяющей развитие группы на определенном этапе и т.п. В этих случаях развитие системы, отражающей эту адаптацию, не будет соответствовать филогенезу группы.

Семофилезы отдельных систем по отношению к филогенезу таксонов всегда имеют вероятностный характер.

Построение компромиссной непротиворечивой схемы семофилезов нескольких систем повышает надежность такой схемы. Чем большему количеству семофилезов соответствует такая модель, тем выше ее надежность.

Проверка модели осуществляется не путем верификации (подтверждения), а путем фальсификации (опровержения) выдвигаемой гипотезы.

Строго говоря, и филогении, построенные по молекулярным данным – это тоже семофилезы, а именно семофилезы элементов молекулы ДНК. В этих семофилезах, в отличие от семофилезов морфо-функциональных конструкций, определяющим принято считать исторический фактор. Важным основанием для такого предположения служат определенное постоянство собственной скорости изменения элементов данной структуры (разной не только для разных генов, но и для их частей) и условная «нейтральность» этого процесса. В связи с этим, разрешающая способность молекулярно-генетических реконструкций кладогенеза считается более высокой, нежели реконструкций, основанных на морфологическом материале. Однако нельзя забывать, что как всякий семофилез, семофилез молекулярно-генетических единиц не тождествен филогенезу группы. И потому ключевой вопрос о степени их взаимосоответствия требует пристального рассмотрения.

Семофилез морфо-функционального узла, наоборот, имеет ярко выраженную многофакторную обусловленность (не только историческую, но и функциональную, адаптивную, композиционную и др.). Каждый из этих факторов может быть причиной становления довольно глубокого сходства в строении рассматриваемого узла. Поскольку родство оценивается по сходству, упомянутая

многофакторная обусловленность создает значительный элемент неопределенности в воссоздании структуры относительного родства групп и требует особо тщательной проверки природы сходства. Чтобы выделить историческую составляющую в сходстве изучаемой конструкции, необходимо оценить относительное влияние на это сходство других факторов.

Рассматриваемый подход в какой-то мере позволяет это сделать. В результате сравнительного, функционального и экологического анализов особенности морфо-функциональных систем могут быть оценены с разных позиций: и с точки зрения их функциональной значимости; и с позиции влияния экологических факторов; и как проявление морфогенетических закономерностей, и др. Путем последовательных проверок можно оценить возможную роль каждой из этих составляющих в формировании наблюдаемого сходства, и с определенной долей вероятности вычленив его историческую компоненту. Важную роль в выяснении природы сходства и, соответственно, в установлении возможных родственных связей, играет раздельное рассмотрение анагенетической и адаптивной составляющих семофилеза. Реконструкция семофилеза одного узла всегда предполагает построение нескольких схем, соответствующих разным отношениям групп.

Процедура филогенетического анализа сложных морфо-функциональных узлов представляет собой последовательное выдвижение и проверку разного рода гипотез. Все начинается с трансформационной гипотезы, в соответствии с которой осуществляется выделение и гомологизация признаков. Затем последовательно выдвигаются и проверяются «анагенетическая», «функциональная», «адаптационная» гипотезы, в результате проверки которых выстраиваются представления о линиях морфо-биологической специализации рассматриваемого узла. И завершается анализ построением эволюционного сценария путем обоснования эволюционной и филогенетической гипотез.

Методологические основы реконструкции филогенеза в рамках морфо-биологического направления

Методологические основы реконструкции филогенеза в рамках морфо-биологического направ-

ления во многом сходны с таковыми классической филогенетики. Основные различия проявляются в том, что в рамках морфо-биологического подхода, анализ объекта осуществляется с позиций целостности

В кратком изложении основные методологические положения сводятся к следующему.

Филогенетический анализ в рамках обсуждаемого подхода основан на признании **приспособительного** характера эволюции и использует **широкую трактовку филогенеза**.

Реконструкция филогенеза осуществляется на основе определения **гомологий** и выяснения направлений преобразований **целостных** систем.

Подбор признаков для описания системы и критерий их гомологизации производится в соответствии с гипотезой о генезисе системы и зависит от целей исследования.

Направленность развития оценивается через призму изменений системы как целого и определяется направлением специализации и повышением ее уровня (т.е. от менее приспособленных в конкретном направлении к более приспособленным) с учетом структурного усовершенствования системы. Эти критерии относительны, и вне контекста группы можно говорить лишь о более или менее вероятной направленности процесса.

Родство оценивается как в абсолютной (через отношения «предок-потомок»), так и в относительной форме (через отношения сестринских групп).

Монофилия понимается в широком смысле – как голо- и парафилия.

Генеалогические отношения выясняются в ходе реконструкции адаптагенеза, через фальсификацию гипотезы о монофилии группы, путем обоснования независимости линий развития.

Родство выявляется по сходству, но не по совокупному сходству: признается неравноценность признаков для установления родственных отношений, причем эта неравноценность касается существенных характеристик признаков. Для оценки независимости филогенетических линий значимыми считаются адаптивно интерпретируемые признаки, отражающие способ реализации адаптации. Для обоснования монофилии этих линий, решающее значение имеют структурные признаки функционально не интерпретируемые в рамках рассматриваемой адаптации, но устойчиво проявляющиеся в определенной группе. Это

признаки, отражающие способ реализации адаптации, включая и следы предыдущих адаптаций, или признаки, описывающие план строения (=базовые элементы) конструкции. В расчет принимается сходство не только по апоморфным, но, при определенных условиях, и по плезиоморфным признакам. Оценка полярности признаков и их взвешивание осуществляются априорно.

Рассмотрим наиболее важные из этих положений более подробно

Выбор и идентификация признаков

Ключевая проблема в филогенетике – проблема выбора, идентификации и гомологизации признаков. Даже анализируя структуру, как целостный объект, для описания её «разбивают» на отдельные элементы или признаки. От правильности выбора признаков и грамотного описания конструкции зависит надежность и достоверность полученных реконструкций (специальное исследование этого вопроса с применением кладистических методов – см. Neff 1986, Павлинов и др. 1993).

Мы рассматриваем признак не как некий очерченный в пространстве материальный объект или его свойство, а как элемент, позволяющий описать определенный аспект отношений системы, т.е. как «гипотезу», которая зависит от целей исследования. Например, для оценки различий в качестве признаков могут быть использованы любые особенности, которые отличают один объект от другого. Для реконструкция процесса, в роли признаков будут выступать те элементы, которые этот процесс определяют и описывают.

Поэтому, при реконструкции филогенеза, который реализуется через трансформацию одних форм в другие, процедуре выбора признаков предшествует выдвижение гипотезы трансформации морфологической системы как целостного объекта. Эта гипотеза формулируется на основе общих представлений о конструкции анализируемой системы, принципах её работы, и предположениях о процессах, которые могли бы вызвать наблюдаемое разнообразие. А признаки выделяются как элементы, позволяющие описать эту трансформацию. Именно выбор *процесса определяет выбор признаков и оценку их значимости*, он же определяет и выбор практического критерия их гомологизации, и позволяет оценить направленность преобразований в соответствии с

представлениями о морфологическом и функциональном совершенстве системы как целого. И в соответствии с выбранной гипотезой подбирается комплекс признаков, позволяющий дать адекватное описание конструкции и её разнообразию. И таких комплексов может быть несколько.

Поясню сказанное на примере. Разнообразие строения мастоидного отдела слухового барабана (анализ которого широко применяется для обсуждения проблем систематики и филогенетики некоторых групп млекопитающих), выражается в наличии разного количества полостей, разделенных перегородками, которые различаются размерами, расположением и наклоном. Для гомологизации этих элементов выдвигается гипотеза об их формировании, согласно которой, камеры – это результат проникновения в мастоид барабанной полости. Это проникновение происходит разными путями и с разной интенсивностью. На месте встречи «фронтов» пневматизации формируются перегородки. Именно пути пневматизации и их интенсивность определяют размеры полостей и параметры перегородок (размеры, положение, наклон и пр.). Выбрав в качестве критерия идентификации полостей – путь их формирования, мы можем гомологизировать и перегородки.

На данном примере, видно, что описать конструкцию мастоида можно с помощью, по крайней мере, двух комплектов признаков – один описывает полости, другой перегородки. В данном случае понимание существа процесса позволяет не только грамотно выбрать необходимые и достаточные признаки для описания, но и избежать дублирования, которое может возникать, если одно и то же свойство будет отражено дважды посредством формализации разных признаков.

Поскольку признаки представляют собой иерархически организованное множество, в качестве признака можно рассматривать и сложно организованный структурный элемент, например, тип строения мастоида.

Одним из преимуществ рассматриваемого подхода, является возможность обоснованно оценивать признаки по функциональной значимости (т.е. по их влиянию на характер и эффективность функции) и по «филогенетическому весу» (т.е. по их значимости для реконструкции генеалогических отношений).

В рассмотренном выше примере с функциональной точки зрения значимы изменения объема

полостей, тогда как конкретный путь их формирования в значительной мере определяется «историческими» причинами.

«Филогенетический вес» признака

«Филогенетический вес» признака определяется «надежностью признаков в отражении родственных отношений между таксонами и их важностью в оценках сходства между организмами». Определить филогенетический вес признаков, значит, определить вероятность того, что сходство этих признаков обусловлено общностью происхождения (Старобогатов 1989).

Однозначной связи между филогенетическим весом признаков и их функциональной значимостью и сложностью организации нет. Многое зависит от целого ряда факторов. Однако в самом общем виде можно сказать, что филогенетический вес сложных признаков выше, чем простых. Что касается филогенетического веса адаптивных и неадаптивных, функционально-значимых и незначимых признаков, то в разных направлениях филогенетики он оценивается по-разному.

В рамках кладогенетического и эволюционно-морфологического направлений классической филогенетики более значимыми считаются признаки, не связанные с адаптациями. Их даже называют «филогенетическими» и противопоставляют «адаптивным» признакам. Подчеркивается, что «филогенетические» признаки преимущественно консервативны: они унаследованы от ближайших или отдаленных предков и потому свидетельствуют о филогенетической общности их потомков. Такой подход был впервые определен ещё Ч. Дарвином (см: Дарвин 1939).

Морфо-биологическое направление при выделении независимых филетических линий отдает предпочтение адаптивно интерпретируемым признакам, поскольку преобразования именно этих признаков определяют направленность и ход адаптагенеза (Юдин 1970, 1974). При решении вопроса о монофилии этих линий, так же как и в классической филогенетике, наиболее значимыми оказываются адаптивно-нейтральные параметры, хотя в расчет принимаются и адаптивно значимые признаки. Причем в силу характерного для данного подхода целостного рассмотрения конструкции, как правило, это будут не отдельные признаки, а их уникальные комплексы, каждый из

которых выступает в роли сложного и филогенетически более весомого апоморфного признака. Но даже в том случае, когда группы объединяются в единую линию на основании сходства комплекса адаптивных признаков, обязательной является оценка возможной гомоплазии этого сходства. В тех случаях, когда адаптивное сходство проявляется на фоне различий базовых элементов, группы рассматриваются как независимые.

По результатам морфо-биологического анализа филогенетические построения можно проводить путем анализа признаков с применением методов классической филогенетики или кладистики, но уже по другим правилам. В этом случае оценка филогенетического веса признаков будет иная, соответствующая идеологии выбранного направления.

Аргументация в оценке родственных отношений

Реконструкция семофилеза морфо-функционального узла осуществляется путем выделения обособленных линий развития и последующей оценки характера связей между ними.

Самостоятельными считаются линии, для которых характерны разные направления адаптивной специализации рассматриваемого узла, а также линии, в которых сходные морфологические адаптации реализованы разными способами.

Группы разного уровня продвинутости, относящиеся к одному направлению морфологической специализации, в соответствии с презумпцией родства, первоначально рассматриваются как члены одной филетической линии. Они могут быть признаны обособленными в случае: а) если они различаются по базовым характеристикам узла; б) если удастся показать, что сходство конструкции у них обусловлено разными экологическими факторами (например, в тех случаях, когда один и тот же механизм задействован для решения разных экологических задач); в) если предполагается, что сходство обусловлено проявлением морфогенетических закономерностей или определяется пространственными особенностями анализируемого узла, ограничивающими возможные структурные решения функциональной проблемы.

Взаимоотношения отдельных филетических линий устанавливаются на основе сходства признаков, которые отражают способ реализации адаптации, или на основе сходства базовых элементов конструкции, определяющих план строе-

ния рассматриваемого узла (см., например, Юдин 1965; Потапова 1998, 2000, 2005; Россолимо и др. 2001). Единство путей трансформации плана строения может быть решающим аргументом для признания монофилии групп, при условии, что в других группах направленность его изменений иная. На уровне отдельных признаков «план строения» включает в себя не только апоморфные, но и плезиоморфные признаки.

Основанием для объединения линий может служить и наличие следов общей «предковой адаптации» (Корзун 1981, 1996; Dzerzhinsky 1995; и др.), т.е. признаков, которые определяли специфику адаптации предка, а у потомков являются основой, на которой осуществляются специфические для каждой из групп адаптивные преобразования.

Поскольку родственные связи устанавливаются на основе анализа сходства, оценить взаимоотношения групп, развивавшихся в разных направлениях и под воздействием разных факторов, бывает весьма затруднительно. Глубина морфологических различий позволяет оценивать лишь их анагенетическое своеобразие и ничего не говорит о степени их родства.

Эволюционный сценарий

По результатам морфо-биологического исследования строится эволюционный сценарий, выраженный в форме словесных повествований или в форме графических схем адаптагенеза морфо-функциональных систем. В теории он должен соответствовать гипотезе о филогении конкретной группы (Юдин 1965, 1974). Однако на практике он часто соответствует не филогенетической гипотезе, а эволюционной.

Филогенетическая гипотеза должна отражать историю развития адаптаций в конкретной группе (т.е. семофилез морфо-функционального узла) и потому строится на основе анализа этой группы, представленной по возможности максимально полно.

Эволюционная гипотеза – отражает **потенциально** возможные взаимосвязи морфологических адаптаций, последовательность их становления и смены. Эта гипотеза может строиться и вне контекста конкретной группы, на основе сравнения неродственных модельных форм с разным типом и разным уровнем рассматриваемой адаптации.

В процедуре филогенетических реконструкций в рамках морфо-биологического направления эволюционная гипотеза предшествует филогенетической.

Примером построения эволюционной гипотезы может служить недавно проведенное очень интересное исследование по становлению полета у рукокрылых (Панютина, Корзун 2009; Панютина, Корзун, Кузнецов 2010, 2011).

На основе сравнения неродственных форм с разным типом локомоции (тупайи, шерстокрыла и нескольких видов рукокрылых), был построен сценарий перехода от квадрупедальной локомоции к машущему полету, в котором найдено функциональное и экологическое объяснение последовательности предлагаемых гипотезой стадий развития адаптаций. Показано, что морфологическими предпосылками такого перехода послужили дорсальное смещение лопатки и изменение положения зубчатой мышцы. Они дали старт цепочке последовательных морфо-функциональных событий, в которой каждое предшествующее событие предопределяло последующее (создавало предпосылки для последующего шага).

Вопрос о филогенетических взаимоотношениях исследованных групп, естественно, даже не ставился и не мог быть рассмотрен. Для перехода от эволюционной гипотезы к филогенетической, потребуется специальный анализ с иным подбором групп сравнения и более широким набором анализируемых признаков.

Однако полученные в упомянутом исследовании результаты имеют выход и в филогенетику группы, поскольку позволяют предположить, какими морфо-экологическими особенностями, в случае правоты предложенной гипотезы, должен обладать предок рукокрылых. По аналогии с шерстокрылом, с высокой вероятностью его следует искать среди специализированных форм с особым строением лопатки, использующих сочетание двух способов передвижения: планирование и передвижение на расставленных конечностях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможности и ограничения морфо-функционального анализа в реконструкции филогенетических отношений

Подведем краткий итог сказанному выше. Исходя из задач и методов исследования, «морфо-био-

логическое направление» следует рассматривать не как направление филогенетики, а как раздел морфологии, который занимается всесторонним изучением адаптаций. Определенные ограничения для его применения в целях филогенетики, вытекают из особых требований, предъявляемых к материалу и к объектам исследования. Полноценный анализ требует по возможности широкого представительства группы и строится на изучении только сложно организованных конструкций. Морфологические адаптации, как правило, наиболее ярко проявляются на довольно высоком таксономическом уровне, на низких уровнях системы применение рассматриваемого подхода может оказаться невозможным, либо слишком умозрительным. Хотя, опыт наших исследований показал, что в зависимости от специфики группы и специфики выбранной для анализа конструкции метод успешно может быть применен и на родовом уровне (Павлинов и др. 1990; Россолимо и др. 2001; Потапова 2005, 2009; и др.).

Бесспорна значимость этого подхода для анализа адаптивной и анагенетической составляющих филогенеза. Однако его можно применять и для реконструкции родственных связей групп, правда, в этом отношении его возможности более ограничены.

Морфо-биологический анализ наиболее состоятелен в выделении отдельных линий развития, и, что важно, позволяет охарактеризовать их содержательно. Существующая неопределенность при решении вопроса о взаимоотношении линий связана с потенциально высоким уровнем конвергенций и параллелизмов морфо-функциональных систем (причем не только на уровне отдельных элементов, но даже их комплексов), а также с неравномерностью темпов эволюции этих систем, которые меняются как от группы к группе, так и на разных этапах эволюции одной и той же группы.

Реконструкция генеалогических отношений требует особого подхода и возможна с помощью специального анализа, методологические основы и принципы которого были описаны выше. На практике процедура анализа требует соблюдения определенных правил в последовательном выдвижении гипотез.

Отличительная черта морфо-биологического подхода заключается в том, что он осуществляется на основе изучения конструкции как целостной системы. Это заметно снижает возможность формализации анализа, но зато повышает его надежность, предоставляя дополнительные критерии при решении вопроса о природе сходства – конвергентном (параллельном) или унаследованном.

В описании конструкции как целостного объекта появляется очень важный параметр, который характеризует взаимоотношения отдельных элементов системы, но не сводится к их комбинаторике. Кроме того, рассмотрение конструкции с позиций ее целостности позволяет оценивать ее по степени функционального (и адаптивного) совершенства. Сравнение морфологического сходства функционально равноценных конструкций также важно для оценки природы сходства. И, наконец, целостный подход позволяет при сравнении апеллировать к такой характеристике системы как ее образ.

Следует признать, что в этих оценках многое зависит от квалификации и интуиции исследователя. Однако мнение о том, что результаты таких исследований не воспроизводимы и ненаучны – не состоятельно.

Это одна из традиций в познании, связанная с диалектикой соотношения того, что можно назвать «правильностью» и «точностью» знания (см. Голубовский, 2000). Это традиция, которая отражает стремление к целостному видению и ставит во главу угла поиск наиболее общих и существенных закономерностей. Она диалектически противостоит другой традиции, которая стремится к точности и математизации знания.

Возможность формализовать описание морфо-функциональной системы позволяет применять для ее анализа количественные методы и проводить реконструкции филогенеза на основе анализа признаков, естественно, на иной, соответствующей методу, методологической базе. При этом характеристики признаков, такие как полярность, направленность и филогенетический вес, определяются в ходе морфо-биологического анализа системы как целого.

Мы пробовали сопоставлять гипотезы сепарации морфо-функциональных систем, полученные на основе морфо-биологического анализа, с результатами кладистических реконструкций (Потапова 2000, 2005, 2005a; Pavlinov, Potapova 2003; и др.). Как правило, кладограммы, построенные без предварительных условий с учетом всех категорий признаков конструкции, в большей степени соответствовали «функцио-

нальной» или даже «эволюционной» гипотезе, и отражали не родство групп, а их отношение по уровню адаптивной специализации анализируемой системы.

Однако предварительное «ордирование» и «взвешивание» признаков в соответствии с представлением о сути адаптагенеза, дают результаты, вполне сопоставимые с представлениями о семофилезе рассматриваемого узла, полученными при анализе системы как целого. Это позволяет (с соответствующей корректировкой) применять математический аппарат кладистики для семофилетических построений.

Ключевой вопрос о глубине параллелизмов в развитии адаптивных конструкций, решается при сравнении различных семофилезов. И хотя я не склонна абсолютизировать «молекулярные» филогении, использовать именно их для тестирования семофилетических гипотез, на сегодняшний день представляется весьма продуктивным. Предварительные результаты такого тестирования вполне обнадеживают.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы». Автор выражает искреннюю благодарность – Ф.Я. Держинскому, Л.П. Корзуну, А.Н. Кузнецову, М.В. Калякину, В.Б. Суханову за развитие обсуждаемого направления и за ценные вопросы и замечания по рассматриваемой проблеме. Автор особо признателен И.Я. Павлинову за поддержку и критическое обсуждение темы на разных этапах работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Геккель Э. 1908.** *Естественная история миротворения. Ч. 1. Общее учение о развитии.* Издательство «Мысль». Санкт-Петербург, 274 с.
- Голубовский М.Д. 2000.** *Век генетики: эволюция идей и понятий.* Издательство «Борей-Арт», Санкт-Петербург: 262 с.
- Дарвин Ч. 1939.** *Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь.* Издательство академии наук СССР, Москва, Ленинград: 253–678.
- Держинский Ф.Я. 1977.** О значении биомеханического анализа в реконструкции филогении птиц. *Адаптивные особенности и эволюция птиц.* Издательство «Наука», Москва: 53–60.
- Держинский Ф.Я. 1980.** Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции курообразных птиц. *Морфологические аспекты эволюции.* Издательство «Наука», Москва: 148–158.
- Держинский Ф.Я. 1982.** Адаптивные особенности строения челюстного аппарата у некоторых гусеобразных Anseriformes и вероятные пути эволюции отряда. *Зоологический журнал*, **61**(11): 1030–1041.
- Держинский Ф.Я. и Корзун Л.П. 1981.** К вопросу об эволюции и родственных связях пингвинов. *Орнитология.* Издательство МГУ, Москва, **6**: 3–129.
- Корзун Л.П. 1981.** К вопросу о филогенетических взаимоотношениях между гагарами и поганками. *Зоологический журнал*, **60**(10): 1523–1532.
- Корзун Л.П. 1996.** Ключевая трофическая адаптация трогонов (Trogoniformes) и морфо-функциональные особенности их челюстного аппарата. *Зоологический журнал*, **75**(9): 1382–1393.
- Мейен С.В. 1977.** Таксономия и мерономия. *Вопросы методологии в геологических науках.* Издательство «Наукова Думка», Киев: 25–33.
- Мейен С.В. 1988.** Проблемы филогенетической классификации организмов. *Современная палеонтология (методы, направления, проблемы, практическое приложение).* Т. 1. Издательство «Недра», Москва: 497–510.
- Павлинов И.Я. 2005.** *Введение в современную филогенетику.* Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва, 391 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990.** *Песчанки мировой фауны.* Издательство «Наука», Москва: 368 с.
- Павлинов И.Я., Потапова Е.Г., Яхонтов Е.Л. 1993.** Количественный анализ влияния начальных условий на результаты филогенетических реконструкций. *Журнал общей биологии*, **54**(2): 149–165.
- Панютина А.А. и Корзун Л.П. 2009.** Морфо-функциональные предпосылки возникновения полёта у млекопитающих. *Зоологический журнал*, **88**(5): 573–587.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2010.** Уникальная роль зубчатого мускула в локомоции рукокрылых. *Plecotus et al., pars specialis*, **13**: 5–13
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2011.** Кинематика плечевого пояса рукокрылых. *Доклады Академии наук*, **439**(4): 570–573.
- Парамонов А.А. 1967.** Пути и закономерности эволюционного процесса. *Современные проблемы эволюционной теории.* /Ред. Полянский В.И., Полянский Ю.И. Издательство «Наука», Ленинград: 342–441.
- Песенко Ю.А. 1989.** Методологический анализ систематики. 1. Постановка проблемы, основные таксономические школы. *Принципы и методы зоологической систематики.* Тр. Зоол. ин-та. **206.** Ленинград: 8–119.

- Потапова Е.Г. 1998.** Пути преобразования костного среднего уха тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea). *Зоологический журнал*, **77**(1): 80–87.
- Потапова Е.Г. 2000.** Пути преобразования нижней челюсти тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea) и роль разных адаптаций в становлении ее специфики. *Зоологический журнал*, **79**(12): 1445–1456.
- Потапова Е.Г. 2005.** Филогенетические взаимоотношения палеарктических хомяковых Cricetinae (Rodentia, Muroidea), основанные на строении слуховых барабанов. *Систематика, палеонтология и филогения грызунов*. Под ред. Н.И. Абрамсон и А.О. Аверьянова. Труды Зоол. Института РАН. **306**, Санкт-Петербург: 116–141.
- Потапова Е.Г. 2005а.** О взаимоотношении эколого-морфологического и кладистического подходов в филогенетике, на материалах по строению слуховой капсулы грызунов. *Эволюционные факторы формирования биоразнообразия животного мира*. Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва: 60–70.
- Потапова Е.Г. 2009.** Внутривидовая изменчивость морфо-функциональных систем черепа в связи с вопросом о роли адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации. *Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных условиях*. Сборник трудов Зоол. Музея МГУ. Т. 50. Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва: 337–366.
- Расницын А.П. 1988.** Филогенетика. *Современная палеонтология (методы, направления, проблемы, практическое приложение)*. Т. 1. Издательство «Недра», Москва: 480–497.
- Расницын А.П. 2002.** *Процесс эволюции и методология систематики*. Тр. Русск. энтомол. об-ва, **73**: 1–108.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волцит О.В. 2001.** *Сони (Muoxidae) мировой фауны*. Издательство Московского университета, Москва: 229 с.
- Скарлато О.А. и Старобогатов Я.И. 1974.** Филогенетика и принципы построения естественной системы. *Труды Зоологического института АН СССР*, **53**: 30–46.
- Старобогатов Я.И. 1989.** Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований. *Принципы и методы зоологической систематики*. Труды Зоологического института, **206**. Ленинград: 191–222.
- Юдин К.А. 1965.** *Филогения и классификация ржанкообразных Charadriiformes, Aves.*/ Фауна СССР. Птицы. Т. 23. Вып. 1. Часть 1. Издательство «Наука», Москва-Ленинград: 260 с.
- Юдин К.А. 1970.** О принципах и уровнях развития систематики животных. *Зоологический журнал*, **49**(9): 735–749.
- Юдин К.А. 1974.** О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных. *Труды Зоологического института АН СССР*, **53**: 5–29.
- Bock W.J. 1981.** Functional-adaptive analysis in evolutionary classification. *American Zoologist*, **21**: 5–20.
- Dzerzhinsky F.Ya. 1995.** Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. **181**: 325–336.
- Eldredge N. and Cracraft J. 1980.** *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. press, New York: 349 p.
- Gutmann W.F. 1977.** Phylogenetic reconstruction: theory, methodology, and application to chordate evolution. *Major patterns in vertebrate evolution*. Eds. M.K. Hecht, P.C. Goody, B.M. Hecht. Plenum press, New York and London: 645–669.
- Haeckel E. 1866.** *Generelle Morphologie die Organismen*. G. Reimer, Berlin: 567 S. (цит. по: Павлинов 2005).
- Haeckel E. 1894.** *Systematische Phylogenie*. Bd. 1.2. Berlin. (цит. по: Парамонов 1967).
- Hennig W. 1950.** *Grundzuge einiger Theorie der phylogenetische Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin: 370 p.
- Hennig W. 1965.** Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, **10**: 97–116.
- Huxley J.S. 1957.** The three types of evolutionary process. *Nature*. **180**(4584): 454–455.
- Neff N.A. 1986.** A rational basis for a *a priori* character weighting. *Systematic Zoology*. **35**: 110–123.
- Pavlinov I.Ya. and Potapova E.G. 2003.** Cladistic analysis of the dormice genus *Graphiurus* Smuts, 1832 (Rodentia, Gliridae) with comments on evolution of its zygomaseteric construction and subgeneric taxonomy. *Russian Journal of Theriology. (Русский териологический журнал)*. **2**(1): 49–58.
- Rasnitsyn A.P. 1996.** Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology*. **66**(1): 3–41. Перевод: Расницын А.П. 2005. Концептуальные проблемы филогенетики, систематики и номенклатуры. *Избранные труды по эволюционной биологии*. Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва: 142–184.