

the character has not yet arisen, the character has disappeared. Similar characters can be the result of parallel origination or the result of instauration, furthermore, sister group can loose the plesiomorphic state of the character to be elucidated, etc. The consequence of incomplete significance of some synapomorphies is the necessity of weighting and of their numerous duplications. In practical respect this means the necessity of a much more detailed study of morphology of the groups considered. A researcher should not restrict himself to the cladogram but should move further towards the script as a higher level of knowledge about the phylogeny and a more profound criterion of the veracity of the reconstructions obtained.

The method of synapomorphies works well concerning short periods of macroevolution and where extinction has not led to large gaps impeding determination of homologies, i. e. members of the morphocline. On the speciation level synapomorphies are disguised overlapped by Brown's motion of features within the framework of homological variation. On high taxonomic levels the number of new formations reduces the common characters of certain groups to abstractions which are remote from the primary condition as a result of a long chain of various transformations.

Many tasks of phylogeny cannot be solved with put palaeontological material. The most significant results can undoubtedly be obtained using all neontological and palaeontological data available.

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ И НЕРАВНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ КАК ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ НЕОБХОДИМОСТЬ РАЗЛИЧЕНИЯ ТЕМПОРАРНОГО, ГЕНЕАЛОГИЧЕСКОГО И ГРАДИСТСКОГО ПОДХОДОВ В СИСТЕМАТИКЕ

Л. А. Несов

Ленинградский государственный университет

Современная систематика биологических объектов является динамичной, быстро обновляющейся отраслью знания. Причина ее обновления — в нарастании противоречий между старыми, традиционными подходами к принципам классификации организмов и раскрывающимся значением ранее плохо известных свойств живого, прежде всего его качеств, связанных с эволюцией организмов и экосистем как системно соподчиненных, специфичных и взаимозависимых объектов.

Одно из важных свойств эволюции живых и неживых систем достаточно высокого уровня сложности — широкое распространение параллелизмов, имеющих место наряду с дивергентными процессами (см., например, эволюцию атмосфер планет). Эволюционные параллелизмы в живой природе (приобретение сходных черт в строении и/или в функционировании не от общего предка, а независимо) относительно легко обнаруживаются при значительных различиях общей организации у представителей далеких друг от друга эволюционных стволов (например, в характере пневматизации скелета птерозавров и птиц, в строении движителей у млекозавров, ихтиозавров и ранних китообразных *Agathaotes*). Подобные случаи нередки и, видимо, не совсем правильно называются конвергенциями, хотя реального „схождения“ эволюционных ветвей при этом не происходит. В связи с этим мы считаем, что термин „конвергенция“ является для подобных случаев лишним; для всего спектра подобных случаев у близких и далеких друг от друга организмов можно обойтись термином „параллелизм“. Действительно, в морфологии между параллелизмами на основе преобразования полностью гомологичных структур и параллелизмами на базе совершенно негомологичных черт строения существует сплошной спектр переходов.

Параллелизмы в относительно близких эволюционных линиях обнаруживаются труднее, в них они бывают хорошо заметны лишь,

восты биотической среды (неуклонное, хотя и неравномерное по скорости), происходящее в ряде важных подразделений частных экосистем и в биосфере в целом, определяет даже в далеких друг от друга группах организмов формирование отбора на повышение универсальности и пластичности их адаптаций, на увеличение независимости от условий окружающей среды, на сопряжение процессов дифференциации и интеграции, на получение и переработку максимального количества информации, наиболее надежную ее передачу генетическими и внешнегенетическими путями. Именно такой характер отбора определял независимое в разных и порой очень далеких друг от друга группах позвоночных появление и совершенствование механизмов водного и солевого обмена, внутреннего оплодотворения, яйцевиворождения и живорождения, звукопроводящих аппаратов от барабанной перепонки к внутреннему уху (Татаринов, 1987), гомойотермии, цефализации, сложных форм заботы о потомстве на базе независимо увеличивавшихся возможностей головного мозга и т. д. Такие процессы эволюционного улучшения функциональных особенностей приспособлений нередко могут осуществляться и ограниченным числом вариантов.

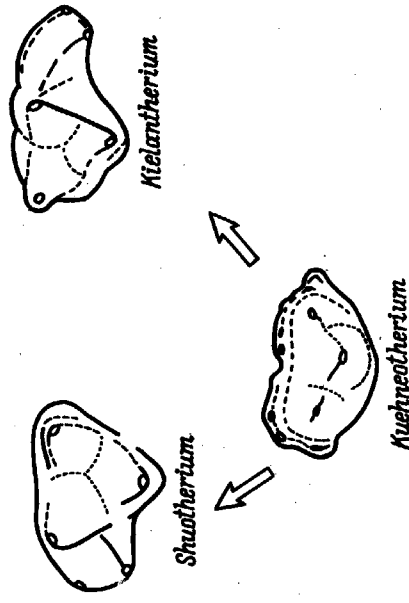


Рис. 1. Независимое формирование „пятаки“ (соответственно, псевдоталониды впереди от тригониды, талониды позади от тригониды) в 2 группах териевых млекопитающих. Передние стороны зубов расположены слева

Так, например, формирование талониды (пятаки) на нижнем зубе млекопитающих может идти двумя путями (рис. 1): либо спереди от тригониды (реализуется у *Shuotherium*), либо сзади от тригониды (у *Tribotheria* и их потомков). Порой такой путь остается только один, к примеру, при усилении жевательной функции зубов среди териевых млекопитающих от уровня триботерий (*Tribotheria*) через примитивных дельтатероидов (*Deltatheroidea*)

если касаются изолированных черт на фоне общей дивергенции филологических линий. В тех же случаях, когда в относительно близких, но расходящихся группах обнаруживается значительное количество сходных черт, то эти признаки традиционно рассматривают как унаследованные от общего предка. Оправдывается это обычно статистически верным утверждением, что при исследовании тех или иных явлений наиболее простая гипотеза самым кратким путем ведет к истине, и поэтому не следует подозревать наличия неоднократных случаев появления какой-либо структуры или функции там, где можно обойтись допущением однократного формирования их у общего предка. Однако случаи формирования параллелизм в близких группах организмов являются не исключениями, не редкими, экзотическими явлениями, а отражением важного правила, закономерности эволюционного процесса. Ведь если представить, что организмы, обладающие достаточно большим сходством на следственной основе (например, относящиеся к близким родам или видам), независимо друг от друга попадают в новую для них, но сходную среду, то и отбор по отношению к ним будет действовать во многом сходным образом, определяя на данном этапе и сходство результатов эволюционного процесса. Отсюда следует, что в далеких друг от друга группах частота параллелизмов должна быть снижена из-за различий наследственной основы, тогда как в наиболее близких группах процессы параллельного появления или параллельного усиления тех или иных черт будут максимальны по своим проявлениям.

В реальности параллельно сходные пути отбора будут складываться не только для близких видов одного рода, обладающих достаточно сходной экологией, но и для разных популяций одного вида, поскольку на каждую из них отбор будет действовать во многом сходно и независимо от остальных. Здесь параллелизм в эволюционном развитии переходит уже на внутривидовой уровень. Все эти явления следует учитывать при тех или иных вариантах отражения хода эволюции в системе соподчиненных таксонов. В связи со всем отмеченным представлением об одной особи или одной паре особей, являющейся основателем и носителем характерных черт будущего вида (или даже более крупной группы) следует считать значительным упрощением реального хода видообразования для большинства достаточно высокоорганизованных форм жизни.

Может возникнуть представление, что в ходе расхождения групп и нарастания отличий в их экологии направления отбора будут все более сильно изменяться, что вызовет заметное уменьшение вероятности появления параллелизм в дивергирующих ветвях. Однако имеются важные факторы, определяющие сохранение довольно высокой встречаемости параллелизм и в уже далеко разошедшихся группах. Это, прежде всего, усложнение биотической среды обитания, практически неизбежно наступающее в ходе эволюции систем связей в биогеоценозах. Нарастание переменчи-

к сумчатим, а также через примитивных папоторид (Parrrotherigida) к типичным плацентарным (за счет независимого в двух ветвях увеличения высоты протокона на верхних зубах и площади работающего против него талониды на нижних зубах). Могут влиять на формирование параллелизм и ограничения числа вариантов наследственной изменчивости (Татаринов, 1976), хотя роль их может быть меньшей, чем у морфогенетических запретов.

Таким образом, если мы видим, что развитие двух каких-либо достаточно близких групп осуществлялось специфическими путями, без хорошо заметных параллелизм, то это возникновение непохожести может в большой степени быть результатом разных, весьма специфических обстановок, в которых эти группы обитали и эволюционировали. Если же мы наблюдаем многократность возникновения тех или иных структур и связанных с ними функций в эволюции уже достаточно разошедшихся групп организмов, то в этом отражается определенная закономерность, которая и ответственна за более или менее частое повторение схожих эволюционных событий.

Нам представляется, что причины тех или иных эволюционных событий и, соответственно, суть тех или иных закономерностей эволюционного процесса много легче познавать через повторяющиеся, сходные эволюционные события типа параллелизм, чем с помощью анализа случаев формирования тех или иных уникальных черт. Так, прогрессивное увеличение размеров тела, если бы оно отмечалось в одной филогенетической ветви позвоночных, не давало бы ответа о причинах этого явления, но поскольку известно о подобном параллельном направлении развития во многих (но не во всех) экологически и филогенетически разных группах, то много легче устанавливаются общие причины таких явлений, заключающиеся в отборе на ускоренный рост тела в онтогенезе у некоторых видов, что обеспечивает довольно рано в жизни выход из-под контроля хищников. Соответственно среди хищников идет отбор на возможность использования наиболее широкого спектра жертв (в том числе крупных). Среди гомойотермных форм отбор на увеличение размеров тела может уменьшать потери на теплоотдачу во внешнюю среду и т. д. Итак, параллельное приобретение отдельных черт и их сложных комплексов в ходе эволюции как у далеких, так и близких групп является в большей степени правилом, а не исключением.

В последние десятилетия трудом многих исследователей (см., например, Ивахненко, 1982; Lauder, Liem, 1983; Wild, 1983) было обнаружено, что разные систематические группы, в том числе достаточно высокого ранга (в частности, надотряд костистых рыб, класс рептилий, подкласс архозавров и т. д.) независимо в разных ветвях формировали комплексы черт, характерные для этих групп, точнее для данного уровня организации. У костистых рыб это — уменьшение в нижней челюсти числа костей до трех, сокращение объемов хряща в мозговой коробке, редукция ганглиона в

чешуе, усиление механической роли тел позвонков, формирование гомоцеркального хвоста и т. д. Такие явления позволяют по-новому взглянуть на ступени, уровни в организации живого (Huxley, 1958), на которые в той или иной форме обращали внимание еще в древности. Ныне различия групп организмов, происходящих из одной ветви развития, касающиеся степени морфологической и функциональной дифференциации и интеграции, универсальности приспособлений и степени независимости организмов от колебаний условий окружающей среды, уровня коммуникабельности и эффективности способов заботы о потомстве, а также различия по менее важным особенностям позволяют вполне ясно подразделять каждую достаточно крупную ветвь или линию развития на отрезки типа ступеней (рис. 2), характеризующиеся сходством относящихся к ним организмов. Такое подразделение возможно, несмотря на то, что та или иная часть этого сходства может быть приобретена независимо в близких или достаточно далеких филогенетических ветвях.

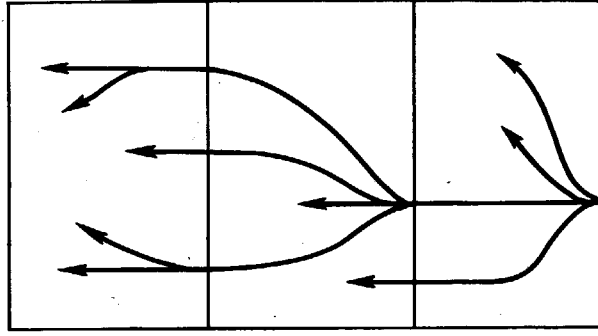


Рис. 2. Соотношение 3 град (ступеней) в монофилетической группе, признаки 2 град достигались разными ветвями независимо (по вертикали отмечается степень эволюционной продвинутости)

Подразделение филогенетических стволов и линий на отрезки облегчается наличием рубежей, на которых формировались наиболее важные, «ключевые» адаптации. При этом прогностические свойства системы, построенной для крупной ветви лучеперых рыб, в которой есть ступени палеонисков (Paleonisci), целонокостных (Holosteii) и костистых (Teleostei), будут, видимо, выше или, во всяком случае, не ниже той, которая построена по принципу под-

разделения на небольшое количество „сквозных“ ветвей, пронизывающих отмеченные грады и имеющие, естественно, иной состав. Кистеперая рыба из Osteolepididae и серая ворона принадлежат одной генеалогической линии, но на основе черт строения первой из них очень трудно прогнозировать свойства второй, тогда как определенный прогноз свойств вымерших тероморф (Theromorphina) на основе знания черт рептилий (Reptilia) оказывается вполне возможным. Однако мы знаем, что классы тероморф и рептилий (в частности, их низшие ступени капториноморф и котилозавров) приобрели свои важные свойства, характерные для рептилийно-тероморфного уровня организации, в основном независимо (Татаринов, 1976). Большое число важных, параллельно возникающих особенностей организации отмечается в разных ветвях и на разных уровнях организации животного Ю. Г. Алеевым (1986), что было положено им в основу единой экоморфологической системы организмов.

В биосистематике последних десятилетий, в основном под влиянием крайне формализованных вариантов кладизма происходило нередкое отбрасывание, игнорирование ступеней (уровней, град). Особенно часто это касалось тех из них, которые содержат организмы с набором примитивных черт. Такие группы провозглашались парафилетическими в связи с тем, что содержали предка группы, но не всех его потомков, тогда как представляли высшей ступени в той или иной ветви нередко признавались, по терминологии кладизма, голофилетической группой (включавшей общего предка с продвинутыми признаками и его потомков). При доведении подобного подхода до логического завершения телодонты и бесщитковые из бесчелюстных, палеониски, кистеперые рыбы, весь класс амфибий, отряд предбесчелюстных, рептилии в узком смысле слова, котилозавры, текодонты, протозухии и мезозухии из крокодилов, ящерницы, тероподные динозавры, капториноморфы, пеликозавры, териодонты, панготерии и множество других нередко окзывались буквально изгоняемыми из системы позвоночных, хотя свойства организмов в пределах этих групп могут быть в довольно высокой степени прогнозируемы по свойствам отдельных их представителей. Таким образом, прогностическая способность крайне формализованных кладистических систем оказывается сниженной по сравнению с теми, в которых в той или иной форме употребляются такие парафилетические группировки. В связи с этим автор считает необходимым, не отбрасывая лучших достижений кладизма (в частности, анализа с поиском общих эволюционно продвинутых черт), сохранять при систематизации биологических объектов ступенчатые (уровенные, градистские) группировки, наряду с теми подразделениями, которые выделяются по генеалогическому принципу.

Здесь можно отметить, что в ортодоксальном кладизме отнесение группы к парафилетической или монофилетической группировке более крупного ранга во многом зависит от ее эволюцион-

ной судьбы, что размывает границы раздела между парафилией и голофилией (в кладистическом смысле). Так, например, если бы позднепалеозойские представители подкласса Proganosauria среди рептилий не вымерли, а дали бы новые группы с различными эволюционно продвинутыми чертами, то известные ныне проганозавры считались бы не голофилетической группировкой (предок и все его потомки), а парафилетической.

Как это ни удивительно, но, по крайней мере, некоторые последователи кладизма все же сохраняют в своих системах градистские группировки. Это, однако, они делают в несколько завуалированном виде, в связи с чем данное обстоятельство почти никем не замечается. Возможность использования таких группировок в кладизме демонстрируется следующим примером. Так, если мы с позиций кладизма объединим в одну группу завропсид, у которых есть роговые образования кожи с бородками I и II порядка, а также с крылочками (т. е. перья), то это будут птицы (рис. 3, а), которые принимаются как голофилетическая группировка. На ранних этапах ее истории у части этих животных хвост сокращался в длину, в нем уменьшалось количество позвонков, на конце хвоста формировался пигостиль. Это будут птицевостые, противопоставляемые птицам группы археорнитес, у которых еще была „ящерохвостость“, как у тероподных динозавров. У части птицевостых форм исчезали зубы, это будут так называемые новые птицы, противопоставляемые зубастым птицам мела. У ряда новых птиц усиливался кинетизм в черепе, исчезало или перестраивалось базиптеригиоидное сочленение, что привело к формированию неогнат, которые как серия ветвей противопоставляются палеонатам (в которые включаются в основном вымершие формы, способные к полету, а также значительное количество ветвей, утративших способность летать). Ничто не исключает многократность и независимость перестроек от любого этапа к последующему, но это, на наш взгляд, не меняет характера кладограммы. В такой кладограмме (см. рис. 3, а) группы выделяются по общим эволюционно продвинутым чертам, однако каждая из производных групп противопоставляется равной ей по рангу, но характеризующейся набором примитивных черт. Если мы возьмем соответствующие пары групп (археорнитес и птицевостые, зубастых и новых птиц, палеонгат и неогнат с отмеченными выше сокращенными характеристиками), то первый член каждой пары будет низшей ступенью (уровнем, градусом) в эволюции, а второй — более высокой ступенью. Группы с эволюционно продвинутыми чертами будут вложены здесь друг в друга, как „матрешки“ (рис. 3, б). Следовательно, в такой кладограмме, организованной в соответствии с кладистическими принципами, будет присутствовать не столько ступеней (археорнитес, зубастые, палеонгаты и т. д.), образующих одну крупную ветвь эволюции. Однако многие исследователи, работающие в области теории биосистематики (см., например, важную обзорную статью Л. П. Татарина, 1984), не

вполне верно отмечают, что в кладистических системах и графических моделях отражается лишь сугубо генеалогические взаимоотношения групп, и что эти группы ранжируются лишь в соответствии с последовательностью их ветвления; при этом нередко любые „зубцы“ кладограммы принимаются за ответвления эволюционных линий. В действительности же лишь изредка кладистам удается найти достаточно надежные свидетельства произошедшей дихотомии стволов; обычно такой поиск требует большой затраты сил, а „зубцы“ кладограмм отнюдь не всегда соответствуют ветвям (Sraasgraff, 1980). Так, Ю. Гэффи (Gaffney, 1975) построил кладограмму для черепах, в которой (рис. 3, в) триасовые *Proganochelydia* представляли собой зубец „гребня Хенига“, противопоставляемый остальным черепахам (*Casichelydia*). В представленной схеме проганохелидии, однако, выступают только как ступень эволюции по отношению к казихелидиям (см. рис. 3, в), так как они обладают лишь набором примитивных для черепах

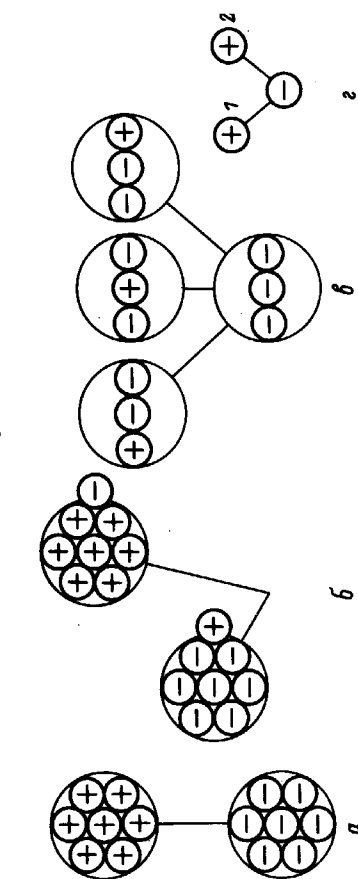
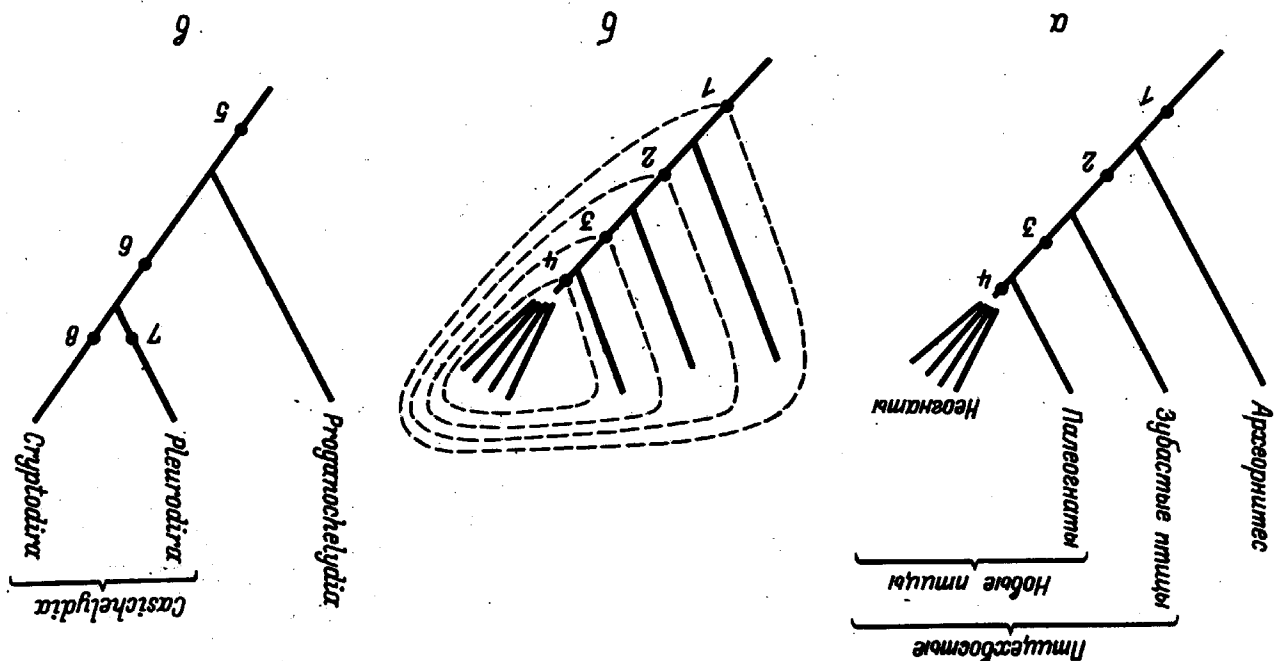


Рис. 4. Некоторые варианты соотношения групп:

а — по принципу град (ступеней), б — с некоторым расхождением 2 групп в признаках, но с большими различиями по уровню преобразования, в — расхождение 3 ветвей от примитивного предка с приобретением 3 вариантов продвинутой черты, г — приобретение функционально сходных черт разными путями. Знаком „+“ указано примитивное состояние признака, знаком „-“ — отмечено продвинутое состояние. Знаки „+1“ и „+2“ указывают 2 варианта продвинутой черты, функционально и структурно сходных, и достигнутых независимо при дивергенции от общего предка, обладавшего лишь примитивным состоянием признака

признаков. Дихотомическое ветвление (или разветвление стволов, крайне близкое к дихотомическому) Ю. Гэффи отметил в данной работе лишь для бокошейных (*Pleurodira*) и скрытошейных (*Cryptodira*) черепах, у которых независимо за формирование нижней челюсти для связи, которая ответственна за приведение нижней челюсти. Этот механизм возник двумя разными путями от стадии проганохелидий, у которых такого блокового механизма еще не было. Только такие случаи обнаружения альтернативно, зеркально развивающихся черт или их комплексов отмечают реальные случаи ветвления, которые мы предлагаем называть на кладограмме „симметричными вилками“ (рис. 4, г), при этом „зубцов“

Рис. 3. Кладограммы соотношения крупных групп птиц (а, б) и черепах (в): 1 — появление пера, 2 — укорочение хвоста и приобретение пистолетия, 3 — исчезновение зуба, 4 — преобразование неба, 5 — появление пашпиря, 6 — среднее ухо с латеральной стенкой, 7 — формирование блокового механизма приведения нижней челюсти за счет переборки сухожилия через латеральный отросток крыловидной кости, 8 — формирование блокового механизма за счет переборки сухожилия через расширяющуюся ушную капсулу (в — из Gaffney, 1975, с упрощениями)



на них может быть два или несколько. Позже (Gaffney, 1984) было продемонстрировано, что у всех черепах, кроме проганохелидий, бывает только 5 крупных „центральных“ щитков по средней линии карапакса, тогда как у проганохелидий их было 4. Учитывая, что в ходе возникновения и раннего филогенеза черепах должно было, видимо, идти уменьшение числа роговых щитков на карапаксе, можно предположить, что проганохелидии более продвинуты, чем остальные черепахи, по числу щитков в „центральной“ ряду, тогда как по остальным известным чертам они примитивны. Наоборот, группа казихелидий имеет примитивное состояние по числу „центральных“ щитков, но несет много разных продвинутых черт (в ней двумя разными путями формируется блоковый механизм приведения нижней челюсти, независимо развивается способность прятать шею, а нередко и голову под панцирь, в двух ветвях независимо сокращалось число костных и роговых элементов в панцире, закрылись межптеригоидные щели в черепе и т. д.). На современном этапе изучения „вилка“ обнаруживается для проганохелидий и казихелидий, однако она не будет симметричной (рис. 4, б), так как большой комплекс примитивных черт и одна продвинутая особенность проганохелидий противопоставляются большому количеству продвинутых черт и всего лишь одной примитивной особенности у казихелидий. В кладизме, особенно в его ортодоксальных вариантах, запрограммировано игнорирование указаний, что одна из сестринских групп сохраняет много больше черт сходства с предковой формой, чем другая (Татаринов, 1984), и поэтому сестринские группы такого типа в кладизме получают равный ранг.

Отношения, отраженные на рис. 4, а, мы называем градистскими, а соответствующие группы — ступенями, градами, уровнями по степени продвинутости (по степени измененности в сравнении с предковым состоянием) или просто уровнями. Переход между градами может осуществляться в одной линии (см. рис. 4, а), но при параллелизмах этот переход может осуществляться в двух линиях или даже в большем их числе. Отношения на рис. 4, в и 2 мы называем генеалогическими. Группы, представленные „на верхнем этаже“ (см. рис. 4, в и 2), будут здесь по отношению друг к другу ветвями, но по отношению к „нижнему этажу“ (по отношению к предку) они сами будут образовывать более высокую ступень (граду). Наш метод поиска „вилки“ в филогенезе (симметричных или близких к таковым) заключается в следующем: отыскиваются две группы организмов, стоящих на разных ступенях эволюционного развития и соотносящихся друг с другом как предковая и потомковая (например, полуморские и морские черепахи *Toxochelyidae* и *Cheloniidae*; см. Несов, 1986), а затем для высшей из них ведется поиск такой группы, которая имеет тот же источник (в данном случае низшие токохелииды), но независимо приобретает черты, сходные с отмечаемыми у более высшей группы (*Cheloniidae*). В данном случае такой группой, во многом „симметричной“ для хелониид, будут *Protostegidae* —

вымершая группа морских черепах, независимо и несколько в другое время усиливавшая свои морские адаптации во многом по типу хелониид.

Таким образом, параллелизмы, осуществляемые у форм, возникших от общего предка в ходе альтернативных, „зеркальных“ преобразований и дающие сходный функциональный результат, являются прекрасной основой как для разграничения низших и высших ступеней, так и для выяснения процессов расщепления в достаточно „симметричных вилках“.

Две группы, происходящие от общего корня, могут филогенетически соотноситься друг с другом: 1) по типу отношения двух град (см. рис. 4, а), 2) как две грады с расхождением по отношению к одному немногим чертам или даже по одной черте (см. рис. 4, б), 3) как две ветви с относительно небольшим числом черт, характеризующих конечные их члены как находящиеся на несколько различных уровнях преобразований, 4) по типу двух более или менее симметричных ветвей (см. рис. 4, в). В первом случае ничто не противоречит, что производная группа могла произойти от исходной. Во втором и третьем случаях общий предок двух групп по уровню организации был близок к низшей из групп, но он все же находился чуть ниже этого уровня и имел, вероятно, все основные черты, отмечаемые для группы в их примитивном (исходном) состоянии. В четвертом случае обе рассматриваемые группы происходят от общего предка, стоявшего на заметно более низкой ступени развития, и возникают в ходе параллельных по сути изменений, которые обеспечивают функциональное сходство результатов, но достигаются несколькими разными путями. В целом между случаями 1 и 4 существует непрерывный спектр разных состояний, но реально в кладизме обычно они формализуются лишь до двух возможных: или две группы соотносятся как две ступени (одна несет только примитивные черты по отношению к продвинутой), либо как две ветви (если соотношения групп определяются состояниями на рис. 4, б, в или 2). Таким образом, реально кладизм всех направлений не следует считать идентичным генеалогической систематике (см. Nesov, 1987), соподчиняющей группы лишь по давности ветвления. Одно из направлений кладизма, которое мы называем здесь реалистической систематикой или *реалистическим кладизмом*, является подходом, в котором оказывается возможным использовать чередуя и градистский, и генеалогический подходы (см. рис. 3, в). В этом заключается одна из важных привлекательных сторон кладизма, точнее, одного из его направлений. Другая привлекательная сторона кладизма (причем любого) связана с представлением аргументов, доступных для критики, что выгодно отличается его от старой, классической систематики, нередко использующей лишь авторитет личности исследователя вместо аргументов фактами (и построенными на их основе гипотезами).

Выявление достаточно симметричных ветвлений, а также установление наиболее естественных границ между преобладающими

эволюционными ступенями являются одними из наиболее продуктивных результатов работы в той систематике, которая связана с реконструкцией хода филогенеза, учет изменения различных между расходящимися стволами также является важным. При подразделении на ступени следует учитывать, что любая сколько-нибудь крупная града может быть подразделена на несколько подступеней (более мелких град) так же, как и в любой ветви (линии) эволюции можно выделить "отрезки", в пределах которых будут находиться организмы с разным количеством и разной степенью выраженности эволюционно продвинутых черт.

Некоторые систематики считают, что наилучшими таксонами в системе будут такие, на которые наиболее легко можно составить диагноз. Учитывая широкую распространенность параллелизмов в эволюции, довольно часто такие "хорошие" таксоны будут градами (ступенями). Составление четких диагнозов на генеалогические таксоны, особенно крупного ранга, должно быть крайне трудным. Многие исследователи, не допускающие использование град для установления формальных таксонов, тем не менее не отрицают наличия морфо-эколого-физиологического прогресса при переходе с одной крупной ступени эволюции на другую (например, от грады амфибий к граде рептилий) и не отрицают различий в степени продвинутости форм, находящихся на разных участках одной филогенетической линии.

В работе настоящих генеалогических систематиков игнорируется степень различия между группами "по горизонтали", т. е. различия, достигнутые при расхождении групп. Однако нет никаких особых оснований одну из сторон процесса филогенеза (расщепление на ветви с прекращением между ними генетического обмена) ставить выше и считать более важной в сравнении с двумя другими (расхождением в признаках уже расщепившихся ветвей и набором в ходе эволюции в каждой ветви все большего количества эволюционно продвинутых черт в сравнении с предковыми стадиями).

Очень важно для правильного воссоздания хода филогенеза и для построения соответствующей системы организмов знать темпы эволюции групп. Эти данные практически очень трудно получить непосредственно, без опоры на палеонтологические материалы. Реально же скорости эволюции даже в близких ветвях могут отличаться во много раз. Так, у двукотлых и морских черепах (*Carettochelyidae* и *Cheloniidae*), а также морских змей *Acrochordoidea* древнейшие известные науке формы по многим особенностям являются с реконструированным предковым состоянием), чем современные их представители (рис. 5). Чтобы объяснить такой "странный" ход эволюции, приходится принимать, что во все известные времена существования отмеченных групп была относительно примитивная группировка, которая в линии к древним продвинутым формам крайне быстро эволюционировала с на-

бором все новых и новых черт, а в линии к современным примитивным формам изменялась крайне медленно и незначительно. Небольшая скорость преобразований в этом случае определяется, видимо, малыми изменениями абиотической среды, стабильностью занимаемой экологической ниши, простотой (падающим характером) биотической среды, значительным воздействием стабилизирующих форм отбора. Подобные примеры ясно указывают на возможность крайне неравномерного хода развития в разных, в том числе относительно близкородственных филогенетических линиях.

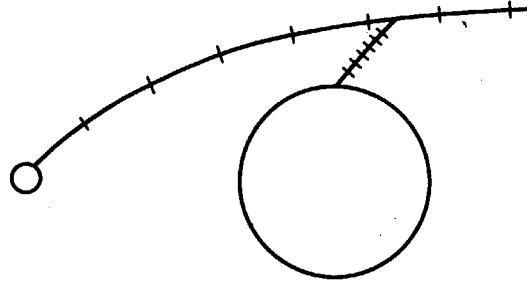


Рис. 5. Условная графическая модель эволюции в пределах группы, характеризующейся крайней неравномерностью преобразования в ее 2 ветвях

Диаметр кругов соответствует степени эволюционной продвинутости терминальных групп, поперечными штрихами условно отмечена частота эволюционных "шагов", по вертикали отмеряется время

Неонтолог почти не видит ясных и недвусмысленных указаний на крайне неравномерный ход эволюционного процесса, поскольку он имеет только дистанции между современными формами. Такой исследователь весьма ограничен в получении информации об изменениях скоростей расхождения групп, определивших эти дистанции между ними. При ограниченности палеонтологических данных у неонтолога может, например, возникнуть представление, что предки серого кита приобрели черты более высокого уровня организации в сравнении с утконосом постепенно в течение долгого времени с позднего триаса до современности, т. е. примерно за 200 миллионов лет. В связи с этим разница в скоростях эволюции в двух указанных ветвях может показаться небольшой. Неонтологи нередко вынуждены считать, что если современные организмы близки друг другу, то они разошлись как ветви от общего предка недавно, а если они далеки друг от друга, то это расхождение произошло давно. При таком подходе вольно или невольно постулируется положение, что расхождение в признаках идет постоянно

и примерно с одной скоростью. Такой же подход получил отражение даже в классической схеме абстрактного филогенеза, выполненной Ч. Дарвиным (1937).

Однако в последнее время становится все более ясным, что эволюция видов и более крупных групп идет крайне неравномерно, и эта ее неравномерность в очень большой степени определяется прежде всего неравномерностью хода преобразования экологических систем (Красилов, 1977, 1986; Несов, Головнева, 1987) как комплексов иерархически соподчиненных связей в их пределах. При резких, односторонних и долгих стрессовых воздействиях на экосистемы извне упрощаются связи в их пределах за счет выпадения форм, неустойчивых к этим воздействиям. При продолжительном воздействии избыточного увлажнения, аридизации, низких или высоких температур, увеличении или уменьшении солености, изменения содержания в воде или почвах O_2 или H_2S , других кислот (и отборе в таких и иных подобных стрессовых обстоятельствах) может произойти расширение или иное изменение экологических возможностей оставшихся видов. При этом нередко уже оказываются возможным внедрение адвентивных (чужеродных) форм во флористические и фаунистические комплексы, а также в системы экологических связей биоценозов, тогда как включение посторонних форм в ненарушенные природные экосистемы происходит с очень большим трудом (Еськов, 1984). При значительном освобождении экологических ниш в результате долговременного стрессового воздействия эволюция оставшихся форм в направлении занятия этих ниш пойдет очень быстро. Однако при возвращении прежних условий вовсе не обязательно, что отступившие в рефугиумы виды (не переносящие соответствующего стресса) смогут снова занять все их прежние экологическое пространство, так как часть его уже будет занята изменившимися формами из тех, которые устойчивы к стрессовому воздействию, или же заполнена пришельцами. Таким образом, даже без вымирания "отступивших" видов может произойти необратимый сдвиг (изменения) в системе связей биоценозов. В этом случае может происходить замещение одних форм жизни другими, выполняющими хотя и сходную, но все же несколько иную биоэкологическую роль. Поскольку стрессовые экологические воздействия на экосистемы в их истории чередуются с периодами спокойной и благоприятной экологической обстановки (при которой за счет стабилизирующих форм отбора ограничивается возможность эволюции видов), то и будет складываться неравномерность темпов эволюции конкретных видов, тесно сопряженная с неравномерностью эволюции экосистем и определяемая последней.

Таким образом, в связи с неравномерностью скоростей эволюции и различиями в обстановках на обширных ареалах групп есть полные основания представить отвлеченную схему филогенеза группы (рис. 6, а), в которой ветви к современным формам А и В слабо расходятся в достаточной стабильных обстоятельствах

среды, но расцепились очень давно. Ветвь С на этой схеме отделилась недавно от ветви В, но очень быстро по степени сходства различия ушла далеко в сторону, попав в особые экосистемные обстоятельства. Подобный ход филогенеза, видимо, имел место, например, у трехкоготных, или мягкокожих черепах *Trionychidae* (см. рис. 6, а; группа С) по отношению к другим группам скрытошейных черепах или у семейства *Hominidae* по отношению к иным группам высших приматов.

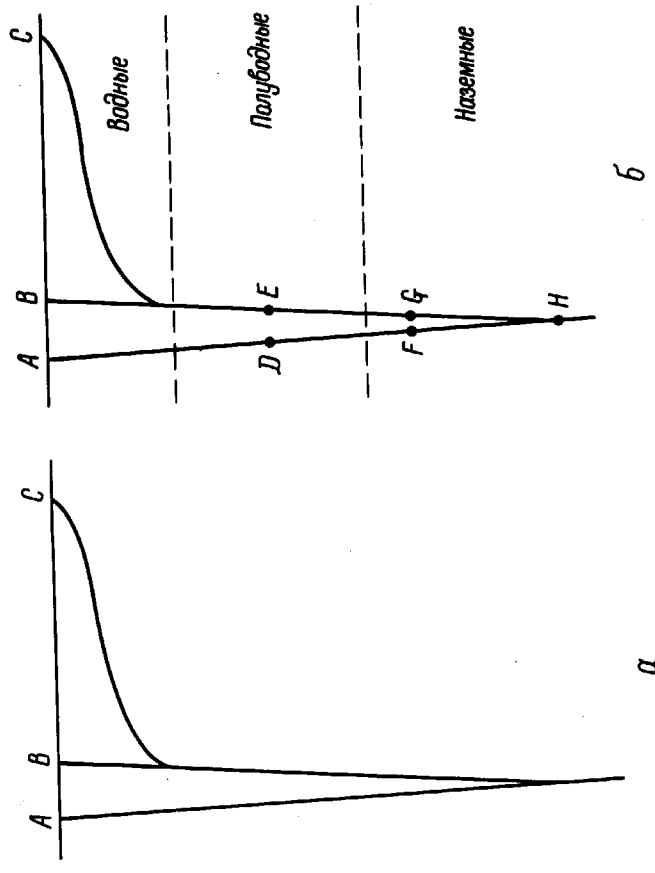


Рис. 6. Условные графические модели эволюции 3 современных групп (А, В, С): а — без принципиальной смены среды обитания, б — со значительной сменой среды обитания (по вертикали отменяется время, по горизонтали — степень сходства-различия между группами)

Следует отметить, что от во многом независимых процессов расщепления ветвей и их расхождения будет во многом независимым и процесс анагенеза — все большее приобретение черт высокой эволюционной продвинутой (измененности в сравнении с предковым состоянием). Этот процесс (рис. 6, б), если он идет при переходе из одной среды в другую, значительно отличающейся от первой (см. характеристики среды в правой части рис. 6, б), будет в ходе отбора вести к перестройке организации, которая обычно идет независимо в разных линиях, обеспечивая определенное сходство и единство формирующихся группировок типа D и E (или А, В и С) как членов той (или другой) группы. Такие грады

нередко выступают как систематические группы, например, отряд *Rhipredia* при сопоставлении с *Capnioida*. Темп набора отличий от предка в пределах последовательной серии форм в каждой из генеалогических линий здесь будет в очень малой степени зависеть от темпов набора отличий между ветвями, в частности из-за параллелизмов (см. разные ветви водных кунных, ушастых и настоящих тюленей).

Исходя из всего отмеченного можно заключить, что филогенез характеризуется тремя до некоторой степени независимыми процессами: расщеплением ветвей, формированием их различий друг от друга, приобретением различий в каждой ветви от исходного (предкового) состояния.

Иерархическая система таксонов обладает лишь одним свойством, в котором она может отражать особенности филогенеза — это ее иерархичность (Nessov, 1987). Поскольку три отмеченные стороны филогенеза, как было показано, могут очень мало зависеть друг от друга, то при попытке отразить в иерархической системе любое из трех свойств (сторон) реального филогенеза два других будут отражаться крайне плохо или даже вообще будут отражены неправильно. Так (см. рис. 6, а), если мы противопоставим группу А+В группе С, то мы отразим близость конечных членов двух первых ветвей и отдаленность от них С, но совершенно неправильно отразим их генеалогические взаимоотношения (в них А должно противопоставляться ветвям В+С, именно так они соотносятся по давности ветвления). С учетом давности расщепления, степени дивергенции и ступеней развития, а также неравномерности эволюционного развития складывается *тройная система неопределенностей*: чем точнее отражается одна сторона филогенеза, тем менее точно отражаются любая из двух других.

Видимо, исходя из такой ситуации, в ходе осознания неравномерности хода эволюции и ограниченности возможностей самой иерархической системы, все большее количество исследователей поляризуется: 1) на сторонников отражать в системе лишь степень сходства — различия между группами, живущими в одно время; сторонники такого направления называются нами *темпорарными систематиками* (Nessov, 1986, 1987). 2) на сторонников соподчинять таксоны в системе по давности ветвления стволов (называемых нами *генеалогическими систематиками*). 3) на сторонников отражать "ступенчатость" эволюции, проводящих границы между таксонами по приобретению эволюционно продвинутых черт или их разных по степени важности комплексов (они называются нами *градистскими систематиками*). К *темпорарным систематикам* будут относиться все нумерические и фенетические систематики и им подобные, обычно работающие с современным материалом. Они в соответствии со степенью широты своих взглядов нередко утверждают, что нельзя построить одну систему для современных и древних организмов, так как эволюционные "расстояния" между группами (например, в мелу, палеогене, неогене) будут

меняться со временем. Генеалогическая систематика не является синонимом кладистической ("филогенетической") систематики, поскольку, как было показано выше, кладизм нередко является систематикой, чередующей градистский и генеалогический подходы (Nessov, 1987). Некоторая часть систематиков (их самоназвание — "эволюционные" систематики) считает, что система является конечным результатом всех исследований организмов, проводимых по разным методикам и с разной направленностью, и что в одной системе вполне можно достаточно точно отразить любой филогенез. Однако при такой позиции осознанно или неосознанно принимается постоянство и равномерность хода расхождения ветвей в ходе эволюции групп и пропорциональное им постоянство темпов приобретения ими черт отличия от предкового состояния, причем постоянство, одинаковое в разных ветвях. Однако такое предположение противоречит тому, что становится известным о крайне неравномерном ходе эволюции как экосистем, так и входящих в них как функциональные единицы конкретных видов. В связи с попытками найти компромисс между темпорарным, генеалогическим и градистским подходами или между любыми двумя из этих подходов (на наш взгляд, все подобные попытки безуспешны) мы называем такую систематику *компромиссной*.

Подводя итог, следует отметить, что в нынешние времена, если систематик строит систему изучаемых им организмов, он должен указывать способ ее построения: является ли она темпорарной, генеалогической или градистской (эти три подхода мы называем "чистыми"), или же его система компромиссная (темпорарно-генеалогическая, генеалогически-градистская, т. е. кладистическая, или темпорарно-градистская или даже компромиссная между всеми тремя отмеченными подходами). Неуказание систематиком способа построения системы (что в целом очень характерно для компромиссных систематиков разного толка) лишает коллег возможности воспринимать ту информацию, которая заложена в системе. Всегда полезными для взаимопонимания будут и указания о степени отражения, например, генеалогического и темпорарного подходов, так как степень учета в системе той или иной стороны филогенеза тоже может значительно различаться. При отнесении какого-либо организма к той или иной формальной систематической группе следует указывать не только ее ранг как таксона, но и характер этого таксона: является ли он группой, объединенной по сходству — различию (т. е. это — темпоралис) или ветвью (т. е. это — кладон) или группой является ступенью (градой). Два последних уточнения являются особенно важными в кладизме, поскольку в нем в системе различие между градистскими таксонами и генеалогическими таксонами не дается, и такого рода информация о характере групп в неявном виде бывает сосредоточена лишь в самой кладограмме и приложениях к ней (Nessov, 1987). Для примера положение мезозойского млекопитающего *Sulestes karakshi* Nessov среди позвоночных может быть определено сле-

дующим образом с употреблением известной ныне системы таксонов и указанием их характера (в скобках)

- Инфратип (ветвь) Gnathostomi
- Суперкласс (ступень) Amniota
- Класс (ветвь?) Mammalia Linnaeus, 1758
- Подкласс (ветвь) Theria Parker et Haswell, 1879
- Инфракласс (ступень) Tribotheria Butler, 1978
- Отряд (ветвь) Deltatheroidea Kielan-Jaworowska, 1982
- Надсемейство (ветвь) Deltatheroidea Gregory et Simpson, 1926
- Семейство (ступень) Deltatheridiidae Gregory et Simpson, 1926
- Род (ветвь) *Sulestes* Nessov, 1985

Таким способом (с отражением характера таксона, а не только его ранга) вскрывается эклектичность используемых ныне систем организмов, которая без употребления отмеченных в скобках пояснений остается завуалированной. При таком подходе становятся более ясными пути совершенствования систем конкретных групп через приведение их к тому или иному подходу — темпорному, генеалогическому, градистскому или одному из вариантов компромиссного подхода.

У каждого систематики есть право свободно выбрать ту систему для работы, которая лучше всего отражает важные для его работы свойства изучаемых объектов. Такой плюрализм в сочетании с точными указаниями принципа построения системы и целей ее построения (например, отражения максимальной прогностичности) позволит сэкономить много времени и сил, до сих пор уходящих на бесплодные споры о том, какая система лучше, например, темпорная или генеалогическая.

Один из важных вариантов подхода в систематике — это признание наивысшей важности за теми системами, которые обладают наивысшей прогностической ценностью. Надо отметить, что высокая степень мозаичности эволюции, имеющая место наряду со скореллированными изменениями тех или иных признаков, значительно, хотя и не полностью, ограничивает возможность прогнозирования неизвестных свойств организмов по наборам уже известных их свойств. Особенно это касается прогнозирования свойств одних древних форм по другим древним или современным формам. Мозаичность (Татаринов, 1976) проявляется на границах между градами, т. е. мозаичность является свойством эволюционного процесса, т. е. мозаичность является свойством эволюционного процесса в целом. Так, человек унаследовал стопохожение от раннеамфибийной стадии развития среднепалеозойских предков, фаланговую формулу — от позднепалеозойских терапсид, многие важные детали взаимоотношения бугорков на зубах — от позднемеловых и раннепалеогеновых приматов, тогда как структура, обеспечивающие у человека эволюционно продвинутое состояние в строе-

нии головного мозга и системе терморегуляции в основном появились недавно и очень быстро развивались независимо от иных, архаичных структур. У некоторых растительноядных приматов строение бугорков на зубах бывает даже более продвинутым, чем у человека, а строение стопы существенно более примитивным. По-видимому, мозаичность эволюционного преобразования признаков (имеющая место наряду с онтогенетическими и филогенетическими корреляциями) есть особое выражение правила неравномерности эволюции, но касающееся не разных ветвей эволюции организмов, а признаков в пределах организменного уровня существования живого.

В заключение хочется пожелать, чтобы развивающийся отечественный кладизм не становился бы похожим на песни Майкла Джексона, в чем-то даже и талантливо исполняемые на русском языке. Надо взять от кладизма лишь лучшее и развивать методологию систематики дальше.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю. Г. Экоморфология. — Киев: Наукова думка, 1986. — 423 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. — М.—Л.: Сельхозиздат, 1937. — 608 с.
- Ессыков К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. — М.: Наука, 1984. — С. 24—92.
- Ивахненко М. Ф. Перисские парарептилии СССР // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1987. — Т. 223. — 160 с.
- Красильов В. А. Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 256 с.
- Красильов В. А. Решенные проблемы эволюции. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 138 с.
- Нессов Л. А. Об уровнях организации и филогенетических ветвях в эволюции морских черепах // Морфология и эволюция животных. — М.: Наука, 1986. — С. 179—186.
- Нессов Л. А. (Nessov L. A.) On some Mesozoic turtles of the Soviet Union, Mongolia and China with comments on systematics // Studia Geol. Salamanticensis, Studia Palaeocheloniologica, 1987. — Vol. 2. — Fasc. 4. — P. 87.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М.: Наука, 1976. — 258 с.
- Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984. — № 3. — С. 3—16.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. — М.: Наука, 1987. — 250 с.
- Cracraft J. Phylogenetic theory and methodology in avian paleontology: a critical appraisal // Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County, 1980. — N 330. — P. 9—16.
- Gaffney E. S. A phylogeny and classification of higher categories of turtles // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1975. — Vol. 155. — Art. 5. — P. 387—436.
- Gaffney E. S. Historical analysis of theories of chelonian relationship // Syst. Zool., 1984. — Vol. 33. — N 3. — P. 283—301.
- Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // Uppsala Univ. Arsskr., 1958. — N 6. — P. 21—39.
- Lauder G. V., Liem K. F. The evolution and relationships of the actinopterygian fishes // Bull. Mus. Comp. Zool., 1983. — Vol. 150. — N 3. — P. 95—197.
- Wild R. Über den Ursprung der Flugsaurier // Erwin Rutte-Festschrift. Kehlheim/Weltenburg: Weltenburger Akademie, 1983. — P. 231—238.

L. A. Nesson

Leningrad State University

In hierarchic nature of the system of organisms only one side or characteristic of phylogenesis may be strictly reflected (changing of resemblance, or antiquity of branch splitting, or anagenetic levels). Consequently there are three "pure" approaches in systematics: temporarial approach (that reflects only similarity-difference of organisms), genealogical approach (reflecting a remoteness of branch splitting of phylogenetic lines) and gradistal one (that classifies organisms on the base of their level of organization or on the degree of biological advance). "Evolutionary" systematics is mixed ones, a compromise between two or three "pure" approaches. Cladism or "phylogenetic" systematics is really not always a genealogical systematics, but sometimes is a peculiar approach that may alternate genealogical and gradistal approaches. All systematics must indicate the principles of constructing of their systems. In hierarchical arrangement of taxa it is useful to indicate not their ranks only but also its temporarial, genealogical, gradistal, mixed or alternate nature, for instance, Infraorder (grade) Palaeiscii, Subclass (cladon) Testudines.

ЕСТЕСТВЕННАЯ СИСТЕМА, ИСКУССТВЕННЫЕ СИСТЕМЫ И НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ И СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Я. И. Старобогатов

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

В работах по систематике, особенно в тех, которые в той или иной степени касаются теории систематики, довольно широко употребляется термин "естественная система". При этом смысл, вкладываемый ныне в этот термин разными авторами, весьма различен. Одни подразумевают под этим идеальную конечную цель систематических исследований, другие — максимально полное отражение филогении, т. е. филогенетическую систему: в этом случае между ними или ставится знак равенства, или же термин "естественная система" просто отвергается (Hennig, 1950; Ax, 1984), третьи, как например, Г. Моделль в трех работах (цитируем первую из них: Modell, 1942) — вполне конкретную предлагаемую им систему группы.

Типы систем

Попробуем все-таки разобраться, какие в систематической биологии (или, короче, в систематике) бывают системы, для чего они строятся и как их лучше называть.

Прежде всего следует подчеркнуть, что под словом "система" в систематической биологии разумеется последовательно подчиненное иерархическое объединение живых организмов (точнее, их минимальных группировок — видов, подвидов) на основе тех или иных присущих им (или приданных им, но об этом пойдет речь далее) особенностей. Это весьма существенно отличается от смысла слова "система", принимаемого в общей теории систем и в тех отраслях биологии (например, в экологии), где положения последней используются.

Прежде чем говорить об естественной системе, надо определить ее противоположность — искусственные системы. Примером последних обычно считают линейную систему цветковых расте-