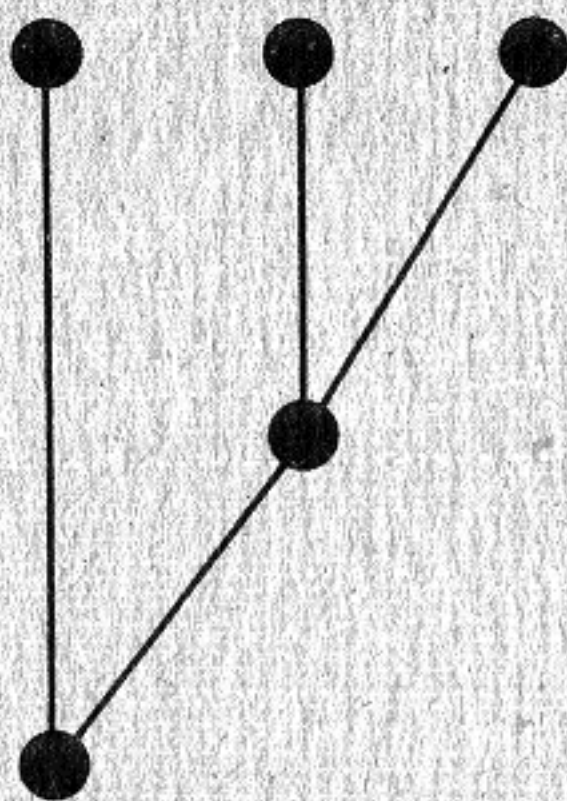


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ
ЗООЛОГИЧЕСКОЙ
СИСТЕМАТИКИ



USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad
Vol. 206

PRINCIPLES AND METHODS
IN ZOOLOGICAL SYSTEMATICS

Edited by L. J. Borkin

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин,
И. С. Даревский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпцын,
И. М. Фокин, С. Я. Цалолыхин, В. В. Хлебович

Рецензенты:

В. Г. Борхвардт, И. М. Кержнер

ФИЛОГЕНИЯ, КЛАССИФИКАЦИЯ И СИСТЕМА

А. Ф. Емельянов

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Вопрос о значении филогении для систематики, соотношение системы, классификации и филогении постоянно находится в сфере внимания систематиков-эволюционистов. Ряд публикаций, затрагивающих эту тему, появился и в последние десятилетия (Мауг, 1969; Пономаренко и Расницын, 1971; Скарлато и Старобогатов, 1974; Татаринев, 1979, 1984 и др.). Актуальность проблематики ныне определяется широким распространением учения В. Хеннига и его последователей, которые, наряду с развитием филогенетики, выдвигают и прокламируют негативное отношение к традиционной систематике, предлагая альтернативу в виде так называемой „филогенетической систематики“, которая сводит систему к изоморфному отражению филогении, приравненной к кладограмме. Сложившаяся ситуация вызывает необходимость вновь и вновь обращаться к казалось бы давно решенным вопросам и одновременно заново просматривать аргументацию традиционной точки зрения с целью ее расширения и укрепления. При таком обсуждении неизбежно приходится повторять многие общие места, но при всем при этом здесь я высказываю свою точку зрения, не пренебрегая спорными и недостаточно обоснованными суждениями, имея в виду пользу от самой их постановки и предположительного решения.

Наука систематика

Систематика есть наука о биологическом разнообразии, проявляющемся через индивиды. В ней достаточно четко различаются три составные части — теоретическая систематика, эмпирическая (описательная) и вспомогательная, занимающаяся классификацией исходного материала. Практическая систематика, систематика как ремесло, существенно обособлена от теоретической, в значительной мере существует помимо ее и представляет соединение описательной с линнеевским по происхождению номенклатурным языком и стилем восприятия материала, современный вариант которого сформировался под влиянием дарвиновских эволюцион-

ных идей. Теоретические обоснования и требования к системе изменились, но оболочка, найденная Линнеем, в главном верно отражала реальную структуру земного биологического разнообразия и не потребовала коренной перестройки.

Именно это обстоятельство позволяет систематикам-практикам, придерживающимся самых разных теоретических воззрений, и чистым ремесленникам без определенных теоретических посылок объективно работать на приближение к подлинной естественной системе. В биологии никогда не было множественности систем, построенных принципиально различно, никогда не было серьезных конкурентов линнеевской иерархической системы. Нынешняя атака кладистов — возможно, наиболее опасное посягательство на принципы линнеевской биологической систематики, но и она, думается, обречена на провал.

Теоретическая систематика, первоначально чисто типологическая, с утверждением эволюционного учения поднялась на новый уровень — филогенетический. Целью систематиков стала естественная система, признающая законными только монофилетические таксоны. Таким образом, к старому требованию, чтобы таксон был морфологически определенным и обособленным, Дарвин прибавил требование единого происхождения.

Классификаций, как известно, может быть множество; естественными среди них называют те, которые в основу берут наиболее существенные признаки объектов, свертывают максимум информации об объектах. Не для всяких объектов может быть создана естественная классификация. Для таких сложных объектов, как биологические, естественная система есть не абсолютом, а только определенное предпочтительное классификационное направление.

Для сторонников дарвиновского эволюционного учения теоретическая систематика и филогенетика почти синонимы. Конечный продукт филогенетики — исчерпывающая филогения. Филогения как совершившийся конкретный исторический процесс единственна, инвариантна; научные знания о ней, однако, не могут быть полными, и, по мере удаления в глубь времени, они убывают. Реконструкции филогении, таким образом, в различной степени приближительны. Филогения в высшей форме — каузальное, максимально полное и разностороннее описание совершившегося исторического развития с привлечением всех доступных научных данных, источником которых служат главным образом биологические науки и науки о Земле. Главнейшими источниками филогенетических сведений служит сравнительная морфология и палеонтология.

Естественная классификация организмов (в отличие от филогении) свойством единственности не обладает, это недостижимо и в идеале. Современная система классификации организмов по сравнению с теоретически мыслимой находится еще на весьма низкой (несовершенной) стадии своего формирования; многие ее понятия, нуждающиеся в объективизации, пока по-прежнему опре-

деляются интуитивно. Некоторые склонны в этом видеть кризис систематики, ее традиционной классификации; однако вряд ли это справедливо, так как ни ее гибели, ни замены на что-то принципиально новое и притом лучшее не предвидится. Уровень систематики (классификации) может быть поднят только накоплением знаний (фактов) об объектах систематики и достижением полноты этих фактов по всему фронту организмов. Реальное (практическое) решение этой задачи отодвигается в непрогнозируемое будущее.

Классификация

Таксоны и ранги. Основным звеном биологической классификации являются виды, которые распределяются по таксонам все более высоких рангов. Все таксоны уникальны (индивидуальны) в том смысле, что каждый таксон низшего ранга относится только к одному таксону более высокого, Число основных рангов четко определено, соседние ранги достаточно резко качественно отличаются друг от друга. Однако величина иерархических ступеней и мерки объема таксонов не имеют объективных критериев, не поддаются пока сравнению с помощью числа и меры. Причина такого положения заключается в том, что они очень сложны и в определенном смысле несравнимы, так как эволюция — это создание нового без четких предварительных ограничений, каждый заметный эволюционный сдвиг — это выход за пределы правил, по которым эволюция шла раньше. Систематики сравнивают несравнимое, и поэтому процедуру трудно формализовать, сейчас — невозможно. Мы знаем, что каждому рангу соответствует определенный уровень морфологических новообразований, уровень и широта, а значит и перспективность адаптаций то единичных, но высокоэффективных, то менее значительных, но более многочисленных, то в чем-то единообразных и синэргических, то разнородных и рассеянных. Я рискнул бы выразить убеждение, что основные таксономические ранги, (а они сформировались интуитивно — род, семейство, отряд (порядок), класс, тип) выработаны систематиками не произвольно, а отражают преобладающую ступенчатость самого процесса эволюции, дискретность уровней возможных адаптивных комплексов. Несколько упрощая ситуацию, можно сказать, что иерархия имеет пол (род) и потолок (тип). В реальной массовой работе систематика потолок обычно вторичен, за него приняты либо отряд, либо семейство так же, как у систематиков высших категорий пол повышен до семейства, отряда. Качественные отличия категорий не поддаются универсальному определению из-за серендипности эволюции, но интуитивная модель в головах систематиков существует и практически действует. Возможный путь объективизации ранговых уровней, которым систематики часто идут стихийно, заключается в поэтапном выравнивании объема таксонов, относимых к одному рангу в смежных и более отдаленных группах.

Главную роль здесь должны играть систематики с широким кругозором. Если мы не путаем класс с типом и род с семейством, то это и означает, что некоторая эквивалентность, ранговое соответствие, уже зафиксированы. Когда мы классифицируем (ревизируем) какую-либо группу, то обычно основной массив видов без принципиальных затруднений разделяется на таксоны более низкой категории, но остается небольшая часть, где типологическая экстраполяция выявленного таксономического метра встречает затруднения, не укладывается в стандартные рамки. Процент таких случаев, я думаю, и показывает отклонения реальной эволюции от стандартного шага. Интуитивная сторона деятельности развитого систематика должна ставиться ему в заслугу, так как процедура такого рода пока не под силу компьютерам.

Надежность калибровки таксонов при распределении их по категориям — при определении их рангов — очень важная сторона (задача) деятельности классификаторов, важный показатель качества создаваемой классификации, поэтому следует осознанно стремиться к отрешению от прагматических моментов, равно учитывать хиатусы и объем таксона, не преувеличивая объем при плохих хиатусах, и не деля таксон только из-за того, что в нем слишком много субъединиц. Само понятие хиатуса в филогенетической систематике неизбежно, ибо включает результаты как дивергенции, так и конвергенции. Закрытие хиатуса в силу вторичного сходства неравнозначно его изначальному отсутствию, хотя, конечно, закрытие хиатуса через механизм гомологических рядов вероятнее в многовидовых таксонах, но и здесь распознавание вторичности в таксонах выше рода большей частью не представляет труда. Понятие хиатуса относится к признакам и лишь опосредованно к организму как целому, понятие таксона относится к видовой совокупности индивидов, т. е. непосредственно к организму как целому.

Следует сказать об искажающем воздействии человеческой психологии, выражающемся во влиянии ошибочных и крайних взглядов отдельных авторитетов и привычно устоявшихся представлений на объем популярных таксонов. Из зоологии примеры приводит Майр, из ботаники можно упомянуть хотя бы хорошо известные роды *Astragalus*, *Salsola*, *Artemisia*.

Хиатусы. Историческое разделение на таксоны производилось под воздействием иерархически-дискретного отношения сходства организмов, т. е. преобладающее воздействие на формирование системы оказывали хиатусы, однако формирующаяся иерархическая система привела к признанию (хотя бы и неосознанно) первенствующего значения единства положительной характеристики таксона, что выражается в признании существования монотипных таксонов, в том числе и сразу на более чем одном уровне иерархии. Образно говоря, таксономист пропускает монофилетическую морфологически обособленную группу видов через систему сит с уменьшающейся ячейкой, и ранг таксона определяется

последним ситом, через которое эта группа еще провалится. Обратная операция дает определение высшего ранга.

Важность примата положительной характеристики таксона проявляется тогда, когда некий таксон не укладывается или плохо укладывается в рамки какого-либо обязательного ранга (триба есть, виды есть, группа явно больше рода, а подразделения с плоскими гиатусами). Такие случаи, когда система таксономических мерок приходит в противоречие с реальным материалом, не часты, поэтому не следует увеличивать число обязательных рангов, дабы не увеличивать долю несовпадений.

Голохронная система. Для того, чтобы четче понять соотношение системы и филогении, надо рассмотреть особенности филогении, важные для создания системы, и идеальный исчерпывающий вариант системы — голохронный — охватывающий все организмы (виды), которые когда-либо существовали на Земле, т. е. включая и вымершие, не оставившие непосредственных физических следов. Из голохронной системы могут быть выведены частные системы — олигохронные и монохронные; главным представителем последних является система современных организмов. Монохронные системы при выделении таксонов опираются, в частности, на хиатусы как показатели итога дивергенции; в голохронной системе хиатусов вне времени нет. Все таксономические границы режут по „живому“, условны. Выбор границ (особых точек на ветвях) зависит от ряда обстоятельств. Если бы в эволюции преобладал модус равномерности, границы пришлось бы привязывать только к узлам или выработать единый „филогенетический метр“, однако эволюция неравномерна, скорость ее изменчива. Вопрос стоит лишь о, так сказать, рисунке неравномерности. О неравномерности непреложно говорит тот факт, что в современной биоте мы имеем и примитивные, и сильно продвинутые группы, а в каждой группе любого ранга также менее и более продвинутые формы.

Сутью прогрессивной или, лучше сказать, анагенетической эволюции являются новые адаптации, они открывают для эволюции новые возможности, обеспечивают ее рывок, соответствующий значимости адаптации. Признаки же являются прямым или косвенным отражением адаптации. Рывок эволюции подробнее всего рассмотрен на уровне арогенеза, каковому соответствует ранг класса и выше, однако качественные скачки более ограниченного масштаба аналогичны, и в систематике они грубо оцениваются рангом таксонов.

Из приведенного рассуждения следует, что „резать“ филогенетическое древо на таксоны надо в пределах быстрых изменений, т. е. в момент сформирования новых адаптаций. Как известно, надвидовые таксоны характеризуются комплексом признаков — политетически. Если не стоять на позициях макромутационизма, придется признать, что они получены последовательно, путем накопления, и в голохронной системе у таких таксонов были таксономически переходные предки, пусть хотя бы и кратковременно

существовавшие. Из этого следует, что в голохронной системе будут таксоны двойного подчинения — таксон более низкого ранга будет находиться между двумя таксонами следующего. Если этого не делать, характеристики таксонов размоются. Предположение о скачкообразном, лавинном характере большей части анагенезов и особенно крупных, включая арогенезы, позволяет легче объяснить классифицируемость современной биоты, определенную легкость, например, разделения на роды большей части видового состава какой-либо трибы.

Неполнота геологической летописи в существенной мере снимает трудности практической голохронной системы также применительно к ископаемым организмам. Редкость или отсутствие находок ископаемых переходных форм „льет воду“ на ту же „мельницу“ тахитического (быстрого, скачкообразного) формирования крупных таксонов.

К усилению хиатусов в монохронных системах ведет также и относительная независимость видообразования путем расщепления (кладогенеза) от филетической эволюции. Можно предположить, что тахитические отрезки эволюции часто вообще не сопровождаются расщеплением. В пользу этого говорят, в частности, молодые (продвинутые) монотипные роды (Емельянов, 1980).

Дихотомия. Еще одной характерной особенностью макроэволюции является ее почти всегда дихотомический характер. Только наименьшая форма макроэволюции (кладогенетическое видообразование и, именно, аллопатрическое географическое) слабо коррелирована с дихотомией. Иначе уже обстоит дело с прогрессивным кладогенетическим видообразованием, когда расщепление связано с появлением у одного из дочерних видов новой адаптации анагенетического характера; тем менее вероятно, чтобы вид распался на два, а тем более на три, и все три сразу получили разные перспективные адаптации. Против этого говорит, в частности, превышение числа видов над числом родов, родов над трибами и т. д.

Вероятность того, что три вида, образовавшиеся тритомиически, послужат основанием трех перспективных линий эволюции, на мой взгляд, ничтожна, пренебрежительно мала.

Гомоплазия. Хотя основной тенденцией эволюции в целом и в более или менее крупных ветвях является дивергенция, диверсификация, рост числа и разнообразия видов, усложнение; на фоне этих тенденций существуют другие, в чем-то противоположные, но прямо связанные с первыми; это — параллелизмы, конвергенции и реверсии. Они связаны как с текущим воздействием на эволюцию внешней среды, так и с системой ответов, выработанных эволюцией за предшествующие эпохи. Из-за этих противоположных тенденций организмы могут приобретать черты вторичного непреемственного сходства, которые, будучи принятыми за первичные, ведут исследователя в заблуждение относительно форм и путей филогенеза в изучаемой группе.

Можно выделить две категории таких дезориентирующих псевдородственных признаков: экзогенные — конвергенции и часть параллелизмов, и эндогенные, буферные — инставрации и другая часть параллелизмов. Экзогенные параллелизмы вызывают сходные структуры в сходных условиях. Эндогенные параллелизмы связаны с отработанными отбором системами ответа организма на те или иные воздействия, описываемые как вавилонские гомологические ряды, рефрены (Мейен, 1988а), системы развертки и свертки, недоразвертки признака, вызванные системностью ответа организма на внешнее воздействие (Мейен, 1988б).

Традиционная систематика, провозглашая монофилетический принцип в формировании таксонов, выработала провизорные критерии определения монофилетичности, не прибегая к построению самой филогении. Эти критерии не абсолютны, но в большинстве случаев приводят к удовлетворительным результатам.

Филогения

Эволюционные идеи в биологии, быстро получившие распространение с обнародованием учения Дарвина, вскоре воплотились в потребность конкретного выяснения генеалогического развития живых существ и его наглядного отражения в виде графической схемы. Первую древовидную схему развития жизни нарисовал еще Ламарк (1809, цит. по: 1935). Главная же заслуга связана с именем Э. Геккеля, который создал термины „филогения“, „монофилия“, „полифилия“ и нарисовал древо всей органической жизни на Земле (Haesckel, 1866, 1868). В начальный период филогенетики рисовали схемы умозрительно, не прибегая к последовательной системе доказательств, руководствуясь либо общими впечатлениями сходства и различия, либо единичными признаками. Однако противоречия сходства и различия, разногласия в представлениях о филогении одних и тех же групп у разных авторов привели к тому, что вскоре было обращено внимание на конвергенции и параллелизмы, выработана соответствующая терминология: параллелизмы, конвергенции, изоморфии (Fürbringer, 1888), гомоплазии (Osborn, 1902, 1905). Филогенетические исследования прошли несколько этапов. На первом этапе филогения строилась умозрительно, не отличались схемы родства и схемы сходства, преимущественно рассматривалась история крупных групп, где такой подход легче сопрягается с общими рассуждениями. К началу XX века наступило охлаждение, легковесность филогенетических построений вызвала скептическое отношение к филогенетике вообще, однако полностью процесс не прекратился. Стали появляться схемы для низших звеньев иерархии; наряду с легковесными, произвольными появлялись и солидно обоснованные; детализовались и представления о судьбе признаков в процессе видообразования (например, Северцов, 1931, 1949), однако четко заявленных требований и правил филогенетических исследований никто не формулировал.

Ситуация резко изменилась после опубликования книги В. Хеннига „Филогенетическая систематика“ (Hennig, 1950), а, точнее, после ее переиздания на английском языке (Hennig, 1966). Учение Хеннига стало быстро завоевывать популярность, достигнув к 70-м годам уровня моды, продолжающейся и сейчас.

Учение Хеннига (кладизм) содержит две искусственно связанные проблемы совершенно различного научного значения. Первая — это технология филогенетического анализа, которая должна быть оценена в высшей степени положительно, вторая — новая, альтернативная линнеевской система классификации живых организмов, вредная и, в конечном счете, нежизненная, но тормозящая развитие традиционной классификации и снижающая ее престиж в среде биологов. Кладисты восприняли учение Хеннига целиком, хотя и не смогли отказаться от традиционной классификации, пользуются ею, так сказать, „брезгливо“; „незаконные“ с точки зрения Хеннига таксоны часто употребляют в кавычках, вводят массу таксонов (с названиями) промежуточного характера без номенклатурного ранга, отказываются описывать таксоны до выяснения их филогении; наконец, в новом несоответствующем смысле употребляют старые, ранее однозначно употреблявшиеся термины, в первую очередь термины „монофилия“ и „филогенетическая систематика“ (Ashlock, 1971, Эйхлер, 1981). Тандем хенниговского учения, таким образом, крутит педали в разные стороны. Хенниговский нигилизм в отношении классической систематики импонирует стремлению научной молодежи к новизне и самоутверждению.

Хенниг четко формализовал и описал процедуру реконструкции филогенетического древа — кладограммы — на основе анализа распределения (производных и исходных) признаков внутри таксона. Свою программу он оснастил новой и притом удачной терминологией, которая, хотя и имеет старые синонимы или соответствующие устойчивые описательные терминологические конструкции, лаконичнее, четче и сохраняет характер терминов, жестко привязанных к процедуре. Эти термины — „апоморфия“ и „плезиоморфия“, и, в особенности, „синапоморфия“ и „симплезиоморфия“, „аутапоморфия“, „аутплезиоморфия“. Неприемлемо, однако, сужение понятия „монофилии“ до понятия, которое при традиционном понимании получило название „голофилии“. Оно заключается в том, что монофилетическим хеннигисты называют таксон, не только произошедший от единого предка, но и не давший никаких производных, точнее, только со всеми производными. В хенниговской терминологии небесплодный монофилетический таксон получает название парафилетического, и в хенниговской систематике считается незаконным как таксон. Такие таксоны традиционной классификации сторонники Хеннига обычно пишут в кавычках. Если бы таксономическая практика пошла на поводу у кладистов, то пришлось бы отказаться от описания таксонов с невыясненной филогенетической, „чисто классификаторских“ по их тер-

минологии, а таких таксонов пока большинство. Логически получается процедурное торможение прогресса систематики — нельзя называть то, что еще надо изучать. Однако, если нечто названо, то оно становится известно всем, и всякий систематик может внести свои коррективы и приводить нечто (таксон) к филогенетическому виду, а если не названо, то его как бы и нет — каждый думает про себя и не может получить мнение коллег. Типологическое обособление таксонов — прекрасный механизм предварительной разборки хаоса для ускорения прогресса филогенетической систематики, чистоплюйство здесь ни к чему. Казалось бы все ясно: через возможные ошибки идти к истине, не дожидаясь лучших времен сложа руки.

Первоначально процедура выяснения филогении по Хеннигу понималась весьма упрощенно, достаточным доказательством монофилетичности (голофилетичности) считалось нахождение всего одной синапоморфии, но практика построения кладограмм постепенно ведет к более надежным приемам, к осознанию широкого распространения гомоплазий и выработке приемов их выявления (Пименов, 1987). Характерной особенностью кладизма является также канонизация познания филогении именно на уровне кладограммы, ограниченне кладограммой, которая не дает конкретной реальной последовательности событий между узлами, не интересуется ею, восприятие кладограммы как конечной цели филогенетического исследования.

Упрощенный подход к приемам выявления кладограммы полностю однако не изжит кладистами и ныне. Отрицая на словах традиционную классификацию и провозглашая собственные принципиально отличные способы классификации, кладисты до сих пор не дали ни одного примера последовательного проведения своей классификации на какой-либо группе. Это, помимо логики, говорит о том, что хенниговская классификация мертворожденна и не имеет будущего. Как было бы хорошо, если бы кладисты поняли, чем они занимаются и от чего следует отказаться.

Кладистическая систематика в отличие от традиционной отказывается от принципа общего сходства (первый принцип традиционной филогенетической систематики, унаследованный от чисто типологической доэволюционной) и сужает второй принцип монофилии таксона до голофилии. Таким образом, сохраняются от старой систематики только „бездетные, бесплодные“ таксоны, у которых традиционно понимаемое сходство и родство в смысле Хеннига совпадают. Большинство таксонов („плодовитые“) провозглашаются незаконными как парафилетические. Сама идея, так сказать, влияния будущего на прошедшее (зависимость таксономической оценки материнского таксона от того, возникнут ли дочерние или нет) выглядит абсурдно. Сходство родственного происхождения в традиционной филогенетической систематике имеет самый большой смысл и ценность, так как позволяет знать заранее основные свойства неизученных и даже неоткрытых предста-

вителей таксона; кладистская систематика этого лишена (Мауг, 1969). Хенниговская систематика далее признает показателем родства только „кладистическое отношение“, т. е. только счет ветвлений вида от корня кладограммы, по числу таких ветвлений определяется ранг таксона. Ранг, таким образом, дробится почти до нуля, так как он показывает только число дивергенций. Подсчет ветвлений снизу реально невыполним, так как требует знания филогенетического древа от начала жизни — гигантские, не поддающиеся реальному учету числа. Далее, обнаружение всякого нового вида, ветви на предшествующем участке кладограммы меняет ранг таксона (значит, ранг скачет, как цифры на счетчике). Фактически же рангов нет. В своей первоначальной концепции Хенниг, видимо, чтобы сохранить традиционные ранги, выдвинул принцип одновозрастности рангов в обычном смысле (т. е. семейств, классов и т. п.). Этой точки зрения сейчас, по-видимому, никто из кладистов не придерживается, ее забыли. И, действительно, она не выдерживает столкновения с палеонтологическими фактами и исходит из абсурдной посылки о равномерности эволюции. Биномиальная номенклатура в названии вида вводит название рода, но в кладизме родов нет, так как ранг таксона приблизительно пропорционален числу видов в нем (точнее, зависит от числа узлов в самой длинной ветви).

Подсчет узлов между двумя видами для оценки их кладистического родства также мало что дает для того, чтобы составить представление об этих видах, ибо кладогенез (видообразование) и анагенез (удаление от морфологического состояния предка), как уже говорилось, в существенной степени независимы. Вспомним хотя бы близкие роды, но с разным или, лучше, очень разным числом видов. Условно и представление, что разделившись надвое, старый вид исчезает, т. е. что оба сестринских вида получают по автапоморфии, скорее только один.

Итак, кладизм часто слишком упрощает картину реальной эволюции. Действительно, филогения была бы легко восстановима, если бы признаки, раз возникнув, не исчезали, и все возникшие признаки были бы индивидуальны, т. е. их нельзя было бы спутать. Филогенетическая практика все больше нас отдаляет от такой наивной точки зрения.

Определение порядка преобразования признаков. Для выяснения филогении используются ряды признаков (морфоклины), разбиваемые каждый на два состояния: исходное и производное, плезиоморфное и апоморфное. Однако на пути такой интерпретации изолированно рассматриваемых рядов признаков, как уже отчасти говорилось, стоят значительные препятствия, вызванные разнообразными и в целом трудно определяемыми однозначно возможностями их эволюционных преобразований. Можно насчитать, по крайней мере, семь препятствий к легкому отличению апоморфий от плезиоморфий:

1) *Невозможность* априорного установления направления

(макро-) эволюции положительного признака, особенно на малых отрезках, о которых преимущественно и идет здесь речь. От просто го ли к сложному, наоборот ли и т. п.

2) *Неотличимость* полностью исчезнувших признаков (структур) от еще не появившихся. Если признак исчез, то не ясно также, какой степени развития он достиг перед редукцией.

3) *Нестабильность*. Многие признаки нестабильны, легко меняют количественные показатели — величину, число. Показатели эти могут смещаться по неясным (по крайней мере, пока) для нас причинам в обе стороны и менять направление, преобразуясь по закону гомологических рядов Вавилова; при относительности адаптаций (особенно малых, о которых по преимуществу идет речь) толкованию с позиций адаптивного смысла не поддаются.

4). *Инставрируемость, реверсивность*. Многие признаки могут появляться вновь в результате инставрации (Емельянов, 1987), нарушая поступательность развития. При этом плезиоморфия как бы сливается с апоморфией.

5) *Параллельное возникновение признаков*. Оно дает ложную синапоморфию. Чем ближе ветви, тем вероятнее инставрация вместо параллелизма, но и тем труднее их распознать, отличить друг от друга.

6) *Неустановимость априори* порядка перестройки в части трехзвенных (и более) морфологических рядов — гипотетичность неморфных апоморфий: а — (б—в), или б — (в—а), или в — (а—б). Еще сложнее, если одно из состояний соответствует отсутствию признака.

7) *Неприменимость критерия внешней группы*. Изолированность признака — утрата плезиоморфии в сестринской группе (до утраты симплезиоморфии). Если симплезиоморфия с сестринской группой исчезла, то двухзвенный морфологический ряд в изучаемой группе без облегчающих дополнительных обстоятельств нельзя интерпретировать в отношении направления преобразований (полярности).

Перечисленные трудности относятся к интерпретации изолированных признаков. Эти трудности могут быть преодолены при совместном анализе (большого количества) морфоклин, так как макроэволюция имеет творческий (т. е. идущий прежде всего путем новообразований), и в целом необратимый и дивергентный характер, а это значит, ее прочтение „задом наперед“ имеет принципиальные отличия от правильного прочтения.

Теоретически абстрагируясь от многого, можно на минуту допустить, что под воздействием мощного пресса внешних условий в вершинной группе сойдутся инставрации, параллелизмы и конвергенции, и получится „веер наоборот“ (точнее, пучок, соединенный по концам), но практически это невероятно, если учесть много признаков, потому что главным содержанием эволюции является дивергенция и сотворение нового. Один и тот же адаптивный эффект может быть достигнут разными комбинациями признаков

даже у близкородственных представителей в сходной среде, эффективная адаптивная комбинация нескольких старых признаков в новой комплекс уведет ветвь от топтания в замкнутом круге. Разнообразие признаков у сложных организмов делает полный повтор статистически невероятным, так как каждое появление нового признака неизмеримо расширяет возможности комбинаторики, невзирая на канализирующее воздействие внешней среды.

Из перечисленных затруднений ясно, что при построении филогении наибольшую ценность имеют признаки позитивные, стабильные и сложные. В тех случаях, когда эволюция идет неравномерно (а это — правило), сосуществуют таксоны, ближе стоящие к предку и дальше от него отстоящие. В такой ситуации плезиоморфными состояниями должны быть признаны те концы морфоклин, которые сойдутся в каком-либо анализируемом таксоне или их узкой группе, при условии, что другие концы окажутся разбросанными по разным таксонам.

Выяснение филогении методом синапоморфий. Как уже говорилось, эта процедура, сформулированная В. Хеннигом; в дальнейшем была усовершенствована и успешно используется в практике систематиков-эволюционистов, не являющихся сторонниками кладистской систематики (Расницын, 1988).

Предварительные условия для выяснения филогении создает классификация, которая выделяет группы по сходству — таксоны, которые, будучи хорошо политетически обоснованы, выступают как провизорно монофилетические группы. Не следует забывать, что эту трудную черновую работу для филогенетиков проделала типологическая и эволюционная систематика.

Классификация — в значительной степени прикладное искусство; выводы систематиков часто обосновываются только 1—2 признаками, вводимыми в тезы определительных таблиц, однако выводы эти в большинстве случаев сознательно или бессознательно опираются на комплексное или интегральное представление о целостности и естественности таксона, т. е. на представление о его соответствии принципам традиционной филогенетической систематики. Такой подход, естественно, не гарантирует полностью от ошибок. Если таксономическая работа не доведена до описанной стадии, следует ее довести в объеме таксона рангом выше.

Дальнейшие операции можно свести к следующим пунктам:

1. Фронтальный массивированный поиск для выявления эволюционирующих в пределах избранного таксона признаков, меняющих свое выражение. Ранее известных, уже выявленных систематиками-классификаторами признаков обычно недостаточно.

2. Составление многочисленных морфологических рядов (морфоклин).

3. Попутный пересмотр и уточнение объема и состава таксонов низшей анализируемой категории в отношении монофилетичности и соответствия рангу.

4. Формирование рабочих малозвенных группировок низших таксонов — по 2, по 3 — по совпадению ряда признаков, объединение этих группировок иерархически в более крупные по совпадению отдельных комбинаций признаков. Отбор комбинаций иерархии низших таксонов с наибольшими совпадениями, отбрасывание признаков, распределяющихся случайно, явно в противоречии с другими, совместно комбинирующимися признаками — избавление от признаков, подверженных параллелизмам, конвергенциям, реверсиям и независимым исчезновениям. Движение от морфологических рядов к рабочей системе и от системы вновь к рядам.

5. Составление предварительной гипотезы о полярности морфоклин.

6. Дальнейшее расширение числа выявленных признаков, если процедуру очищения не удастся удовлетворительно завершить.

7. Ранжирование признаков по надежности и значимости в 2—5-бальной шкале, разрешение противоречий в пользу многобальных признаков, перебор вариантов древа (см., например Емельянов, 1987).

8. Проверка выводов введением дополнительных признаков. Работу можно считать минимально завершенной, если найденные при дальнейшем поиске признаки не разрушают, а укрепляют полученную схему.

9. Использование критерия внешней группы с учетом указанных выше затруднений в выяснении плезиоморфных состояний. Одновременно выявление ошибочно отнесенных к соседним группам отдельных (обычно отклоняющихся) представителей избранных таксонов.

10. Построение кладограммы начисто и ее последовательное обоснование синапоморфиями.

11. Построение сценария эволюции группы с увязкой и привязкой ко всей доступной биологической, палеонтологической, географической и палеогеографической информации.

Если число элементарных таксонов велико, то предварительное расчленение избранного таксона на соподчиненные монофилетические единицы необходимо, так как в противном случае придется выполнить непосильно большой объем перебора вариантов древа. При 3 таксонах возможны 3 варианта древа, при 4 — 15, а при 5 — уже 105.

При сборке филогенетического древа из отдельных, предварительно проанализированных ветвей основное значение приобретает список плезиоморфий в каждой группе, ибо при построении общего древа именно их нужно будет рассортировать на ампорфии и плезиоморфии на новом уровне.

Списку плезиоморфий на уровне кладограммы соответствует гипотетический предок на уровне сценария. Гипотетический предок — весьма полезная гипотеза, следует только помнить, что эта абстракция определяет (по возможно большему числу признаков)

только пределы, в которых заключался подлинный предок, истинные конкретные признаки которого имели более узкие пределы вариации. Особенно нечетко можно определить гомологически изменчивые признаки, подверженные флуктуациям и реверсиям.

Чем крупнее таксономическая группа, тем абстрактнее, приблизительнее может быть определен ее общий предок без достаточного палеонтологического материала. Однако именно при переходе от набора плезиоморфий к конкретизации предка в сценарии данные о среде, образе жизни, жизненной форме и их преобразованиях в группе ретроспективно позволяют существенно сузить рамки неопределенности.

При построении филогении какой-либо конкретной группы большое значение приобретает знание о плезиоморфных признаках в соседних потенциально сестринских группах, поэтому очень полезно даже на предварительной стадии формирования филогении для облегчения работы вычленять плезиоморфии и строить гипотезы о признаках предка.

Парсимония. При выборе наиболее вероятного древа (кладограммы) у кладистов большое значение придается принципу парсимонии (правильно то древо, в котором признаки развиваются наиболее простым путем, без перерывов, реверсий, или при их возможном минимуме), точнее было бы его назвать по применению постулатом. Думается, что парсимонии следует отнести к презумпциям в смысле А. П. Расницына (1988). Истинное значение парсимонии подвергается проверке уже при взвешивании признаков, так как его соблюдение для признаков разной балльности может оказаться несовместимым, но наиболее сомнительно императивное использование парсимонии для описания сценария реально проделанной эволюции. Парсимония предполагает, так сказать, нейтральный фон среды протекания эволюции, а это — чрезмерное допущение. Принцип парсимонии также спрямляет эволюционный путь при интерполяции больших морфологических и временных дистанций между соседними таксонами. Сценарий призван критически оценивать допущения, вытекающие из парсимонии. Парсимония, видимо, мало применима к неустойчивым второстепенным и простым признакам с низкой адаптивной значимостью, которые большей частью подвержены значительной гомологической изменчивости. Таким образом, парсимония годится только как рабочая, операционная гипотеза.

Пределы применимости метода синапоморфий. Метод синапоморфий при выявлении филогении — самый надежный и универсальный, однако ограниченности эволюции на разных уровнях вносят определенные ограничения в сферу его применения. На уровне видообразования и вблизи него (грубо говоря, до уровня подрода и рода, где, как уже говорилось, необязателен дихотомический характер кладогенеза) анагенетические изменения при видообразовании незначительны, морфологические адаптации (новые признаки) минимальны и большей частью фор-

мируются как новые звенья гомологических рядов или как новые моды существующих рядов, т. е. как эволюционно обратимые структуры, противоположные направления эволюции которых близки к равной вероятности, притом диапазон отличий подвидов может даже превосходить отличия новообразовавшегося вида. На этом уровне синапоморфический анализ без сценария выявит графика фенетического сходства, которые необязательно будут соответствовать филогении. Дополнительные помехи и трудности может внести гибридизация.

Хенниговская методика наиболее применима на уровнях от рода и, приблизительно, до отряда и класса. В этом диапазоне, как уже говорилось, господствует дихотомическое ветвление. Затемняющее значение игры гомологических рядов по мере повышения ранга таксона все больше снижается формированием более устойчивых, сложных и адаптивно важных морфофункциональных комплексов, т. е. высокобалльных признаков и их сочетаний.

На уровнях родов, триб, подсемейств игра гомологических рядов привносит большие трудности, маскируя родственные отношения. Как мне кажется, здесь можно различать два случая:

1) Эволюция под узконаправленным воздействием внешней среды, экстремальных факторов, аридизации, микротермизации и т. п. В этом случае эволюция выясняется относительно легко как цепь нарастающих адаптаций определенного характера. Пример — филогения подсемейства *Orggeriinae* (Емельянов, 1980), шедшая под прессом возрастающей аридизации.

2). Свободная эволюция в оптимальных условиях. Богатство и разнообразие ветвей, отсутствие ведущего фактора и единичных ведущих адаптаций, обилие параллельных ветвей и разгул перестановок через механизм гомологических рядов. Характерны роды с большим числом видов. Филогения восстанавливается с трудом.

На уровне от подсемейства и выше игра гомологических рядов все более и более перекрывается адаптациями анагенетического характера возрастающей степени универсальности. Эти адаптации в зависимости от их значимости имеют следствием формирование таксонов того или иного ранга. Анагенетические сдвиги примерно на уровне классов достигают значения ароморфозов. На этих уровнях ключевые адаптации, имеющие высокие показатели сложности и прочие сопутствующие им индивидуальные особенности, облегчают филогенетический анализ, но здесь нарастают трудности, связанные с длительностью и, соответственно, с многоэтапностью эволюции, с ее зигзагами, когда автапоморфии начинают преобладать, скрывая синапоморфии и симплезиоморфии. Именно на этом уровне кладистический анализ наиболее плодотворен и часто приносит результаты, противоречащие стихийно сложившимся представлениям, опирающимся на общее сходство, без учета помех от плезиоморфий и автапоморфий.

На высших уровнях ранга типы признаки сходства и различия

таксонов приобретают весьма абстрактный и схематический характер (деиндивидуализируются), отчего большое значение приобретает наличие или отсутствие филогенетических реликтов, сокращающих огромные дистанции, разделяющие ныне существующие группы. Большие дистанции в признаках при схематизме самих признаков создают возможность ошибок за счет спрямления эволюции и просто за счет подмены истинной эволюции формальными вариантами возможных преобразований одной схемы строения в другую. Здесь принцип парсимонии работает явно против истины.

Разрешающая способность сравнительно-морфологического метода. Степень ущербности филогении, построенной только по неонтологическим данным, возрастает по мере удаления анализируемых событий вглубь прошлого и параллельно по мере повышения ранга анализируемых групп. Для молодых групп и групп низкого таксономического ранга (а эти категории в значительной степени совпадают) филогения, построенная по рецентным данным, будет достаточно полна. Современный материал не дает возможности „почувствовать“ слепые вымершие ветви и зигзаги трансформаций, ведущих к той или иной современной группе от общего предка после ее отделения от дожившей до современности сестринской группы. Попутно можно заметить, что статус сестринской группы зависит от превратностей выживания или вымирания ближайших ветвей к анализируемой рецентной группе. Анализ необходимых преобразований от общего предка с сестринской группой до современного состояния нарисует кратчайший путь или несколько возможных кратчайших путей, но не конкретно реальный. Вообще говоря, реальный путь редко, а может быть, и никогда, не бывает прямым. Об условности самого понятия прямой применительно к эволюции здесь я уже не говорю. Дистанция между современными сестринскими группами дает только глухие указания о степени многоэтапности на пути от предковой ступени к современной группе и еще более смутные указания на возможность существования между ними вымерших слепых ветвей с их обликом и образом жизни.

Филогения как отражение представлений о развитии наиболее цельное воплощение находит в учениях о дивергентном развитии от единого корня. Доказательства такого развития, однако, строятся на умозаключениях, объясняющих структуру разнообразия современной жизни или ее ископаемых остатков. Во втором случае прямые доказательства развития (в частности, дивергентного от единого корня) были бы возможны при отсутствии перерывов в геологической летописи. Теория интерпретации современных и палеонтологических фактов преемственности о системах такой невероятной сложности и интегрированности, как живые организмы, не разработана еще в должной мере, да и фактов еще маловато. При таком положении сохраняется возможность толковать эти факты весьма различно и с противоположных позиций,

придавать непомерное значение то полифилии, то гибридогенезу, то направленности исторического развития, то конвергенциям и так далее.

ЛИТЕРАТУРА

- Емельянов А. Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства *Orgeriinae* (Homoptera, Dictyopharidae) // Докл. на 32-м ежегод. чтении памяти Н. А. Холодковского.— Л.: Наука, 1980.— 96 с.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным. // Тр. Всесоюзн. энтомол. о-ва, 1987.— Т. 69.— С. 19—109.
- Мейен С. В. Принципы и методы палеонтологической систематики // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 1.— С. 447—466.
- Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 1.— С. 497—511.
- Пименов М. Г. Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. Ботаника.— М.: изд-во ВИНТИ, 1987.— Т. 8, вып. 2.— 94 с.
- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн., 1971.— Т. 50, вып. 1.— С. 5—14.
- Расницын А. П. Филогенетика // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 1.— С. 480—497.
- Северцов А. Н. (Sewertzoff A. N.). Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.— Jena: G. Fischer, 1931.— 371 S.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М.; Л.: изд-во АН СССР, 1939.— 610 с.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974.— Т. 53.— С. 30—46.
- Татаринов Л. П. Классификация и филогения // Журн. общ. биологии, 1977.— Т. 38.— С. 676—689.
- Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн., 1984.— № 3.— С. 3—16.
- Эйхлер В. Некоторые тенденции развития современной эволюционной систематики // Журн. общ. биологии, 1981.— Т. 42, № 1.— С. 89—97.
- Ashlock P. D. Monophyly and associated terms // Syst. Zool., 1971.— Vol. 20, N 1.— P. 63—69.
- Fürbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II. Allgemeiner Teil.— Amsterdam; Jena, 1888.— S. 837—1751.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen.— Berlin, 1866.— 462 S.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.— Berlin: Deutsch. Zentralverlag, 1950.— 370 S.
- Hennig W. Phylogenetic systematics.— Urbana: Univ. Illinois Press, 1966.— 263 S.
- Lamarck J.-B.-P.-A. Philosophie zoologique.— Paris, 1809.— Т. 1. (цит. по: Ламарк. Философия зоологии.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935.— Т. 1.— 330 с.)
- Mayr E. Principles of systematic zoology.— New York: McGraw-Hill Book Co., 1969. (Цит. по: Э. Майр, Принципы зоологической систематики.— М.: Мир, 1971.— 454 с.)
- Osborn H. F. Homoplasy as a law of latent or potential homology // Amer. Naturalist., 1902.— Vol. 36.— P. 259—271.
- Osborn H. F. The ideas and terms of modern phylosophical anatomy // Science (N.Y.), 1905.— Vol. 21, N 547.— P. 959—961.

PHYLOGENY, CLASSIFICATION AND SYSTEM

A. F. Emeljanov

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Systematics can be subdivided into descriptive, theoretical and auxiliary. From the evolutionary standpoint theoretical systematics comes to phylogeny, auxiliary one to practical classification. Traditional classification reveals species and groups of them into taxa in the hierarchical order by similarity and unity of origin. Taxonomic ranks are intended to show the magnitude of evolutionary changes within the spontaneously formed scale from the genus to the phylum. Evaluation of the rank cannot be formalized, since the evolution is multimeric. The number of the main ranks does to a certain extent reflect the objective graduation of the magnitudes of evolutionary changes. Irregularity of the evolution in general and a relative independence of anagenesis and cladogenesis renders easy the task of classification of all organisms that have ever existed throughout the history of the Earth (holochronous system) and for definite moments including the present terminal moment (monochronous systems). In the monochronous systems extinction provides additional simplifications. Convergences, parallelisms, and reversions obscure the mainly divergent character of the evolution and therefore impede classification.

Since the 1950's W. Hennig's theory or cladism characterized by confusion of the tasks of classification and phylogeny has been developed. Classification is claimed to be isomorphic to the phylogenetic cladogram. Identifying classification with the cladogram cladists exaggerate importance of revealing the phylogeny, but depreciate the importance traditional classification, contending that it has grow obsolete and should be supplanted by cladistics.

Cladists reject in principle any consideration of the magnitude of evolutionary changes that manifests itself in similarity and take into account the number and sequence of dichotomies only. Rejecting the similarity principle cladists deprive their classification of practical importance. In cladism a taxon arises whenever there is a bifurcation of the species stem. Thus the number of taxa becomes equal to the number dichotomies of the cladogram. The rank of the cladistic taxon becomes equal to the number of speciation acts in its longest branch. The difference between close ranks in reduced to a possible minimum, practical importance of such ranks is negligible, also they are incomparable with the traditional ones.

Cladists have contributed greatly to the development of methods of elucidation of phylogeny improving the synapomorphy method formulated by Hennig. However cladists reduce the tasks of phylogenetic study to construction of a cladogram and are inclined to adopt a simplified view of the evolutionary processes although practical cladistics when it comes across actual material gradually discloses the imperfection of simplified approaches. Hennig's merit as concerns scientific language is creation of clear terminology connected with the procedure of constructing a cladogram (apomorphy, plesiomorphy, and derivatives). It has been a wrong move to reconsider the generally accepted term monophyly and contrasting it to paraphyly that in the conventional sense is included in the notion monophyly. To retain stability in comprehension of terms monophyly in Hennig's sense should be denoted holophyly after Ashlock.

The synapomorphy method is based on the fact that all ancestors of any species that has acquired a new character or its modification inherit it and this monophyletic group is marked by this character, i. e. (syn)apomorphy. If new formations that arose successively in each ancestor that gave two or more descendants are revealed one can construct a scheme of phylogenetic relationship, sequence of branchings, beginning from the terminal branches (from top downwards), i. e. from the strictest synapomorphies to broader ones. The most important task of such analysis is to determine the direction of transformation of characters in the morphological series, i. e. to determine polarity of morphoclines. Determination of polarity encounters certain difficulties that cladists mostly underestimate. Over short periods of the evolution opposite directions in transformation of a character a priori are equally probable. Lack of the structure in some species can be interpreted in two ways:

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 lose 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 ТЕМПОРАЛЬНОГО, 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 мозазавров, ихтиозавров и ранних китообразных *Archaeoceti*). Подобные случаи нередко и, видимо, не совсем правильно называют 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 неомологичных черт строения существует сплошной спектр переходов.

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