

УДК 592/599+575.8

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМАТИКА: ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ

И. М. Мирабдуллаев

Институт зоологии АН Республики Узбекистан, ул. А. Ниязова, 1, 700095 Ташкент, Узбекистан

Получено 21 января 1997

Біологічна систематика: філогенетичний та екоморфологічний підходи. Мірабдуллаєв І. М. — Розглянуто тенденції та проблеми розвитку біологічної систематики. Безумовні успіхи філогенетики призводять до руйнування на всіх рівнях традиційних таксонів, виявляючи їх поліфілію. При цьому суто філогенетичні таксони (клади) часто об'єднують малоподібні між собою форми та роз'єднують форми безумовно подібні. Таким чином, в кладистиці відбувається значна втрата інформації: з поля зору сучасної систематики все частіше випадає адаптивна подібність. Необхідність враховувати та класифікувати цю подібність робить все більш актуальним створення дисципліни, яка враховує головним чином адаптивну подібність, — екоморфологічної систематики. Таким чином, в наш час, очевидно, відбувається процес роздвоєння біологічної систематики на суто філогенетичну та екоморфологічну. Обидві систематики — законні та взаємодоповнюючі дисципліни, що описують дві сторони процесу біологічної еволюції — дивергенцію та адаптацію.

Ключові слова: біологічна систематика, філогенетичні таксони, кладистика, адаптивна подібність, екоморфологічна систематика, дивергенція, адаптація.

Biological Systematic: Phylogenetic and Ecomorphological Approaches. Mirabdullayev I. M. — The problems and trends in the development of biological systematics are discussed. The progress in phylogenetic leads to the destruction of traditional taxa revealing their polyphyletic. However, true phylogenetic taxa (clades) often unite species relatively little similar and separate species undoubtedly similar. So, in cladistics, a significant loss of information takes place. An adaptive similarity is more and more being lost from the scope of the modern systematics. However, the necessity to take into account and to classify this similarity makes it more relevant to develop a special science which would take into consideration mainly adaptive similarity — the ecomorphological systematics (systematics of life forms). Thus, the process of dividing the biological systematics into the phylogenetic systematics and ecomorphological systematics can probably be recorded now. Both systematics, being true sciences that supplement each other, describe two sides of the process of the biological evolution, divergence and adaptation.

Key words: biological systematics, phylogenetic taxa, cladistics, adaptive similarity, ecomorphological systematics, divergence, adaptation.

Систематика — это наука о разнообразии живого, о биоразнообразии. Если исторически первыми биологическими науками являются зоология и ботаника, то сами эти дисциплины начались с классифицирования живых существ, т.е. с систематики. Таким образом, веда отчет с "отцов" зоологии и ботаники, Аристотеля и Теофраста, биологическая систематика имеет историю почти в 2500 лет. Естественно, что на протяжении столь длительного развития изменялись методология, цели, смысл, форма и содержание систематики. В последнее время, по-видимому, наметились новые моменты в развитии биологической систематики, попытке анализа которых посвящена настоящая статья.

Для чего нужна систематика? Для того чтобы ориентироваться в биоразнообразии. Большинство специалистов полагает, что важнейшее свойство естественной системы — ее прогностичность, т.е. предсказание свойств организмов по положению в системе. По мнению Я. И. Старобогатова (1989), "цель систематики — выяснение общего закона о возможности переноса свойств и

закономерностей, установленных на определенном наборе живых организмов, на другие организмы”. Действительно, в своей практике человечество имеет дело, или будет иметь дело, или может иметь дело с любым из миллионов видов живых существ, населяющих планету Земля. При этом необходимо знание о строении, физиологии, биохимии, экологии и других характеристиках этих видов. Но исчерпывающе изучить все виды организмов невозможно, да и вряд ли нужно. Практически, углубленные биологические исследования ведутся на очень узком круге биологических объектов: кишечной палочке, дрожжах, дрожофиле, мышах и еще двух—трех десятках из нескольких миллионов существующих в природе видов. Возможность переноса знания, добытого на этих модельных объектах на другие виды, полностью зависит от того, насколько прогностична биологическая система.

Прогностичность системы зависит в первую очередь от того, насколько она учитывает сходство. Максимальной прогностичностью, очевидно, обладает та система, которая учитывает максимальное количество сходных признаков. И систематика, начиная с К. Линнея, возникла как чисто сходственная систематика. Виды классифицировались по максимальному сходству между собой. При этом рано выяснилось, что биоразнообразие не хаотично — виды классифицируются в иерархически соподчиненные группы разного ранга — таксоны. Что может отражать эта упорядоченность биоразнообразия? По мнению биологов XVIII—XIX вв., поскольку мир создан Творцом, то и естественная система, *Systema Naturae*, отражает План Творения, План Божий, по которому Господь сотворил все живое с третьего по шестой дни Творения, как об этом записано в Книге Бытия.

Однако начиная с работ Ч. Дарвина и Э. Геккеля, стало ясно, что сходство организмов между собой отражает их родство. Возникла новая наука — филогенетика. Доминирующим стало представление о том, что наиболее прогностичны системы, учитывающие в первую очередь родство организмов между собой. Действительно, если в ходе эволюции организмы изменяются, то со временем уменьшаются как родство, так и сходство. Следовательно, чем более родственны друг другу данные таксоны, тем более они должны быть сходны. И наоборот, чем более виды сходны, тем более они должны быть родственны. Таким образом, родство приходится оценивать по сходству, но отбрасывая при этом случаи конвергентного сходства и делая поправку на параллелизмы.

На протяжении всего XX в. систематика становится все более филогенетичной, и в середине XX в. В. Хеннигом были четко сформулированы принципы филогенетической систематики — кладистики. Кладистика сейчас, пожалуй, является доминирующим направлением в мировой теоретической систематике. И роль кладистики в систематике продолжает нарастать. Говорят даже о “кладистической революции” (Боркин, 1989).

Основной принцип филогенетической систематики — строгая монофилия таксонов, т.е. таксоны должны объединять только родственные формы, причем филогенетический таксон должен объединять всех потомков данного предка, независимо от степени дивергенции потомков, т.е. независимо от их сходств и различий.

Филогенетическая систематика — логически достаточно строгая и стройная дисциплина. Даже ее противники отмечают, что кладизм — скорее наука, тогда как традиционная, т.н. эволюционная систематика — во многом искусство (Боркин, 1989). Дело в том, что современная наука не в состоянии количественно измерить сходство, и традиционный систематик зачастую вынужден действовать интуитивно и субъективно.

В настоящее время биологическая систематика оказалась в новой, отчасти парадоксальной и двусмысленной ситуации. Дело в том, что постепенные,

но бесспорные успехи филогенетики приводят к разрушению на всех уровнях традиционных таксонов, выявляя их искусственность, а точнее — полифилию. На наших глазах, в частности, происходит форменное крушение прежней системы низших организмов, как эукариотных, так и прокариотных. При этом истинно филогенетические таксоны (клады) часто объединяют относительно мало сходные между собой формы (например, крокодилов и птиц) и разъединяют формы, безусловно сходные (например, тех же крокодилов и ящериц). Дело в том, что клады объединяют организмы на основе не сходства вообще, или даже не просто унаследованного сходства, а на основе обладания одними и теми же филогенетическими маркерами — синапоморфиями. К адаптивным признакам кладист относится как к ненужному и даже вредному балласту, затушевывающему истинные родственные отношения, которые устанавливаются с тем большей вероятностью, чем меньшее адаптивное значение они имеют.

Теория естественного отбора утверждала адаптивность филогенеза, а практика свидетельствует о том, что адаптивные структуры не могут служить фактическим основанием для реконструкции этого процесса. Дело в том, что адаптивная, приспособительная эволюция часто приводит к конвергентному сходству. Но поскольку эволюция главным образом адаптивна, то, отбрасывая адаптивное сходство, филогенетик вынужден отбросить слишком много сходных признаков. Таким образом, в кладистике происходит значительная потеря информации. Так, Г. А. Заварзин (1990) отмечает, что филогенетическая система, основанная на последовательностях рРНК, не согласуется ни с морфологией, ни с физиологией бактерий. “Но кому нужна классификация, согласующаяся лишь сама с собой?” — в сердцах восклицает он.

Этот явный, связанный с объективными успехами филогенетики и правоммерным господством идеологии дарвинизма крен биологической систематики в сторону кладизма привел к нарушению в ней баланса. Из поля зрения современной систематики все более выпадает адаптивное сходство. Однако очевидная необходимость учитывать и классифицировать это сходство делает все более актуальным и оправданным создание, в противовес кладизму, специальной дисциплины, учитывающей главным образом адаптивное сходство — экоморфологической систематики, систематики жизненных форм. Наверное неслучайно, что именно в последние 20–30 лет предложены Ю. Алеевым (1986) единая экоморфологическая система организмов, а рядом авторов — частные системы жизненных форм — иглокожих (Вигман, 1987; Левин, 1987; Гебрук, 1992), полихет (Свешников, 1985), бокоплавов (Виноградов, 1988), ручейников (Козлов, 1987), ракообразных (Павлов, 1988), грибов-гифомицетов (Борисова, 1992), споровых растений (Эргашев, 1989), лишайников (Голубкова, Бязров, 1989) и т.д.

Экоморфологическая систематика классифицирует жизненные формы (экоморфы, биоморфы) — “целостные системы взаимообусловленных адаптаций, определяющих общую конструкцию тела организмов в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа” (Алеев, 1988), и адаптивные (биологические, эколого-морфологические) типы. При этом адаптивный тип относится к жизненной форме как целое к части, будучи совокупностью последовательно сменяющихся в онтогенезе жизненных форм. “Жизненными формами или биоморфами называют определенный тип приспособления разных организмов к основным факторам общей среды обитания, приводящий к выработке некоторого сходства во внешнем облике, строении, функциях” (Иогансен, 1959).

Для чего нужно понятие о жизненных формах? При экологических исследованиях на первый план выходят не столько родственные связи организмов, сколько характер их адаптаций к определенным условиям среды. Комплекс таких адаптаций, не зависящий от степени родства, создает определен-

ный облик организмов — их жизненную форму (Свешников, Виноградов, 1987). Д. Н. Кашкаров (1938), один из пионеров применения этого понятия в зоологии, в частности указывал, что “не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризует биоценоз. Мы гораздо легче поймем жизнь природного комплекса, взаимоотношения его элементов, если сумеем разобраться в жизненных формах, составляющих комплекс видов, и классифицировать виды по этим жизненным формам”.

Организмы, принадлежащие к одной жизненной форме, занимают общую либо близкие экологические ниши (Виноградов, 1988). “Причисляя организм к данной жизненной форме, мы характеризуем его экологически со стороны отношения к биотическим и абиотическим факторам среды, а также в отношении места и роли его в биоценозе. В таком понимании биоморфы являются структурными элементами биоценоза, пригнанными отбором друг к другу” (Акимов, 1954). Система жизненных форм отражает подразделение арены жизни на экологические ниши (Левушкин, 1974). Экоморфа — реальная дискретность живой природы (Алеев, 1988).

Хотя жизненная форма и экологическая ниша — тесно связанные между собой понятия, едва ли правильно говорить об их тождественности, так как в первом из них во главу угла ставят сам организм, а во втором — место, которое он занимает в природе (Криволицкий, 1971).

Таким образом, жизненные формы являются звеном экологических отношений и могут использоваться как элементарная единица экологического анализа (Виноградов, 1988). Использование в экологических исследованиях понятия “жизненная форма” является плодотворным направлением, позволяющим кратчайшим путем подойти к выяснению закономерностей структуры и функционирования сообществ и экосистем (Свешников, Виноградов, 1987).

С другой стороны, разнообразие жизненных форм в пределах одного крупного таксона характеризует широту морфоэкологической дивергенции и определяет основные направления экологической эволюции, анализ эволюционных отношений между жизненными формами позволяет выявить морфоэкологический характер филогенеза (Свешников, 1986).

Экоморфологическая классификация — это, по сути, классификация адаптаций. Жизненные формы, как комплексы адаптаций, не зависят от степени родства организмов и возникают в результате параллельной и конвергентной эволюции под действием сходных факторов естественного отбора (Свешников, 1985).

Утрируя, можно сказать, что филогенетическая система — это классификация дивергенций, а экоморфологическая — классификация конвергенций. Практически, выявление полифилетичности, “сборности” таксона следует рассматривать как указание на то, что этот таксон относится не к филогенетической, а скорее к экоморфологической системе. Так, многие традиционные таксоны на самом деле являются таксонами не филогенетической, а экоморфологической системы. Например, амёбы, солнечники, споровики, миксомицеты, черви, членистоногие, растения, грибы, животные являются не филогенетическими таксонами, а жизненными формами (Мирабдуллаев, 1989, 1994). В то же время, как справедливо указывает С.И. Левушкин (1974), “нельзя связывать выделение жизненных форм с таксономическим положением организмов и необязательно с явлениями конвергенции и параллелизма. Сходства адаптации могут объясняться и родственной близостью, конвергенцией, и параллелизмом”.

Однако проблема выделения жизненных форм, видимо, еще сложнее, так как морфологическая конвергенция не обязательно сопровождается сходством функции. Канализованность онтогенетических процессов приводит к тому, что одинаковые морфологические новации независимо возникают в разных линиях эволюции (Гродницкий, 1995). Таким образом, проблема выделения