

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2007
XVI**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
391
EXPRESS-ISSUE



Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м X V I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2007 № 391

СОДЕРЖАНИЕ

- 1637-1668 Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований. Я. И. СТАРОБОГАТОВ
- 1669-1671 Позднее размножение большого баклана *Phalacrocorax carbo*, хохотуньи *Larus cachinnans* и речной крачки *Sterna hirundo* на островах озера Алаколь летом 2005 года. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 1671-1673 Динамика колонии серой цапли *Ardea cinerea* в Нейво-Рудянке, у северных пределов распространения вида на Урале. В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XVI
Express-issue

2007 № 391

CONTENTS

- 1637-1668 Natural system, artificial systems and certain principles of phylogenetic and taxonomic researches. Ya. I. STAROBOGATOV
- 1669-1671 Late breeding of *Phalacrocorax carbo*, *Larus cachinnans* and *Sterna hirundo* on Alakol Lake islands in 2005. N. N. BERESOVIKOV
- 1671-1673 Dynamics of Neivo-Rudianka colony of the grey heron *Ardea cinerea*, situated at northern range limits. V. N. RYZHANOVSKY
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований

Я.И. Старобогатов

*Второе издание. Первая публикация в 1989**

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; Ах 1984), третьи, как например, Г.Модель в трёх работах (цитируем первую из них: Modell 1942) – вполне конкретную предлагаемую им систему группы.

Типы систем

Попробуем всё-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 понимается последовательно подчинённое иерархическое объединение живых организмов (точнее, их минимальных группировок – видов, подвидов) на основе тех или иных присущих им (или приданных им, но об этом пойдёт 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 о естественной системе, надо определить её противоположность – искусственные системы. Примером последних обычно считают линнеевскую систему цветковых растений (Linnaeus 1753), основанную на числе тычинок в цветке. Соответственно этому примеру искусственной системой считают ту, что построена по одному произвольно выбранному признаку, однако понятие «искусственная

* Старобогатов Я.И. 1989. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 206: 191-222.

система» гораздо шире, и, более того, системы этого типа строятся весьма часто в связи с конкретными практическими задачами.

Одним из наиболее обычных типов искусственных систем являются определительные таблицы. Действительно, если мы возьмём любую из дихотомических определительных таблиц (вне зависимости от того, располагаются ли там теза и антитеза рядом или они разобщены), то увидим, что всё определяемое множество организмов разбивается в ней на 2 группы по какому-то признаку (или по группе согласующихся признаков), затем каждая из этих групп в свою очередь на 2 группы по другому признаку и т.д. вплоть до определяемых объектов. Тем самым тут мы видим чётко организованную иерархическую систему, в которой каждый таксон (хотя он и не назван) разделяется на 2 подчинённых.

Одновходовые (т.е. начинающиеся с одного конкретного признака или группы согласующихся признаков) определительные таблицы недихотомического характера также вполне отвечают сказанному выше с той лишь разницей, что в старшей группе может быть более 2 младших. Наконец, многовходовые («политомические» – этот термин не вполне корректен этимологически) таблицы также вполне соответствуют сказанному, но оставляют за исследователем, пользующимся ими, свободу выбора группировок (она определяется избранной им последовательностью изучения признаков).

Другим не менее ходовым типом искусственных систем являются классификации видов по типам ареалов, по их экологической приуроченности или классификации жизненных форм. Тут даже нет смысла приводить примеры – они хорошо известны каждому. Иерархичность соблюдается и тут. Так, палеарктические виды пресноводных моллюсков делятся на четыре группы: широкопалеарктические, европео-центральноазатские, восточносибирские и охридские. Каждая из них делится, в свою очередь, на подчинённые группы; например, охридские подразделяются на общеохридских, охридских мелководных, охридских среднесублиторальных и т.д. (Старобогатов 1980; Иззатулаев, Старобогатов 1985).

Наконец, третьим распространённым типом искусственных систем будут алфавитные каталоги таксонов. Возьмём, например, 1-й том каталога названий родовой группы (Neave 1939). Названия в нём подразделяются на группы, начинающиеся с *A*, *B* и *C*. Каждая из этих групп подразделяется в свою очередь. Например, группа *A* на группы следующего порядка: *Aa*, *Ab*, *Ac* и т.д. Важно подчеркнуть, что основой классификации тут являются не свойства самих живых организмов, а свойства придаваемых им названий. В большинстве из приведённых примеров (а типов искусственных систем, разумеется, больше) выделенным группам не даются какие-либо свои названия. Лишь тогда,

когда эти названия могут в дальнейшем быть с успехом использованы, они вводятся, как, например, при классификации видов по типам ареалов или жизненных форм.

Как видно из приведённых выше примеров, искусственные системы могут строиться и на довольно большом числе признаков, однако они выполняют лишь одну из задач систематики – упорядочение информации о какой-то или каких-то особенностях организации, распространения, образа жизни и т.п., а также вытекающую из этого задачу – отыскание правильного названия организма (или таксона). Другая более важная задача – прогнозирование свойств – не выполняется или выполняется только по отношению к одному конкретному свойству. Так, классификации видов по типу ареала дают возможность прогнозировать, насколько вероятно нахождение вида в данном районе.

В итоге искусственные системы – это системы, построенные по некоторому числу присущих или приданных организму свойств с целью упорядочения знаний о них или прогнозирования отдельных, использованных при построении системы свойств, а также с целью отыскания правильного названия вида или таксона более высокого ранга.

Между тем основная задача систематики – максимально полное прогнозирование свойств данного организма. Об этой задаче, возможно, ввиду повседневности и обыденности её постановки и получения частных решений, обычно забывают. Пожалуй, лишь А.Ремане (Remane 1956) в последние полвека чётко подчеркнул первостепенную значимость этой задачи. Между тем важность её легко может быть проиллюстрирована простым примером из повседневной жизни. Как всем хорошо известно, испытание новых лекарственных препаратов сначала производится на белых мышах и крысах, морских свинках, собаках, обезьянах и только после этого препараты испытываются на людях. А почему бы не испытывать препараты на дождевых червях, легко культивируемых дрожофилах, аквариумных моллюсках или рыбах? Каждый ответит, что подобные испытания имеют мало смысла, поскольку лишь выяснив, что препарат эффективен и не токсичен для представителей разных групп млекопитающих, особенно для близких к человеку обезьян, мы можем с достаточной уверенностью прогнозировать, что он будет эффективен и не токсичен для человека, для лечения которого он и предназначен. И подобных примеров из повседневной жизни можно привести множество. Если главная задача систематики – всестороннее и максимально полное прогнозирование свойств, то очевидно, что конечной целью систематики является построение системы с максимальными прогностическими свойствами. Разумеется, эта цель достижима лишь в идеале, и такая система может быть построена в неопределённо отдалённом будущем, но это оз-

начает, что конкретные усилия систематиков должны быть направлены на максимальное приближение к такой системе.

Термин «естественная система» достался нам от натурфилософского периода развития биологии, когда под этим понималась система природы, основанная на подлинных «внутренних сущностях» объектов. Сейчас такое понимание для нас неприемлемо, но поскольку и в те далёкие времена, и ныне построение естественной системы принято за главную цель систематики, то под естественной системой мы должны понимать систему с максимальными прогностическими свойствами, т.е. такую, используя которую мы можем по систематическому положению предсказать неизвестные нам свойства организма. Поскольку мы должны при этом прогнозировать свойства фенотипов, естественная система должна строиться на основе сходств и различий именно фенотипов, но с учётом родственных отношений, так как полная идентичность свойств может быть только при унаследовании их от общего предка и не может быть достигнута при независимом их развитии.

Как же в этой связи оценивать те системы, которые повседневно строятся систематиками? Эти системы как-то не имеют собственного названия. Иногда их называют «текущими системами» (current systems), «таксономическими системами», но поскольку в этом названии есть известный элемент тавтологии, их лучше называть «конкретными системами». Этот термин тем более удобен, что филогенетической основой такой системы является «конкретный филогенез» в понимании А.А.Борисяка (1946). Построение конкретных систем всегда оправдывается стремлением к построению естественной системы; тем самым их можно считать в той или иной мере несовершенными эскизами естественной системы, построенными с целью наиболее полного прогнозирования свойств. Это принципиально отличает их от искусственных систем. Итак, *конкретная система – это система, построенная с целью максимального прогнозирования свойств, но в силу неполноты наших знаний не достигающая полностью этой цели.*

Этими тремя типами, строго говоря, исчерпываются все системы, рассматриваемые и создаваемые биологами. Что же такое в этой связи филогенетическая система? По В.Хеннигу (Hennig 1950), П.Аксу (Ax 1984) и другим, это система, наиболее полно отражающая филогенетические отношения организмов. Для перехода от результатов филогенетических исследований (которые нередко выражаются в виде филогенетического древа) предложен алгоритм, взаимно-однозначно связывающий филогенетическую систему и древо. Он сводится к 4 пунктам:

1. Ветвление филогенетического древа следует считать дихотомическим. В.Хенниг вполне резонно пишет, что если в какой-то точке сразу обособляются 3 ветви (или большее число), то мы вправе считать

обособление ветвей не одномоментным актом и представить ветвление в виде 2 (или соответственно большего числа) дихотомических разветвлений.

2. Адельфотаксонам – «сестринским группам» (sister-groups, Schwestergruppen, adelphotaxa), т. е. группам, возникшим в результате одного акта дихотомического ветвления, следует придавать равный таксономический ранг.

3. Для каждого из отрезков времени развития органического мира должна строиться своя система.

4. Вид, предковый по отношению к паре адельфотаксонов (сестринских групп), не может быть включён ни в один из них, но входит в таксон более высокого ранга, объединяющий оба адельфотаксона.

Два последних положения призваны снять трудности, возникающие в связи с дополнительностью стационарного и эволюционного аспектов рассмотрения живого (Старобогатов 1968, 1980; Скарлато, Старобогатов 1974), но на деле они их не снимают, а приводят к вопросу о том, как велики (или как малы) эти отрезки времени, и если кто-либо возьмётся определить их величину, то почему она такая, а не иная.

Эту трудность, по-видимому, прекрасно осознают (особенно в связи с вопросом о ранге, вытекающим из 2-го пункта) и сторонники филогенетической системы в понимании В.Хеннига. Для размещения в системе вымерших групп последователи В.Хеннига предложили и приняли на вооружение концепцию плезионов (Patterson, Rosen 1977; Eldredge, Cracraft 1980; Wiley 1981; Ax 1984), не нуждающихся в установлении сестринских (по отношению к ним) таксонов и не получающих в связи с этим четко определённого ранга.

Таким образом, если мы имеем верные результаты филогенетических исследований, то никаких знаний, кроме знания алгоритма, не нужно для построения правильной филогенетической системы. Все же остальные положения филогенетической систематики В.Хеннига (Hennig 1950; Wiley 1981; Ax 1984) относятся всецело к методологии филогенетических исследований и должны оцениваться только с этих позиций. Не останавливаясь на критике филогенетической систематики В.Хеннига с точки зрения принципа дополнительности стационарного и эволюционного аспектов изучения живого, поскольку об этом писалось ранее (Скарлато, Старобогатов 1974), отметим, что филогенетическая система – это система, построенная на основании только одного свойства: филогенетического родства. Соответственно, если это свойство (а оно во многих отношениях уникально) позволяет максимально прогнозировать все свойства организмов, то такая система, по определению, приведённому выше, может считаться естественной; если же нет, то она должна считаться искусственной, поскольку дости-

жение максимальной прогностической силы не входит в число непосредственных задач тех, кто строит такую систему.

Для решения этого вопроса разберём один из наиболее часто упоминаемых в литературе примеров. Возьмем 4 группы – клювоголовых *Rhynchocephalia*, чешуйчатых рептилий *Squamata*, крокодилов *Crocodylia* и птиц *Aves*. Считается, и примем это на веру, что крокодилы и птицы являются адельфотаксонами (сестринскими группами) (рис. 1, *середина*). Соответственно, им должен быть придан равный таксономический ранг, и они должны быть вместе с общим предком объединены в таксон более высокого ранга. Другая пара адельфотаксонов (клювоголовые и чешуйчатые) должны вместе образовать другой таксон такого же ранга, как объединение крокодилов с птицами. Но отличия особенностей птиц от таковых крокодилов гораздо больше, чем у последних от чешуйчатых и клювоголовых. Так, птицы – эндотермные животные, имеющие перьевой покров, сросшиеся кости черепа и т.д., чего нет у трёх упомянутых групп рептилий. Именно поэтому, изучая крокодилов, мало что можно прогнозировать в отношении характерных особенностей птиц, и, следовательно, обсуждаемая система не обладает достаточными прогностическими свойствами. Значит, система, построенная только на филогенетическом родстве, не может считаться естественной системой в отмеченном выше смысле и является одной из многочисленных искусственных систем.

Как уже отмечалось выше, искусственные системы мы строим тогда (и только тогда), когда в них возникает надобность. Может быть, есть надобность и в филогенетической системе? Рассмотрим это подробнее. Поскольку филогенетическая система (в понимании В.Хеннига и его последователей) взаимно однозначно связана с филогенетическим древом посредством описанного выше алгоритма перехода, они должны нести одну и ту же информацию. Это означает то, что они или равноценны (и тогда что-то из них лишнее), или в какой-то из этих форм описания часть информации утрачивается, и тогда эта форма не только лишняя, но и лишённая научного значения.

Итак, сравним филогенетическое древо (с надлежащими пояснениями к нему) и соответствующую ему филогенетическую систему (с подробными диагнозами всех её таксонов). Тут сразу возникают два момента. Во-первых, не всякую филогенетическую ветвь можно охарактеризовать диагнозом, составленным из положительных признаков; гораздо чаще её можно описать характеристикой начала и направления эволюционного развития (что обычно и делается в пояснениях к древу). Хорошим примером этого может служить ветвь *Euthyneura* в классе *Gastropoda*. Те морфологические особенности, на основе которых исходно выделилась эта ветвь (мантийный цекум и связанная с ним асимметрия раковины, мусивоглоссная радула, ха-

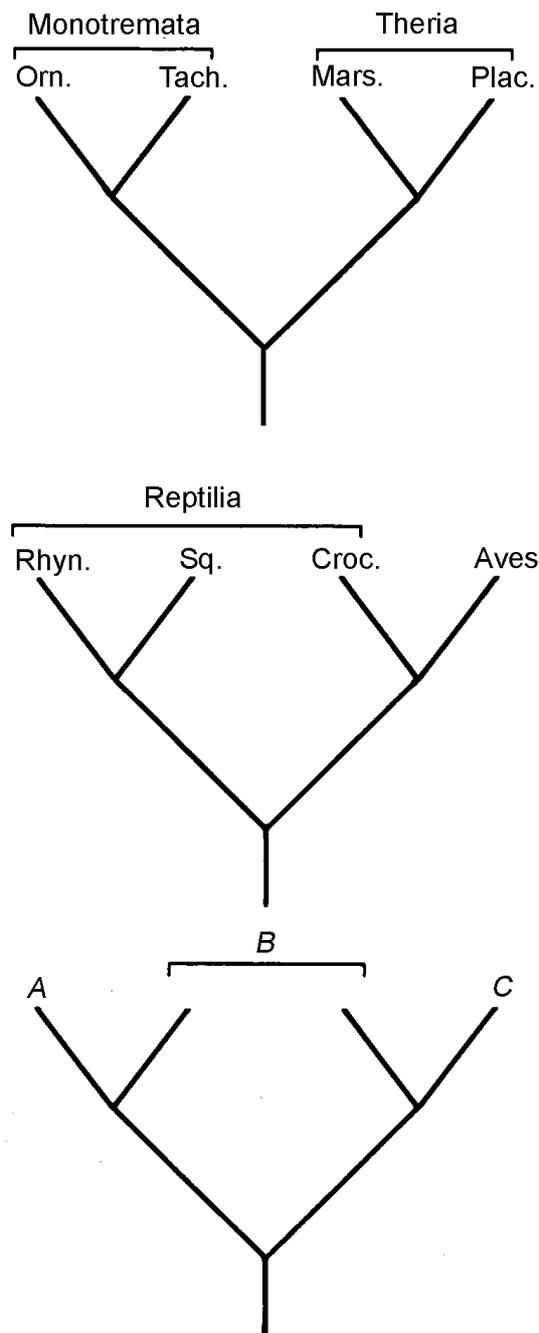


Рис. 1. Монофилия (в смысле Хеннига), иначе голофилия (*верх*), парафилия (в смысле Хеннига) (*середина*), ограниченная монофилия или «парафилия» (в нехенниговом смысле) (*низ*).

Croc. – Crocodylia, Mars. – Marsupialia, Orn. – Ornithorhynchidae, Plac. – Placentaria, Rhyn. – Rhynchocephala, Sq. – Squamata, Tach. – Tachyglossidae.

рактиер ганглионизации центральной нервной системы – см.: Миничев, Старобогатов 1975), в ходе дальнейшей адаптивной радиации полностью утрачиваются или изменяются до неузнаваемости, и возникает отсутствовавшая у низших форм эвтиневрия, использованная для названия этой ветви. Во-вторых, число филогенетических ветвей в развитии органического мира (ныне предоставленного примерно 3 миллионами видов) крайне велико, порядка сотен тысяч. Даже имея в ви-

ду, что таксономических ранговых категорий для описания всей филогении живых организмов будет значительно меньше, их всё же потребуется достаточно много (порядка тысяч). Не спасает и введение более дробной иерархии дополнительных ранговых категорий с приставками (сверху вниз): giga-, mega-, hyper-, super-, далее основная категория (например, семейство – familia, или род – genus и вновь: sub-, infra-, micro-, pico- (Farris 1976). Значит, для филогенетической системы недостаточно ни существующего, ни упомянутым выше способом умноженного числа ранговых категорий, поскольку это много меньше числа разветвлений на одном уровне. Это означает, что какие-то ветви в системе, в отличие от древа, окажутся неохарактеризованными, что приведёт к снижению вложенной в систему информации по сравнению с древом. Из этого следует чёткий вывод: филогенетическая система (в понимании В.Хеннига и его последователей) не имеет научной значимости. Легко видеть, что это же всецело относится и к любой другой «вертикальной» или кладистической системе, т.е. такой, в которой любые филогенетические ветви (клады) безоговорочно принимаются за таксоны.

Сказанное вовсе не означает, что я полностью отвергаю всю методологию В.Хеннига и его последователей. Несостоятельны тут лишь претензии на построение на основе этой методологии «единственно правильной и научной системы», тогда как разрабатываемые кладистами методы филогенетических исследований вполне могут рассматриваться как одна из групп методов обширного методического арсенала филогенетики.

Несколько слов следует сказать ещё об одной системе, о той, которая строится по результатам геносистематических исследований. Исследователи, занимающиеся геносистематикой, подчёркивают, что она более точна, чем систематика по фенотипам, поскольку вероятность конвергентного сходства геномов ничтожно мала. Не собираясь оспаривать это положение (которое, хотя и весьма правдоподобно, но нуждается всё же в дополнительных доказательствах), могу тем не менее легко отметить, что это преимущество геносистематики только сильно облегчает установление филогенетического родства, что тем самым делает геносистематические методы весьма ценными для филогенетики. В то же время система, построенная на основе сходства генотипов, может обладать прогностическими свойствами только в отношении последних, тогда как её способность прогнозировать особенности фенотипов будет далеко не максимальной. Это можно пояснить следующим примером. Различие генотипов бурых и зелёных лягушек рода *Rana* несравненно больше, чем таковые между человекообразными обезьянами и человеком (Медников и др. 1976; Goodman *et al.* 1983; Cronin 1983; Ciochon 1983). Между тем в физиологических и фармакологиче-

ских экспериментах (а таковых ввиду их практической важности проводилось множество) лягушки, по крайней мере, не менее близки друг к другу, чем человекообразные обезьяны и человек (вспомним, что прогнозы результатов подобных экспериментов – одно из самых частых практических применений прогностических свойств системы). Неизбежен вывод, что система, построенная на основании только методов геносистематики, будет, как и филогенетическая система, одной из искусственных систем.

Методы филогенетики

Теперь правомерно остановиться на тех основных принципах, которыми исследователь руководствуется при выяснении филогенетических связей для построения системы. Сразу же следует оговориться, что речь пойдет о таксонах выше вида (видовая систематика – это особая область – см.: Старобогатов 1968, 1977), да и установление филогенетических связей видов требует особых подходов, учитывающих не только их морфологию, но и экологию, и биогеографические особенности. Эти подходы в настоящее время только начинают разрабатываться, и можно указать лишь на первые успехи их приложения (Цветкова 1975; Голиков 1980).

В этой связи следует упомянуть и о «сетчатой эволюции» (Grant 1971). Мне представляется, что это понятие основано на путанице старых и новых представлений о виде, иными словами, на подмене современного тезиса «вид состоит из популяций или клональных популяций» старым «вид состоит из особей». В самом деле, возникшие в результате межвидовой гибридизации одна или несколько особей, коль скоро они не составляют популяции, не принадлежат ни к какому виду, и, следовательно, не могут быть изображены на филогенетическом древе ни точкой, ни линией, соответствующими популяциям, а лишь пунктиром, обозначающим связи особей. Далее, если в случае эволюционного успеха этих особей образуется популяция, а следовательно, и вид, он должен быть изображен точкой, а при продолжительном существовании вида – и линией, но не связанной сплошными линиями ни с какими ветвями древа. Для иллюстрации сказанного, мы воспроизводим рисунок (рис. 2) из книги М.А.Розановой (1946), взятый ею из работы Е.Андерсона и призванный пояснить филогенетические связи видов в случае явления аллополиплоидии. Преемственно связанные популяции на этом рисунке изображены жирными линиями, тогда как образование единичных потомков от гибридизации отдельных особей разных видов – пунктирными линиями. Как видим, никакой сетки тут не получается, и термин «сетчатая эволюция» просто лишён смысла. Не получается «сетчатой эволюции» и при симбиогенезе. Дело в том, что симбиотическое происхождение эукариот более чем спорно (см.:

Старобогатов 1987), а симбиотическое происхождение лишайников во все исключает образование родов (ибо эволюция не может идти по свойствам, вредным для организма; соответственно, роды лишайников, отличающиеся по грибным спороношениям, не могли возникнуть один из другого), и тут можно говорить о коэволюции компонентов симбиотической системы — лихеногенных гриба и водоросли.

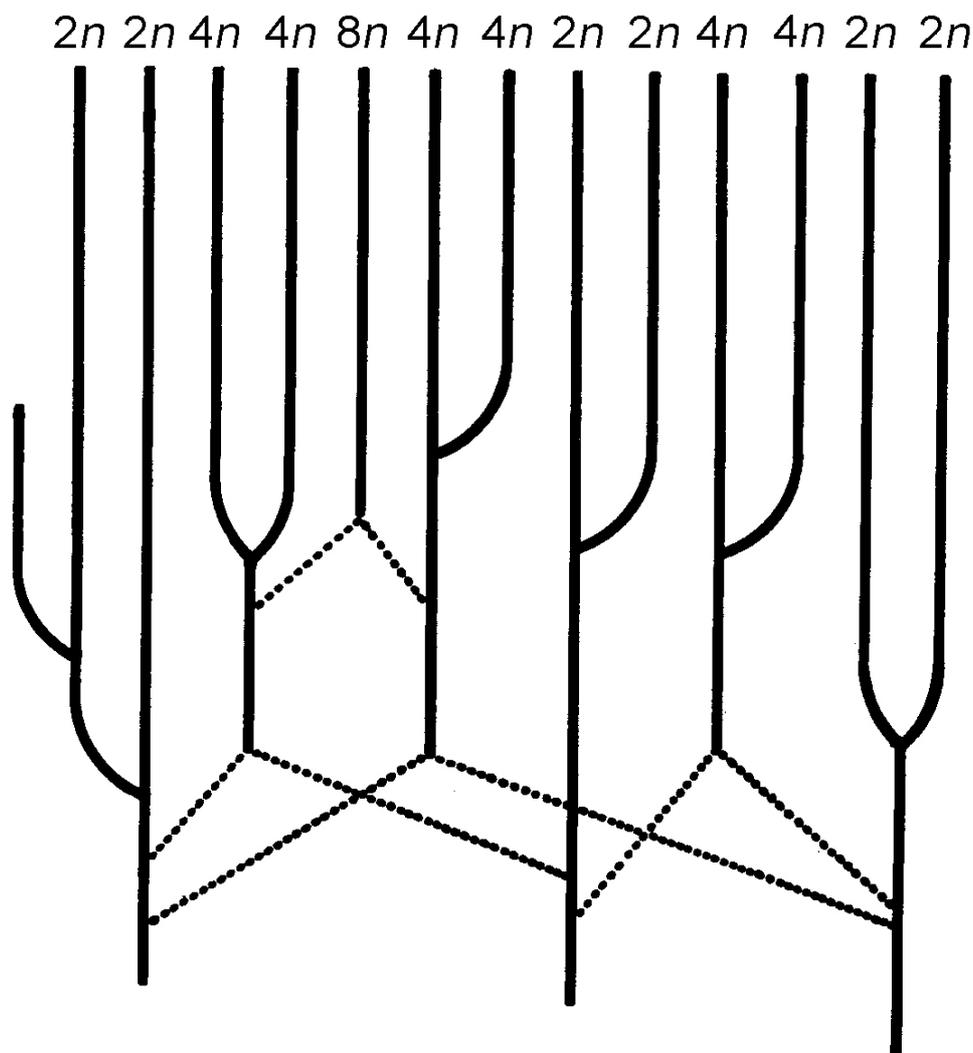


Рис. 2. Филогенетические связи видов в случае явления амфиполиплоидии (по: Розанова 1946).

Сплошные линии – преемственность популяций, *пунктир* – связи особей.

Кроме всего сказанного, следует добавить, что «сетчатая эволюция» обсуждается обычно на уровне видов одного рода или близких родов, причём в результате получается вид одного из этих родов (симбиогенез, как уже сказано, мы просто исключаем из рассмотрения), так что при обсуждении филогении на уровне родов и выше, эти явления просто не следует принимать во внимание.

Очень существенно помнить одно важное обстоятельство. Филогенетические построения – это всегда гипотезы, причём такие, которые никогда не смогут быть строго доказанными и навсегда обречены ос-

таться гипотезами. Это происходит потому, что принципиально невозможно во всех деталях восстановить весь сложный ход эволюционных событий прошлого, но раз так, то к ним и следует относиться как к гипотезам. Это означает прежде всего, что сколь бы много фактов ни подтверждало (верифицировало) гипотезу, ее правдоподобность определяется лишь числом фактов, ей противоречащих (фальсифицирующих): чем меньше последних, тем гипотеза правдоподобнее. При использовании простых гипотез (например, нуль-гипотезы в статистике) достаточно одного противоречащего факта, чтобы отвергнуть гипотезу. Филогенетические гипотезы сложные, и их части не так уж жёстко связаны друг с другом. Именно поэтому правдоподобность здесь определяется не отсутствием противоречащих фактов, а меньшим их числом. Как легко понять, для филогенетических построений можно использовать факты из разных отраслей биологии. Гипотеза, построенная на чисто морфологических фактах, может натолкнуться на противоречие фактов биохимических, именно поэтому в филогенетике весьма важен максимально широкий комплексный подход.

Второе обстоятельство, о котором не следует забывать, это то, что при изучении филогении мы обязаны ограничиться определёнными таксономическими рамками «сверху» и «снизу». «Сверху» потому, что мы, как правило, не можем изучать все группы организмов и исследуем какую-либо одну из них (например, тип моллюсков); «снизу» потому, что мы какие-то группы должны принять за элементарные и филогению внутри них не рассматривать. Если же мы не сделаем этого, то по мере детализации исследования всё сильнее будет сказываться действие принципа дополнительности стационарного и эволюционного аспектов (Старобогатов 1968, 1986; Скарлато, Старобогатов 1974), что приведёт наши рассуждения к абсурду.

Какие бы методы филогенетики не применяли, все они основаны на установлении филогенетических связей по сходству тех или иных (морфологических, биохимических, молекулярно-биологических или каких-либо иных) особенностей организмов. При этом приходится решать задачу, сколь вероятно то, что сходство в тех или иных особенностях унаследовано от общего предка (Скарлато, Старобогатов 1974). Таким образом, главная задача здесь – отличить случаи унаследования от общего предка от случаев параллелизма и конвергенции. Конвергенция, пожалуй доставляет меньше забот, так как сходство, вызванное ею (в отличие от параллелизма), нигде не бывает абсолютно полным. При этом возникает и другая трудность: решить упомянутую выше задачу мы должны в отношении каждого признака так, чтобы получить результат, приложимый к организму в целом, поскольку признаки эволюционируют с неодинаковой скоростью (гетеробатмия – см.: Тахтаджян 1966). При этом под термином «признак» мы понимаем

любую особенность, позволяющую отличить один объект от другого, вне зависимости от эволюционной или таксономической значимости этой особенности.

Сначала рассмотрим методы выяснения филогенетических связей. Несмотря на то, что, как говорилось выше, лучшие результаты тут даст комплексный подход, учитывающий как морфологические, так и биохимические особенности, методы разных отраслей на деле пока используются по отдельности или, самое большее, в сравнении.

В качестве примера биохимических методов можно привести сравнение аминокислотных последовательностей в соответствующих друг другу белках, в частности, гемоглобинах позвоночных и цитохромах-С у представителей всех групп живых организмов (Dayhoff 1969). Оценка филогенетических связей и степени близости осуществлялась на основе допущения о том, что преобразование аминокислотных последовательностей идёт кратчайшим путём (допущение, скорее всего, произвольное и не всегда оправданное). Тем не менее, полученные результаты во многом сходны с тем, что было достигнуто традиционными методами. Однако главное, что является препятствием для подобных исследований, это явление гетеробатмии. Дело в том, что разные белковые системы эволюционируют с разной скоростью, и данные, полученные на основе их изучения, будут резко расходиться. Пока идёт сравнение групп очень высокого ранга и малого числа объектов, эти расхождения могут сказываться мало, но в дальнейшем они могут завести исследователей в тупик, тем более, что в качестве результатов филогенетических исследований требуется установление связей между организмами в целом. Построение филогении по отдельным разным признакам (биохимическим, физиологическим, морфологическим) можно аналогизировать с проекциями филогенетического древа на разные плоскости. При проекции на одну плоскость две разные ветви могут полностью сливаться, в то время как при проекции на другую они резко разделены.

Очень важны результаты, полученные методом геносистематики. Здесь выявляются не замеченные ранее случаи конвергенции (Sibley, Ahlquist 1985; Сибли, Олквист, 1986). Более того, при использовании этих методов не должна сказываться гетеробатмия, поскольку нуклеотидные последовательности изучаются не индивидуально, а оценивается лишь общее число соответствующих и несоответствующих последовательностей в молекулах ДНК. Следует лишь категорически возразить против гипотезы «молекулярных часов», ибо приписывать эволюции неизменную скорость просто бессмысленно. В Байкале за 1 млн лет образовались десятки видов и несколько подродов брюхоногих моллюсков, и более сотни видов и десятков родов бокоплавов, тогда как вне Байкала современные виды пресноводных моллюсков и бокопла-

вов известны с позднего плиоцена, т.е. более чем за 1 млн лет до наших дней. По-видимому, данные, на которых основаны «молекулярные часы», отражают сильно усреднённую скорость эволюции при горотелии (Симпсон 1948) и не могут быть перенесены ни на брадителию, ни на тахителию.

Несмотря на известную «защищённость» результатов, полученных этими методами, от конвергенции и гетеробатмии, выявление таким способом случаев параллелизма более затруднено, поскольку существуют гомологические мутации, закономерности фенотипического проявления которых выражает закон гомологических рядов (Вавилов 1935).

Однако основная трудность при сопоставлении результатов применения биохимических, молекулярно-биологических и морфологических методов заключается в оценке филогенетического родства. Дело в том, что мы не имеем пока точных количественных методов оценки и судим о близости и удалённости лишь приблизительно, в оценках типа баллов (очень близки, относительно близки, умеренно близки, умеренно удалены и т.д.). При этом оценки, сделанные по результатам применения разных методов, непосредственно несопоставимы друг с другом. Более того, есть основания сомневаться в том, что при применении методов геносистематики оценённая величина степени филогенетической близости уменьшается прямолинейно с ростом ранга сравниваемых таксонов, а также в том, что результаты сопоставления таксонов одного ранга в разных группах сравнимы друг с другом (см. приведенный выше пример с лягушками и гоминидами).

Теперь пройдем к анализу более привычных морфологических подходов к изучению филогении. Это тем более важно, что общая методология исследования, на наш взгляд, должна быть одинакова как при использовании чисто морфологических особенностей, так и при использовании свойств, добытых иными отраслями биологии, и тем более при комплексном подходе, за который мы ратуем. Мы не будем останавливаться здесь на ряде важных проблем методологии филогенетических исследований, например, на проблеме гомологии, которая блестяще освещена в кнкте А.Ремане (Remane 1956). Можно лишь отметить по этому поводу, что нам очень важны частные гомологии и совершенно не важны наиболее общие, например, гомология глаза другим эктодермальным образованиям. В этой связи наиболее общие эволюционно-морфологические принципы гораздо полезнее в своих обратных формулировках как принципы негомологии (Старобогатов 1988).

Все разнообразие методов филогенетики можно, несколько упростив ситуацию, свести к трём типам, что не исключает совместное их применение.

Первый тип – анализ морфологических рядов. Этот общий тип методов особенно широко применяется в палеонтологии (после блестящих классических работ В.О.Ковалевского, например, 1873), но он же используется и в тех группах организмов, которые не сохраняются в палеонтологической летописи, или, если и сохраняются, то в незначительном количестве, так что из их остатков нельзя получить даже необходимой (не говоря уже о достаточной) филогенетической информации.

Анализируя морфологию, мы подбираем группу типологически сходных образований, а потом по степени их близости и возможности эволюционных преобразований выстраиваем в морфологический ряд. Ряд этот, пока мы не проанализировали его на предмет того, что обусловлено унаследованием от общего предка, а что возникло параллельно на сходной основе, – это всего лишь ряд логических возможностей преобразования, и от него надо перейти к ряду эволюционных преобразований. Для этого мы, используя морфофункциональный анализ и некоторые частные особенности самого ряда, исключаем случаи параллелизма и тем самым получаем эволюционно-морфологический ряд. В данном случае (если мы надёжно исключили параллелизмы и тем более конвергенции) мы приблизились вплотную к пространству логических возможностей эволюционного преобразования. Иными словами, мы получили все варианты того, как могло быть, но нам нужно другое – как было в действительности, и решение этого последнего вопроса всецело зависит от того, с какой точки мы начнём считывание ряда и как мы его считаем.

Тут начинаются наибольшие трудности. Для того, чтобы правильно считать эволюционно-морфологический ряд, т.е. превратить его в филогенетический ряд, нам нужна некая дополнительная информация. В палеонтологии обычно существует догмат о том, что если группы, встреченные в последовательных горизонтах, образуют морфологический ряд, то группу, появившуюся раньше, надлежит считать предковой по отношению к группе, появившейся позже. Этот догмат просто игнорирует неполноту палеонтологической летописи. Даже если мы возьмём группы, представители которых имеют равные шансы сохраниться в ископаемом состоянии, то чем обильнее была представлена группа, тем больше мы находим ископаемых остатков. Пока речь идёт о видах, да ещё в замкнутых бассейнах типа Штейнхеймского озера, обсуждаемый догмат нам не мешает. Напротив, если мы возьмём группы более высокого ранга, то следовать обсуждаемому догмату мы просто не имеем права (и чем выше ранг, тем в большей мере).

Разберём абстрактный пример (рис. 3). Три группы, морфологически связанные друг с другом, образуют последовательный ряд по времени. Далее мы строим все пространства логических возможностей

филогенетических связей между этими 3 группами. У нас уже получается 7 возможных вариантов связи. Но ведь эти группы мы воспринимаем как таксоны того или иного ранга (для простоты допустим, что равного). Если мы перейдем к таксонам (о путях такого перехода будет сказано далее), то мы получим 19 возможных случаев взаимоотношений между этими 3 таксонами. Как же быть в этой ситуации, какие методы могут дать нам возможность выбрать один из 7 вариантов филогенетических связей и один из 19 вариантов филогенетических отношений таксонов? Очевидно, что путь один – анализ возможностей преобразования, которые определяются, во-первых, общими морфологическими закономерностями эволюции, а во-вторых, результатами конкретного морфофункционального анализа.

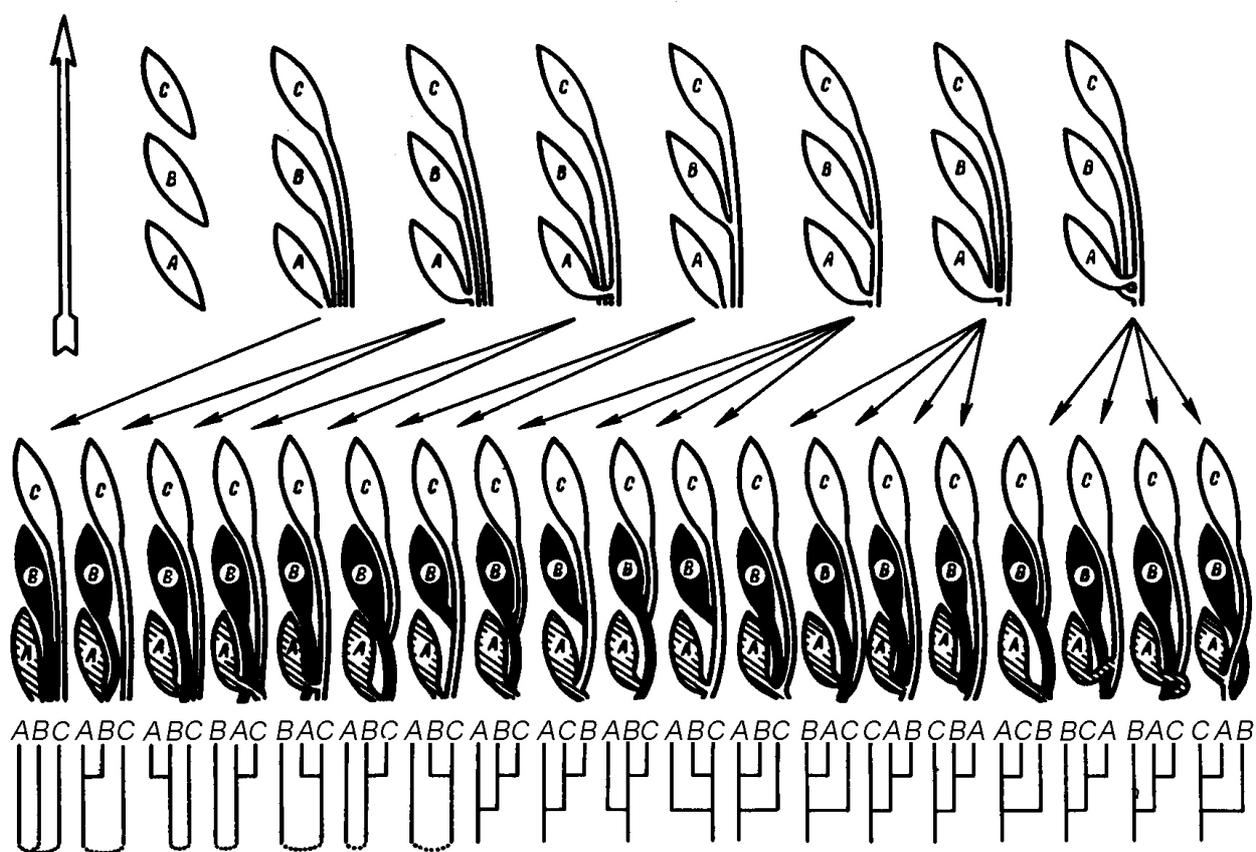


Рис. 3. Возможные филогенетические связи трёх родственных вымерших групп, найденных в последовательных слоях.

Вверху слева – стрела времени и реально наблюдаемая картина; *семь колонок правее* – её филогенетическая интерпретация без разделения на таксоны; *внизу* – то же самое, но с разделением на таксоны (ещё ниже – в виде упрощенных дендрограмм).

В итоге, эта группа методов сводится к следующей последовательности процедур: 1) строим морфологический ряд (безразлично, на ископаемом или современном материале), 2) исключаем случаи параллелизма, превращая тем самым ряд в эволюционно-морфологический и 3) считываем полученный ряд, превращая его в филогенетический.

Второй тип методов можно назвать *совокупным анализом признаков*. К числу таких методов относятся и кладистические (т.е. методы «филогенетической систематики» В.Хеннига). Эти методы в последние десятилетия пользуются огромной популярностью, широко обсуждаются и даже пропагандируются в литературе (Hennig 1950; Eldredge, Cracraft 1980; Lorenzen 1981; Wiley 1981; Ах 1984) и широко применяются в практике филогенетических исследований (например, Brundin 1966; Platnick, Gertsch 1976; Lorenzen 1981; Ах 1984; и др.). Более того, они нередко используются для историко-зоогеографических исследований в сочетании с концепцией глобальной тектоники плит (т.е. для так называемой викариантной биогеографии). Не останавливаясь на последних построениях, которые подвергались обстоятельной и убедительной критике в работе К.Ю.Еськова (1984), отметим, что кладизм как метод филогенетических исследований (т.е. освобождённый от алгоритма перехода от филогении к системе – от трёх последних из 4 перечисленных выше пунктов, первый пункт не мешает) имеет полное право на существование, наряду с другими эффективными методами филогенетики. Основная суть кладистического метода многократно изложена в литературе, прежде всего в основополагающей книге В.Хеннига (Hennig 1980), а, кроме того, ещё в нескольких монографиях (Eldredge, Cracraft 1980; Wiley 1981; Ах 1984) и в большом числе статей, именно поэтому можно обсуждать этот метод вкратце.

Создаётся впечатление, что кладистический метод возник как отрицательная реакция на многие традиционные филогенетические методы, оперирующие понятием «предок». В более поздних работах (например: Wiley 1981) даже подчёркивается, что концепция предка не научна и «лежит вне сферы позитивной науки». Кладистический метод предлагает заменить анализ предполагаемой связи предок – потомок анализом конкретных кладистических отношений (т.е. отношений сходств и различий в признаках) между изучаемыми родственными группами и группой, внешней по отношению к ним (outgroup), который и выявляет степень филогенетического родства и число актов дивергенции, приведших к обособленности изучаемых групп. При этом наиболее дальняя степень филогенетического родства задаётся объединением внешней группы с изучаемыми (Farris *et al.* 1970; Farris 1982). На какой же основе строится анализ самих признаков?

Все признаки (авторы следуют практически тому определению понятия «признак», которое приведено выше) делятся на плезиоморфные и апоморфные. Первые соответствуют архаичным, анцестральным, исходным в старом понимании, вторые – продвинутым, прогрессивным. В последнее время Вольфганг Хенниг в посмертном переиздании книги своего отца (Hennig 1979) предложил заменить эти на-

звания соответственно на плезио- и апотипические, имея в виду, что этим методом могут быть подвергнуты анализу не только морфологические, но и иные признаки. Далее анализируется распространение этих категорий признаков. Общность одного или нескольких плезиоморфных (плезиотипических) признаков мало что говорит о филогенетических связях групп – обладателей этих признаков. Просто они сохранили их от предков (вне зависимости от того, как они продвинулись эволюционно – гетеробатмия?). Таким образом, эта общность, симплезиоморфия (симплезиотипия) позволяет в какой-то мере судить о целостном филуме, но не даёт оснований для анализа его ветвления. Другое дело – общность апоморфные (апотипические) признаков, т.е. синапоморфия (синапотипия). По мнению сторонников этого метода, такая ситуация указывает на то, что апоморфный (апотипический) признак унаследован группами, его имеющими, от общего предка и, следовательно, о непосредственном происхождении этих групп от единого предка. В некоторых случаях синапоморфный (синапотипический) признак у отдельных групп может быть вторично утрачен. Для случая, когда он есть у всех без исключения, С.Лоренцен (Lorenzen 1981) ввёл термин «голапоморфия» (правомерен и его эквивалент «голапотипия»). У каких-то групп есть свои апоморфные (апотипические) признаки, не свойственные другим группам. Этот случай – аутапоморфия (аутапотипия) – свидетельствует о своеобразии направления эволюции группы. Дальнейший анализ базируется на синапоморфных (синапотипических) признаках. За основу берут ветвь, характеризующуюся наибольшим числом плезиоморфных (плезиотипических) признаков. Первая отделившаяся от неё ветвь – та, что содержит наиболее широко распространённый синапоморфный (синапотипический) признак (их может быть и несколько). Далее уже от этой ветви отделяется новая, объединяемая менее распространённым синапоморфным (синапотипическим) признаком и так далее, ветвь от ветви вплоть до последней, обособленной по аутапоморфному (аутапотипическому) признаку. Напротив, группы, не имеющие первого (самого широко распространённого) синапоморфного (синапотипического) признака, отделяются далее от первичной плезиоморфной (плезиотипической) ветви также на основе своих синапоморфий (синапотипий). Это краткое описание, разумеется, не исчерпывает всех тонкостей методики, в связи с чем отсылаем к соответствующим монографиям (Eldredge, Cracraft 1980; Wiley 1981; Ах 1984), но даёт общую характеристику метода, необходимую для оценки его значения для филогенетики. Изложенный метод сам по себе не нов и применялся много ранее выхода основополагающей книги В.Хеннига, правда, без приведённой выше терминологии. Главная заслуга В.Хеннига в разработке метода заключается в чёткой логической формализации (создающей впечатление полной объективно-

сти метода) и в связи с этим – в разработке чёткой терминологии. В то же время основная слабость метода в том, что распространённость признака не доказывает того, что он не появился в разных группах параллельно на гомологичной основе. Это в какой-то степени связано с масштабностью (в том числе и с биологической значимостью) признаков. Признаки малого масштаба (например, некоторые особенности хетотаксии у членистоногих) легко возникают параллельно и независимо, тогда как признаки крупного масштаба (например, щелевидное растягивание бластопора в ходе развития) имеют довольно мало шансов возникнуть параллельно. Таким образом, обсуждаемый метод нуждается в дополнительных методиках, позволяющих отличить параллельное формирование признака от унаследования его от общего предка. Лучший путь достижения этого – детальный морфофункциональный анализ.

Есть и другая более существенная трудность – возможность повторного возникновения ранее существовавшего признака. Эту возможность обычно отвергают, ссылаясь на закон Мейрика-Долло о необратимости эволюции. Между тем этот закон вовсе не говорит о невозможности повторного появления отдельных признаков (более подробно см.: Скарлато, Старобогатов 1974). С точки зрения некоторых закономерностей генетики (см.: Лабас, Хлебович 1976) такое появление вполне возможно. Это можно пояснить следующим примером. Для всех эвтиневральных групп гастропод характерна пликативная жабра с определённой, свойственной ктенидию (соответственно, правому или левому) иннервацией. У низших лёгочных моллюсков (отряд *Subulitiformes* и семейства *Chilinidae* и *Lymnaenidae* из отряда *Lymnaeiformes*) жабры нет, а её гомолог – небольшой участок мантии с соответствующей иннервацией. Несомненно, такая же картина наблюдалась и у исходных лёгочных моллюсков, более связанных с атмосферным дыханием, чем амфибиотические и водные представители перечисленных выше групп. Напротив, у высших водных представителей *Lymnaeiformes* (особенно у *Acroloxidae* и *Bulinidae*) есть классическая пликативная жабра, иннервируемая именно так, как иннервируется правый ктенидий (Walter 1968). Таким образом, тут мы наблюдаем восстановление органа из недифференцированного рудимента. С такой ситуацией также неизбежно приходится считаться при филогенетических построениях. Параллелизм, коли он выявлен, превращает синапоморфный признак в два или несколько аутапоморфных (аутапотипических). Повторное возникновение делит симплезиоморфный (симплезиотипический) признак на истинно симплезиоморфный (симплезиотипический) и аутапоморфный (аутапотипический), или синапоморфный (синапотипический), если его рассматривать в ином соотношении анализируемых групп.

Другая трудность, связанная с кладистическим методом – определение совокупности изучаемых групп как монофилетической. Откуда берётся мнение, что изучаемые группы имеют более близкого общего предка, чем они вместе с использованной внешней группой? Если это берется из традиционных филогенетических знаний, то мы опять возвращаемся к отвергаемым кладизмом традиционным методам филогенетики. Если же традиционные методы, действительно, отвергаются, то не означает ли это, что группы выбираются по сходству (которое вовсе не всегда отражает родство) или вовсе по интуиции. В книге П. Акса (Ax 1984) приводится много примеров конкретных филогенетических построений, и если я не берусь оспаривать построения по филогении плоских червей (в отношении которых П.Акс – признанный специалист) или позвоночных (в отношении которых я просто не считаю себя компетентным), то многие другие построения (в особенности по членистоногим) более чем спорны. Ещё более показательно посмертное издание краткого руководства В.Хеннига (Hennig 1979) с обширным кладистическим приложением. Создается впечатление, что или филогенетические отношения типов беспозвоночных – истина в последней инстанции, поскольку она подтверждается кладистическими построениями, или (как считает большинство филогенетиков) эти отношения требуют дальнейшего детального изучения, и всё обширное кладистическое приложение в этот вопрос не внесло ничего нового. Последнее предположение мне представляется более вероятным.

Возможен и совершенно иной метод совокупного анализа признаков. Он основан на следующем довольно простом соображении. Если какое-то эволюционное преобразование признака возможно, то это вовсе не значит, что оно было в действительности; напротив, если какое-то преобразование невозможно, то это определённо означает, что его не было. Следовательно, если мы нарисуем все логически мыслимые связи между всеми анализируемыми нами группами, а затем исключим те из связей, которые невозможны, то тем самым получим максимальное (при данном уровне знаний) приближение к действительной филогенетической картине. Для примера разберём этот метод на пяти группах (рис. 4). Сначала вычерчиваем все мыслимые связи (рис. 4, а). Затем анализируем все доступные нам черты сходства и различия каждой пары групп. Тут опять же важен морфофункциональный анализ. Есть хотя бы одна особенность в этой паре противоречит прямой связи (эта особенность в одной из групп не могла преобразоваться в соответствующую ей в другой), то эту связь мы вычёркиваем. Если преобразование могло быть только в одном направлении, то на линии связи мы ставим соответствующую стрелку. Когда мы проделаем это со всеми парами групп (и их связями) то получим: 1) или готовое филогенетическое древо (рис. 4, б), 2) или картину, когда одна из групп связана с

двумя или более сразу – это означает, что у нас не хватает признаков для анализа или что некоторые группы сборные, 3) или картину, когда одна или несколько групп не связаны ни с какими остальными – это значит, что в нашем анализе недостаёт элементарных групп. Этот метод, по-видимому, довольно легко преобразовать для исследования филогении с помощью диалога человек–ЭВМ. В память ЭВМ легко заложить довольно большое число элементарных групп; все возможные связи между ними построит сама машина, а задачей исследователя будет только последовательно исключить или ориентировать каждую из связей. При этом ЭВМ может выдавать на дисплее любые промежуточные ситуации или их фрагменты, что важно для скорейшего выявления недостатка информации.

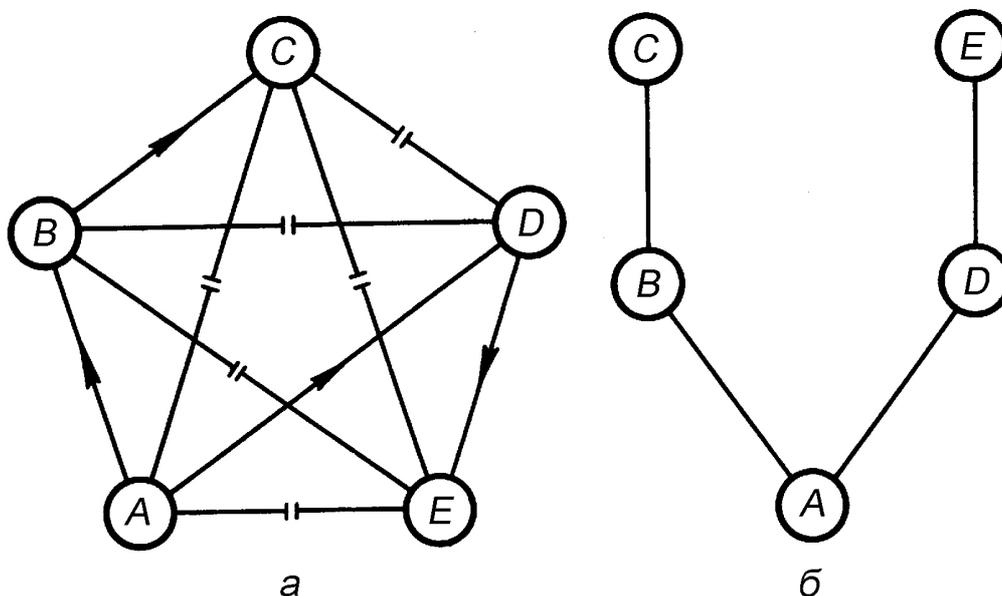


Рис. 4. Метод последовательного исключения связей между группами (на примере 5 групп). а – вся совокупность возможных связей (исключаемые *перечёркнуты*, направление оставшихся показано *стрелками*), б – итоговая дендрограмма.

Таким образом, методы совокупного анализа признаков предусматривают, насколько набор признаков (в своём комплексе) свидетельствует о филогенетическом родстве, что можно осуществить только через вероятность (или как антитезу – невероятность) соответствующих эволюционных преобразований.

Третий тип методов – восстановление организации прототипа (архетипа). В этом случае приходится обсуждать эволюцию не отдельных признаков, а планов строения организма. Понятие «план строения» широко употребляется в сравнительно-анатомических работах, но как-то обычно ему не даётся чёткого определения. *Под планом строения мы понимаем совокупность общих особенностей строения и взаиморасположения основных систем органов (у многоклеточных)*

или органелл (у одноклеточных и многоядерных симпластических организмов), *сформировавшуюся в ходе их взаимодействия, обеспечивающего нормальную жизнедеятельность организма как целого* (Старобогатов 1987). Естественно, что план строения рассматривается как комплекс признаков, но эволюционируют они совместно так, чтобы не нарушалось их функциональное взаимодействие в целостном организме.

Методы восстановления организации прототипа достаточно стары, почти столь же стары, как и сама филогенетика, и берут начало с работ Э.Геккеля (Haeckel 1866). Особенно популярны они были вплоть до первой четверти нашего века (см., например: Naef 1922), однако далее они были подвергнуты вполне справедливой критике и почти забыты. Критика основывалась на том, что в результате реконструкции получались схемы, далёкие от реально способных жить организмов, и что в такие реконструкции привносится много субъективного.

Преодоление этого недостатка обсуждаемых методов может быть достигнуто на пути глубокого морфофункционального анализа и притом с учётом того, как складывается план строения. Дело в том, что приспособление вида по внешним по отношению к его популяции условиям (как абиотическим, так и к биотическим), но не ко внутривидовым (например, приспособление к переносу спермы), идет асимптотически. Это означает, что каждая мутация, повышающая приспособленность, уменьшает в той или иной мере вероятность следующей мутации, повышающей приспособленность. Таким образом, с некоторого момента вероятность усовершенствования данного приспособления будет столь мала, что оно практически не будет меняться. Чем важнее для жизни приспособление, тем скорее это достигается, поскольку такой эволюции соответствуют изменения в той части наследственной информации, которая кодирует это приспособление, с тем, чтобы оно не могло быть нарушено единичной мутацией или кроссинговером. Дальнейшие изменения такого сложившегося приспособительного аппарата возможны лишь ограниченным числом путей – его надстройкой, перестройкой на той стадии онтогенеза, когда он не действует, умножением аппаратов с последующей перестройкой лишь некоторых из них и т.д. Легко видеть, что все эти пути соответствуют модусам морфологической эволюции: анаболия, филэмбриогенез, полимеризация с последующей олигомеризацией и т.д. В результате таких эволюционных процессов особенности, которые на одном этапе эволюции входят в характеристику плана строения низших таксонов (например, отряда), в дальнейшем свойственны таксонам более высокого ранга (классам, типам), что справедливо отмечал Ю.В.Мамкаев (1968), как критерий примитивности. Так, например, у низших филлопод *Notostraca* число сегментов тела и сегментальный состав торак-

са и абдомена довольно непостоянны, у кладоцер уже число сегментов постоянно, равно как и состав торакоабдомена и постабдомена; у *Malacostraca* строго постоянен состав торакса, но колеблется число сегментов абдомена, а у *Ostracoda* и *Cirripedia* число сегментов и состав всех тагм строго постоянны. Если мы пойдём дальше, то обнаружим, что и общее число сегментов, и состав каждой тагмы строго постоянны в огромном классе насекомых.

Учитывая особенности эволюции планов строения и тщательно анализируя данные с морфолого-функциональной точки зрения, можно реконструировать организацию прототипа так, чтобы она максимально соответствовала реально жизнеспособным организмам. В некоторых случаях это даже даёт некоторые основания для поисков ископаемых остатков таких организмов. Ограничимся тут одним примером. Ю.С.Миничев и Я.И.Старобогатов (Старобогатов 1974; Миничев, Старобогатов 1975) пытались реконструировать общего предка скафопод (соленоконхий) и моноплакофор. В частности, раковина такого предка должна иметь вид прямой или слабо изогнутой экзогастрически конической трубки с коротким продольно-щелевидным отверстием (возможно, вторично закрытым) на заднем склоне у вершины. Изнутри вблизи устья должен быть отпечаток кольцевого мускула, не прикрепляющегося к раковине. Стенка раковины построена по классическому для *Conchifera* типу из трёх слоев. Этой характеристике вполне соответствуют загадочные ископаемые раковины группы *Xenconchia* и рода *Dentoceras* (последний первоначально был отнесен к головоногим, несмотря на отсутствие фрагмакона). Более того, такая реконструкция организации позволила заключить, что по своему строению ксеноконхии (включая *Dentoceras*) ближе к скафоподам, чем к моноплакофорам, и должны включаться в первый из этих классов в ранге особого подкласса. В этом отношении логика систематических заключений при подобных реконструкциях диаметрально противоположна логике систематических заключений филогенетической систематики, в частности пункту 3 из перечисленных выше.

В целом методы реконструкции прототипа основываются на ретроспективном восстановлении хода эволюции плана строения. При этом следует учитывать как своеобразие эволюции плана строения, так и то, что он непрерывно связан с обеспечением жизненных функций организма. Учёт последнего обстоятельства возможен лишь при глубоком морфофункциональном анализе.

Переход от филогении к систематике

Как говорилось в начале статьи, кладисты предлагают крайне простой переход от филогении к системе. Филогения и система, по их мнению, связаны взаимно однозначно, однако, если мы разрабатыва-

ем систему с максимальными прогностическими свойствами, дело обстоит гораздо сложнее, и ни о какой взаимно-однозначной связи тут говорить не приходится.

Собственно говоря, филогенетические данные нужны при построении системы для выполнения предписаний только одного из трёх принципов построения естественной системы – принципа монофилии. Особенно важен этот принцип в связи со сказанным в начале статьи о том, что полная идентичность свойств может быть только при унаследовании их от общего предка.

Принцип монофилии, широко обсуждаемый в литературе (обзор см.: Боркин 1989), как уже отмечалось (Скарлато, Старобогатов 1974), для систематики является априорным, не доказуемым в рамках стационарного аспекта, но вытекающим как логическое следствие из принципа необратимого уменьшения родства при отсутствии потока генов, доказуемого как стохастический принцип в рамках эволюционного аспекта. Как указывалось в той же работе, из этого же эволюционного принципа следуют принципы монотипии и монохронии, а также то, что приложимость всех этих принципов в систематике начинается от ранга видов. О последних двух принципах обычно не говорят; так будем делать и мы, принимая условно, что они автоматически входят в принцип монофилии.

Строго говоря, было бы правильнее, на мой взгляд, заменить формулировку этого принципа на обратную, и тогда он превратится в *принцип исключения полифилии: таксон выше вида, возникший или от двух или более предковых видов, или в двух или большем числе разных мест, или в два или более отдельных отрезка времени, подлежит разделению на два или несколько непосредственно не связанных друг с другом таксонов*. Эта формулировка тем более важна, что монофилия может лишь предполагаться на основе синапоморфных признаков, но строго не доказуема, тогда как полифилия доказуема, и именно она заставляет нас разделять прежде единые таксоны.

В этой связи стоит сказать несколько слов о «парафилии» и «ограниченной монофилии». В.Хенниг под термином «монофилия» понимает только те случаи монофилии (в обычном смысле), которые не противоречат принципу равенства ранга сестринских групп, или, иными словами, монофилетическим он считает такое объединение групп, которое основано хотя бы на одной синапоморфии (синапотипии). Все остальные случаи монофилии, когда таксоны объединены только симплезиоморфиями (симплезиотипиями), он называет парафилией. В этой связи следует приветствовать введение П.Эшлоком (Ashlock 1971) термина «голофилия» специально для обозначения монофилии в смысле В.Хеннига, что позволяет отличать эту ситуацию от других случаев монофилии. Различие между монофилией (= голофилией) и

парафилией по В.Хеннигу ясно видно при сравнении верхнего и среднего рисунков (см. рис. 1): вверху Monotremata и Theria – группы монофилетические (= голофилетические); в середине Reptilia – группа парафилетическая.

В отечественной литературе термин «парафилия» употребляется часто в ином смысле: это, скорее, «замаскированная» полифилия (как видно из того же рис. 1, *низ*) – тот случай, когда таксоны-родоначальники крайне близки друг к другу. Есть тут различия и гносеологического характера. Парафилия (в смысле В.Хеннига) возникает из несоответствия конкретной системы некоторым априорным положениям. Напротив, та «парафилия», которая является замаскированной полифилией, возникает из неполноты диагностических признаков, не позволяющей разграничить параллельно развившиеся группы.

Как уже говорилось при обсуждении методов филогенетики, из принципа дополнительности стационарного и эволюционного аспектов (Старобогатов 1968, 1980; Скарлато, Старобогатов 1974) вытекает, что при движении назад по времени по мере приближения к точке ветвления границы таксонов как бы размываются. Это особенно наглядно показано Л.П.Татариновым (1976) при обсуждении становления класса млекопитающих. Процесс «маммализации» захватывает несколько групп териодонтных рептилий, причём в отношении одних «маммальных» признаков продвинутыми оказываются одни группы, а в отношении других – другие. Это создаёт впечатление, что млекопитающие возникли от нескольких близких предковых групп. Такая ситуация, когда таксон происходит от одного таксона того же ранга, но от нескольких входящих в него групп, названа «ограниченной монофилией» (Simpson 1961). Легко видеть, что «ограниченная монофилия» – это замаскированная полифилия, а сами по себе факты, подобные приведённому выше, не опровергают принципа исключения полифилии прежде всего потому, что в рамках стационарного аспекта этот принцип не доказуем (а следовательно, и не опровергаем), а объединение в одном логическом рассуждении стационарного и эволюционного аспектов неизбежно ведет к логическим парадоксам.

Второй главный принцип построения естественной системы – это принцип оптимальной диагносцируемости. Его можно сформулировать следующим образом: объём таксона выше вида должен быть максимальным с тем, однако, условием, чтобы таксон мог быть снабжён чётким диагнозом, включающим максимально возможное число положительных признаков, уникальных для данного таксона или образующих уникальное сочетание. Хотя выше подчёркнуто, что имеются в виду только положительные признаки, можно использовать и некоторые отрицательные, в частности, такой отрицательный признак, который взаимно однозначно связан с положительным, но в то же время

формулируется проще него. Разумеется, только что изложенный принцип определяет лишь основу диагноза. В качестве дополнительных в диагноз могут быть включены и отрицательные признаки, и признаки, отличающие диагностируемый таксон лишь от одного или немногих соседних. Может возникнуть вопрос, почему максимально возможное число признаков? Это опять же следствие приведённого выше определения естественной системы как системы с максимальной прогностической силой. Принцип оптимальной диагностируемости, хотя обычно и не формулируется, столь же стар, как и сама систематика. Он согласуется с требованием международных кодексов зоологической, ботанической и микробиологической номенклатуры, а за пределами сферы действия этих кодексов – номенклатурных традиций, что каждый вновь устанавливаемый таксон должен быть снабжён диагнозом или ссылкой на такой диагноз. Легко видеть, что для выполнения требований этого принципа уже недостаточно знания филогенетических связей. Тут нужен тщательный анализ сходства и различий и только он позволяет объединить виды в таксоны более высокого ранга.

В качестве чёткого примера того, к чему приводит несоблюдение этого принципа, можно взять класс многощетинковых червей (полихет). Во 2-м томе «Руководства по зоологии» разделы, посвящённые общей характеристике типа аннелид и класса полихет, написаны Н.А. Ливановым (1940а,б). Думаю, что никто не осмелится сомневаться в компетентности этого замечательного учёного в отношении строения этих животных. Тем не менее, если мы внимательно прочитаем и сопоставим общие характеристики (вторая из них более пространная), то придём к печальному выводу о том, что полихеты не могут быть охарактеризованы никакими положительными признаками, отличающими их от других групп, включавшихся в то время в тип аннелид; иными словами, полихеты – это любые аннелиды, кроме олигохет, пиявок и эхиурид (в Руководстве последние отнесены к этому типу). Совершенно очевидно, что невозможность дать чёткий диагноз связана тут не с неполнотой знаний, а с тем, что традиционно в состав типа включают такие группы, которые не могут быть охарактеризованы общим диагнозом. Интересно в этой связи, что тип членистоногих, рассматриваемый ныне часто как сборный (например, Manton 1977), может быть охарактеризован достаточно чётким диагнозом, если мы исключим из него онихофор, тихоходок и пятиусток.

Третий главный принцип построения естественной системы – *принцип единства уровня различий и целостности таксонов одного ранга* (Майр 1971; Скарлато, Старобогатов 1974). Его можно сформулировать следующим образом: *таксонам выше вида, обособленным от соседних на одинаковом уровне различий и сходным по уровню разнообразия*

признаков составляющих его подчинённых таксонов, следует придавать одинаковый таксономический ранг.

Этот принцип также вытекает из определения естественной системы как системы с максимальной прогностической силой, поскольку принадлежность к таксонам равного ранга должна обеспечивать равные прогностические возможности.

Действие этого принципа можно проиллюстрировать двумя примерами. Семейства пресноводных лёгочных моллюсков *Lymnaeidae* и *Planorbidae* были в своё время по ограниченному набору признаков раковины разделены каждое на несколько родов. Более поздние анатомические исследования показали, что роды планорбид хорошо разделяются по анатомии, в частности по строению половой системы (Baker 1945; Hubendick 1955), тогда как все лимнеиды крайне однотипны по анатомии (Hubendick 1951). Это привело Хубендика к справедливому выводу о том, что если планорбиды закономерно делятся на некоторое число родов, то лимнеид следует объединять в единый род *Lymnaea*. Последнее положение ещё более подтвердилось находкой 3 видов лимнеид, резко отличающихся от остальных анатомически и заслуживающих потому выделения в самостоятельный род *Aenigmatophiscola* (Круглов и Старобогатов 1981).

Старый единый род *Physa*, довольно однотипный по раковине (особенно, если иметь в виду его североамериканских представителей), в последнее время на основе анатомии разделен на 3 группы: *Physa* s. str., имеющие мешок пениса с железистыми стенками; *Physella*, у которых железистые стенки имеются только в проксимальной половине мешка, и *Costatella*, у которых стенки мешка не железистые. Американские авторы (например, Те 1980) почему-то объединяют две последние группы в род *Physella*, противопоставляя его роду *Physa*. Между тем, из принципа единства уровня различий следует, что эти три группы равноценны в отношении ранга и их надлежит или считать тремя под родами единого рода *Physa*, или тремя самостоятельными родами. Впрочем, если мы сравним этот случай с тем, что наблюдается в другом подсемействе (*Applexinae*) того же семейства *Physidae*, то вторая альтернатива окажется более соответствующей принципу единого уровня.

Несколько слов ещё о двух моментах, касающихся построения системы. Очень часто наблюдается своеобразная «боязнь повышения таксономического ранга». Автор описывает новый род, отмечает, что он принципиально отличается от всех других родов семейства, но не решается установить для него новое семейство. Ещё резче проявляется эта «боязнь» при работе с таксонами высших рангов. Так, общеизвестно, что мизостомиды имеют весьма мало общего с полихетами и вообще с аннелидами прежде всего потому, что их целом не метамерен, да и

тело не имеет настоящей сегментации. Между тем, если их решаются иногда выделить в отдельный класс, то уж о выделении в самостоятельный тип (чего они в действительности заслуживают) никто не говорит. Другой существующий предрассудок – связь ранга с объёмом таксона. Маленький таксон, представленный немногими родами и видами, даже если он не может быть отнесён ни к одному из известных классов или типов, всё же не решаются выделить в самостоятельный класс или, соответственно, тип и в лучшем случае ставят как «дополнение» к одному из существующих типов или классов. Чтобы не быть голословным, сошлюсь на род *Protannelis*: он не может быть включён ни в один из существующих классов, но специальный класс для него никто не установил. Впрочем, последняя «боязнь» встречается реже, чем первая, и потому ряд классов (тихоходки, приапулиды, лорициферы и др.) вряд ли заслуживает выделения в самостоятельные типы. В отношении последних двух классов более обоснованной представляется точка зрения В.В.Малахова (1986), объединяющего в единый тип приапулид, волосатиков, киноринхов и лорицифер: она в отношении объёма типа отвечает принципу оптимальной диагностируемости, а в отношении ранга – принципу единства уровня отличий.

Эти три принципа задают все характеристики любого таксона выше вида. Каждый такой таксон характеризуется происхождением (тут действует принцип исключения полифилии), объёмом или границами с соседними таксонами (тут действует принцип оптимальной диагностируемости) и рангом (тут действует принцип единства уровня различий и целостности). Общеизвестно, что первые две характеристики таксона объективны, а третья субъективна. Безграничный субъективизм может быть с успехом заменен конвенциональностью (или, проще, договорённостью, как оценивать ранг). Эту цель за отсутствием способов измерения высоты ранга и преследует третий принцип.

О возможностях проверки естественной конкретной системы

Систематиков, безусловно, интересует вопрос, как проверить, насколько построенные ими конкретные системы приближаются к естественной системе. Это прежде всего касается систем на уровне семейств и выше.

Одним из методов проверки может служить проверка соответствия числа таксонов тому, что предсказывается логарифмическим рядом, известным под разными названиями: закон Виллиса, закон Ципфа, распределение Фишера-Вильямса (Willis 1922; Fisher *et al.* 1943).

Второй метод (по-видимому, в какой-то мере связанный с первым) предложен был А.Н.Голиковым (1976). Он установил чисто эмпирически, что если мы отложим на оси абсцисс на равном расстоянии деле-

ния, соответствующие классу, отряду, семейству, роду и виду (соответственно подкласс будет примерно на середине расстояния между классом и отрядом), а на оси ординат в логарифмическом масштабе – число таксонов данного ранга, то в хорошо разработанной системе число отрядов, семейств и родов будет лежать на прямой между точкой на оси абсцисс, соответствующей классу (для случая, когда класс один), и точкой, изображающей истинное (а не только известное науке) число видов (рис. 5). Последнее, правда, получить труднее всего, но, во-первых, логарифмический масштаб позволяет оценивать это число с точностью до порядка, и во-вторых, таким методом чаще всего анализируют число таксонов более высокого ранга (отрядов, подотрядов, семейств, родов). Эта зависимость оказывается справедливой и в том случае, если мы ограничимся таксонами, представленными ныне, и если мы возьмём всю группу в целом за весь срок её существования. Эта закономерность найдена эмпирически и пока не имеет под собой теоретической базы, поэтому особенно увлекаться и придавать ей абсолютное значение вряд ли стоит, хотя использование её, несомненно, очень полезно.

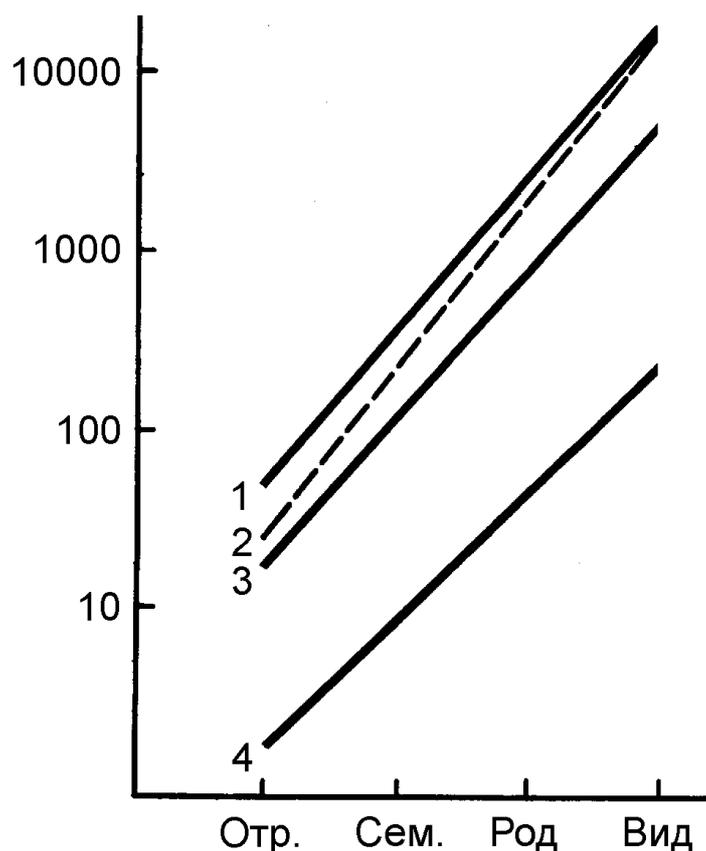


Рис. 5. Связь между числом таксонов разного ранга в пределах крупных групп животных (в мировой фауне). По: Голиков 1976.

1 – Pisces, 2 – Mammalia (современные и вымершие), 3 – Aves, 4 – Gastropoda Cyclobranchia.
 На оси абсцисс – ранги таксонов, на оси ординат – число таксонов данного ранга.

Не исключена вероятность, что теоретическая база всего этого возникнет, когда будет разработана теория ветвящихся множеств. В этой связи не совсем ясно, относятся ли эти методы к таксонам (т.е. к чётко диагностируемым монофилетическим объединениям), или к филумам (филогенетическим ветвям, не подлежащим диагностированию). В пользу второго из этих предположений говорят те случаи, когда первичные филумы диагностировать невозможно, но, тем не менее, точка на прямой отражает именно их число, а число диагностируемых таксонов примерно того же ранга оказывается смещённым по этой прямой вправо (т.е. в сторону меньшего ранга).

Это обстоятельство также приходится учитывать при использовании этого метода. В целом подобные методы весьма перспективны, и их дальнейшая теоретическая и эмпирическая разработка просто необходимы.

Заключение

Как видно из этой статьи, я защищаю положение о том, что систематика и филогенетика имеют совершенно разные цели, хотя работают с одними и теми же объектами. Цель систематики – построение системы с максимальной прогностической силой (естественной системы) и её эскизов – конкретных систем. Цель филогенетики – выявление конкретного хода эволюции живых организмов. Первая рассматривает живое в стационарном аспекте, вторая – в эволюционном.

Процесс построения конкретной системы складывается из трёх процессов:

1. Выяснение родственных связей таксонов (это, собственно, не систематическое, а филогенетическое исследование).

2. Выяснение объёма полученного таксона и его подразделений на основании анализа признаков входящих в него организмов.

3. Выяснение ранга полученного таксона и его подразделений на основании анализа уровня отличий от соседних таксонов и уровня единства признаков входящих в него групп.

Два последних процесса обычно считают собственно систематическим исследованием.

Выяснение родственных связей таксонов (их филогении) производится несколькими группами методов: анализом филогенетических рядов, совокупным анализом признаков и восстановлением организации прототипа. Никакие из этих методов не абсолютны, и надёжная гарантия их результативности – применение широкого комплекса признаков (морфологических, эмбриологических, биохимических и т.п.), причём существенную роль играет в таких исследованиях обоснованный морфофункциональный анализ.

Литература

- Борисяк А.А. 1946. Проблема филогенеза и палеонтологии // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 6: 595-614.
- Боркин Л.Я. 1983. Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории // *Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970 годы)*. Л.: 405-421.
- Вавилов Н.И. 1976. *Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости*. М.: 1-56.
- Голиков А.Н. 1976. О количественных закономерностях процесса дивергенции // *Гидробиологические исследования самоочищения водоёмов*. Л.: 90-96.
- Голиков А.Н. 1980. *Моллюски Vissiniinae Мирового океана*. Л.: 1-465 (Фауна СССР. Нов. сер. № 121. Моллюски. Т. 5. Вып. 2).
- Еськов К.Ю. 1984. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // *Фауногенез и филоценогенез*. М.: 24-92.
- Иззатулаев З.И., Старобогатов Я.И. 1985. Зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Центральной Азии и вопрос о существовании Ногорноазиатской подобласти Палеарктики // *Зоол. журн.* 64, 4: 505-517.
- (Ковалевский В.О. 1873) Kowalevsky W. 1873. Monographie der Gattung *Anthrocotherium* Cuv. Und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere // *Paleontographica* 2, 3|5: 133-346.
- Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. 1981. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) // *Зоол. журн.* 60, 7: 965-977.
- Лабас Ю.А., Хлебович В.В. 1976. «Фенотипическое окно» генома и прогрессивная эволюция // *Исслед. фауны морей* 17 (25): 4-25.
- (Ливанов Н.А. 1940а). Тип кольчатых червей (Annelida). Общая характеристика типа // *Руководство по зоологии. Т. 2, беспозвоночные. Кольчатые черви. Моллюски*. М.; Л.: 9.
- Ливанов Н.А. 1940б. Класс полихет (Polychaeta) // *Руководство по зоологии. Т. 2, беспозвоночные. Кольчатые черви. Моллюски*. М.; Л.: 10-136.
- Майр Э. 1971. *Принципы и методы зоологической систематики*. М.: 1-454.
- Малахов В.В. 1986. *Нематоды: строение, развитие, система и филогения*. М.: 1-215.
- Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // *Журн. общ. биол.* 29, 1: 48-56.
- Медников Б.М., Шубин Е.А., Филиппович С.Ю. 1976. Дивергенция геномов амфибий и их систематический статус // *Биол. науки* 9: 21-26.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. 1975. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков // *Состояние изученности групп органического мира: Двустворчатые моллюски*. М.: 205-276.
- Розанова М.А. 1946. *Экспериментальные основы систематики растений*. М.; Л.: 1-255.
- Сибли Ч.Дж.ю Олквист Дж.Э. 1986. Воссоздание филогенеза птиц по результатам сопоставления ДНК // *В мире науки (Scientific American)* 4: 48-59.
- Симпсон Дж.Г. 1948. *Темпы и формы эволюции*. М.: 1-369.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 53: 30-46.
- Старобогатов Я.И. 1968. Практические приёмы систематики и вопрос о критерии вида // *Зоол. журн.* 47, 6: 875-886.

- Старобогатов Я.И. 1970. *Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов земного шара*. Л.: 1-371.
- Старобогатов Я.И. 1974. Ксеноконхии и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков // *Палеонтол. журн.* 1: 3-18.
- Старобогатов Я.И. 1977. О соотношении биологической и типологической концепций вида // *Журн. общ. биол.* 38, 2: 157-165.
- Старобогатов Я.И. 1986. О соотношении стационарного и эволюционного аспектов в изучении живого // *Микро- и макроэволюция*. Тарту: 42-45.
- Старобогатов Я.И. 1987 (1986). К вопросу о числе царств эукариотных организмов // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 144: 4-25.
- (Старобогатов Я.И. 1988) Starobogatov Ja.I. 1988. General principles of comparative morphology and criteria of non-homology // *Inter. Symp.: Evolutionary Biology, Theory and Practice*. Plzen: 50.
- Татаринов Л.П. 1976. Переходные между классами позвоночных группы и закономерности их эволюции // *Журн. общ. биол.* 37, 1: 30-40.
- Тахтаджян А.Л. 1966. *Система и филогения цветковых растений*. М.: 1-612.
- Цветкова Н.Л. 1975. *Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Роды Gammarus, Marionogammarus, Anisogammarus, Mesogammarus (Amphipoda, Gammaridae)*. Л.:1-256.
- Ashlock P. 1971. Monophyly and associated terms // *System. Zool.* 20, 1: 63-69.
- Ax P. 1984. *Phylogenetische System*. Stuttgart; New York: 1-349.
- Baker F.C. 1945. *The molluscan family Planorbidae*. Urbana: 1-530.
- Brundin L. 1966. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the Austral Heptagiae // *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. Ser. 4.* 11, 1: 1-472.
- Ciochon R.L. 1983. Hominoid cladistics and the ancestry of modern apes and humans // *New Interpretations of Ape and Human Ancestry* / R.L.Ciochon, R.S.Carruccini (eds.). London; New York: 783-843.
- Cronin J.E. 1983. Apes, humans and molecular clocks // *New Interpretations of Ape and Human Ancestry* / R.L.Ciochon, R.S.Carruccini (eds.). London; New York: 115-135.
- Dayhoff M.O. 1969. Computer analysis of protein evolution // *Scient. Amer.* 221, 1: 87-95.
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Methods and theory in comparative biology*. New York: 1-349.
- Farris J.S. 1976. Phylogenetic classification of fossils with recent species // *System. Zool.* 25, 2:271-282.
- Farris J.S. 1982. Outgroup and parasimony // *System. Zool.* 31, 3: 328-334.
- Farris J.S., Kluge A.G., Eckardt M.J. 1970. A numerical approach to phylogenetic systematic // *System. Zool.* 19, 2: 172-191.
- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // *J. Anim. Ecol.* 12, 1: 42-58.
- Goodman M., Bada H.L., Darga L.L. 1983. The bearing of molecular data on the cladogenesis and times of divergence of hominoid lineage // *New Interpretations of Ape and Human Ancestry* / R.L.Ciochon, R.S.Carruccini (eds.). London; New York: 67-86.

- Grant V. 1971. *Plant speciation*. New York; London: 1-12 + 1-435.
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin, 1: I-XXXII + 1-574; 2: I-CLX + 1-468.
- Hennig W. 1950. *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: 1-370.
- Hennig W. 1979. Wirbellose I (Ausgenommen Gliedertiere). 4 Aufl. // *Taschenbuch der Zoologie*. Bd. 2. Jena: 1-392.
- Hubendick B. 1951. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution // *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. Ser. 4*, 5, 1: 1-223.
- Hubendick B. 1955. Phylogeny in the Planorbidae // *Trans. Zool. Soc. London* 28, 6: 453-542.
- Linnaeus C. 1753. *Species plantarum*. Holmia (= Stockholm), 1: 1-560; 2: 561-1200.
- Lorenzen S. 1981. *Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden*. Bremen: 1-472.
- Manton S.M. 1977. *The Arthropoda. Habits, functional morphology and evolution*. Oxford: 1-527.
- Modell H. 1942. Das natürliche System der Najaden // *Arch. Molluskenk* 74, 5/6: 161-191.
- Naef A. 1922. *Die fossilen Tintenfische. Eine paläozoologische Monographie*. Jena: 1-322.
- Neave S.A. 1939. *Nomenclator zoologicus*. Vol. 1, A-C. London: 1-957.
- Patterson C., Rosen D.E. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils // *Bull. Amer. Mus. Natur.* 138: 81-172.
- Platnick N.I., Gertsch W.J. 1976. The suborders of spiders. A cladistic analysis (Arachnida Araneae) // *Amer. Mus. Novitates* № 2607: 1-15.
- Remane A. 1956. *Die Grundlage der natürlichen Systems, der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik*. 2 Aufl. Leipzig: 1-364.
- Sibley Ch.G., Ahlquist J.E. 1985. The phylogeny and classification of the passerine birds based on comparisons of the genetic material DNA // *Acta 18th Congr. Intern. Ornithol.* Moscow, 1: 245-292.
- Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. New York: 1-247.
- Te G.A. 1980. New classification system for the family Physidae // *Arch. Molluskenk* 110, 4/6: 179-184.
- Walter H.J. 1968. Morphological features of Liberian *Bulinus* and *B. truncatus* of Egypt, a pictorial essay on snails of three subgenera (Planorbidae, Basommatophora) // *Malacol. Rev.* 1, 1: 35-89.
- Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York; Chichester; Brisbane; Toronto: 1-439.
- Willis J.C. 1922. *Age and area*. Cambridge: 1-259.



Позднее размножение большого баклана *Phalacrocorax carbo*, хохотуны *Larus cachinnans* и речной крачки *Sterna hirundo* на островах озера Алаколь летом 2005 года

Н.Н.Березовиков

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан. E-mail InstZoo@nursat.kz

Поступила в редакцию 21 января 2006

Во время обследования водоёмов Алаколь-Сасыккольской системы озёр (Юго-Восточный Казахстан) с 10 июня по 3 октября 2005 мной осмотрены все основные поселения колониальных птиц и для трёх видов установлены поздние сроки размножения.

Большой баклан *Phalacrocorax carbo* – одна из наиболее обычных и характерных гнездящихся птиц Алаколь-Сасыккольской системы. К гнездованию приступает рано – в конце марта – начале апреля. Основная масса бакланов гнездится дружно, однако у части птиц сроки откладки яиц растянуты с апреля до начала мая (Долгушин 1962).

При посещении острова Средний (46°07' с.ш., 81°51' в.д.) 29 июня отмечено 1520 ещё нелётных оперённых птенцов величиной почти со взрослых. Птенцы держались как выводками на гнёздах или около них, так и скоплениями по 100-200 особей на скалах вдоль уреза воды. Побеспокоенные, молодые уплыли по воде на 50-100 м от берега. При повторном осмотре 13 июля на острове отмечено 1133 взрослых и молодых баклана, большинство из последних уже неплохо летали. В северо-западной части острова на обрывистом берегу обнаружена компактная колония из 98 гнёзд. В 18 кладках содержалось 51 насиженное яйцо, в том числе в 4 по 2, в 13 по 3 и в одной – 4 яйца. Из четырёх гнёзд, содержавших по 2 яйца, в момент осмотра вылуплялось по одному птенцу. Исходя из того, что продолжительность насиживания у бакланов составляет 28-30 сут (Долгушин 1962), откладка яиц в этих гнёздах произошла 13-15 июня. В 20 гнёздах содержалось 31 яйцо и 32 птенца, в том числе 1 яйцо + 1 птенец (2 гнезда), 1 яйцо + 2 птенца (6), 1 яйцо + 3 птенца (2), 2 яйца + 1 птенец (7), 2 яйца + 2 птенца (2), 2 яйца + 1 птенец (1). Ещё в 13 гнёздах находилось 37 непрозревших птенцов, в том числе в 11 по три и в двух по два, в 16 гнёздах было 40 уже прозревших птенцов (в 6 по два, в 9 по три и в одном четыре) и лишь в одном гнезде находилось 3 крупных пуховых птенца. Несо-

мненно, это была колония, содержащая повторные кладки. Посетив этот остров 28 августа, я застал в колонии на гнёздах 180 оперённых, но ещё нелётных птенцов, которые пешком спустились вниз по обрывистому берегу и уплыли по воде. Группы нелётного молодняка (53 особи) встречались также в других частях острова. Много доросшего лётного молодняка отмечено также на соседних островах Улькен Аралтобе и Кишкине Аралтобе, а также вдоль северного побережья Алаколя между устьями Урджара, Катынсу и Эмели.

Хохотунья *Larus cachinnans* – обычный гнездящийся вид островов и кос Алаколя. Приступает к гнездованию рано – в первой-второй декадах апреля, во второй половине июня молодняк уже поднимается на крыло. На острове Средний 28 августа встречена взрослая чайка с одним полуоперённым птенцом величиной с серую куропатку. Здесь же отмечена группа из 2 взрослых и 4 оперённых, но ещё нелётных птенцов величиной со взрослых.

Речная крачка *Sterna hirundo* – многочисленный гнездящийся вид, доминирующий среди чайковых на Алаколе. Приступает к гнездованию поздно – в первой-второй декадах июня. Для речной крачки характерен сильно растянутый период откладки яиц (Зубакин 1988), иногда до 20-х чисел августа (Ардамацкая 1984).

Самая крупная колония речных крачек на озере Алаколь, насчитывающая до 3 тыс. пар, в 2005 году находилась на каменистой сопке острова Средний. В контрольной выборке от 29 июня из 352 гнёзд в 11 находилось по 1 яйцу, в 68 – по 2 и в 273 – по 3, в среднем – 2.74 яйца. Кроме того, в 6 местах найдены гнездовые ямки, подготовленные для откладки яиц. Большинство кладок имело насиженные и сильно насиженные яйца, в которых только начиналось вылупление птенцов. Так, из 14 гнёзд в 4 содержалось по 1 яйцу и 1 вылупившемуся птенцу, в 3 – по 1 яйцу и 2 пуховичка, в 7 – по 2 яйца и 1 птенцу. Ещё в 5 гнёздах находилось по одному пуховому птенцу, в том числе один погибший в результате перегрева на солнце. При осмотре колонии 13 июля в большинстве гнёзд встречались пуховые птенцы, реже – насиженные яйца; 28 августа в нескольких местах вдоль берега держались скопления по 80-200 лётных молодых, всё ещё докармливаемых и активно опекаемых взрослыми. При обследовании места бывшей колонии в одном месте найден крупный пуховой птенец с только начавшими отрастать маховыми перьями. В другом месте обнаружен полуоперённый птенец величиной с перепёлку, а на воде плавали два таких же птенца. Здесь же найдено 6 мертвых оперённых птенцов, погибших от инфекционного заболевания и одна парализованная взрослая речная крачка. Кроме того, в дельте Тентека на озере Опытное 3 сентября 2005 среди зарослей кубышки пойман пуховой птенец речной крачки в возрасте 7-10 сут.

Все находки поздних кладок и птенцов документированы серией цветных фотографий.

Литература

- Ардамацкая Т.Б. 1984. Гнездование утиных и ржанкообразных на островах Тендровского залива Чёрного моря // *Орнитология* **19**: 41-49.
- Долгушин И.А. 1962. Отряд Чайки – Lariformes // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **2**: 246-327.
- Зубакин В.А. 1988. Речная крачка // *Птицы СССР*. Чайковые. М.: 321-337.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 391: 1671-1673

Динамика колонии серой цапли *Ardea cinerea* в Нейво-Рудянке, у северных пределов распространения вида на Урале

В.Н.Рыжановский

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 марта, д. 202, Екатеринбург, 620219, Россия. E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru

Поступила в редакцию 4 декабря 2007

Птицы, благодаря полёту, быстро преодолевают большие расстояния. Теоретически, расширение ареала у них также может происходить достаточно быстро. Но в действительности процесс заселения видами новых территорий весьма длителен, и от первых попыток гнездования до формирования устойчивого местного населения проходит не один десяток лет.

В настоящее время в Евразии большинство случаев естественного (т.е. не обусловленного антропогенным изменением ландшафтов) расширения ареалов птиц имеет северную или северо-западную направленность (Зимин 1988; Головатин, Пасхальный, Мазепа 2002). Это можно связать с потеплением климата, наступлением тайги на лесотундру. Большинство таких видов относятся к одиночно гнездящимся птицам. Особенности их расселения были детально рассмотрены В.Б. Зиминим (1988). Процессы расселения колониальных видов, несомненно, имеют свои особенности. В этом сообщении рассматриваются события, происходящие в молодой Нейво-Рудянской колонии серой цапли *Ardea cinerea* (Рыжановский, Крючков 2005), одной из самых северных в пределах Уральского региона. В основу положены результаты наблюдений за этой колонией в 2005 -2007 годах.

Посёлок Нейво-Рудянка, во границах которого расположена колония, находится на восточном склоне Уральского хребта, в 70 км к северу от Екатеринбурга. Посёлок окружают многочисленные водоёмы – как искусственные (пруды, золотоискательские разрезы), так и естественные (река, озёра). Первые наблюдения пролетающих над посёлком цапель относятся к 2002 г. Однако возможно, что серые цапли гнездились в нашем районе уже в 2001 г. В 2005 г. была найдена колония. Располагалась она на участке сосново-елово-берёзового леса с густым подростом, в 500 м от ближайшего дома. Гнёзда находились на соснах *Pinus sylvestris* высотой 12-14 м, обычно в 2-3 м от вершины, на боковых ветвях. Диаметр участка, занятого цапельником, не превышал 50 м, расширения его не отмечено. Чтобы не беспокоить птиц, колонию посещали со второй половины июля не более 2 раз в месяц.

В 2005 году на участке насчитали 28 сосен с гнездовыми постройками. Большинство из гнезд занималось не менее 2 лет. Гнездо, упавшее в конце лета, состояло из трёх сезонных слоев веток. Толщина каждого слоя составляла 20-30 см. На одной из сосен находилось 3 гнезда: два рядом, соединённые свежими ветками, третье – выше на 1 м. Поскольку все они были испачканы помётом, нельзя исключить гнездование на одном дереве 2-3 пар. Другие гнёзда находились в 5-10 м друг от друга. При первом посещении колонии, 17 июня, под одним из гнёзд найдены скелеты 2 взрослых птиц с остатками свежих тканей. На следующий, 2006 год гнёздами были заняты 26 деревьев, включая сосну с 3 гнёздами; 2 гнезда упали. Новых гнездовых построек не выявлено. Под одним из гнёзд найден мёртвый птенец недельного возраста. В 2007 году гнездовые постройки находились на 34 соснах, 11 гнёзд располагались на новых деревьях. На 6 соснах было по 2 постройки: над прошлогодними гнёздами построены новые. На одной сосне сохранились три постройки от 2005 года. Под каждой из сосен с постройками при осмотре 29 июня валялась скорлупа яиц, в некоторых гнёздах были видны крупные птенцы. В первой половине лета в колонии насчитывалось от 34 до 40 пар. При осмотре цапельника 12 августа найдены расклёванные части тел 4 слётков: 3 под одним деревом и 1 – в другой части колонии. Все цапли к этому времени колонию уже покинули.

В течение всех трёх лет под гнёздами находили скорлупу 3-4, редко 5 яиц. Кладок с меньшим числом яиц, видимо, не было. Расклёванные яйца (вероятно, болтуны) встречались единично. На гнездовых деревьях, когда это удавалось рассмотреть, было по 3 (6 случаев) и 4 (2) слётка. Таким образом, для серых цапель нашей колонии характерна высокая успешность размножения. При этом численность гнездящихся пар выросла только на третий год наблюдений. Нет оснований связывать высокую успешность размножения с ростом данной колонии, тем

более что гнездиться цапли начинают на 2-3 год жизни. Скорее, это свидетельствует о высоком потенциале среднеуральской группировки (популяции) серых цапель к насыщению региона новыми колониями и росту этих колоний. В последние годы пролетающие цапли регулярно встречаются в первой половине лета в окрестностях окружённого водоёмами Екатеринбурга. В 2006 году большая колония (58 гнёзд на 49 деревьях) найдена на Белоярском водохранилище, в 30 км от Екатеринбурга (Шушаричева 2006).

Литература

- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Мазепа В. 2002. Динамика орнитофауны севера Западной Сибири в связи с изменением климата // *Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата*. Казань: 151-156.
- Зимин В.Б. 1988. *Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 1-185
- Рыжановский В.Н. Крючков Г.А. 2005. Серая цапля *Ardea cinerea* на Среднем Урале // *Рус. орнитол. журн.* 14 (305): 1067-1069.
- Шушаричева З.К. 2006. Колония серой цапли на Белоярском водохранилище // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 218

