

УДК 576.7:591.4

**ПРОБЛЕМА СИСТЕМАТИЗАЦИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ
ПРОЦЕССОВ МАКРОЭВОЛЮЦИИ (НА ПРИМЕРЕ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ К ПАРАЗИТИЗМУ)**

Ю.В. Мамкаев

Аннотация

Элементарные процессы макроэволюции – это те способы («модусы») филогенетических изменений органов, классифицировать которые начал А.Н. Северцов. Рассматриваются разные подходы к их систематизации. В основу классификации А.Н. Северцова положен функциональный принцип. Исследуя морфологические адаптации к паразитизму, А.В. Иванов предложил конструктивно-морфологическую классификацию элементарных эволюционных шагов. В целях дальнейшей систематизации этих процессов для них предлагаются три равнозначные классификации, оценивающие органы с различных точек зрения: как конструкции, как механизмы (технологические блоки) и как части адаптационных систем, осуществляющих биологические отправления организма.

В студенческие годы в лаборатории биологического факультета Ленинградского университета вместе с В.Л. Вагиным работали известные в будущем зоологи П.В. Ушаков, А.В. Иванов и Н.Н. Кондаков, с которыми дружеские связи у Владимира Львовича сохранились до конца жизни. В 100-летний юбилей со дня рождения В.Л. Вагина хочется привлечь внимание к теоретическим разработкам его сокурсника и друга со студенческих лет А.В. Иванова.

Первым крупным теоретическим обобщением А.В. Иванова в области эволюционной морфологии была его сводка 1937 года «Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни» (подписанная: «Аспирант А.В. Иванов») [1]. В этой аспирантской работе он применяет методологический подход своего учителя – метод аналогии [2, 3]. Он сопоставляет морфологические преобразования, совершенно независимо происходившие при переходе к паразитизму у исследованных им брюхоногих моллюсков и у ракообразных, подробно рассмотренных по данным литературы (в том числе, по исследованиям В.Л. Вагина). Это потребовалось для того, чтобы выявить некие *общие* закономерности в развитии морфологических адаптаций к паразитизму. С этой целью он строит несколько совершенно независимых морфологических рядов, в которых прослеживает одни и те же морфологические свойства (иными словами, показатели, параметры, проявляющиеся в разных состояниях). В результате Ивановым было показано, что требуемые приспособления возникали не только за счет преобразования уже имеющихся органов, но и за счет новообразований. В сущности использовались все возможности, предоставляемые исходной организаци-

ей. Исходя из полученной сравнительной картины, он подразделяет характеризующие паразитов морфологические признаки на первичные и вторичные: «Первичные признаки позволяют нам судить о происхождении паразита; вторичные свидетельствуют о его эволюции как паразита». Он рассматривает целый ряд адаптивных зависимостей и эволюционных факторов, которые описывает в соответствующих разделах: «VI. Зависимость организации паразита от морфофизиологических особенностей хозяина», «VII. Зависимость некоторых черт организации паразита от условий, в которых протекала эволюция его предков», «VIII. Морфологические адаптации паразитических поколений и личинок, живущих в промежуточных хозяевах», «IX. Влияние паразитизма на организацию свободноживущих стадий данного вида».

В этой работе, наряду с общебиологической проблемой адаптаций, поднимаются также чрезвычайно важные в методологическом отношении вопросы об оценке эволюционной «продвинутой» (эволюционного состояния) органов и систематизации способов (как писал А.Н. Северцов, «модусов») филогенетических изменений органов, то есть морфологических преобразований, которыми эти состояния достигаются. По существу, речь идет о классификации элементарных процессов макроэволюции (подобные элементарные процессы учитываются и при микроэволюции, их тоже классифицируют). Аспирант Иванов обратил внимание на ту методологическую сторону морфологии, которую тогда еще только начали принимать во внимание. Разработка А.Н. Северцова [4] была новой в те годы, причем была опубликована на немецком языке и не была еще широко известна.

Учитывать способы возникновения и преобразования органов (и способы системогенеза в широком смысле слова) очень важно для развития эволюционной теории. Этой проблеме Ч. Дарвин посвятил специальные разделы своей книги 1859 года (в 5 и 6 главах), а В.А. Догель [3] рассматривал способы преобразования органов как самостоятельный фактор эволюции.

Заслуга А.Н. Северцова состоит в том, что он поставил задачу систематизировать способы морфологических преобразований (он сам писал, что предложенная им классификация – это лишь начало работы над их систематизацией). Естественно, в первую очередь, интересовало их адаптивное значение. Поэтому в основу классификации А.Н. Северцовым был положен функциональный принцип. Он принял за исходное состояние мультифункциональность, а далее подразделил преобразования на количественные и качественные. Способы количественных преобразований: интенсификация функций, фиксация фаз (например, фазы с приподнятой пяткой при ходьбе), выпадение промежуточных функций (соответственно, исчезают выполняющие их органы), субституция (замена) органов для осуществления некой функции (заменяемый орган исчезает, замещающий работает как заменяемый), физиологическая субституция (органы, сохраняясь, обмениваются функциями), уменьшение числа функций. Способы качественных преобразований: расширение функций, смена функций, субституция функций (замещающий орган работает не так, как работал замещаемый), активация функций (органы приобретают подвижность, то есть тоже меняется механизм работы), иммобилизация функций (обратный процесс: органы теряют подвижность), симуляция функций (органы начинают работать одина-

ково и становятся похожими друг на друга), разделение органов и функций (процесс обратный предыдущему – приобретение органами разных функций).

Эта классификация вызывает ряд замечаний [5, 6]. Она не сбалансирована. Как видно из приведенного перечня, в одну классификацию включены и изменения отдельно рассматриваемых органов, и взаимные преобразования органов. Кроме того, фиксация фаз – разновидность интенсификации функции, смена функций – сложный модус (расширение функций, а затем уменьшение числа функций с заменой главной функции), активация и иммобилизация функций, выпадение промежуточной функции – разновидности смены функций. Не достаёт очень важного способа преобразований – модуса возникновения функции (причем следует напомнить, что не все функции возникают на основе мультифункциональности). Очень важно учесть, что понятие «функция» не однозначно: нужно различать механизм работы и биологическое отправление (органы прикрепления могут работать и как присоска, и как щипцы). Для механизмов работы и биологических отправлений нужны отдельные классификации, а также нужны отдельные классификации для изменений органов самих по себе и для взаимных преобразований органов. Два требования предъявляется к построению классификаций: единство основания и полнота охвата (хотя бы в логическом отношении) классифицируемых объектов. Поэтому классификация А.Н. Северцова нуждается в дальнейшей разработке. Он начал очень важную работу по систематизации понятийного аппарата морфологии, без чего она не может стать точной, методологически значимой наукой.

Аспирант А.В. Иванов построил свою классификацию модусов на морфологическом основании. В его классификации эволюционные шаги оцениваются с конструктивно-морфологической точки зрения. Она нацелена на то, чтобы учесть и обозначить типы всех *морфологических* преобразований, какие могут происходить с органами в ходе их эволюции (от возникновения до исчезновения). При этом обращается внимание на то, какими морфологическими средствами достигаются те или иные биологические задачи, каков морфологический арсенал для выработки адаптаций. Существенно, что в своей классификации А.В. Иванов учитывает только преобразования отдельных органов, то есть рассматривает изменения *элементов*, составляющих анатомические системы. Он не касается изменений *числа* органов и *отношений* между ними. Это делает его понятийную систему достаточно стройной и непротиворечивой. Выдерживается принцип единства основания (как мы видели, у А.Н. Северцова этот принцип не соблюдается). Необходимо учитывать, что в соответствии с методологическими принципами, предложенными Ю.А. Урманцевым [7], в рамках тектологической характеристики объектов следует отдельно рассматривать элементы систем, их число и отношения между ними [5, 6]. В морфологии применяется два подхода для описания и сравнения объектов: тектологический и архитектурный. При тектологическом подходе объекты (системы) расчленяются на составные части, составляется классификация этих частей и типов связей между ними (операция – анализ, выявляется состав объекта). При архитектурном подходе из составных частей реконструируется схема организации объекта (обратная операция – синтез).

А.В. Иванов различает следующие типы изменений, которые происходят в эволюции с отдельными органами: 1) новеформация (новообразование); 2) продукция (усложнение, или усовершенствование); 3) трансформация (преобразование); 4) компликация (слияние), в сущности, это тоже новообразование – та его разновидность, когда конструктивный уровень сложившегося органа отвечает уровню давших его органов (см. [5, 6]); 5) дистракция (расщепление – процесс, обратный компликации), это тоже новообразование – разделение исходного органа на самостоятельные, обособленные друг от друга органы; 6) редукция (морфологическая деградация в той или иной степени). Эти типы морфологических перестроек приведены А.В. Ивановым в соответствии с модусами функциональных изменений А.Н. Северцова.

Сходным образом предлагаются обозначения для оценки эволюционного состояния органов – органы как новеформации, продукции, трансформации, компликации, дистракции и редукции. Кроме того, А.В. Иванов показывает, как возникает то или иное состояние, прослеживает ход преобразований в эволюции онтогенеза, выясняет, с каким способом филэмбриогенеза оно связано. Таким образом, А.В. Иванов вносит существенный вклад в развитие методологических принципов, выдвинутых А.Н. Северцовым.

В этой работе А.В. Иванов также рассматривает и проблему корреляций, обсуждавшуюся А.Н. Северцовым, а позднее И.И. Шмальгаузенем (в работе есть раздел «Морфофизиологическая корреляция у паразитов»), причем приводит очень интересные примеры.

Проблема же систематизации элементарных процессов макроэволюции состоит в том, что нужно использовать три классификации: морфологическую (причем с учетом изменения элементов системы, числа этих элементов и отношений между ними.) и отдельные классификации для изменения механизмов работы и биологических отправления [5, 6]. Морфологическая классификация сейчас в основном уже разработана. Среди очередных задач – разработка классификаций для *взаимных* функциональных преобразований в разных системах. А главное: нужно составлять соответствующие компьютерные программы – компьютеризация открывает широчайшие возможности для систематизации биоразнообразия, для создания унифицированных классификаций.

Работа поддержана РФФИ (проект № 06-04-48544).

Summary

Y.V. Mamkayev. Problem of systematization of macroevolution elementary processes (on the example of morphological adaptation to parasitism).

Ways («modi») of phylogenetic transformations of organs are considered as elementary processes of the macroevolution. For their systematization two different approaches were proposed. Functional classification of A.N. Sewertzoff (1931) and morphological classification of A.V. Ivanov (1937) are compared. In given paper organs are considered as constructions, functional mechanisms (technological blocs) and parties of biological (adaptation) systems of organisms. Accordingly, three independent classifications of evolutionary transformations of organs are proposed.

Литература

1. *Иванов А.В.* Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. – 1937. – Т. 3, Вып. 4. – С. 53–94.
2. *Догель В.А.* Некоторые перспективы развития советской сравнительной анатомии в связи с ее достижениями за последнее время // Природа. – 1937. – № 11. – С. 40–53.
3. *Догель В.А.* Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. – Л.: Учпедгиз, Ленингр. отд., 1938. – 400 с.
4. *Sewertzoff A.N.* Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. – Iena: G. Fischer Verl., 1931. – 371 S.
5. *Мамкаев Ю.В.* Методы и закономерности эволюционной морфологии / Воробьева Э.И., Вронский А.А. (ред.). Современная эволюционная морфология. – Киев: Наукова думка, 1991. – С. 33–55.
6. *Мамкаев Ю.В.* Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Жур. общ. биол. – 1996. – Т. 57, Вып. 2. – С. 40–51.
7. *Урманцев Ю.А.* Симметрия природы и природа симметрии (Философские и естественнонаучные аспекты). – М.: Мысль, 1974. – 229 с.

Поступила в редакцию
11.06.07

Мамкаев Юрий Викторович – доктор биологических наук, профессор, академик РАЕН, главный научный сотрудник Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.

E-mail: *morphol@zin.ru*