

НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

УДК 573

© 1993 г. А.К. ТИМОНИН

ПОЧЕМУ В ЭВОЛЮЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЯХ
МЫ СКЛОННЫ ЗАМЕЧАТЬ ПРЕИМУЩЕСТВО РЕДУКЦИИ?

ЕИИ

Упрощение организации отнюдь не является основным направлением эволюции живых форм. В то же время среди конкретных рядов эволюции структур непропорционально велика доля рядов, интерпретируемых в нисходящем, редуccionном направлении. В основу предлагаемого решения данного противоречия положены принципы исторических реконструкций в биологии, разработанные С.В. Мейеном, и выявленные Ю.А. Урманцевым способы преобразования системных объектов как таковых. Ход эволюции структуры возможно реконструировать непосредственно лишь по признакам, сохранившимся у нее от прежнего состояния (аналогам темпофиксированных, по С.В. Мейену, признаков). Такие признаки постепенно редуцируются вследствие происходящей в ходе эволюции рационализации онтогенеза. Аналоги темпофиксированных признаков структуры порождает единственный способ преобразования системных объектов — изменение взаимоотношений между компонентами данной структуры или между данной структурой и другими структурами организма. Вследствие целостности организмов именно такие изменения сопровождают большинство эволюционных морфологических преобразований. Приверженность морфологов к построению редуccionных эволюционных рядов структур обусловлена онтологической (преобладание в эволюции процессов, изменяющих взаимоотношения между морфологическими структурами и порождающих «темпофиксированные» признаки-рудименты) и гносеологической (возможность непосредственно реконструировать эволюцию структуры только по «темпофиксированным» признакам) причинами.

По-видимому, не будет преувеличением считать, что все биологи последарвинского периода уверены в восходящем в целом характере эволюции, т.е. в том, что более сложно и высоко организованные формы возникают из более простых и менее совершенных форм. Хотя мы до сих пор не умеем измерять ни уровень сложности, ни уровень организации живых существ, едва ли кто из биологов усомнится в том, что ромашка организована более сложно и высоко, чем кукусыня, а кошка — чем радиолярия. Очевидно, мы все же способны улавливать — пусть чисто интуитивно — соотносительный уровень организации сравниваемых форм и, следовательно, его изменения в ходе эволюции. Важно подчеркнуть, что представление о восходящем, прогрессивном направлении эволюции живого как магистральном представляет собой не только логическое заключение из результатов сравнительных исследований разных синхронно существующих таксонов, но и подтверждается палеонтологическими данными по тем группам, ход эволюции которых достаточно полно сохранен в геологической летописи.

Наряду с такой восходящей, ароморфной эволюцией существует и эволюция идиоадаптивного типа. Для нее характерно то, что происходящие преобразования не изменяют уровень организации и сложности эволюирующих форм, вступивших на

путь идиоадаптивной эволюции. Именно идиоадаптации составляют львиную долю эволюционных преобразований живых форм.

Эволюционные преобразования третьего типа, приводящие к общему упрощению организации (так называемая общая дегенерация, или катарморфоз), известны во многих таксонах растений и животных, но встречаются спорадически и составляют, вероятно, ничтожно малую долю всех эволюционных преобразований, происходящих в органическом мире.

Соответственно такому «распределению» разных типов эволюции в органическом мире следовало бы ожидать, что нисходящие, редуционные эволюционно-морфологические ряды форм будут весьма экзотическим явлением. Однако даже самое поверхностное ознакомление с литературой показывает удивительное обилие примеров редуционной эволюции как целых организмов, так и отдельных органов и систем. При этом хорошо известные факты упрощения организации паразитов и паразитических стадий метагенетических жизненных циклов, а также обитателей специфических биотопов вроде плейстонных Lemnaceae, внутрпочвенных Arota и т.п. далеко не исчерпывают число примеров редуционной морфологической эволюции.

Так, хорошо изучена и довольно убедительно подтверждена палеонтологическими данными редукция хорды и покровных окостенений в разных филумах Vertebrata (Шмальгаузен, 1947). Становление Mammalia сопровождалось — наряду с другими преобразованиями — редукцией базального межсуставного отдела нижней челюсти (Татаринов, 1976); преимущественно редуционные ряды демонстрирует и эволюция зубной системы млекопитающих. Становление Chordata, по-видимому, было сопряжено с редукцией мерцательного эпителия, Amphibia — с редукцией чешуйного покрова, Reptilia — с редукцией системы кожных желез (Шмальгаузен, 1947) (за исключением, возможно, тероморф — Татаринов, 1976). Не менее яркие проявления редукции разных морфологических структур можно найти в эволюции кровеносной, дыхательной и половой систем позвоночных животных (Шмальгаузен, 1947).

Столь же многообразны примеры редуционной морфологической эволюции беспозвоночных животных. Достаточно упомянуть лишь редукцию целома и кожно-мускульного мешка у Arthropoda (Догель, 1938), параподий, конечностей или их отдельных частей при возникновении вторично гетерономной метамерии у Annelida и тех же Arthropoda (Догель, 1938, 1954), редукцию ктенидиев у первичноводных Mollusca (Догель, 1940) и системы правого среднего целома у Echinodermata (Догель, 1954).

По распространенности эволюционной редукции разных морфологических структур высшие растения несколько не уступают многоклеточным животным. Даже оставив в стороне столь характерную для Tracheophyta нарастающую редукцию гаметофита (в значительной мере, но не всецело обусловленную его существованием за счет ресурсов спорофита), мы найдем немало очень ярких примеров редуционной эволюции в этой группе. По-видимому, большинство Tracheophyta принадлежит к так называемой макрофилльной линии развития высших растений (Мейен, 1987), в которой листья формировались путем видоизменения и упрощения систем ветвей, оказавшихся в латеральном положении в результате процесса перевершинивания (Zimmermann, 1930; Серебряков, 1952). Возможно, что простые и обычно игловидные листья Coniferae возникли в результате редукции значительно более богато расчлененных листьев Lagostomales (Мейен, 1984). Хорошо известны случаи редукции тех или иных элементов побега при разных его метаморфозах. Четкие ряды постепенной редукции конечных стенок члеников сосудов и ситовидных трубок, сопряженные с соответствующими преобразованиями перфорационных и ситовидных пластинок, выявлены в эволюции проводящего аппарата сосудистых растений (Bailey, 1954; Лотова, 1985).

Преобразование мегаспорангия в характерную для семенных растений семязпочку, насколько можно судить ныне, обязано редукции системы стерильных теломов, окружавших мегаспорангий, и низведению ее до купулы-интегумента (Мейен, 1984). Свойственное современным Coniferae специфическое образование — семенная чешуя — также возникло вследствие редукции многоосевого аксилярного комплекса более архаичных Pinopsida (Мейен, 1984). Не исключено, что и цветки некоторых

Angiospermae — также результат редукции многоосевых репродуктивных комплексов предковых форм (Melville, 1963; Meeuse, 1972; Красилов, 1989). Не обходились без редукции тех или иных элементов цветка и такие его эволюционные преобразования, как зигоморфизация, выработка анемофильного синдрома, многие случаи олигомеризации его членов (Тахтаджян, 1948, 1966; Имс, 1964). Это лишь некоторые примеры редукционной эволюции морфологических структур у сосудистых растений.

Таким образом, редукция морфологических структур чрезвычайно широко распространена в эволюции как Metazoa, так и Metaphyta. Она имеет место не только в случаях утраты каких-либо органов и систем, но и проявляется, по-видимому, во всех выделенных А.Н. Северцовым (1939) модусах морфологической эволюции (утрате, сужении, смене функций), кроме расширения функций, а также и в большинстве процессов, приводящих к олигомеризации гомологичных органов (Догель, 1954).

* * *

Самое поразительное, однако, заключается в том, что мы замечаем именно редукционные явления и в тех эволюционных преобразованиях, которые, безусловно, влекут за собой повышение организации и усложнение органических форм. В этой связи достаточно вспомнить такие примеры, как эволюционный ряд прогрессивного развития кровеносной системы у Craniota, в особенности у Tetrapoda, включавшего редукцию многих элементов артериального комплекса (Шмальгаузен, 1947), кефализацию у Annelida и Arthropoda, в ходе которой в большей или меньшей степени редуцировались целые метамеры, их элементы или части конечностей и парасподиальных комплексов (Догель, 1940). Так называемая локализованно-мышечная система у Arthropoda, Chordata, Kinorhyncha, Mollusca, Rotatoria и некоторых других групп животных сформировалась путем редукции отдельных компонентов первоначального кожно-мышечного мешка (Догель, 1938). Возникновение побега и семени у Tracheophyta, существенно продвинувшее их организацию, также не обошлось без достаточно глубокой редукции соответствующих участков системы теломов, а последнее к тому же — и всей половой стадии метагенетического жизненного цикла (Мейер, 1958). Путем редукции конечных стенок проводящих элементов, как мы видели, в этой группе осуществлялось прогрессивное преобразование проводящих тканей (Bailey, 1954; Лотова, 1985). Да и само возникновение тканей связано с потерей определенными комплексами клеток некоторых первоначальных функций (Догель, 1938; Беклемишев, 1952) и в связи с этим — редукцией тех или иных внутриклеточных структур.

* * *

Характерной особенностью редукционных эволюционно-морфологических рядов является то, что они, как правило, оказываются значительно более убедительно обоснованными, нежели морфогенетические ряды иных видов. Так, например, хорошо аргументированы представления о редукции определенных стадий метагенетических жизненных циклов Cnidaria и Tracheophyta, тогда как гипотезы о путях возникновения таких циклов остаются весьма и весьма проблематичными (Беклемишев, 1952; Мейер, 1958; более новые работы существенно не проясняют этот вопрос). Разобраться с редукционными преобразованиями целомов в разных группах животных оказалось значительно проще, чем с путями возникновения самих целомов (Беклемишев, 1952), а редукция эндосперма в семенах многих покрытосеменных представляется неизмеримо более вероятным событием, чем все сценарии его появления в этом таксоне (Поддубная-Арнольди, 1976).

Таким образом, едва ли будет преувеличением утверждать, что редуционные ряды занимают доминирующее, «привилегированное» положение в эволюционных морфологических построениях. Что же побуждает биологов отдавать столь явное предпочтение редуционной интерпретации морфологической эволюции многоклеточных организмов?

* * *

Одним из ответов на этот вопрос может быть предположение о большей распространенности эволюционной редукции морфологических структур в природе из-за того, что процессы редукции уже имеющихся структур сами по себе значительно более легко осуществляются, чем процессы возникновения структур *de novo* (Расницын, 1969). Такое предположение не только представляется самоочевидным, но и находит определенное подтверждение в данных молекулярной биологии и генетики. Действительно, фенотипический признак, как правило, реализуется в онтогенезе в результате последовательного включения целого ряда морфогенетических процессов (включая и процессы биосинтеза), контролируемых совокупным действием нескольких структурных и регуляторных генов. Возникновение нового структурного признака связано с формированием гармоничного ансамбля генов, определяющих его реализацию в онтогенезе, тогда как разрушение признака достигается простой мутацией любого из генов, входящих в соответствующий генный ансамбль (Медников, 1981). В силу чисто вероятностных причин последнее должно происходить значительно чаще, чем появление новых гармоничных ансамблей генов. Поэтому и редукция морфологических структур, казалось бы, должна происходить неизмеримо легче, чем появление новых структур.

Но так ли обстоит дело в действительности? Обратимся всего лишь к двум примерам, на наш взгляд, очень показательным. При этом в качестве критерия относительной легкости осуществления морфологического преобразования используем его продолжительность.

Пузырчатки *Utricularia* обладают уникальными и, по растительным меркам, исключительно сложно устроенными ловчими органами-пузырьками. Каждый пузырек представляет собой видоизмененный лист или лопасть листа. Однако в его строении не удастся найти никаких признаков участия редуционных процессов в эволюционном становлении данного органа. По-видимому, возникновение у *Utricularia* ловчих пузырьков не было связано с морфологической редукцией. Формирование этих структур могло начаться, очевидно, не ранее конца баррема, когда появились первые *Angiospermae* (Мейен, 1987), и должно было закончиться к верхнему миоцену, когда род *Utricularia* уже достоверно существовал (Muller, 1981), т.е. заняло не более 100 млн. лет.

Платиспермические голосеменные *Ginkgoopsida* на рубеже девона и карбона приобрели купулу при мегаспорангии, состоящую из двух неполностью сросшихся створок (Meuен, 1984). С тех пор в этом филуме происходила постепенная редукция свободных частей створок купулы и превращение ее в цельный воротничок-интегумент вокруг верхушки нуцеллуса-мегаспорангия. Однако данный процесс еще и поныне не завершился, так как у единственного современного представителя *Ginkgoopsida* — *Ginkgo biloba* L. регулярно развиваются aberrантные семяпочки с двумя маленькими рожками близ микропиле, представляющими собой остаток свободных участков створок бывшей двустворчатой купулы (Meuен, 1984). Следовательно, редукция свободных участков створок купулы у *Ginkgoopsida* продолжается в течение 350—360 млн. лет, т.е. значительно дольше, чем формировались ловчие пузырьки у *Utricularia*. Столь длительное сохранение у *Ginkgoopsida* свободных участков створок интегумента можно было бы объяснить их неким исключительно большим биологическим значением, но этому противоречит ясно выраженная тенденция платиспермических голосеменных избавиться от данного наследия предков.

Второй, пожалуй, еще более яркий пример — это эволюция крыла и нервной системы у *Pterygota*. Ни в коей мере не претендуя на квалифицированный выбор между branхиальной, паранотальной и тергалной гипотезами возникновения крыла насекомых (подробнее см.: Беккер, 1966), заметим, что ни одна из них не предусматривает сколько-нибудь широкого участия редуцированных явлений в процессе становления крыла у *Pterygota*. Вероятно, что при возникновении крыла у этих животных и в самом деле не происходила редукция его элементов. Продолжительность формирования этого нового органа у *Insecta* не известна, но несомненно, что к концу нижнего карбона насекомые уже обзавелись вполне оформленными крыльями (Историческое развитие..., 1980).

Основным направлением эволюции нервной системы *Pterygota* была концентрация ганглиев и редукция на этой основе брюшной нервной цепочки (Догель, 1940; Беклемишев, 1952). Однако лишь некоторые *Coleoptera* и *Diptera* вполне преуспели в этом, а в целом для *Pterygota* процесс редукции брюшной нервной цепочки не был завершен. Существенно, что брюшная нервная цепочка у насекомых представляет значительно более древнее наследие предковannelидного типа (Беклемишев, 1952), чем крыло, даже если последнее — не оригинальное приобретение *Insecta* (Историческое развитие..., 1980), а последующее видоизменение определенных структур их мириоподоподобных предков (Беккер, 1966). Таким образом, и в данном случае мы сталкиваемся с ситуацией, когда редукция уже имеющейся структуры происходит значительно медленнее, чем возникновение структуры *de novo*.

Приведенные примеры, как нам кажется, достаточно ясно показывают, что редукция уже имеющихся морфологических структур — отнюдь не более легкий процесс, чем становление новых структур. А это означает, что объяснение пристрастия морфологов к редуцированным эволюционным рядам следует искать не в большей легкости процессов редукции, а в каких-то иных причинах.

* * *

Ключом к поиску такого объяснения, по-видимому, может стать классификация признаков организма по возможности реконструировать с их помощью строение ископаемых форм. Такая классификация была создана С.В. Мейеном (1984), но не была оценена по достоинству биологами, как, впрочем, и вся эта работа.

Как известно, разные признаки живых организмов в разной степени сохраняются при их фоссилизации и потому с разной степенью полноты и точности воспроизводят в фоссилиях архетипические особенности живших в прошлом существ. С.В. Мейен (1984) показал, что по данному критерию все признаки можно разделить на три класса.

Первый класс — темподесинентные признаки. Это те признаки живого существа, которые полностью утрачиваются в процессе его фоссилизации. Из структурных признаков организма к ним относятся, например, признаки нескелетных, так называемых мягких частей тела фанерозойских животных и признаки некоторых тканей и внутриклеточных структур многих тканей сосудистых растений (тем не менее в некоторых случаях такие образования сохраняются в ископаемом состоянии поразительно полно — Мейен, 1988; Федонкин, 1988). Полное разрушение темподесинентных структур при фоссилизации, разумеется, не означает, что судить об их устройстве абсолютно невозможно. Так, по рельефу черепных костей удастся получить представление о некоторых особенностях строения губ и волосяного покрова у териодонтов (Татаринев, 1976). Однако все суждения о строении темподесинентных структур основываются на косвенных свидетельствах, полученных при изучении других структур. Сами же структуры, полностью разрушающиеся при фоссилизации, о своем строении «молчат».

Второй класс признаков составляют темпосепарантные признаки, присущие структурам, которые отделяются от организма прижизненно или посмертно и захороняются

отдельно от него. С такого рода признаками имеют дело преимущественно палеоботаники, поскольку растения fossilизируются обычно не целиком, а отдельными частями в виде отпечатков коры, листьев, фрагментов разных вегетативных и репродуктивных органов, пыльцы, спор и т.п. Темпосепарантными признаками у ископаемых животных являются главным образом признаки их жизнедеятельности — следы передвижения, норки, постройки и т.п. К числу темпосепарантных признаков приходится отнести и все признаки тех органических форм, которые известны только по фрагментарным остаткам. Структуры, подвергающиеся темпосепарации, непосредственно наблюдаемы. Поэтому их строение реконструируется в общем достаточно легко. Однако положение таких структур в целом организме, их соответствие другим структурам возможно реконструировать с очень разной вероятностью. Вследствие этого значение темпосепарантных признаков для воссоздания строения определенного организма сильно меняется от случая к случаю и, как правило, тем выше, чем сильнее скоррелированы между собой разные признаки организма, сохраняющегося в виде темпосепарированных структур.

К третьему классу С.В. Мейен отнес темпофиксированные признаки, которые сохраняются у fossilизированного объекта. Именно эти признаки позволяют получить максимально достоверное, полное и непосредственное представление о строении ископаемого организма.

* * *

Введенные С.В. Мейеном понятия темподесиненции, темпосепарации и темпофиксации по существу обозначают разную способность разных признаков живого организма сохраняться в ходе его существования и развития уже в качестве геологического тела. Иными словами, речь идет о сохранности признаков в ходе геологического развития структуры живого организма. Однако структура живого организма развивается также и в рамках биологической формы существования материи, а именно — в онтогенезе и в череде последовательных онтогенезов, или в семофилезе. Вот почему я считаю правомерным, рассматривая любую структуру организма как результат семофилеза, различать у нее аналоги темподесинентным и темпофиксированным признакам (аналога темпосепарантным признакам, вероятно, нет).

Совершенно очевидно, что о былом состоянии структуры могут непосредственно свидетельствовать только признаки, аналогичные темпофиксированным. Аналоги же темподесинентных признаков не отражают не только прошлое состояние исследуемой структуры, но и свой собственный семофилез, который приходится реконструировать, основываясь либо на достаточно полных палеонтологических рядах форм, либо на косвенных данных. Именно вследствие этого наиболее убедительными оказываются эволюционные морфологические ряды, построенные на базе «темпофиксированных» признаков.

Какие же эволюционные преобразования оставляют по себе память в виде «темпофиксированных» признаков?

Как показал Ю.А. Урманцев (1974), все возможные преобразования любых системных объектов можно свести к трем элементарным процессам: 1) изменению собственных признаков элементов, составляющих систему, 2) изменению числа элементов и 3) изменению взаимоотношений между элементами. Далеко не всегда эти процессы реализуются в чистом виде, вследствие чего реальное преобразование объектов обычно включает сочетание двух, а то и всех трех элементарных процессов. Однако нас будет интересовать не судьба целой системы, испытывающей преобразования того или иного элементарного типа или их сочетаний, а то, что происходит в результате этих элементарных процессов с отдельными элементами системы (конкретно — с морфологическими структурами организма). При этом мы попытаемся выяснить связь между разными элементарными процессами и появлением у морфологических структур «темпофиксированных» признаков.

Рассмотрение разных элементарных процессов целесообразно начать с процесса изменения взаимоотношений между элементами. В общем случае преобразования такого рода сводятся к тому, что у рассматриваемого элемента (в данном случае — некоей морфологической структуры) появляются новые связи с окружающими элементами и теряется часть прежних связей. А так как между строением элемента и его взаимосвязями с окружающими элементами существует определенное соответствие (хотя далеко не однозначное и не всегда понятное), то утрата прежних связей повлечет за собой и утрату части прежних признаков этого элемента. Однако никакие процессы в природе не совершаются мгновенно, вследствие чего любое развитие оказывается инерционным (Раутиан, 1988). Поэтому некоторые прежние признаки элемента сохраняются в его строении в течение некоторого времени и после перестройки его взаимоотношений с другими элементами. Эта общая закономерность должна проявляться особенно ярко в семофилезе морфологических структур, которым, как известно, свойственна довольно высокая стабильность. Таким образом, эволюционное изменение взаимоотношений морфологической структуры с другими структурами организма порождает у нее признаки, «темпофиксированные» в течение определенного времени.

Изменение числа элементов, не изменяющее ни их строения, ни взаимоотношений с другими элементами, очевидно, никоим образом не может запечатлеться в их строении (равно как, впрочем, и в строении всего объекта). Иными словами, простое изменение числа элементов не порождает «темпофиксированных» признаков ни у этих элементов, ни у целой системы, в состав которой они входят. Поэтому, наблюдая разное число одинаковых элементов у разных объектов, можно лишь констатировать изменение их числа в ходе эволюции, но невозможно непосредственно судить о направлении такого изменения.

Изменение собственных признаков элементов по существу сводится к изменению числа и взаимоотношений между составляющими их компонентами. И в этом случае следы бывшего состояния таких элементов «темпофиксируются» в их структуре только в результате произошедших изменений взаимоотношений между их компонентами.

Следовательно, следы бывшего состояния элемента системы сохраняются в его структуре лишь постольку, поскольку в ходе развития системы менялись его взаимоотношения с другими элементами данной системы или его компонентов друг с другом. Преобразование же иных типов не порождает «темпофиксированных» признаков и потому не могут быть реконструированы на основании исследования строения такого элемента. В этом случае его изменения возможно реконструировать только на основании установленных корреляций их с изменениями других элементов, обладающих «темпофиксированными» признаками, либо наблюдая последовательность временного ряда изучаемого элемента у разных форм.

* * *

Каков же «удельный вес» описанных выше элементарных процессов в семофилезе многоклеточных животных и растений? Априорно ясно, что «вес» разных элементарных процессов в семофилезе не может быть одинаковым. Действительно, живые существа представляют собой не суммы отдельных элементов, а более или менее сильно интегрированные морфофункциональные целостности. Поэтому эволюционные преобразования каких-либо морфологических структур живого организма, как правило, оказываются сопряженными с изменением их взаимоотношений с другими структурами. Вследствие этого семофилез морфологических структур у многоклеточных животных и растений будет происходить преимущественно по типу изменения взаимоотношений между элементами. По-видимому, взаимоотношения между структурными элементами организма изменяются не только почти во всех модусах морфологической эволюции, установленных А.Н. Северцовым (1939), но и при всяком эволюционном

усложнении и повышении уровня организации живых форм. Следовательно, любой прогрессивный семофилез обязательно будет включать в себя и процессы изменений взаимоотношений между структурными элементами организма. А такие процессы, как мы видели, порождают у эволюирующих структур «темпофиксированные» признаки, наличие которых позволяет относительно легко реконструировать ход семофилеза и свести многообразие исследуемых структур в достаточно хорошо обоснованные морфогенетические ряды.

Энергетический баланс живых существ обычно весьма напряжен (Шварц, 1980). Поэтому в процессе эволюции у разных форм происходит определенная рационализация онтогенеза, направленная на повышение его экономичности (Шмальгаузен, 1969; Шварц, 1980). Последнее достигается элиминацией определенных структур и морфогенетических процессов. Естественно, что в числе элиминируемых структур в первую очередь оказываются «темпофиксированные» признаки, утратившие свою роль вследствие изменения характера взаимоотношений между структурными элементами организма. Из-за происходящей рационализации онтогенеза «темпофиксированные» признаки не сохраняются в первозданном своем состоянии, а постепенно получают все более слабое выражение, редуцируются. Вот почему морфогенетический ряд некоей структуры, реконструированный по ее «темпофиксированным» признакам, неизбежно окажется нисходящим, редуccionным.

Целостность живых организмов, конечно же, не исключает полностью возможности реализации семофилеза, не приводящего к изменению ни взаимоотношений структурных элементов организма друг с другом, ни взаимоотношений между разными компонентами одного структурного элемента. Однако такие эволюционные преобразования, вероятнее всего, включают весьма ограниченный круг явлений, хотя в рамках этого круга и приобретает подчас массовый характер.

Изменение собственных признаков структурного элемента организма, не сопровождающееся изменением его взаимоотношений с другими структурными элементами и взаимоотношений между его компонентами, означает ни что иное, как количественное изменение его клеточного состава. На морфологическом уровне это выразится просто в изменении геометрии данного элемента.

Эволюционные преобразования такого рода широко распространены в живом мире, прекрасным примером чего может служить огромное многообразие формы листьев у современных Angiospermae. Оно свидетельствует о бурной эволюции геометрической формы листа в этом таксоне. Мы уже видели, что преобразования собственных признаков морфологической структуры без изменения ее отношений с другими структурами и отношений ее компонентов друг с другом не порождают у такой структуры «темпофиксированных» признаков, а потому и реконструкция направления и конкретного хода этих преобразований оказывается в высшей степени проблематичной. Не случайно же колоссальное многообразие геометрии листьев покрытосеменных до сих пор так и не удалось сколько-нибудь убедительно свести в эволюционные ряды форм. И последние попытки такого сведения (Гендельс, 1988, и др.) при всей их значимости все же, на наш взгляд, отражают некоторые потенциальные возможности трансформации геометрических фигур в большей степени, чем реальные пути преобразований геометрии листьев у двудольных. Даже временная последовательность появления листьев Angiospermae разной формы, достаточно полно выявленная палеонтологами (Мейен, 1987), свидетельствует, скорее, о прогрессирующей диверсификации геометрии этого органа в эволюции покрытосеменных, а не о конкретных семофилетических рядах.

Эволюционные изменения числа морфологических элементов организма охватывают случай полимеризации и некоторые из случаев олигомеризации гомологичных органов и структур (Догель, 1954). Но если они не приводят к изменению взаимоотношений между разными органами, то, не порождая «темпофиксированных» признаков, практически не поддаются упорядочиванию в морфогенетические ряды. Так, например, сравнение разных Annelida достоверно выявляет широкое распространение

в эволюции этой группы процессов изменения числа метамеров, но невозможно ничего определенного сказать о направлении таких процессов ни у группы в целом, ни у отдельных ее подразделений (Догель, 1954). Правда, в некоторых случаях направление эволюционного изменения числа морфологических структур организма представляется довольно очевидным. В частности, двухщупальцевые гидроиды рода *Lar* и однощупальцевые — *Monobrachium parasiticum* Meresch. уверенно трактуют как формы олигомеризованные в противоположность полимеризованному *Branchiocerianthus imperator* Allman с его почти четырьмя щупальцами (Догель, 1954; Наумов, 1960). Однако в действительности уверенность эта основана всего лишь на том, что подавляющему большинству Hydroidea свойственно по 10—20 щупалец у гидранта (Наумов, 1960). Конечно, наиболее распространенное в таксоне состояние признака вполне может быть и наиболее примитивным его состоянием. Тем не менее в общем случае нет никаких оснований считать широкое распространение в таксоне какого-либо состояния признака критерием его примитивности.

* * *

Проведенный анализ убеждает в том, что явное пристрастие морфологов к построению эволюционных рядов редуccionного типа имеет как онтологическую, так и гносеологическую причины. Онтологическая причина состоит в том, что большинство эволюционных преобразований морфологических структур в большей или меньшей степени затрагивает и их взаимоотношения с другими структурами, что в свою очередь влечет появление у них «темпофиксированных» признаков-рудиментов. Эволюционные преобразования других типов составляют весьма ограниченный круг явлений сеофилеза. С другой стороны, не обращаясь к косвенным показателям, исследователь способен реконструировать сеофилез морфологической структуры только на основании «темпофиксированных» признаков, а они всегда составляют нисходящий, редуccionный ряд. В этом заключается гносеологическая основа приверженности морфологов к редуccionным эволюционным рядам структур.

Таким образом, редукция морфологических структур, с одной стороны, является наиболее общим способом сеофилеза, а с другой — единственной его формой, допускающей реконструкцию направления и конкретного хода без привлечения косвенных признаков. Именно это и побуждает морфологов видеть в эволюции морфологических структур прежде всего редуccionные явления, хотя бы они и приводили в результате к росту сложности и уровня организации изучаемой формы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беккер Э.Г. Теория морфологической эволюции насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1966. 328 с.
Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1952. 698 с.
Гендельс Т.В. Формирование листьев древесных двудольных // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 553—562.
Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. Л.: Учпедгиз, 1938. 599 с.
Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 2. Л.: Учпедгиз, 1940. 496 с.
Догель В.А. Олигомеризация гомологических органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 368 с.
Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 256 с.
Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.

- Лотова Л.И.* Структурная эволюция сидовидных элементов высших растений // Биол. науки. 1985. № 5. С. 19—29.
- Медников Б.М.* Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука, 1981. С. 127—135.
- Мейен С.В.* Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 7—32.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейен С.В.* Микроструктурные исследования в палеоботанике // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра, 1988. С. 320—327.
- Мейер К.И.* Морфогения высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1958. 255 с.
- Наумов Д.В.* Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР // Определители по фауне СССР. Т. 70. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 628 с.
- Поддубная-Арнольди В.А.* Цитозембриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с.
- Раутиан А.С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 76—118.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Татаршов Л.П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Тахтаджян А.Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Изд. МОИП, 1948. 301 с.
- Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Урманцев Ю.А.* Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974, 230 с.
- Федонкин М.А.* Тафономия бесскелетных многоклеточных животных // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра, 1988. С. 434—446.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Сов. наука, 1947. 540 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 496 с.
- Bailey I.W.* Contribution to plant anatomy // Chronica botanica. 1954. V. 15. № 1/6. P. i-xxvi; 1—262.
- Meeuse A.D.J.* Sixty-five years of theories of the multiaxial flower // Acta biotheor. 1972. V. 21. P. 167—202.
- Melville R.* A new theory of the angiosperm flower // Kew bull. 1963. V. 17. № 1. P. 1—63.
- Meyen S.V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by fossil record // Bot. Rev. 1984. V. 50. № 1. P. 1—111.
- Muller J.* Fossil pollen records of extant angiosperms // Bot. Rev. 1981. V. 47. № 1. P. 1—142.
- Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Jena: Gustav Fischer, 1930. 452 s.

Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет

Поступила в редакцию
17.II.1992

WHY WE ARE INCLINED TO REVEAL MAINLY REDUCTIONS IN EVOLUTIONARY MORPHOLOGICAL RECONSTRUCTIONS?

A.C. TIMONIN

Biological Faculty Moscow Lomonosov State University, Moscow 119899

Organizational simplification is not the main principle of evolution of the life. However im-
proportionally great part of particular evolutionary sequences is interpreted in reductional fashion. This
contradiction could be solved if both methodological and ontological aspects of evolutionary reconstruc-
tions are taken into account. The first is based on S.Meyen's principles of historical reconstructions, and
the second is based on Y. Urmantsev's ideas about modes of transformations of the system objects pro-
per. Evolutionary transformations of a structure could be traced most closely only using those characters
which are retained from the previous states of the structure. These characters could be analogized with
ones named tempofixative by S. Meyen. Such characters tend to reduce gradually due to evolutionary
rationalization of the ontogeneses. The analogs of the tempofixative characters can appear only by
evolutionary changes either of interrelations between different structures or between components of the
same structure. These are such kinds of changes that are manifested in evolutionary transformations of
morphological structures because of the integrity of living forms. So, ontological basis of morphologists
being devoted to reductional fashion in evolutionary reconstructions is predominating of the processes
that used to change interrelations between the structures and generate "tempofixated" rudimentary char-
acters. And its gnoceological basis is the possibility to reconstruct evolutionary transformations directly
by "tempofixated" characters only.