

Морфологический критерий в определении вида

А.И. Шаталкин

2017

Александр Васильевич Кураков задал после моего доклада следующий непростой вопрос, важный для понимания роли морфологического критерия в определении таксономического вида. Почему в предложенной мной концепции вида отсутствует такой важный критерий, как видовое сходство, т.е. использование совокупности общих признаков, отличающих данный вид от других видов. Ниже я рассматриваю этот вопрос с более общих позиций, а именно, как он решается в разных подходах, рассматривающих понятие вида.

Вид может быть отграничен от других видов с помощью разных критериев. Все они, как показывает практика, не являются абсолютными, будучи действенными при рассмотрении одних категорий видов и недостаточными при описании других. Виды могут быть выделены:

Во-первых, как отличающиеся по устойчивым состояниям (модальностям) некоторого признака (выступающего в этом случае в качестве типовой характеристики). Например, упомянутые в тексте доклада виды мух с одним, двумя, тремя и т.д. точковидными черными пятнами на жилках крыла (типологический критерий вида).

Во-вторых, по большому сходству в наследуемых признаках, входящих в вид особей, которые вследствие этого будут хорошо отличаться от особей близких видов (морфологический критерий вида).

В-третьих, по родству входящих в вид особей.

В-четвертых, по репродуктивному единству (сингамии) особей, входящих в вид, — критерий, введенный Э.Пультоном (Poulton, 1904) и включенный впоследствии в биологическую концепцию вида.

В-пятых, через проведение видовых границ, определяемых изолирующими механизмами, которые существенно ограничивают вплоть до полного исключения обмен генами между видами в природе. Это положение, впервые сформулированное Т.Добржанским (Dobzhansky, 1937, p. 312), вошло составной частью в биологическое определение вида.

В-шестых, по выработанным в процессе эволюции механизмам распознавания противоположных полов при воспроизведении, действующим, начиная с клеточного уровня.

В-седьмых, по выработанным в процессе эволюции другим связывающим механизмам (cohesion mechanisms), объединяющим особей одного вида в целостный «коллектив», показывающий часто однотипную отрицательную или, наоборот, положительную реакцию в отношении других видов. Данный критерий особенно значим при описании видов, размножающихся бесполом путем.

В-восьмых, по занимаемой видом адаптивной зоне (в других формулировках — экологической нише), которая отлична от адаптивных зон,

занимаемых близкими видами, что предполагает эволюцию этих видов в качестве независимых линий (lineages).

В-девятых, по распределению частоты генотипов (Mallet, 1995, 2007). Бимодальное распределение и низкий уровень гетерозигот свидетельствуют, что в данной локальной области присутствуют два генотипических вида. Сама область будет пограничной между этими видами.

Некоторые из этих критериев имеют лишь теоретический интерес, поскольку их практическое применение либо затруднено, либо просто невозможно. Но мы эти критерии вводим и обсуждаем, поскольку они для соответствующих концепций вида являются базовыми в том смысле, что через них предположительно определяются другие характеристики вида, в том числе связанные с общими признаками, выделяющими вид.

Давайте с этой позиции рассмотрим некоторые определения вида.

Биологическое определение вида. Центральным элементом этой концепции выступает репродуктивная изоляция, возникающая в процессе видообразования: видообразование — это «та стадия эволюционного процесса, когда связанное множество (array) актуально или потенциально скрещивающихся форм в какое-то время становится разделенным (becomes segregated) на два и более отдельных множеств [форм], которые физиологически не способны к скрещиванию» (Dobzhansky, 1937, p. 312). Формулировка грешит шероховатостями, поэтому общепринятым стало более строгое определение, предложенное Э.Майром (Mayr, 1940, 1942). Согласно ему (Майр, 1947), вид есть «группа актуально или потенциально скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп». В более поздней формулировке (Майр, 1971, с. 40) слова «актуально или потенциально» были исключены. Наконец, в определении 1982 г. Э.Майр связал биологический вид с нишей: «Вид есть репродуктивное сообщество популяций (репродуктивно изолированных от других), которое занимает специфическую нишу в природе (Mayr, 1982, p. 273). Для полноты картины приведем также более позднее определение Т.Добржанского (Dobzhansky, 1970, p. 357): «Виды являются... системами популяций; обмен генами между этими системами в природе ограничен или полностью исключен благодаря действию репродуктивного изолирующего механизма, а, возможно, и комбинации нескольких таких механизмов».

Как видим, ни в одной из этих формулировок общие признаки в качестве критерия биологического вида просто не упомянуты. По этой причине биологическое определение вида многими критиковалось, как оторванное от запросов таксономической практики.

Вот близкая **концепция опознающих самих себя видов** (recognition species conception — Paterson, 1978, 1985). Её основу составляет идея коадаптации противоположных полов, связанная с формированием у них механизмов опознавания друг друга в качестве необходимой предпосылки успешного спаривания и оплодотворения.

Согласно этой концепции, вид есть «наиболее полная по включению популяция отдельных обоеполюх (бисексуальных — biparental) организмов, которые разделяют общую систему оплодотворения» (Paterson, 1985, p. 25).

Или, если принять более простую формулировку, вид есть «группа организмов, которые способны опознать друг друга с целью спаривания и оплодотворения».

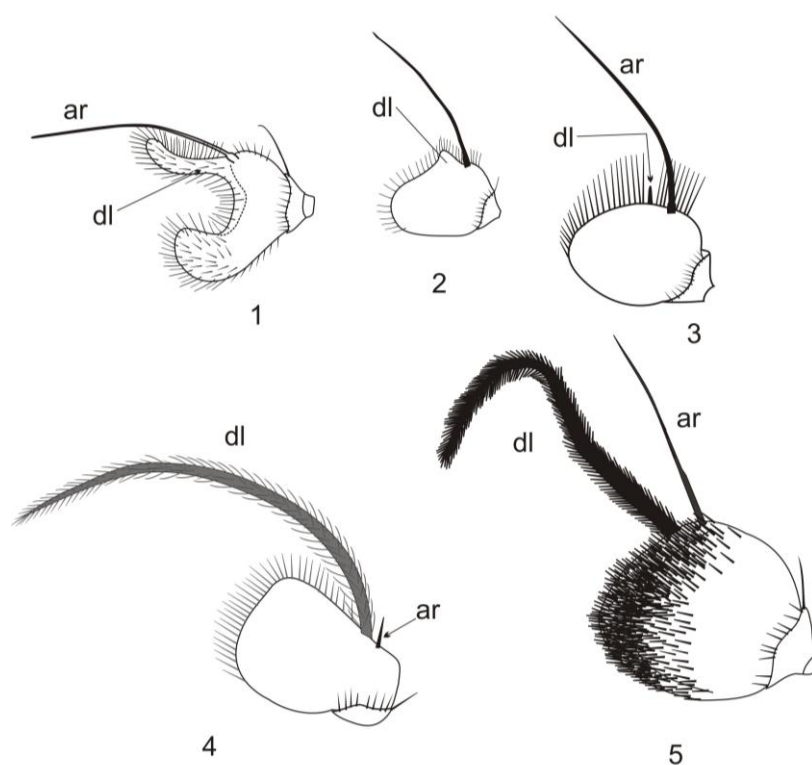
Как видим, в этом определении общие признаки, характеризующие эту совокупность организмов в качестве вида, не упомянуты, но они подразумеваются, поскольку без них процедура опознания своих своими будет сильно затруднена, и может оказаться просто невозможной. Под системой оплодотворения (fertilization system) понимают «серию адаптаций, которые необходимы в качестве вспомогательных условий успешности оплодотворения. Каждая система оплодотворения включает множество компонентов, приспособленных к тому, чтобы выполнить вспомогательную ближайшую функцию, которая вносит свой вклад в окончательную функцию, ведущую к оплодотворению». Центральным элементом системы оплодотворения «является видовая система опознания половых партнеров» (Specific-Mate Recognition System — SMRS), представляющая собой «подмножество адаптаций, которые вовлечены в процессы обмена сигналами между спаривающимися партнерами или их клетками» (Paterson, 1978).

У растений и сидячих животных SMRS может быть ограничена специальными адаптациями, обеспечивающими взаимодействие между пыльцой и рыльцем пестика у первых и спермой и яйцеклеткой у вторых. На клеточном уровне это взаимодействие обеспечивается видоспецифичными клеточными рецепторами мембраны яйцеклетки, восприимчивыми к «сигналам», представленными также видоспецифичными молекулами, от «своих» клеток (сперматозоидов). Сигнал через внутриклеточные молекулярные посредники передается в ядро яйцеклетки для включения соответствующих генов, продукты которых будут содействовать процессу оплодотворения. Наряду с этим вполне могут существовать клеточные механизмы реакции на чужих (т.е. на все, что не свое) в качестве еще одной защитной меры против нарушений процесса оплодотворения «со стороны».

У активных животных дополнительно выработались сложные этологические механизмы, содействующие спариванию самцов и самок одного вида. Эти механизмы особенно показательны у представителей некоторых групп насекомых. Близкие виды могут отличаться какими-то элементами брачного поведения. Но само брачное поведение основано не только на способности помнить последовательность движений в танце (до 20 разных элементов в танце некоторых видов мух), но и распознавать морфологические метки на теле полового партнера (обычно самца, который демонстрирует самке соответствующие части тела).

Так, в брачном танце мух рода *Strongylophthalmyia* (Diptera: Strongylophthalmyiidae) имеет место многократный прямой лобный контакт, когда самец и самка поворачиваются друг к другу и соприкасаются или почти

соприкасаются лбами. Соответственно самцы разных видов различаются между собой окраской лба, который может быть полностью желтым или черным, с желтой полосой разной ширины и формы по переднему краю, нести несколько черных или бурых пятен разной формы, серебристые пятна и полосы, лоб может быть гладким и ребристым, матовым и блестящим, глазки могут быть сдвинуты на разное расстояние к переднему краю лба. К этому следует добавить различающие признаки лица, скул, щупиков (которые могут вытягиваться, выдвигаясь из ротовой полости как бы напоказ, нести характерные щетинки, в том числе листовидные) и усиков; последние у многих самцов имеют двухлопастный третий членик с дорсальной лопастью, различающейся по нескольким характеристикам при переходе от одного вида мух к другому (см. рис. 1-3). Дорсальная лопасть может быть большой, плоской, соразмерной с нижней частью членика (рис. 1.1), в виде пологого выпячивания (рис. 1.2) или небольшого сосочка (1.3), трубчатой короткой, длинной, прямой или дуговидной (1.4), или сильно изогнутой (1.5); ариста может быть длинной, средней длины и совсем короткой (1.4), плохо различимой среди волосков третьего членика усиков.



1 – *S. raricornis* 2 – *S. gibbifera* 3 – *S. microstyla*

4 – *S. stylocera* 5 – *S. freidbergi*

ar – ариста dl – дорсальная лопасть

Рис. 1. Третий членик усиков самцов некоторых видов мух рода *Strongylophthalmyia*

Один из крупнейших эволюционистов XX века Нильс Элдридж (Eldredge, 1995, p. 464) так охарактеризовал концепцию вида Паттерсона: «По моему убеждению концепция Хью (Hugh) Паттерсона о видовой системе опознания половых партнеров ... внесла большой вклад в трудную задачу выбора конкурирующих утверждений относительно природы видов и связанных с этим проблем, чем любая другая формулировка, которая появилась после становления “современного синтеза” в конце 1930-ых и в начале 1940-ых годов», т.е. после утверждения в науке биологической концепции вида Э. Майра. Последняя основана на идее репродуктивной изоляции между близкими видами. Концепция вида Хью Паттерсона, напротив, основана на идее репродуктивного сцепления (связности) входящих в вид особей.

Соответствующие молекулярные механизмы опознания половыми партнерами своих у грибов см. Martin et al., 2013. Проблема распознавания своих и чужих актуальна не только для половых партнеров, она имеет общебиологическое значение (см. Марков, Куликов, 2006).

Экологическое определение вида (вид как экологическая единица).

Обоснование экологической концепции вида дано Ван Валеном (Van Valen, 1992, p. 70), согласно которому «вид есть линия (или близко связанные линии), которая занимает адаптивную зону, минимально отличную от таковой любых других линий в пределах ее области распространения». Под адаптивной зоной Ван Вален понимал «некоторую часть пространства ресурсов, рассматриваемую вместе с любым хищничеством и паразитизмом, в которой встречается рассматриваемая группа. Она является частью окружающей среды, отличной от образа жизни таксона, который может занимать её, и существует независимо от любых обитателей, которых она может иметь». Но образ жизни других видов входит в условия существования рассматриваемого вида в занимаемой им адаптивной зоне.

Вид в этом значении является экологической единицей, поскольку его связность определяется экологическими условиями, к которым приспособились особи вида.

Филогенетическое определение вида. (Примечание: В последнее время некоторые авторы рассматривают в качестве филогенетического или эволюционного вида монофилетическую группу организмов, выделяемую среди таких же групп по результатам молекулярных реконструкций филогении. Использование определения «филогенетический» для таких видов, хотя и содержательно оправдано, но может привести к нежелательному смешению с филогенетическими и эволюционными концепциями вида, предложенными в догеномную эру).

Вот одно из первых определений филогенетического вида (Eldredge and Cracraft, 1980, p. 92):

Вид есть «диагностируемая совокупность особей, внутри которой имеется родительский паттерн связей предков и потомков, **но вне которой его (паттерна) нет**, и которая (совокупность) показывает среди единиц подобного

рода паттерн связей по происхождению между ними и их филогенетическими предками».

Внутривидовое сходство и, следовательно, отличие вида в данном определении выступает в качестве вторичной (необязательной) характеристики, обусловленной тем, что входящие в вид особи являются потомками одного морфологически однозначно описываемого предка и нет родственных особей, которые бы не входили в данный вид (условие, выделенное нами в тексте определения). Т.е. вид, согласно этому определению, является монофилетической группой.

Но если последнее условие убрать, что мы видим в более позднем определении Крэккрефта (Cracraft, 1983, p. 170), то диагностируемость вида, дабы исключить возможные различающиеся коннотации, становится необходимой: Вид есть «наименьшая диагностируемая совокупность отдельных организмов, внутри которой имеется родительский паттерн связей предков и потомков».

К сожалению, в этом определении отсутствует условие, задающее вид в качестве монофилетической группы. В то же время диагностические признаки могут включать не только синапоморфии. Поэтому теоретически филогенетическое определение в данном случае допускает возможность существования видов в качестве парафилетических групп. Это вынудило Крэккрефта вернуться к определению, которое он дал в следующей редакции (1989, p. 34-35): «Филогенетический вид есть несводимая к другим (т.е. основная) группа [an irreducible (basal) cluster] организмов, диагностически отличная от других таких групп, в пределах которой имеется родительский паттерн связей между предками и потомками».

Крэккрефт (p. 35) следующим образом комментирует уточненное определение: «В большинстве случаев филогенетические виды будут доказуемо монофилетическими; они никогда не будут немонафилетическими, кроме как в результате ошибки. Некоторые филогенетические виды диагностически могут отличаться от других таких единиц и все же не обладать признаками, в отношении которых можно допустить, что они являются производными [т.е. свидетельствуют о синапоморфном сходстве — АШ]. В некоторых случаях эти виды могут действительно оказаться немонафилетическими, но доказательство этого факта останется не раскрываемым (undiscovered). Или их исторический статус может оказаться [иногда] не решаемым в силу того, что они являются примитивными во всех отношениях относительно их сестринских видов. Могли ли они быть "предком" тех видов [т.е. упомянутых сестринских видов — АШ] и, следовательно, оказаться действительно парафилетическими группами относительно исторической структуры их популяций, этот вопрос, вероятно, неразрешим.

Безусловно, не всех кладистов могло удовлетворить такое решение. Но альтернативы здесь, видимо, две: либо принять определение вида, выдвинутое паттерн-кладистами (см. дальше), либо использовать в качестве отправной

точки эволюционное определение вида, предложенное Симпсоном (2006, Simpson 1961, p. 153).

Филогенетическое (кладистическое) определение вида, предложенное паттерн-кладистами.

Паттерн-кладисты указывали, что картина связей между предками и потомками непосредственно не дана, нам приходится ее реконструировать, основываясь на синапоморфном анализе обычных признаков. Поэтому включать паттерн связей между предками и потомками в определение вида, как это делают Крэкреф и другие сторонники филогенетической систематики В.Хеннига не совсем корректно. Одновременно они указали на недопустимость использования при разграничении видов (т.е. в качестве базового критерия вида) диагностических признаков.

Вид в понимании паттерн-кладистов (Wheeler and Platnick, 1997), есть «наименьшая совокупность популяций или линий диагностируемых по **уникальному** сочетанию (комбинации) признаков состояний» (выделено нами). Популяции отличаются от линий (lineage) тем, что входящие в них особи различаются по полу).

Вот более раннее по времени определение (Nelson and Platnick, 1981: 12): «Виды являются просто наименьшими распознаваемыми выборками неограниченно само сохраняющихся организмов, которые характеризуются **уникальными** наборами (множествами) признаков». Здесь не сказано, что речь идет о признаковых состояниях, но это подразумевается, раз в определении говорится об уникальной характеристике вида.

Ридли (Ridley, 1989), следуя Хеннигу (Hennig, 1966) обошелся без упоминания признаков, определяя кладистический вид как «множество организмов между двумя событиями видообразования...», т.е. между двумя соседними точками ветвления. Но при всем этом различающие признаки подразумеваются, поскольку точки ветвления могут быть определены только кладистически через анализ аутапоморфий.

Поскольку это уникальное сочетание признаков состояний, выделяющих вид, определяется в рамках синапоморфной схемы анализа, то это предполагает нахождение согласованной оценки веса признаков, учитывающей данные по их распределению во всех видах исследуемого таксона. Общие (диагностические) признаки, выделяющие конкретный вид, в этом случае выступают в качестве производной, т.е. вторичной характеристики вида, определяемой закономерностями изменения признаков от вида к виду внутри всего таксона. Т.е. общие признаки, которые мы связываем с конкретным видом **не имеют** в кладистике и в филогенетике хенниговского толка **самостоятельного значения**.

Эволюционное определение вида (Simpson 1961, Симпсон, 2006). Здесь мы приводим определение в редакции, предложенной Wiley (1978, p. 18):

«Вид есть отдельная линия популяций, связанных отношениями предок-потомок, которая поддерживает свою идентичность относительно других таких

линий и которая имеет собственные эволюционные тенденции и историческую судьбу».

Чтобы поддерживать свою идентичность отдельные эволюционные линии (т.е. виды) обоеполюх организмов должны быть репродуктивно изолированными от других линий. Определение не требует наличия между линиями морфологического hiatus, так что в это определение легко впишутся криптические виды. Новые эволюционные виды возникают в результате разделения линии на две или более линий. У Симпсона линия в процессе накопления новых признаков может превратиться в новый вид. В сценарии, предложенном Уили, это невозможно.

Кевин Кейро (de Queiroz, 2007, p. 879) высказал следующее соображение о природе споров систематиков по вопросу вида:

«Проблема определения границ видов долгое время смешивалась с проблемой концептуализации вида [т.е. его теоретического осмысления как особой категории объектов — А.Ш], приведя к полувековому противостоянию в вопросах определения видовой категории, методов разграничения видов и их общего числа. Альтернативные концепции видов соглашаются в том, что главной определяющей особенностью категории вида является его существование в качестве отдельно эволюирующей филетической линии (lineage) метапопуляций. Но одновременно они не соглашаются с тем, что принимаемые ими различные свойства, которые филетические линии [т.е. виды — А.Ш] приобретают в процессе дивергентной эволюции (например, свойственная им репродуктивная изоляция, диагностическая определенность, монофилия) являются вторичными определяющими свойствами (вторичными критериями вида)».

Смысл сказанного ясен. Проблема в том, что разные авторы выставляют в качестве главной характеристики вида его вторичные признаки, которые в силу их вторичности не всегда проявляются при рассмотрении конкретных категорий видов. Эта позиция получила понимание и благожелательный отклик у многих систематиков. Вот мнение Jody Hey (2006, p. 449). Он спрашивает, есть ли биологи, которые действительно отрицают, что виды возникают в процессе эволюции. И отвечает:

«Если таковых нет, тогда будет справедливым сказать, что биологи на самом деле разделяют некоторые основные идеи о видах и что мы не являемся плюралистами в понимании вида, если говорить о некоторых фундаментальных принципах».

Мне такая позиция импонирует. Вместо скептического плюрализма, который никуда не ведет, следует искать то, что нас объединяет в понимании вида.

Эволюционное определение вида, по мнению ряда авторитетных систематиков, как раз и представляет концептуальную основу для примирения в вопросе о виде. С этим можно согласиться, если не считать, что давая концептуальное определение вида, мы тем самым закрыли проблему. На самом деле концепцию вида, которая не рассматривает как связаны между собой его

первичные и вторичные характеристики нельзя признать законченной. Ведь все эти характеристики связываются в единство самим эволюционным процессом, что придает этому единству вполне объективное содержание. Этот момент так или иначе должен быть отражен в концептуальных определениях вида.

И этого мы не видим в определении Уилли и в некоторых других близких формулировках недавнего времени. В отличие от исходного определения Симпсона, у которого непрерывная филетическая линия все время изменяется, что он как палеонтолог мог это видеть, исследуя ископаемый материал. Как результат, филетическая линия, даже если она не ветвится, будет разделена на последовательные временные отрезки, представляющие разные виды.

Типологическая и морфологическая концепции вида.

Вернемся к нашему примеру распознавания половых партнеров у видов мух рода *Strongylophthalmyia*. Все дифференцирующие видовые признаки в окраске лба и лица, в структуре третьего членика усиков, аристы и щупиков, а также признаки других частей тела (крыловой рисунок, окраска передних и задних ног, конца брюшка) предположительно объединяются в предикативное целое (целостный ансамбль признаков) сложившимися в процессе эволюции механизмами распознавания половых партнеров своего вида. Как только соответствующие механизмы распознавания определенных меток на теле партнера сложились, то далее отбор будет направлять эволюцию новых видов по этим системам признаков.

Рассмотрим такой очень редкий у мух видоспецифичный признак — наличие дорсальной лопасти на третьем членике усиков у самцов видов *Strongylophthalmyia*. В качестве примера мы приводим изображение третьего членика усиков (рис. 1), а также головы двух видов (рис. 2 и 3). Всего известно 30 видов, и еще многие ждут своего описания.



Рис. 2. Голова *Strongylophthalmyia thalii* L. Papp (фото Т.В. Галинской)



Рис. 3. Голова *Strongylophthalmyia* sp. (фото Т.В. Галинской)

Этот общий признак определяет сравнимость видов по характерным для них различиям в структуре рассматриваемой дорсальной лопасти. В то же время специфическая по форме дорсальная лопасть у *S. raricornis* (рис. 1.1) в качестве общего признака отличает только данный вид. Следуя Кевину Кейро, мы можем сказать, что первый общий признак (наличие дорсальной лопасти) определяет концептуализацию 30 видов в роде *Strongylophthalmyia*. Вторым общим признаком (специфическое строение дорсальной лопасти) определяет морфологические границы (отличие) конкретного вида *S. raricornis*.

В чем выражается эта концептуализация? Во-первых, данный признак объединяет и отличает внутри рода *Strongylophthalmyia* 30 видов. Во-вторых, он обеспечивает морфологическую сравнимость этих 30 видов, раз их эволюция связана с изменениями дорсальной лопасти. Предикативная (признаковая) сравнимость видов в рассматриваемом роде предположительно обусловлена общим для них эволюционным процессом, направленным на выработку морфологических структур, значимых в распознавании половыми партнерами особей своего вида. Иными словами, сравнимость видов является неслучайной, определяемой реально действующей причиной и имеющей в силу этого объективное содержание.

Допустим, что у одного из видов рассматриваемого рода произошла реверсия и дорсальная лопасть в результате мутации исчезла. Можем ли мы уравнивать этот новый вид с другими безлопастными видами, в том числе с видами из других семейств, у которых эта лопасть отсутствует? Легко видеть, что таксономическое объединение таких видов может быть осуществлено в нарушение принципа монофилии. Одновременно группа видов, которую мы ранее выделили по наличию у них дорсальной лопасти, окажется парафилетической, раз в нее не включен произошедший от видов этой группы безлопастный вид. (Этот наш гипотетический пример имеет реальный аналог: черное пятно на вершине крыла в его передней части у *Drosophila melanogaster* было предположительно утеряно — Prud'homme et al., 2006; см. подробнее Шаталкин, 2009, раздел 5.7) С учетом этих двух моментов вид у которого лопасть исчезла в результате реверсии должен быть объединен в одну группу с видами, у которых лопасть имеется.

Можно ли как-то обосновать это решение. Вполне! Можно выдвинуть две альтернативные гипотезы. В одном случае постулируется наличие связи всех известных модификаций дорсальной лопасти и всех других состояний, включая отсутствие лопасти, которые могут возникнуть в будущем. Если эта связь существует, то может быть обусловлена только каким-то единым процессом эволюционного изменения морфологической структуры, принимающей те или иные конкретные состояния.

Альтернативным будет утверждение о случайном характере возникновения и последующего изменения данной морфологической структуры. Но в этом случае надо будет объяснить, чем обусловлен высокий уровень изменчивости данной структуры, определяющий в процессе возникновения новых видов предикативную сравнимость их таксономических различий. Здесь следует

иметь в виду, что диверсификация видов в близких родах, часто осуществляется по разным системам признаков. Это является еще одним, причем важным свидетельством неслучайного характера развертывания видоспецифичных признаков в процессе эволюции. При случайном характере изменений этих признаков близкие роды не различались бы по своей внутрigrupповой изменчивости и встал бы вопрос об их объединении в один большой род.

То, что систематики едины в своем мнении, полагаясь на критерий сравнимости при описании новых видов, означает, что во всех царствах организмов существуют свои системы видоспецифичных признаков, развертывающихся в процессе видообразования сходным образом по частным состояниям, различающим виды.

Идея ранговой сравнимости таксономических групп начала активно обсуждаться с самого зарождения систематики. Читаем у Линнея в его «Философии ботаники» (1989, с. 118-119, § 187 и 189): «187. Существенный признак (*Character essentialis*) наделяет род, к которому он относится, наиболее свойственной ему своеобразной особенностью. Существенный родовой признак **посредством единой идеи** отграничивает род от родственных родов того же естественного порядка» (выделено нами). Значит, другие роды того же естественного порядка разграничиваются между собой посредством той же самой единой идеи, т.е. сравнимы.

Существенный признак здесь является конкретным выражением некоторой единой идеи (типа других авторов), которая определяет естественный порядок. Формально эта единая идея, или тип может пониматься как общий признак, который через свои состояния выделяет таксоны естественного порядка. Эти состояния, или модальности типа и будут представлять существенный признак в понимании Линнея. Последний не всегда может быть найден. В этом случае систематик ищет естественный признак в качестве некоторой обобщенной характеристики, которая представляет наибольшее число распознаваемых признаков, характеризующих естественный порядок организмов. Читаем у Линнея: «189. Естественный признак (*Character naturalis*) должен объединять все возможные особенности рода; следовательно, он включает существенный и искусственный [признак]». Оценка через естественный признак будет приближенной, во-первых, ввиду возможных ошибок при аналитическом рассмотрении распределения признаков внутри и между родами и, во-вторых, в силу объективного незнания всех родов и соответственно всех видов (см. подробнее Шаталкин, 2012).

Английский философ и логик XIX века Дж.Ст.Милль облек эту идею сравнимости в форму особого закона «единообразия строя природы»: «положение, что строй природы единообразен (каково бы ни было наиболее подходящее выражение для этого принципа), есть основной закон, общая аксиома индукции» (см. подробнее: Шаталкин, 2012, раздел 9.2). Ранговая сравнимость таксономических групп есть частное проявление данного обобщения, которое, как предположил Милль «само есть пример индукции, и

притом индукции далеко не самой очевидной». Упомянем также Симпсона (2006), который использовал сравнимость таксонов в пределах одного ранга для решения парадокса Грегга (О других решениях и моем собственном предложении, которое теперь придется пересматривать, см. Шаталкин, 2012, разделы 9.6-9.7).

Вот как критерий сравнимости сформулирован в определении вида в фундаментальном руководстве по таксономии Блэквельдера (Blackwelder, 1967, p. 164):

«... вид состоит из всех экземпляров, которые при рассмотрении каждым таксономистом, являются, или были бы членами единственного естественного объединения (членами единственного естественного рода — *to be members of a single kind*), что подтверждается свидетельством или предположением, что они являются столь же подобными как и их потомство или их связанные единым происхождением родственники в течение нескольких поколений. Когда нет никаких свидетельств наследственных связей, таксономист будет полагаться на различия, которые, как показывает [практика], значимы в выделении вида среди других [видов].

В первой части определения говорится, что особи, входящие в вид, должны быть сходны между собой по наследуемым признакам. Если материала для оценки наследуемости признаков мало, что является нередкой ситуацией в систематике насекомых, описываемых по единичным экземплярам, то признаки, предположительно рассматриваемые в качестве видоспецифичных, следует сравнить с видоспецифичными признаками в уже известных видах. Видоспецифичные признаки, как показывает многовековая практика работы систематиков, более или менее сопоставимы по меньшей мере при рассмотрении близких видов. Этот момент выделен во второй части определения. Сопоставимость предикативных разрывов между видами может проявляться в типе различающих признаков (например, сопоставимые по величине различий варианты окраски крыльев у мух) или в числе выделяющих признаков, различные состояния которых будут характеризовать тот или другой вид.

Блэквельдер, таким образом, подчеркнул в своем определении логику действий систематика, важнейший практический принцип, которым тот должен руководствоваться при описании новых видов. Практика описания нового вида традиционно основывается на предварительной оценке диагностических признаков близких видов, описанных до этого. Систематик должен изучить различия уже описанных видов и под эти различия постараться подогнать предполагаемый к описанию новый вид. Новый вид будет считаться хорошим, если его можно включить в ранее составленную таблицу для определения видов без того, чтобы вводить в эту таблицу много новых признаков, по которым другие виды не различаются.

Я думаю, что к проблеме практического разграничения видов систематики, изучающие другие группы организмов, подходят более или менее также, стараясь в первую очередь найти какие-то общие повторяющиеся особенности

различий, характерных для большинства видов изучаемой им группы. Виды должны иметь сопоставимые характеристики по меньшей мере внутри рода.

Эту проблему в близком ключе сформулировала в своем докладе О.В.Морозова (2017, с. 79), касаясь результатов изучения некоторых базальных форм рода *Entoloma*: «Целью исследования было выявить филогенетические виды, проследив их географическое распространение, и определить, какие морфологические признаки являются значимыми для разграничения этих видов». Филогенетические виды это в данном случае монофилетические ветви на молекулярных реконструкциях филогении. Значит смысл задачи заключается в том, чтобы соотнести молекулярные группы, взятые за основу, с морфологическими различиями и выяснить, какие категории признаков и в каком сочетании значимы при выделении филогенетических видов. В итоге этого сравнительного изучения систематик формулирует для себя то, что может быть названо практическим морфологическим стандартом вида в данной группе.

О «видовом стандарте», получающем осмысленное значение в рамках типологического подхода, говорил Я.И.Старобогатов (1996, с. 168). Согласно ему (с. 165), «Типологическая концепция считает видом то объединение особей, которому опытный систематик придает ранг вида (разумеется используя принятый в его время стандарт видовых отличий). Понятно, что с развитием знаний об организмах, с включением в сравнительный анализ новых категорий признаков видовой стандарт будет меняться. Пример из систематики насекомых — введение в начале прошлого столетия в таксономическую практику описания видов особенностей строения гениталий самцов. В итоге Я.И.Старобогатов предложил следующее типологическое определение вида (с. 169-170): «... вид — наименьшее объединение особей, выделяемое на основе принятого в данное время уровня различий и отделенное от других подобных объединений хиатусом (т.е. отсутствием перехода)».

Подытожим. Морфологический стандарт вида — это выделенная совокупность признаков, различные состояния которых, рассматриваемые в разных сочетаниях, различают виды в данном таксоне (см. рис. 4). Морфологический стандарт включает пять признаков, состояния (модальности) которых обозначены буквами (вписаны в прямоугольники). Эти признаки обеспечивают внутривидовое разнообразие; по ним а данном случае выделяются шесть видов.

Что собой представляет морфологический стандарт вида в познавательном плане? Это ведь не какая-то конкретная совокупность общих признаков, выделяющих данный вид. Это общая схема разграничения всех или большей части видов внутри таксона, то, что Линней называл единой идеей разграничения видов, различные воплощения которой в конкретных видах будут представлять для последних существенный признак. И если эта единая идея реальна, то за ней должны стоять, какие-то общие процессы формообразования и эволюционного становления признаков, разграничивающих конкретные виды.

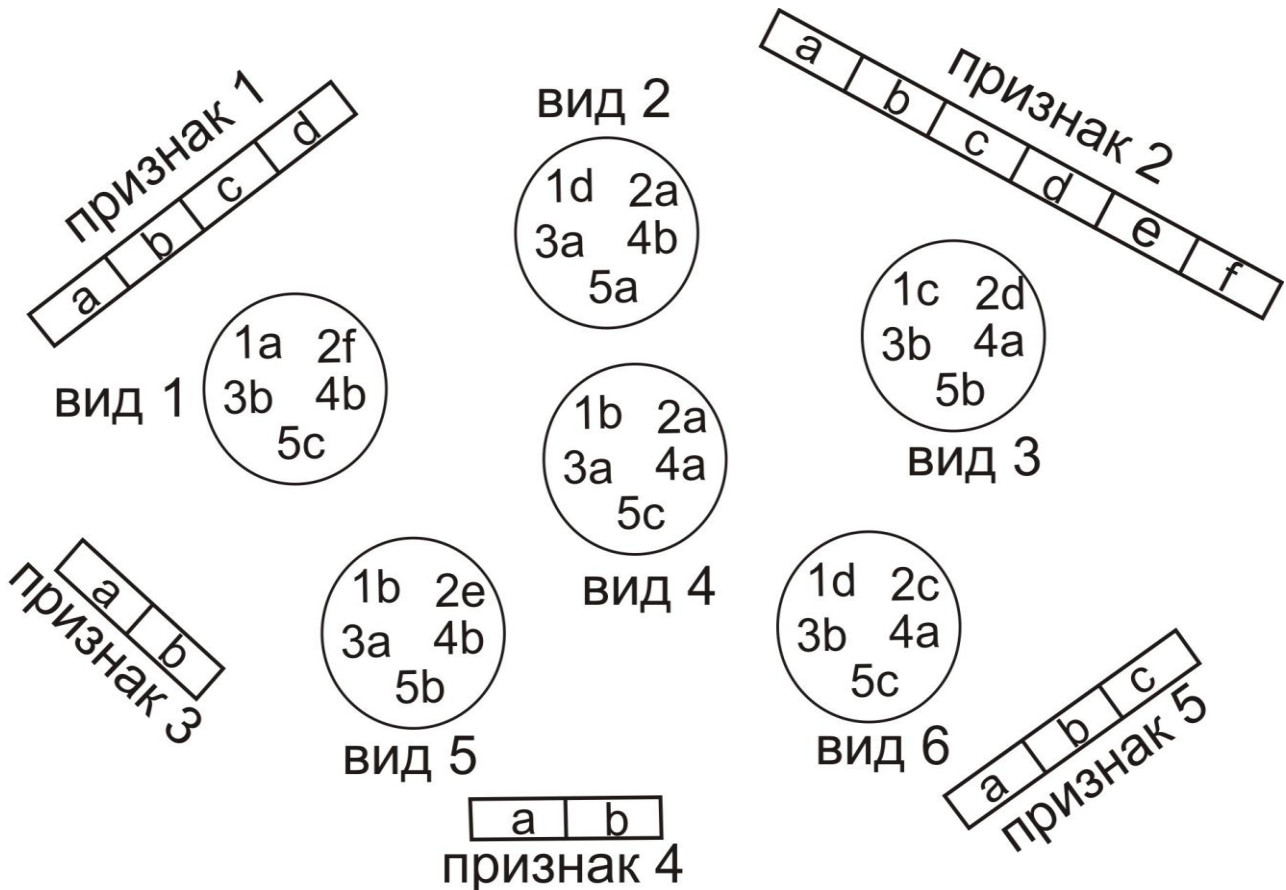


Рис. 4. Схема, поясняющая принцип определения видового морфологического стандарта

Если реальные процессы формообразования задают внутрigrupповую структуру рода, то, следовательно, они и определяют предикативную (т.е. признаковую) повторяемость границ (видовых отличий) у последовательно возникающих видов. Этот момент был осознан с самого начала развития систематики и наиболее точно был выражен в известном афоризме Карла Линнея (1989, § 169): «Признак не определяет род, но род — признак. Признак вытекает из рода... и признак существует не для того, чтобы учредить род, но для того, чтобы его познать». Под признаком Линней здесь имеет в виду искусственные признаки и те естественные признаки, «которые не могут удовлетворительно разграничить роды в естественном порядке» (§ 188, с. 119). С общих позиций этот афоризм Линнея рассмотрен в нашей книге по таксономии (Шаталкин, 2012, с. 12, 20-21; 195, 298-299).

Здесь надо пояснить, что род, который имеет в виду Линней, определяет не свои собственные выделяющие признаки, которые его характеризуют и отличают от других родов естественного порядка, т.е. таксонов одной с ним категории. Род здесь определяет выделяющие признаки соподчиненных групп, формирующих внутри рода естественный порядок. С логической точки зрения эти группы, входящие в рассматриваемый род, также являются родами.

Применительно к роду и входящим в него видам линнеевский афоризм можно переформулировать следующим образом: род определяет признаки входящих в него видов, по которым те различаются между собой. Запишем эти различающие виды признаки, которые определяет род, через a_1, a_2, a_3, a_4 , и т.д., где нижний индекс обозначает виды, входящие в род. Поскольку все эти признаки, как определяемые одним и тем же родом, образуют систему, то их можно представить в качестве частных состояний общего признака, который обозначим через A . Чтобы не путаться, будем теперь говорить о признаке A и его частных состояниях, или модальностях a_i , где i может принимать значения 1, 2, 3, 4, 5 и т.д.

Признак A , как было сказано, отражает общую идею, различные воплощения которой (a_i) существенны для разграничения видов, входящих в род. Признаки a_i , согласно Линнею, являются существенными для соответствующих видов. Но если признаки a_i являются существенными, то и определяющий эти последние признак A будет также существенным. Конкретно, признаки a_i определяют существенно род с точки зрения его внутренней организации. Признак A , определяет существенно виды, выделяемые по признакам a_i , с точки зрения внешних границ этих видов.

За линнеевским родом, таким образом, стоит существенный признак, ассоциированный с естественным порядком, т.е. признак, «способный в пределах естественного порядка разграничить близко родственные роды [в нашем примере — виды] на основании той или иной особенности» (§ 190).

Почему же Линней не раскрывает эту фактическую сторону дела, а именно, что речь у него идет об общем признаке, определяющем значения частных признаков? Дело в том, что связь признака A с признаками a_i может оказаться произвольной, за которой нет никакой объединяющей a_i причины. В этом случае соответствующая связь вводится человеком по чисто формальным соображениям, следуя правилам традиционной логики. Многие таксономические признаки с малым числом состояний, в особенности те бимодальные признаки, которые описывают отсутствие и наличие у организмов некоторой морфологической структуры, как раз являются примером такого формального подхода в описании связи признаков. Но наш интерес простирается дальше логической связи признаков. Необходимо понять, имеется ли материальное единство признаков a_i , для которых мы вводим общий признак A . Путей решения этой проблемы вплоть до XXI века не было.

Для положительного решения данной проблемы необходимо показать, что подобие признаков a_i , используемое систематиками для разграничения всех или большинства видов, входящих в род, генерируется общим процессом эволюционного порождения этих признаков. Сейчас, первые доказательства существования такого общего естественного процесса только-только начинают появляться. Чему собственно и был посвящен мой доклад.

С учетом сказанного, можно утверждать, что за «линнеевским родом, определяющим признаки», стоит эволюционный процесс, который собственно

и задает отличительные признаки соподчиненных таксонов и предикативную сравнимость последних.

Вернемся к определению вида Блэквельдера. Если выделяемые виды действительно показывают сопоставимые различия (второе условие в его определении), то это будет означать, что каждый конкретный вид будет выделяться по какому-то общему для него признаку или признакам (первое условие). Напротив, если вид выделен нами по каким-то общим признакам, то из этого не следует, что другие виды будут определяться по сопоставимым признакам. Дело в том, что мы можем ошибиться в выборе различающих признаков особенно в тех случаях, когда вид описывается по единичным экземплярам. Например, использовать в качестве видоспецифичного такой признак, который при последующем изучении может оказаться уродством или частной характеристикой, отражающей явления полиморфизма, а также действие на организм различных локальных факторов. Поэтому Блэквельдер и советует использовать в таких случаях критерий сравнимости.

С учетом сказанного критерий сравнимости нужно поставить при определении вида на первое место. Если сравнимость видов выявлена, то это будет главной определяющей особенностью видов в рамках изучаемой группы. Для таких видов можно ввести общий морфологический стандарт, который в линнеевской системе различий будет соответствовать признаку A . Тогда признаки, выделяющие тот или иной конкретный вид (т.е. состояния, или модальности a_i общего признака A) будут, следуя предложению Кейро (de Queiroz, 2007; см. раздел «Эволюционное определение вида»), составлять вторичную зависимую характеристику вида. Первичной характеристикой в этом случае является морфологический стандарт вида, т.е. признак A в качестве суммарной оценки наиболее важных различий всех или большинства видов рассматриваемого рода.

В модели вида, которую я рассмотрел в докладе (Шаталкин, 2017), общие признаки, выделяющие конкретный таксон, выступают в качестве вторичных, производных и, следовательно, зависимых характеристик. Они получают таксономическое значение в качестве описания того или иного вида не сами по себе, но как вытекающие из более фундаментальных зависимостей, описываемых в понятии морфологического стандарта вида, принятого для данной группы.

Из того, что общие признаки, которые мы связываем с конкретным видом, не имеют самостоятельного значения и несут на себе дополняющие коннотации, связанные с характеристикой общих признаков, выделяющих другие виды рассматриваемой группы, следует, что упомянутый нами выше парадокс Грегга не приложим к виду, т.е. имеет областью своего определения лишь надвидовые таксоны.

То, что морфологическая характеристика конкретного вида внутри рода задается на уровне различий всех видов, входящих в данный род, вынуждает некоторых авторов связывать данное положение с эссенциализмом (подробнее об эссенциализме в систематике см. Павлинов, Любарский, 2011; Шаталкин,

2012). Например, Рихардс (Richards, 2010, p. 216) сделал заключение, что «Категория вида имеет сущность — множество необходимых и достаточных определяющих условий... Видовые таксоны, с другой стороны, не имеют таких сущностей... они должны расцениваться как индивиды с организмами в качестве их частей, но не как множества с организмами в качестве их членов».

Представление о сущностном характере таксономических категорий, начиная с конца 1980-х годов, защищалось Лар.Н.Васильевой. В целом я согласен с обоими и расхожусь с ними в одном. Они видели источник сущности в общих понятиях (линия Платона — см. Васильева, 1993), я же следовал Аристотелю, который наделял сущностью лишь отдельные организмы. Источником сущности не может быть класс, тем более класс классов, примером которого является категория вида. Поэтому эссенциализма типологов, эссенциализма в понимании К. Поппера (1992, т. 1, с. 63) и т.д. нет и быть не может. (Перевод попперовского определения эссенциализма (с. 63) дан с грубым смысловым искажением, поэтому я советую тем, кто хочет углубить свои знания по эссенциализму, прочитать его определение в подлиннике, например в: Popper, 1971, vol. I, p. 31) Сущность, т.е. скрытая реальность, определяющая признаковое сложение организмов, проявляется в изменении последних, в том числе обеспечивая сопоставимость соответствующих таксонов по рангу. Это означает, что за линнеевским родом, который определяет признаки, различающие виды, в конечном итоге стоит организм (или локальная популяция), поскольку только он (она) составляет материальную основу эволюционного изменения признаков.

Список литературы

- Васильева Л.Н. 1993. Платон и систематика. Вестник ДВО РАН. Т. 4. С. 63–73.
- Линней К. 1989. Философия ботаники. М.: Наука. 456 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. М.: Изд-во иностр. лит. 504 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Наука. 454 с.
- Марков А.В., Куликов А.М. 2006. Гипотеза «иммунологического тестирования» партнеров – системы распознавания «своих» и «чужих» в исторической перспективе. Известия РАН. Сер. Биол. № 4. С. 389–403.
- Морозова О.В. 2017. Морфологическая и филогенетическая концепция вида в роде *Entoloma* (Agaricales, Basidiomycota). В сб. Концепция вида у грибов: новый взгляд на старые проблемы (ред. А.В. Кураков). С. 78–85.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. 2011. Биологическая систематика: эволюция идей. М: Т-во научн. изданий КМК. 667 с.
- Поппер К.Р. 1992. Открытое общество и его враги. М.: Культурная инициатива. Т. 1. 446 с.
- Симпсон Дж.Г. 2006. Принципы таксономии животных. М: Т-во научн. изданий КМК. 293 с.
- Старобогатов Я.И. 1996. Вид в теории и в природе. Современная систематика. Методологические аспекты (ред. И.Я. Павлинов). М.: Изд-во МГУ. С.165–182.
- Шаталкин А.И. 2009. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: КМК. 606 с.
- Шаталкин А.И. 2012. Таксономия. Основания, принципы и правила. М: Т-во научн. изданий КМК. 600 с.
- Шаталкин А.И. 2017. Молекулярно-генетические исследования и проблема вида в систематике. В сб. Концепция вида у грибов: новый взгляд на старые проблемы (ред. А.В. Кураков). С. 20–35.

- Blackwelder R.E. (1967) *Taxonomy: A Text and Reference Book*, John Wiley & Sons, New York. 671 p.
- Cracraft J. 1983 Species concepts and speciation analysis, in *Current Ornithology*, vol. 1, Plenum Press, New York. P. 159–87.
- Cracraft J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // In: Otte D., Endler J.A. (eds). *Speciation and its consequences*. Massachusetts: Sinauer Associates Inc. P. 28–59
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*. 56: 879–886.
- Dobzhansky T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press. 364 p.
- Dobzhansky T. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. New York: Columbia University Press. 505 p.
- Eldredge N. 1995. Species, selection, and Paterson's concept of the specific-mate recognition system. In *Speciation and the recognition concept*. Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press. P. 464–477.
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. *Phylogenetic analysis and the evolutionary process*. New York: Columbia University Press. 349 p.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: Univ. of Illinois Press. 263 p.
- Hey J. 2006. On the failure of modern species concepts. *Trends in ecology and evolution*. Vol.21 No.8. P. 447–450.
- Mallet J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in ecology and evolution*. Vol. 10. P. 294–299.
- Mallet J. 2007. Species, concepts of. *Encyclopedia of biodiversity*. P. 1–15.
- Martin S.H., Steenkamp E.T., Wingfield M.J., Wingfield B.D. 2013. Mate-recognition and species boundaries in the ascomycetes. *Fungal Diversity*. Vol. 58. P. 1–12.
- Mayr E. 1940. Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*. Vol. 74. P. 249–278
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of zoologist*. New York: Columbia University Press. 334 p.
- Mayr E. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press. 974 p.
- Nelson G., Platnick N. 1981. *Systematics and biogeography*. New York: Columbia Univ. Press. 567 p.
- Nixon, K.e. and Wheeler QD. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*. Vol. 6. P. 211–223.
- Paterson H.E.H. 1978. More evidence against speciation by reinforcement. *South African Journal of Science*. Vol. 78. P. 272–275.
- Paterson H.E.H. 1985. The recognition concept of species. In E.S. Vrba (ed.) *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum Monograph No. 4. P. 21–29.
- Popper K.R. 1971. *The open society and its enemies*. Princeton: Princeton University Press. Vol. I. 361 p.
- Poulton E.B. 1904. What is a species? *Proc. Entomol. Soc. Lond.*, 1903. P. lxxvii–cxvi.
- Prud'homme B., Gompel N., Rokas A., Kassner V.A., Williams T.M., Yeh S.D., True J.R., Carroll S.B. 2006. Repeated morphological evolution through cis-regulatory changes in a pleiotropic gene. *Nature*. Vol. 440. P. 1050–1053.
- Richards R.A. 2010. *The species problem: A philosophical analysis*. New York: Cambridge University Press. 236 p.
- Ridley M. 1989. The cladistic solution to the species problem. *Biol.Philos*. Vol. 4. P. 1–16.
- Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia University Press. 247 p.
- Van Valen L. 1992. Ecological species, multispecies, and oaks. In M. Ereshefsky (ed.) *The units of evolution: Essays on the nature of species*. Cambridge, MA: Bradford Books. P. 69–77.

Wheeler Q.D., Platnick N.R. 1997. The argument for phylogenetic species. In *Species concepts and phylogenetic theory: A debate* (eds Q.D. Wheeler and R.Meier). New York Columbia University Press. P. 55–69.