

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ



Я.И. Старобогатов

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ
ИЗУЧЕНИЯ СООБЩЕСТВ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ:
ПАМЯТИ Я.И. СТАРОБОГАТОВА**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2007

К ВОПРОСУ О ВИДЕ У ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ

М.В. Винарский, С.И. Андреева

Омский государственный педагогический университет, наб. Тухачевского, д. 14,
644099, г. Омск; E-mail: radix@omskcity.com

В статье кратко рассматривается современное состояние систематики пресноводных моллюсков Палеарктики, в которой сосуществуют два альтернативных таксономических подхода, что приводит на практике к построению двух различных вариантов системы: традиционной европейской и отечественной, предложенной школой Я.И. Старобогатова. Кратко обсуждаются методологические расхождения между этими подходами в свете современных дискуссий о «проблеме вида» (безранговая систематика, метод «штриховых кодов ДНК» как средство разграничения видов и пр.). Предполагается, что основой для построения синтетической системы, учитывающей достоинства обоих таксономических направлений, может стать эмпирический подход — изучение изменчивости дискретных форм в условиях их совместного обитания (синтопии). Этот подход восходит к классическому дарвиновому (Darwin, 1871) критерию вида, позволяющему объективно устанавливать таксономический ранг изучаемых форм.

ON THE SPECIES QUESTION IN FRESHWATER MOLLUSCS: A HISTORICAL PROSPECT AND RECENT STATE

M.V. Vinarski, S.I. Andreeva

Omsk State Pedagogical University, Tukhachevskogo Emb., 14, Omsk, Russia.
644099. radix@omskcity.com

The recent state in the systematics of Palaearctic freshwater molluscs is briefly considered. There are two alternative taxonomic approaches, realization of which led to emerging of two different variants of the system. These are a «traditional» European system and that of Ya.I. Starobogatov's scientific school. The methodological differences between these approaches are briefly reviewed as well as certain aspects of recent discussions on the «species problem» (rank free systematics, DNA bar coding as a tool for species delimitation etc.). It is supposed, the so-called «empirical» approach would constitute a base for the construction of the synthetical variant of the system, considering all advantages of both alternative approaches. The «empirical» approach consists in a study of variation of a discrete forms of molluscs living in the same habitat (we designate such a condition as «syntopycal»). This procedure invokes to the classical Darwinian (Darwin, 1871) criterion of a species independence that enables us to realize an objective estimation of the taxonomic rank of forms under examination.

История изучения пресноводных моллюсков Старого Света началась ещё в долиннеевские времена. Благодаря широкому распространению, сравнительно крупным размерам и большой практической значимости, эта группа гидробионтов постоянно привлекала внимание исследователей, и к настоящему моменту можно утверждать, что пресноводные моллюски Европы, а также северной Азии хорошо изучены. Однако система этих животных, как брюхоногих, так и двустворчатых, никогда не отличалась стабильностью и прошла довольно сложный эволюционный путь (Meier-Brook, 1993). Наибольшие разногласия между таксономическими школами традиционно вызывало построение системы на видовом и внутривидовом уровнях, свидетельством чему — обширные списки синонимов, имевшие внушительные размеры уже в таксономических сводках XIX столетия (Pfeiffer, 1821; Forbes, Hanley, 1853; Westerlund, 1885, 1886; Locard, 1893).

От К. Линнея и до начала XX в. система пресноводных моллюсков базировалась почти исключительно на конхологических признаках, таксономическая значимость которых в наши дни признается ограниченной ввиду их высокой внутривидовой изменчивости (Hubendick, 1951a; Russell-Hunter, 1978; Meier-Brook, 1993). В XX в. в таксономическую практику были введены другие группы признаков, что позволило до некоторой степени упорядочить систему на видовом уровне, но не решило окончательно всех проблем (Meier-Brook, 1993). В первую очередь стали использоваться анатомические признаки — строение радулы, половой и пищеварительной систем (Baker, 1911; Larambergue, 1928; Hubendick, 1951a, b). Во второй половине XX века в систематике стали использоваться кариологический (Burch, 1960), иммунологический (Бёрч и др., 1972), электрофоретический (Davis, Lindsay, 1964) методы, метод экспериментальной межвидовой гибридизации (Круглов, 1975, 1987; Kруглов, Starobogatov, 1985) и другие. Последние десятилетия характеризуются ростом числа таксономических исследований, базирующихся на использовании разного рода молекулярных маркеров, которые охватывают все новые и новые группы пресноводных моллюсков (Bargues et al., 2001; Källersjö et al., 2005).

Тем не менее, современная ситуация в систематике пресноводных моллюсков северной Палеарктики может быть охарактеризована как критическая. Существуют два альтернативных подхода, реализация которых привела к возникновению двух совершенно различных вариантов систем на видовом и внутривидовом уровне. В ряде аспектов эти системы могут быть согласованы между собой, но в большинстве случаев они не сходны или прямо противоречат друг другу.

Первый подход продолжает многовековую традицию западноевропейской малакологической систематики, которая, преодолев период необоснованного дробления видов (*species oversplitting*), связанный с деятельностью французских малакологов второй половины XIX в. Ж.-П. Бургинья (J.-P. Bourguignat) и А. Локара (A. Locard), в настоящее время достаточно осторожна в разграничении видов, предпочитая выделять сравнительно «небольшое число видов, распространенных почти повсеместно, но характеризующихся высоким уровнем межвидовой и межпопуляционной изменчивости» (Russell-Hunter, 1964, p. 102). Наиболее последовательно такой «укрупнительский» (*lumping*) подход реализовывал Б. Хубендик (Hubendick, 1951a, b), который, например, сводил все многообразие прудовиков (*Lymnaeidae*) земного шара всего к 40 видам (Hubendick, 1951a). В то же самое время, в таксономических сводках современных западноевропейских авторов (Piechocki, 1979; Jackiewicz, 1998; Glöer, 2002) нередко используются такие не регламентированные действующим номенклатурным кодексом (Международный..., 2000) категории, как форма и вариант, с помощью которых авторы пытаются упорядочить проявления внутривидовой изменчивости. Таксономический статус таких инфраподвидовых группировок не всегда ясен.

Возникновение и развитие второго подхода в современной систематике пресноводных моллюсков связано с многолетней научной деятельностью выдающегося отечественного зоолога Я.И. Старобогатова. Усилиями созданной им российской малакологической школы в 1960–1990 гг. традиционная система большинства семейств пресноводных моллюсков Палеарктики была радикально пересмотрена (Старобогатов, 1994). С точки зрения школы Я.И. Старобогатова, многие из широко распространенных и высоко изменчивых видов, выделяемых европейскими систематиками, являются, на самом деле, сборными и представляют собой комплексы из нескольких самостоятельных таксонов разного ранга: подвидов, видов, иногда даже подродов (Круглов, Старобогатов, 1987; Старобогатов, 1994). На практике это проявилось в признании значительно большего, чем у западноевропейских малакологов, числа видов, в том числе за счет восстановления видового статуса многих форм, ранее сведенных в синонимы. Значительно усложнилась также система на уровне родов и семейств.

К сожалению, эта огромная таксономическая работа практически не получила признания за пределами бывшего СССР. Многие зарубежные систематики выступили с критикой таксономических воззрений школы Я.И. Старобогатова, находя вновь предложенную сис-

тему излишне дробной (в духе «Nouvelle École» Ж.-П. Бургинья и А. Локара, см. Meier-Brook, 1993; Reischütz, 1994) и основанной на не вполне надежных основаниях (см.: анализ компараторного метода у А.В. Корнюшина, 2002). Даже результаты экспериментов Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова (Kruglov, Starobogatov, 1985) по гибридизации двух видов «больших прудовиков» — *Lymnaea fragilis* (L.) и *L. stagnalis* (L.) — хотя и цитировались неоднократно в зарубежной таксономической литературе (Meier-Brook, 1993; Glöer, 2002), но никак не отражены в новейших определителях (Jackiewicz, 1998; Glöer, 2002; Glöer, Meier-Brook, 2003).

Все сказанное выше позволяет утверждать, что малакологи-систематики, принадлежащие к различным школам, в наши дни «говорят на разных языках», что чрезвычайно затрудняет взаимопонимание. При этом отечественные специалисты, использующие более сложную и дробную систему, оказываются в более выгодном положении, поскольку могут свободно ориентироваться в западноевропейской литературе, оперирующей небольшим количеством традиционно используемых видовых названий. Для зарубежных коллег таксономические названия, применяемые в русскоязычной литературе, зачастую совершенно загадочны (P. Glöer, личн. сообщ.), особенно если речь идет о «старых видах», описанных в XVIII–XIX вв, сведенных в Европе в синонимы и давно забытых. Кроме того, одно и то же видовое название может трактоваться в рамках двух обсуждаемых систем совершенно по-разному (примеры см. Korniushev, 1999; Vinarski, 2003), и это делает ситуацию в полном смысле патовой. Обе стороны выдвигают многочисленные аргументы в свою пользу, но до сих пор не в состоянии переубедить друг друга (Корнюшин, 1996).

Вероятно, можно согласиться с И.Я. Павлиновым (2003), утверждающим, что «разнообразие классификационных подходов — это нормально». Оно обусловлено неустранимым из процесса познания элементом субъективизма, который, как показал ещё И. Кант, чрезвычайно затрудняет поиск «объективных истин» (Лоренц, 1998). Стремление построить однозначную и окончательную «Естественную Систему» организмов утопично, и разногласия между таксономическими школами будут продолжаться ровно столько, сколько будет существовать биологическая систематика (Павлинов, 2003). Несмотря на это, думается, что в области систематики пресноводных моллюсков со временем будут все более востребованными попытки синтеза таксономического знания, нахождение точек взаимодействия между конкурирующими подходами. Различия между ними столь велики, что логически невозможно допустить, будто одна из сторон обладает всей

полнотой истины, а вторая — во всем заблуждается. Необходим «средний путь», основанный на критическом сопоставлении существующих систем и более тщательном изучении внутривидовой изменчивости моллюсков, которая, хотя и значительна, но не хаотична, и подчиняется определенным закономерностям, познание которых должно послужить делу систематики. Потребность в таком синтезе диктуется и практическими запросами специалистов в других областях знания: паразитологов, гидробиологов, специалистов в области биомониторинга, которые нуждаются в точных определениях видовой принадлежности моллюсков. Ведущая роль в осуществлении такого рода синтеза должна принадлежать отечественным малакологам, работающим в русле идей Я.И. Старобогатова, использующим более сложный и дробный вариант системы, построенный с учетом относительно мелких различий, которые не всегда привлекают внимание специалистов, воспитанных в духе традиции «видообъединительства». Музейная работа систематика должна сочетаться с полевыми исследованиями, специально направленными на изучение экологии видов. Возможно, именно в области экологии будут найдены значимые различия между близкими видами моллюсков, реальность которых ставится под сомнение.

Необходимым является также обсуждение ряда теоретико-методологических проблем, в первую очередь — проблемы вида. Это сложнейшая общебиологическая проблема, интенсивно обсуждаемая в современной научной литературе (Mishler, 1999; Pleijel, 1999; Назаренко, 2001; Васильева, 2002) и, по-видимому, весьма далекая от разрешения, хотя ещё относительно недавно сторонникам синтетической теории эволюции и «биологической концепции вида» казалось, что она практически снята (Майр, 1947, 1968; Грант, 1991).

Применительно к пресноводным моллюскам, обсуждение проблемы вида можно найти в работах Б. Хубендика (Hubendick, 1951a) и К. Майер-Брука (Meier-Brook, 1993). В отечественной литературе к этой теме неоднократно обращался Я.И. Старобогатов (1968, 1977, 1985, 1996) — последовательный сторонник «биологической концепции вида» (biological species concept, здесь и далее — BSC), который использовал её для построения системы пресноводных моллюсков (Kruglov, Starobogatov, 1993; Старобогатов, 1996). Между тем, BSC, возникшая в её первоначальном виде ещё на рубеже XIX и XX вв. (Mallet, 2004), и в классической своей форме (Майр, 1968) безраздельно господствовавшая в 1960–1970 гг., в настоящее время сталкивается со значительными трудностями. Даже её сторонники не отрицали наличия у BSC ряда недостатков, серьезно ограничивающих область

её применения (Старобогатов, 1985; Грант, 1991). В последние же десятилетия критика BSC приобрела буквально шквальный характер (Cracraft, 1983; Любарский, 1996; de Meeûs et al., 1998, 2003; Mishler, 1999; Wu, 2001; и мн. др.). Одновременно разрабатываются все новые и новые «концепции вида», взаимно дополняющие, а иногда и прямо противоречащие друг другу. Если в 1960-е годы Майр (1971) мог выделить три основные «концепции вида», то к настоящему времени их число уже превысило два десятка и продолжает расти (Mayden, 1997; Hey, 2001; Назаренко, 2001; Боркин и др., 2004). Однако количество не обязательно предполагает качество, и многие современные авторы прямо говорят о «кризисе проблемы вида» (Mishler, 1999; Васильева, 2002).

Явное бессилие «концептуального» подхода решить «проблему вида» вызвало своего рода нигилистическую реакцию (Васильева, 2002): было предложено радикально реформировать биологическую систематику, устранив из неё линнеевский принцип иерархии соподчиненных таксономических рангов (De Quieroz, Gauthier, 1992; Mishler, 1999; Pleijel, 1999; Pleijel, Rouse, 2000). Безранговая систематика должна будет оперировать не видами, семействами и отрядами, а, например, «наименее объемлющими таксономическими единицами» (least-inclusive taxonomic units, LITU, см. Pleijel, Rouse, 2000), либо даже «молекулярными операциональными таксономическими единицами» (molecular operational taxonomic units, MOTU, см.: Blixter, 2004), выделяемыми путем секвенирования ДНК. Основным аргумент «нигилистов» — несоответствие линнеевской иерархии, основанной на признании статичности видов, созданных в начале времен Творцом (Линней, 1989), и современной эволюционной биологии (De Quieroz, Gauthier, 1992; Mishler, 1999; Cantino et al., 1999). На основе безранговой систематики уже создан PhyloCode — кодекс биологической номенклатуры, альтернативный ныне действующим международным кодексам зоологической, ботанической и бактериальной номенклатуры (Cantino, De Quieroz, 2004).

Такая радикальная реформа основ биологической систематики нам представляется преждевременной, хотя бы ввиду того хаоса в науках о живой природе, который непременно наступит вслед за ней. Поэтому обратимся к более перспективному, на наш взгляд, подходу к решению проблемы вида у пресноводных моллюсков, который может быть условно назван эмпирическим.

Невозможность выработать универсальную «концепцию вида» не означает не-существования видов в природе, как это предполагали сторонники таксономического номинализма (Майр, 1971). Виды

объективны, но относятся к самым разным группам организмов, со свойственной им спецификой, и поэтому не вполне сопоставимы между собой. Так, виды палеонтологов, границы между которыми зачастую определяются внешними обстоятельствами, например, разрывами в последовательности слоев геологической летописи (Старобогатов, 1985), есть, в определенном смысле, нечто совсем иное, чем виды неонтологов, которые могут изучать организмы во всей полноте их признаков и свойств. Крайне своеобразными являются виды у вирусов и других микроорганизмов (Жданов, 1990; Dykhuizen, 1998; Lawrence, 2002; Cohan, 2001, 2002; van Regenmortel, Mahy, 2004) и т.д.

По-видимому, априорных, определяемых той или иной концепцией, критериев вида, пригодных для всех организмов, быть не может. Такие критерии могут устанавливаться только для конкретной таксономической группы и только *a posteriori*, после того как предложены, критически оценены и отброшены ранние искусственные классификации, изучены морфология, генетика, экология и географическое распространение данной группы, по мере возможности воссоздана её филогения и т.д., одним словом, когда проделана большая работа, осмыслив результаты которой, таксономисты приходят к более или менее общеприемлемому согласию в том, что именно следует считать видами в рамках данной группы организмов. Пока этого не сделано, под видами могут пониматься самые различные группировки особей, и от этого начального периода изучения в наследство систематикам будущего остаются многоэтажные списки синонимов и *potena nuda*, которые можно найти в любой таксономической монографии.

Итак, сущность эмпирического подхода состоит в выработке операциональных критериев определения видового статуса, пригодных для работы с конкретной таксономической группой. Потребность в таких критериях в наши дни часто диктуется чисто практическими соображениями, например, охраной редких видов от вымирания (Боркин и др., 2004; Isaac et al., 2004). Интересным примером такого рода может служить работа Хелбига с соавторами (Helbig et al., 2002), посвященная процедуре определения видового ранга у птиц. Несмотря на утверждения о невозможности единой концепции вида в орнитологии (Назаренко, 2001), А. Хелбиг и соавт. (Helbig et al., 2002) предлагают достаточно ясные и обоснованные правила (*guidelines*), на основе которых возможно создание базового списка видов, открытого для дальнейшей детальной проработки.

Теоретический базис под создание таких эмпирических и независимых от какой-либо «концепции вида» критериев был не так дав-

но подведен Дж. Мэллетом (Mallet, 1995). Он предлагает вернуться к дарвинову «материалистическому, морфологическому определению вида» (Mallet, 1995, p. 294). С точки зрения Ч. Дарвина, «независимо от того, смешиваются ли они при перекрестном скрещивании, полное отсутствие в хорошо исследованном районе вариантов, связывающих вместе две близкородственные формы, является, вероятно, наиважнейшим критерием их видовой самостоятельности» [*independently of blending from intercrossing, the complete absence, in a well-investigated region, of varieties linking together any two closely-allied forms, is probably the most important of all the criterions of their specific distinctness*] (Darwin, 1871, цит. по: Mallet, 1995, p. 294). Дж. Мэллет дает генетическое обоснование этой дефиниции, создавая тем самым определенный теоретический фундамент, предсуществование которого необходимо для проведения любого научного исследования (Павлинов, 2003).

Именно в духе этого дарвинова понимания вида мыслил и Я.И. Старобогатов (1968, 1977, 1996), обсуждая проблему вида у пресноводных моллюсков. Практическое использование BSC для решения конкретных таксономических проблем затруднено. Единственным, по-видимому, способом получить прямое доказательство репродуктивной изолированности между двумя формами является эксперимент по их скрещиванию в лабораторных условиях, что требует сложного и трудоемкого исследования (Круглов, 1975; Старобогатов, 1996). Кроме того, результаты такого эксперимента принципиально асимметричны: успешная гибридизация между двумя формами ещё не означает их конспецифичности, и только невозможность скрещивания, стерильность или нежизнеспособность гибридов будут однозначно указывать на принадлежность двух форм к разным видам (Старобогатов, 1968). Особые трудности возникают при экспериментальной гибридизации облигатно или факультативно автогамных моллюсков, таких как все легочные гастроподы и пресноводные двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidioidea* (Корнюшин, 1996, 2002; Старобогатов, 1996). Поэтому, хотя этот метод неоднократно использовался в малакологической систематике (Paraense, 1956; Murtagh, Clarke, 1980; Starobogatov, 1985; Круглов, 1987), он не приобрел первостепенного значения для разграничения видов.

В подавляющем большинстве случаев систематик вынужден использовать не прямые, а косвенные доказательства наличия репродуктивной изоляции между исследуемыми формами. В простейшем случае, по Я.И. Старобогатову (1968, 1996), процедура сводится к проверке статистическими методами нуль-гипотезы о принадлежности

двух сравниваемых выборок к одной генеральной совокупности. «Констатация достоверного различия между двумя сериями особей, обитающих совместно (если это не самцы и самки), свидетельствует о принадлежности этих серий к разным популяциям, а следовательно, и к разным видам» (Скарлато и др., 1990). Разумеется, что это относится только к выборкам, взятым из одного и того же местообитания (Скарлато и др., 1990; Старобогатов, 1996), где, как предполагается, отсутствуют физические преграды к свободному потоку генов от одной группы особей к другой. Такие выборки можно было бы назвать синтопичными.

По мнению Я.И. Старобогатова (1968, 1977, 1996), нахождение статистически достоверных различий между синтопичными выборками даже по одному признаку указывает на их принадлежность к разным видам. Сделать это можно, используя, например, критерий Стьюдента. В качестве примера Я.И. Старобогатов указывает статью А.И. Лазаревой (1967), в которой именно таким способом обоснована видовая самостоятельность нескольких видов прудовиков группы *Lymnaea palustris* (Müll.). В наше время, когда компьютеры стали общедоступными, представляется более эффективным использовать методы многомерной статистики, такие как метод главных компонент (рис. 1) или дискриминантный анализ.

Однако именно в этом месте данная процедура становится особо уязвима для критики. Используя для установления морфологической неоднородности выборки только один признак, или группу однородных признаков (мерон по Мейену – Любарскому, см.: Любарский, 1996), например, конхологические или анатомические признаки, и признав выделенные дискретные группировки — видами, мы не можем отвергнуть альтернативную гипотезу полиморфизма. Именно на это упирают критики системы мелких Pisidioidea, предложенной Я.И. Старобогатовым (Meier-Brook, 1993; Корнюшин, 1996, 2002). В основе этой системы лежит использование компараторного метода для разбиения исследуемой выборки на морфологически дискретные группы (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Shikov, Zatravkin, 1991). В рамках школы Я.И. Старобогатова такие дискретные группы, найденные в одном местообитании, должны рассматриваться как хорошие виды. Фактически же, это не виды, а морфовиды (morphospecies), статус которых нуждается в дополнительном подтверждении, например, с использованием дополнительных признаков, принадлежащих к независимой группе: анатомических, молекулярных или иных. В принципе, это могут быть даже сведения по экологии видов, например, об их полной микробиотопической изолированности. До тех пор,

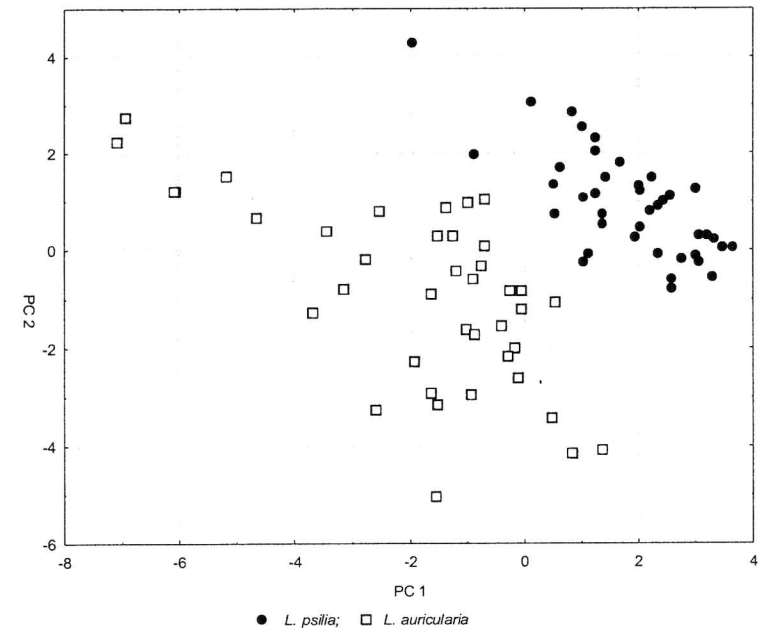


Рис. 1. Распределение признаков особей двух близких видов прудовиков, *Lymnaea auricularia* (L.) и *L. psilia* (Bourg.) из озера Кривое (Омская обл., 06.08.2002), в плоскости двух первых главных компонент. В анализе использованы 11 метрических признаков раковины. График наглядно показывает обособленность двух сравниваемых таксонов друг от друга.

пока этого не сделано, мы не можем установить, с чем имеем дело — с двумя хорошими видами, либо с двумя формами одного полиморфного вида. До получения дополнительной информации оба решения остаются логически равноправными, и школа Я.И. Старобогатова следует первому из них, а традиционная западноевропейская систематика — второму.

Заметим, что морфовиды могут быть не только конхологическими, но и молекулярными, если понимать термин «морфологический» в широком смысле. В последние годы известную популярность приобрел метод генетических «штриховых кодов» (DNA barcoding), позволяющий — по мнению его сторонников — однозначно и объективно устанавливать видовую принадлежность особей на основе уникальной последовательности генов, играющей роль идентификацион-

ного кода вида (Tautz et al., 2003; Seberg et al., 2003; Hebert et al., 2003). При этом использование макроморфологических признаков становится необязательным, и видовая диагностика превращается в рутинную, конвейерную работу по секвенированию ДНК. Однако, как показывает критический анализ (Mallet, Willmott, 2003; Will, Rubinoff, 2004), метод «штриховых кодов» оказывается столь же ограниченным в своих возможностях, как и любой другой, и его бездумное применение приведет к выделению множества мелких «молекулярных» видов, очень плохо обоснованных макроморфологически, примеры чему уже есть (Chaitra et al., 2004). Здесь уместно привести выразительную фразу Н.В. Башениной (2003, с. 18): «заставь генетика заниматься систематикой, и от неё ничего не останется!».

В некоторых случаях таксоны, выделенные методом «молекулярной типологии», получают независимое подтверждение. Так, (под-) род *Catascopia* Meier-Brook et Bargaues, 2002 из семейства Lymnaeidae был выделен чисто типологически — на основе «экстраординарно коротких последовательностей ITS-2 рДНК, состоящих из 444–449 пар оснований» (Meier-Brook, Bargaues, 2002). Позднее было показано (Винарский, 2005), что виды (под-) рода *Catascopia* отличаются от других прудовиков по морфологии синкапсул и некоторым другим особенностям.

Итак, эмпирический подход состоит в изучении изменчивости синтопичных морфологически дискретных группировок с использованием признаков принадлежащих как минимум двум независимым меронам. Обнаружение четких различий между ними по двум и более независимым признакам (табл. 1) свидетельствует, на наш взгляд, об их видовой самостоятельности. Использование только одной группы признаков, даже если при этом были обнаружены статистически значимые различия между исследуемыми формами, не дает возможности однозначно установить их таксономический ранг.

Важнейшим ограничением эмпирического подхода является его принципиальная неприменимость к аллопатричным, а также экологически изолированным симпатричным формам, не встречающимся в одном и том же местообитании, то есть синтопически. Установление их таксономического статуса (вид, подвид) всегда будет основано на субъективном оценивании морфологического хиатуса, разделяющего эти формы (Cracraft, 1983; Mallet, 1995; Helbig et al., 2002). С такой же трудностью сталкивались и сторонники ВСС (Майр, 1968). С позиций же, скажем, филогенетической концепции вида (Cracraft, 1983; Назаренко, 2001; Боркин и др., 2004), таксономически диагностируемые аллопатричные группировки рассматриваются как хоро-

Таблица 1
Сопоставление конхологических и анатомических признаков двух видов прудовиков *Lymnaea (Stagnicola) terebra* (West.) и *L. (S.) saridalensis* Mozley из заболоченного луга у деревни Калугино в Омской области (по сборам 06 июля 2001 г.)

Признаки	Виды	
	<i>Lymnaea terebra</i>	<i>Lymnaea saridalensis</i>
Форма раковины	Цилиндрическая	Высоко коническая
Форма оборотов	Уплощенные	Умеренно выпуклые
Форма завитка	Башневидная	Коническая
Колумеллярный отворот	Толстый, широкий	Тонкий, неширокий
Корродированность верхних оборотов раковины	Сильно развита	Практически неразвита
Препуциум	Трубовидной формы, темноокрашенный	Мешковидной формы, светлый
Отношение длины препуциума к длине мешка пениса	1.07 ± 0.09	0.14 ± 0.02

шие виды, имеющие самостоятельную филогенетическую судьбу. Ранг подвида в этой концепции не используется (Cracraft, 1983).

Таким образом, сравнивая две морфологически дискретные формы, мы имеем несколько возможностей определения их таксономического ранга:

1. В случае полностью аллопатричных или аллотопичных форм их статус (вид, подвид или не имеющая таксономического значения морфа) определяется произвольно;

2. В случае двух синтопичных форм дискретных по одному признаку или группе признаков, принадлежащих одному мерону (конхологических, анатомических, молекулярных), мы можем говорить о морфовидах, возможно — если не доказано обратное — являющихся вариантами изменчивости одного полиморфного вида;

3. В случае двух синтопичных форм, дискретных по двум и более признакам, принадлежащих разным меронам, мы можем достаточно уверенно присваивать им ранг самостоятельных видов.

В том случае, если исследуемую выборку не удастся разложить на дискретные группировки, придется рассматривать две следующие возможности:

1) все особи в выборке принадлежат одному виду, либо

2) выборка состоит из представителей более чем одного вида, способных скрещиваться между собой и давать жизнеспособное потом-

ство с промежуточными признаками, которые заполняют хиатус между гибридизирующимися видами, создавая непрерывные ряды изменчивости.

Случаи второго рода нередки в природе (Старобогатов, 1968; Шварц, 1980), у пресноводных моллюсков они известны, в частности, у Viviparidae (Falnioviski et al., 1993; Тръб, Ribi, 1997). В настоящее время для выявления таких случаев эффективно используются методы популяционной генетики (Mallet, 1995; Jiggins, Mallet, 2000). Используя макроморфологические признаки, можно исследовать параметры распределения тех или иных признаков исследуемой совокупности. Если признать, что естественный отбор направлен против гибридов, что предотвращает полную интрогрессию симпатричных видов (Mallet, 1995), то следует ожидать, что доля морфологически промежуточных форм в выборке будет относительно невелика, и распределение признаков будет отличаться от нормального, становясь би- или полимодальным.

Заключение

Описанная выше процедура распознавания видов при совместном обитании путем выделения морфологически дискретных группировок совсем не нова. Как отмечает Дж. Мэллет (Mallet, 1995), большинство систематиков интуитивно выделяют виды на основе морфологических различий и отсутствия связывающих их промежуточных форм. Конечно, далеко не все виды могут встречаться синтопически, что затрудняет объективное определение их таксономического ранга. Однако даже те немногие случаи сосуществования, которые могут быть исследованы таким образом, предоставляют важную информацию для более точной оценки различий между аллопатричными и аллопатричными формами, ранг которых не может быть установлен объективно. Мы надеемся, что применение эмпирического подхода к разграничению видов, обязательно с привлечением крупных выборок и независимых групп признаков, позволит приблизиться к созданию синтетической системы основных семейств пресноводных моллюсков северной Палеарктики, сочетающей в себе достоинства обоих подходов, реализуемых в современной малакологической систематике.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н.В. Вклад Н.М. 2003. Мейер в науку как первооткрывателя. Его современный резонанс // Териологические исследования / Под ред. Ф.Н. Гол-

- нищева, Г.И. Барановой. Спб. Зоологический институт РАН. Вып. 3. С. 15–22.
- Бёрч Дж., Линдсей Г.К., Ловерде П. 1972. Сравнительное исследование некоторых польских и американских лимнеид (Gastropoda, Basommatophora): оценка филогенетических связей // Зоол. журн. Т. 50, вып. 8. С. 1158–1168.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.И., Скориков Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. Т. 83, № 8. С. 936–960.
- Васильева Л.Н. 2002. Кризис проблемы вида: причины и следствия // Эволюционная биология / Под ред. В.Н. Стегния. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. Т. 2. С. 31–50.
- Винарский М.В. 2005. Строение синкапсул двух сибирских видов прудовиков (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) и некоторые вопросы систематики подрода *Stagnicola* // Ruthenica. Т. 15, вып. 2. С. 143–148.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 488 с.
- Жданов В.М. 1990. Эволюция вирусов. М.: Медицина. 376 с.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики: Фауна, систематика, филогения. Киев: Институт зоологии НАНУ. 175 с.
- Корнюшин А.В. 2002. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестн. зоологии. Т. 36, вып. 1. С. 9–23.
- Круглов Н.Д. 1975. К анализу современных методов систематики моллюсков и границ их применения на примере лимнеид // Проблемы биологии и систематики животных Смоленской и сопредельных областей / Под ред. Ю.В. Дьякова. Смоленск: Изд-во СГПИ. С. 12–28.
- Круглов Н.Д. 1987. Изучение репродуктивной изоляции близких видов лимнеид из подродов *Corvusiana* и *Stagnicola* // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований / Под ред. Я.И. Старобогатова, А.Н. Голикова, И.М. Лихарева. Л.: Наука. Сб. 8. С. 363–366.
- Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. 1987. Жизненные формы лимнеид и некоторые проблемы построения системы // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований / под ред. Я.И. Старобогатова, А.Н. Голикова, И.М. Лихарева. Л.: Наука. Сб. 8. С. 68–70.
- Лазарева А.И. 1967. О систематике прудовиков Казахстана из группы *Lymnaea palustris* Müller (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. Т. 46, вып. 9. С. 1340–1349.
- Линней К. 1989. Философия ботаники. М.: Наука. 451 с.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971. Кривизна фронтального сечения как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 7–10.
- Лоренц К. 1998. Обратная сторона зеркала. М.: Республика. 393 с.
- Любарский Г.Ю. 1996. Архетип, стиль и ранг в современной систематике. М.: КМК Scientific press. 436 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. М.: ИЛ. 504 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. Изд. 4. СПб.: Наука. 222 с.

- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. 1993. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Pt. 1 // Ruthenica. T. 3, вып. 1. С. 65–92.
- Larambue M. de. 1928. Étude de l'appareil génital de quelques limnées, ses rapport avec la systematique // Bull. Soc. Zool. France. T. 53. P. 491–509.
- Lawrence J.G. 2002. Gene transfer in Bacteria: Speciation without species? // Theor. Popul. Biol. Vol. 61. P. 449–460.
- Locard A. 1893. Les coquilles des aux douces et saumâtres de France. Paris: Bailliere et fils, 327 p.
- Mallet J. 1995. A species definition for the modern synthesis // Trends Ecol. Evol. Vol. 10. P. 294–299.
- Mallet J. 2004. Poulton, Wallace and Jordan: how discoveries in *Papilio* butterflies led to a new species concept 100 years ago // Systematics & Biodiversity. Vol. 1, N 4. P. 441–452.
- Mallet J., Willmott K. 2003. Taxonomy: renaissance or Tower of Babel? // Trends Ecol. Evol. Vol. 18, N 2. P. 57–59.
- Mayden R.L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // Species: the units of biodiversity / Ed. M.F. Claridge et al. L.: Chapman & Hall. P. 381–424.
- Meier-Brook C. 1993. Artauffassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wahd im 20 Jahrhundert // Arch. Moll. Bd 122. S. 133–147.
- Meier-Brook C., Barges M.D. 2002. *Catasopia*, a new genus for three nearctic and one palaeartic stagnicoline species (Gastropoda: Lymnaeidae) // Folia Malacologica. Vol. 10, N 2. P. 83–84.
- Mishler B.D. 1999. Getting rid of species? // Species. New interdisciplinary essays / Ed. R.A. Wilson. Cambridge (MA): MIT Press. P. 307–315.
- Murray J., Clarke B. 1980. The genus *Partula* on Moorea: speciation in progress // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 211. P. 83–117.
- Paraense W.L. 1956. A genetic approach to the systematics of planorbid molluscs // Evolution. Vol. 10, N 4. P. 403–407.
- Pfeiffer C. 1821. Naturgeschichte Deutscher Land- und Susswasser-Mollusken. Weimar: Weiner und Cassel. Abt. 1. 134 S.
- Piechocki A. 1979. Mikczaki (Mollusca). Limaki (Gastropoda) // Fauna siodkowodna Polski. Zesz. 7. Warszawa; Poznac: Pacstwowe wydawnictwo naukowe. 188 s.
- Pleijel F. 1999. Phylogenetic taxonomy, a farewell to species, and a revision of *Heteropodarke* (Hesionidae, Polychaeta, Annelida) // Syst. Biol. Vol. 48. P. 755–789.
- Pleijel F., Rouse G.W. 2000. Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 267. P. 627–630.
- Van Regenmortel M.H.V., Mahy B.W.J. 2004. Emerging issues in virus taxonomy // Emerging Infectious Diseases. Vol. 10, N 1. P. 8–13.
- Reischütz, P.L. 1994. Beiträge zur Molluskenfauna Niederösterreichs, XI. Ist Starobogatovismus die Steigerung von Bourguignatismus? // Nachr. Blätter Erste Vorarlberger Malakol. Gesell. Bd 2. S. 51–52.
- Russell-Hunter W.R. 1964. Physiological aspects of ecology in non-marine molluscs // Physiology of Mollusca / Ed. K.M. Wilbur, C.M. Yonge. L.: Academic Press. Vol. 1. P. 83–125.
- Russell-Hunter W.R. 1978. Ecology of freshwater pulmonates // Pulmonates: systematics, evolution and ecology / Ed. V. Fretter, J. Peake. L.: Academic press. Vol. 2A. P. 335–383.
- Seberg O., Humphries Ch.J., Knapp S., Stevenson D.W., Petersen G., Scharff N., Andersen N.M. 2003. Shortcuts in systematics? A commentary on DNA-based taxonomy // Trends Ecol. Evol. Vol. 18, N 3. P. 63–65.
- Shikov E.V., Zatravkin M.N. 1991. The comparative method of taxonomic studies of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malakol. Abh. Mus. Tierkund. Dresden. Bd 15. S. 149–159.
- Tautz D., Arctander P., Minelli A., Thomas R.H., Vogler A.P. 2003. A plea for DNA taxonomy // Trends Ecol. Evol. Vol. 18, N 2. P. 70–74.
- Trüb H., Ribí G. 1997. High fecundity of hybrids between the sympatric snail species *Viviparus ater* and *V. contectus* (Gastropoda: Prosobranchia) // Heredity. Vol. 79. P. 418–423.
- Vinarski M.V. 2003. The systematic position of *Lymnaea vulnerata* (Küster, 1862) and *L. occulta* (Jackiewicz, 1959) (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) // Zoosystematica Rossica. Vol. 12, N 1. P. 23–27.
- Westerlund C.A. 1885. Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. V. Fam. Succineidae, Auriculidae, Limnaeidae, Cyclostomidae und Hydroceniidae. Lund: H. Ohlsson. 135, 14 S.
- Westerlund C.A. 1886. Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. VI. Fam. Ampullariidae, Paludinidae, Hydrobiidae, Melaniidae und Neritidae. Lund: H. Ohlsson, 169 S.
- Will K.W., Rubinoff D. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification // Cladistics. Vol. 20. P. 47–55.
- Wu C.-I. 2001. The genic view of the process of speciation // J. Evol. Biol. Vol. 14. P. 851–865.