

УДК 576.16 001.1

О СООТНОШЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ И ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИЙ ВИДА

Я. И. СТАРОБОГАТОВ

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Причинами того, что, несмотря на общепризнанность среди зоологов биологической концепции вида, типологическая концепция все еще находит широкое применение, следует считать: 1) плодотворность типологического подхода при анализе систематических групп с субъективным таксономическим рангом; 2) отрицание биологической концепцией значения степени отличия для установления видового ранга; 3) отрицание ею возможности (в общем случае) доказать конспецифичность двух или нескольких форм и 4) необходимость в подавляющем большинстве случаев при анализе соответствия фактов, наблюдаемых в природе, положениям биологической концепции вида предварительно чисто типологически различать встречающиеся совместно формы. Кроме того, в ряде случаев биологическая концепция пока применена быть не может. Новые методы систематики не устраняют противоречия между биологической и типологической концепциями, поскольку полученные с их помощью результаты могут быть интерпретированы и с той и с другой позиции. В то же время они при правильной интерпретации результатов расширяют возможности приложения биологической концепции. Обсуждается процедура систематического исследования на уровне видов.

Все исследователи, считающие своим долгом следить за современными взглядами в теоретической биологии, в частности в теории систематики, хорошо знают, что в последние десятилетия трудами ряда видных ученых, в первую очередь Добжанского (Dobzhanski, 1937, 1970), Майра (Mayr, 1942, 1965 — цит. по русским переводам 1947, 1968 гг.), в теории вида утвердилась биологическая концепция. Господствовавшая ранее типологическая концепция была подвергнута справедливой критике и отброшена.

Между тем, если посмотреть конкретные работы, особенно по систематике беспозвоночных животных, то выяснится, что типологический подход вовсе не отвергнут, напротив, он широко принят, и чуть ли не в каждой работе встречаются характерные для такого подхода формулировки «эти формы столь резко различны, что мы должны считать их разными видами» или «различие между этими формами не выходит за пределы их изменчивости, что заставляет нас относить их к одному виду».

В чем же дело? Быть может, типологический принцип не так уж плох, и это позволяет большинству систематиков, принимая чисто теоретически биологическую концепцию вида, на практике ею вовсе не пользоваться, а применять испытанную десятилетиями и веками типологическую концепцию?

Попытаемся разобраться в причинах такой живучести типологической концепции и в тех опасностях, которые подстерегают исследователя, пытающегося применять ее на практике при разграничении видов. Это особенно важно сейчас, когда в систематике появился ряд новых весьма эффективных методов, результаты применения которых могут быть интерпретированы с точки зрения обеих концепций: и типологической и биологической.

Типологическая концепция вида, возникшая еще на заре систематики, сводится к серии весьма простых рассуждений. Какая-то группа особей, максимально сходных друг с другом, принимается за типичную. Особи, сильно от них отличающиеся, рассматриваются как представители другого вида, а отличающиеся менее значительно как разновидность первого. При этом те особенности, которые позволяют отличать биологические объекты друг от друга, именуются признаками. Такое чисто операциональное определение понятия «признак» молчаливо принимается почти всеми, и в связи с этим фактическое содержание понятия у разных исследователей и в разные эпохи может быть резко различным. Под «признаком» одни могут понимать незначительные морфологические особенности, другие — морфологические особенности существенного адаптивного значения, третьи — наборы белков, выявленные тем или иным методом (например, электрофоретическим), и т. д., но все это остается именно тем, что составляет понятие признак в типологической концепции вида.

Полезно лишний раз подчеркнуть, что типологический подход ни в коем случае нельзя путать с принципом типов в зоологической номенклатуре (что, к сожалению, нередко делают). Там номенклатурный тип вида или подвида — всегда один экземпляр (*даже при наличии типовой серии* — хочу это подчеркнуть), и он является всего лишь носителем названия, определяя собой вовсе не границы таксономической единицы, а приложимость названия.

Простота типологической концепции подкупает систематиков. Требуется лишь внимательно изучить признаки, чтобы сделать вывод, какие формы принадлежат к одному виду, а какие к разным. Она создает у систематиков ощущение надежности или даже окончательности (по крайней мере вплоть до появления нового материала) сделанных ими выводов.

Биологическую концепцию вида чаще всего сводят к неспособности особей одного вида скрещиваться с особями другого или при таком скрещивании давать селективно положительное потомство. Это означает прежде всего неспособность популяций двух видов слиться в одну за сколь угодно большое количество времени и при отсутствии каких бы то ни было внешних препятствий к скрещиванию (Старобогатов, 1968). Любая из этих формулировок подчеркивает, что степень сходства или различия тут не играет никакой роли. Иными словами «виды определяются не различиями, а обособленностью» (Майр, 1968; стр. 32). Систематикам в своих практических задачах приходится пользоваться одной из противоположных формулировок — не могут существовать достаточно долгое время две популяции одного вида там, где размеры территории (или акватории) допускают существование только одной популяции. Тогда задача доказательства видовой самостоятельности сводится к доказательству существования двух популяций там, где по размерам территории или акватории и подвижности организмов и их половых продуктов должна существовать только одна (Старобогатов, 1968).

Категорическое отрицание биологической концепцией значения признаков настораживает и даже обескураживает систематиков. Прежде всего тут можно усмотреть явную непоследовательность. Ведь даже зная, что имеющаяся в нашем распоряжении выборка содержит смесь особей нескольких видов, мы эти последние не сможем разделить и тем более не сможем обсуждать их самостоятельность до тех пор, пока не найдем какую-либо морфологическую, биологическую, биохимическую, поведенческую или иную особенность, которая позволит нам сделать это. Кроме того, из положений биологической концепции вида следует, что доказательство конспецифичности (т. е. принадлежности к одному виду) двух как угодно сходных (или различных) форм в общем виде невозможно. (Разумеется, в ряде частных случаев, например сравнение самцов и самок, взрослых и молодых особей и т. п., оно возможно и не требует об-

суждения.) Казалось, тут можно было бы сформулировать и решить задачу, обратную задаче доказательства принадлежности к разным видам, иными словами попытаться доказать, что мы имеем дело с одной и той же с одной популяцией. Однако именно эта задача и неразрешима, ибо все методы подобного доказательства (например, сравнение частот фенотипов по двухаллельной системе с теоретическим распределением этих частот для случая одной популяции) разрешают нам только заключить, что данный материал позволяет обращаться с ним как с выборкой из одной популяции. Иными словами, об истинном числе популяций, представленных в выборке, мы ничего сказать не можем, и вывод о том, что у нас представлена только одна популяция (нередко делающийся в подобных случаях в некоторых работах), просто некорректен.

Отмеченные две особенности биологической концепции вида явно удерживают многих систематиков от попыток ее практического применения. Однако основная причина живучести типологической концепции — в ее неразрывной связи с общими принципами выделения как высших, так и внутривидовых таксонов. Любая работа по выделению таксонов выше вида, а также по выделению подвидов и, наконец, видов у форм, лишенных перекрестного оплодотворения, основана на анализе сходства и различия. Правда, тут имеются и некоторые дополнительные моменты, подлежащие неременному учету: для таксонов выше вида — это филогенетические данные (важность их возрастает с рангом таксона), а для подвидов — их географическая определенность. При этом в любом случае все выделенные таксоны надлежит диагностировать, т. е. охарактеризовать их точно определенной и притом возможно большей и биологически более значимой совокупностью признаков. Все это глубоко аналогично типологическому подходу к виду, и в этой связи типологическую концепцию вида можно считать просто переносом на вид как объект исследования приема, широко и с успехом применяющегося в систематике.

Сами по себе факты такого переноса принципов весьма знаменательны. Как известно, ранг * всех таксономических единиц, кроме вида, субъективен и лишь вид (да притом только у перекрестно-оплодотворяющихся организмов) характеризуется объективностью ранга. Это позволяет считать типологический принцип универсальным принципом выделения таксонов субъективного ранга. Пытаясь применить его к виду, мы на деле выявляем лишь некие группы видов (роды, подроды, секции или какие-либо более мелкие группы, которым излишне придавать определенный ранг или же, наконец, надвиды), и наше счастье, если такая группа состоит всего лишь из одного вида. При этом точно выявить виды (с их вполне объективным рангом) мы можем, лишь последовательно применяя приемы, диктуемые биологической концепцией вида.

Попутно следует отметить, что часто встречающиеся в литературе рассуждения о дроблении и объединении видов независимо от того, какая тенденция объявляется положительной, означают на деле безоговорочное признание их автором типологической концепции и отрицание объективности ранга вида. С точки зрения биологической концепции вида, задача систематика — как можно полнее выявить объективно существующие в природе виды, а рассуждения о дроблении и объединении выглядят столь же абсурдными, как выглядели бы в астрономии рассуждения о дроблении или объединении звезд при уточнении звездного каталога.

Одно из наиболее обычных понятий типологической систематики — «абсолютные» признаки (родовые, видовые и т. п.). Применительно к видам это такие особенности, которые мономорфны в пределах вида и в то же время отличны у близких видов, что позволяет использовать их для идентификации видов по отдельным особям. Понятие мономорфизма было достаточно четко определено Ю. П. Алтуховым и Ю. Г. Рычковым

* Но не объем, не границы, не происхождение.

(1972) и Алтуховым (1974); в последней работе этому вопросу посвящена целая глава. Между тем назвать какую-то особенность вида мономорфной мы можем только после того, как выясним, что имеем дело точно с одним видом и изучили изменчивость. Считать, что какой-либо признак, мономорфный у одного вида, непременно будет мономорфным у другого (как угодно близкого к изученному), мы не имеем права до тех пор, пока не получили соответствующих доказательств.

Существует несколько поверхностное мнение, что биологическая концепция вида отличается от типологической тем, что ставит в центр внимания изменчивость видов. Действительно, биологическая концепция признает «многомерный» (термин Э. Майра), политипический вид. В связи с этим ее нередко называют политипической концепцией. Однако из сказанного следует, что это не самое главное свойство биологической концепции и что признание изменчивости вида не может считаться несовместимым с типологической концепцией. Наивно полагают даже, что, изучив изменчивость, мы можем четко разграничить виды и тем самым подойти к виду с биологических позиций. Это мнение даже как будто бы оправдывается историей представлений о виде и кажущейся преемственной связью современных взглядов с концепциями «кругов форм» и «кругов рас» (Kleinschmidt, 1900; Rensch, 1929). На деле это совсем не так. Изучение изменчивости позволяет лишь определенным образом измерить степень отличия и вместо «отличается — не отличается» оперировать количественными показателями, да к тому же нормированными общим уровнем изменчивости вида. Основной же принцип типологической концепции — анализ сходства и различия остается в силе. Кроме этого, анализ изменчивости позволяет оперировать не особями, а популяциями в целом. Самое же главное, что нет и не может быть ни одного критерия, позволяющего отличить изменчивость популяции одного вида от суммарной изменчивости смеси популяций нескольких не отличаемых нами видов (особенно, если они близки, и проявление закона гомологической изменчивости значительно). Некоторые авторы (например, Simpson, Roe, 1939) рекомендуют для этой цели анализировать изменения коэффициента вариации от популяции к популяции (точнее от выборки к выборке). Однако реально это не дает результатов, во-первых, потому, что коэффициент вариации зависит еще и от абсолютной величины измеряемого признака, во-вторых, потому, что он недостаточно чувствителен и не всегда повышается в смешанных выборах, в-третьих, потому, что существует довольно много причин изменения коэффициента вариации и обычно почти невозможно выяснить, какая из причин действует в данном случае. Также неприменим для этой цели анализ нарушений сложившихся корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960). Во-первых, изучаемые плеяды у близких видов могут быть выражены одинаково, а, во-вторых, тут может встретиться множество мнимых корреляций (Кудрин и др., 1975). Показательно в этом отношении, что никакой анализ изменчивости серых полевок (Огнев, 1950; Башенина, 1965) не выявил доказанный ныне факт сбортности вида *Microtus arvalis* (Mejer et al., 1973).

Таким образом, надежда на то, что изучив изменчивость, мы сможем разобраться с видами, абсолютно беспочвенна. Лишь в исключительных случаях, когда имеются гарантии того, что виды не могут быть встречены вместе, суммарная картина изменчивости может дать основание для некоторых систематических выводов. Это отнюдь не следует рассматривать как призыв к отказу от изучения изменчивости. Напротив, если мы разобрались с видовым составом группы (это непременное условие начала изучения изменчивости), то только изучение изменчивости и выявление мономорфных особенностей может дать нам сведения, что включить в диагноз вида и что использовать при построении определительных таблиц.

В последние годы видовая систематика обогатилась новыми и чрезвычайно результативными методами. Тут и изучение особенностей поведения, и анализ кариотипов, и сравнение макромолекул ДНК, и, что все более широко применяется, электрофоретическое изучение состава белков в различных тканях тела с последующим анализом генетического определения этих белков. Результаты, полученные всеми этими методами, могут быть интерпретированы как с позиций типологической концепции (сходно — отличается), так и с позиций биологической концепции (способны или неспособны популяции слиться в одну).

Особенно широкими возможностями отличается анализ состава белков, основанный на электрофоретическом их разделении с последующей идентификацией по подвижности и по восприимчивости к специфической окраске. Этот метод дал уже ряд весьма ценных результатов, особенно в тех случаях, когда традиционные методы малоэффективны. Не приводя всей литературы по этому вопросу (ставшей уже весьма обширной), ограничусь ссылками на некоторые обзорные работы (Маурер, 1971; Алтухов, Рычков, 1972; Avise, 1974), из которых две последние к тому же обсуждают этот метод с позиций теории систематики.

Электрофоретическое изучение белков дает огромный материал для сравнения, сопоставимый по разнообразию с морфологическими особенностями. Тут и белки или их наборы, сходные в группах видов, и видовоспецифичные белки, и, наконец, белки, генетическая природа которых определяется парой или небольшим числом аллелей (например, изоферменты). Связь белков с генетической информацией, как правило, более проста и непосредственна, чем связь морфологических особенностей. Последнее обстоятельство сильно облегчает приложение биологической концепции вида. В самом деле, выявив изоферменты, мы в ряде случаев можем сравнительно легко решить вопрос о том, сколько популяций представлено в имеющейся у нас выборке. Этот же метод позволяет выявить гибридные особи, а также аллополиплоидные виды и т. д.

Между тем гораздо чаще результаты электрофоретического исследования интерпретируются с типологических позиций, чему немало способствует применение этого метода для анализа таксонов выше вида и для решения филогенетических вопросов, где анализ сходства (тем более позволяющий более непосредственно судить о сходстве генофондов) имеет существенное значение. Такой чисто типологический подход к результатам электрофоретического анализа особенно четко сформулирован Эвейсом (Avise, 1974, стр. 465 — abstract): «Современные многолокусные электрофоретические исследования привели к двум важнейшим наблюдениям: 1) уровень генного сходства между популяциями одного вида высок... и 2) генное сходство между разными даже очень близко родственными видами, как правило, много ниже...». Никто не будет оспаривать тот факт, что в ряде случаев такая картина наблюдается, но делать отсюда вывод о том, что по сходству белков (или определяющих их генов) можно судить о видовой самостоятельности, — это значит воскрешать традиционную типологическую формулу «малые отличия — формы одного вида, большие — разные виды».

Исходящие из типологической концепции выводы, даже если они основаны на вполне совершенных с современной точки зрения электрофоретических исследованиях, легко вступают в противоречия с выводами, построенными исходя из биологической концепции вида.

Это можно проиллюстрировать следующим примером. Чрезвычайно тщательными и методически весьма совершенными исследованиями О. П. Кодоловой и Б. М. Логвиненко (1973, 1974, 1975) было показано, что в пределах родов и подродов пресноводных двусторчатых моллюсков: *Unio* (*Unio*), *Unio* (*Tumidusiana*), *Crassiana*, *Anodonta* (*Colleterum* + *Piscinaliana* + *Ponderosiana*) формы не различаются по набору водно-растворимых мышечных белков. Из этого (чисто типологически)

был сделан вывод, что каждая из названных четырех групп представлена в Европейской части СССР одним видом. Между тем, если мы проанализируем морфометрически особи этих групп из совместных поселений, попытаюсь решить задачу, одна или несколько генеральных совокупностей (т. е. одна или несколько популяций) представлены в совместных находениях, то получим следующее (у видов *Unio* измерялось отношение максимальной выпуклости двух створок к высоте у макушек, у видов *Crassiana* — отношение максимальной выпуклости двух створок к высоте у лигамента, все распределения величин проверены на нормальность и для их характеристики приводим: n — число экземпляров, $M \pm m$ — средняя величина с ее ошибкой, $\sigma \pm m_\sigma$ — среднее квадратическое отклонение с его ошибкой, $Md \pm m_d$ — разность средних с ошибкой, P — вероятность принадлежности к одной генеральной совокупности):

1. Река Горный Тикич у с. Бузовка (Киевская обл.) 9.VI.1972 г. *Unio* (*Unio*) *pictorum* (L.), $n_1=4$; $M_1=0,74 \pm 0,006$; $\sigma_1=0,01 \pm 0,004$; *Unio* (*Unio*) *imosus* Nilss. $n_2=6$; $M_2=0,81 \pm 0,01$; $\sigma_2=0,024 \pm 0,008$; $Md=0,07 \pm 0,01$; $P < 0,001$.

2. Астраханский государственный заповедник, Дамчикский участок, урочище «Грязнуха», участок без наводной растительности 22.X.1963. *Unio* (*Tumidusiana*) *ovalis* Mtg. $n_1=6$; $M_1=0,72 \pm 0,009$; $\sigma_1=0,02 \pm 0,006$; *Unio* (*Tumidusiana*) *timidus* Phil. $n_2=3$; $M_2=0,83 \pm 0,023$; $\sigma_2=0,032 \pm 0,015$; $Md=0,11 \pm 0,024$; $P < 0,001$.

3. Днепр у дер. Каменка (окрестности Херсона), даты нет. *Unio* (*Tumidusiana*) *ovalis* Mtg. $n_1=16$; $M_1=0,71 \pm 0,005$; $\sigma_1=0,021 \pm 0,003$; *Unio* (*Tumidusiana*) *timidus* Phil. $n_2=6$; $M_2=0,77 \pm 0,006$; $\sigma_2=0,014 \pm 0,004$; $Md=0,06 \pm 0,008$; $P < 0,001$.

4. Висла у Варшавы (правый берег), даты нет. *Crassiana pana* (Lam.). $n_1=5$; $M_1=0,59 \pm 0,016$; $\sigma_1=0,032 \pm 0,011$; *Crassiana musiva* (Speng.). $n_2=20$; $M_2=0,66 \pm 0,01$; $\sigma_2=0,044 \pm 0,009$; $Md=0,07 \pm 0,02$; $P < 0,01$.

5. Река Мга у дер. Пухолово (Ленинградской обл.) 7.VIII.1920. *Crassiana musiva* (Speng.). $n_1=6$; $M_1=0,67 \pm 0,014$; $\sigma_1=0,03 \pm 0,009$; *Crassiana irenjensis* (Kob.). $n_2=8$; $M_2=0,79 \pm 0,015$; $\sigma_2=0,04 \pm 0,01$; $Md=0,12 \pm 0,02$; $P < 0,001$.

6. Ока у Новинки, 1931 г. (только самцы). *Crassiana pana* (Lam.). $n_1=5$; $M_1=0,60 \pm 0,002$; $\sigma_1=0,005 \pm 0,0016$; *Crassiana musiva* (Speng.). $n_2=50$; $M_2=0,66 \pm 0,0027$; $\sigma_2=0,019 \pm 0,0006$; *Crassiana fuscata* (Rssm.). $n_3=35$; $M_3=0,71 \pm 0,004$; $\sigma_3=0,023 \pm 0,003$; $Md_{1,2}=0,06 \pm 0,0037$; $P_{1,2} < 0,001$; $Md_{1,3}=0,11 \pm 0,0045$; $P_{1,3} < 0,001$; $Md_{2,3}=0,05 \pm 0,0045$; $P_{2,3} < 0,001$.

Как видим, во всех приведенных случаях предположение о принадлежности всех особей к одной генеральной совокупности крайне маловероятно, несмотря на малые объемы выборок. Таким образом, во всех приведенных примерах приходится констатировать совместное обитание двух популяций. К этому следует добавить, что анализировались только сравнительно редкие смешанные поселения. Известно, однако, что площадь, занятая одной популяцией унионид, из-за разноса глосидиев рыбами достаточно велика и поэтому чистые поселения разных видов, но расположенные близко друг от друга свидетельствуют об общности акватории занятой популяциями этих видов.

Один из самых новых биохимических методов, применяемых в систематике, — анализ состава и степени сходства последовательности нуклеотидов в ДНК (Белозерский, Медников 1972; Антонов, 1974), получивший в последнее время название геносистематики. Метод, безусловно, может дать много во всех тех случаях, где возможен лишь типологический подход. В то же время применение его к выделению видов путем выяснения чего-то вроде «эталона видового ранга» и дальнейшего использования такого эталона в принципе невозможно, так как могут существовать довольно заметные различия в ДНК, не препятствующие свободному скре-

щиванию и не вызывающие селективной неполноценности потомства. Напротив, незначительным различиям, если они полностью предотвращают скрещивание, с позиций биологической концепции вида следует придавать очень большое значение. Точно установленные на высших растениях факты аутополиплоидии показывают, что видовая обособленность, выражающаяся в стерильности гибридов, может быть и при идентичной наследственной информации. Однако те результаты применения геносистематических методов, которые дают основания прогнозировать последствия скрещивания, могут (и должны) интерпретироваться с позиции биологической концепции вида.

Методы кариосистематики, дающие нам информацию о сходстве и различии хромосомных наборов, в вопросе о виде также должны интерпретироваться с позиций биологической концепции. Это значит, что существование кариотипических различий, предотвращающих скрещивание или делающих потомство стерильным (разумеется, если они установлены на достаточном материале), должно толковаться как свидетельство видовой самостоятельности. Напротив, сходство кариотипов не позволяет сделать никаких выводов о видовом статусе. В этом отношении показательно, что из примерно 50 кариологически исследованных представителей отрядов *Anthobranchia* и *Nudibranchia* (*Gastropoda*, *Opisthobranchia*) не нашлось ни одного вида, у которого гаплоидный хромосомный набор был бы не равен 13 (Patterson, 1969). Более сложен вопрос о хромосомном полиморфизме. В принципе отрицать возможность такого полиморфизма, не приводящего к стерильности или селективной неполноценности потомства, нельзя. Известен ряд хорошо изученных случаев хромосомного полиморфизма у млекопитающих (Орлов, 1974). В то же время для решения вопроса о том, что мы наблюдаем в конкретном случае полиморфизм или хромосомные различия между видами, требуются достаточно глубокие и тщательные исследования. Некоторые случаи, описанные как хромосомный полиморфизм, могут быть интерпретированы и иначе. Например, у брюхоногого моллюска *Nucella lapillus* обнаружен хромосомный диморфизм с $n=13$ и $n=18$ (Staiger, 1954, 1957; Нохмарк, 1970). Морфология хромосом такова, что различия в их числе не препятствуют мейозу у гибридных клеток. Однако тут же было обнаружено, что эти формы имеют разную экологическую приуроченность, а позднее (Нохмарк, 1970) найдены и различия в их ареалах. В связи с этим можно объяснить описанную картину существования пары видов — северного с $n=13$ и южного с $n=18$, зона наложения ареалов которых приходится на берега Ла-Манша и Бретани.

Наиболее тесно связан с биологической концепцией метод экспериментального скрещивания. В связи с его трудоемкостью применяется он нечасто, за исключением инфузорий, где этим методом было показано, что большинство обычно культивируемых в лаборатории видов распадается на некоторое число скрещивающихся только внутри себя групп клонов — так называемых «сингенов» (см., например, Sonneborn, 1957). Дальнейшие исследования сингенов позволяют констатировать, что они, несмотря на отсутствие или несущественность морфологических различий, вполне соответствуют современному биологическому определению вида, что в конце концов заставило исследователей описать их как самостоятельные виды (Sonneborn, 1975). Применение экспериментального скрещивания часто дает неожиданные с точки зрения традиционной систематики результаты. Так, исследования Пинкстера (Pinkster, 1972) показали сложность видового состава группы *Gammarus pulex* даже в пределах небольшой части ареала (Франция). Экспериментальное скрещивание серых полевков (Mejer et al., 1973) показало, что даже в центре своего ареала форма, принимающаяся за *Microtus arvalis*, состоит на деле из двух самостоятельных видов. Характерно, что с точки зрения биологической концепции вида результаты скрещивания имеют нерав-

ную значимость. Констатация нескрещиваемости или стерильности гибридов или любого затруднения в скрещивании (например, возможность скрещивания только в одном сочетании) говорит в пользу видовой самостоятельности, тогда как свободное скрещивание с получением плодовых гибридов означает всего лишь отсутствие какого-либо ответа на поставленный вопрос, так как плодовые гибриды могут быть получены от заведомо разных видов, эволюционировавших десятки миллионов лет в полной изоляции друг от друга (см., например, Lobato-Paragense, Deslandes, 1957). Попутно хочется отметить, что, во-первых, крайне важна чистота исходного материала (принятие смеси популяций двух видов за популяцию одного может полностью спутать результаты), а, во-вторых, результат будет тем более значим, чем на большем и более разнообразном материале он получен.

В заключение попробуем с изложенной точки зрения охарактеризовать процедуру систематической ревизии на уровне видов. Она распадается на два этапа.

Первый (его можно назвать типологическим) заключается в выявлении типологическими методами (а они обладают большими, чем все остальные методы, поисковыми возможностями) как можно большего числа отличающихся (хотя бы и слабо) форм. Чем полнее мы сделаем это, тем больше вероятность, что далее на втором этапе мы полно сможем выявить виды. В результате такого исследования удастся установить наличие совместных находений форм, их ареалы и экологическую приуроченность. Две последние группы сведений позволяют наметить районы и условия, где можно ожидать совместные находения (особенно, если их пока нет). Кроме того, это дает косвенные материалы для предположения о таксономическом статусе. В частности, случаи частичного наложения ареалов делают более вероятным предположение, что перед нами разные виды, чем случаи полностью совпадающих или полностью несовпадающих ареалов. Некоторые основания для предположений дает также соответствие или несоответствие выявленных ареалов с уже установленными в зоогеографии типами, для которых ясна их историческая и экологическая обусловленность.

Второй этап заключается в установлении ранга выделенных форм, исходя из биологической концепции вида. При наличии совместных находений это достигается просто: нужно лишь любым способом доказать, что совместный сбор — выборка из двух популяций. Тут годятся и статистическое сравнение средних по каким-то пластическим признакам двух форм (разумеется, если оно в других отношениях корректно), и любые другие методы, лишь бы они отвечали на поставленный вопрос. Важно также точно проанализировать, является ли находение действительно совместным. Это можно выяснить, исходя из подвижности особей, возможностей разноса личинок и половых продуктов. В случае невозможности на имеющемся материале констатировать наличие двух популяций, нельзя делать решительный вывод о конспецифичности форм (особенно, если этому противоречат косвенные данные), ибо причиной такой невозможности может быть не только конспецифичность форм, но и (чаще) недостаточность материала. В этом случае проще говорить о том, что пока нет оснований относить формы к разным видам. Более сложная ситуация, когда совместных находений нет или даже не может быть. Здесь очень полезно прибегнуть к экспериментальной гибридизации. В ряде случаев, когда скрещиваемые формы способны, кроме того, и к самооплодотворению, важна генетическая проверка, каким путем возникло потомство, тут, в частности, большую роль может сыграть электрофоретический анализ изоферментов. Анализ кариотипов тоже может много дать при сравнении аллопатрических форм. Следует, однако, помнить, что положительный и отрицательный результаты применения обоих методов не равнозначны, о чем говорилось выше.

Наконец, возможны результаты, когда и применение экспериментальной гибридизации и кариологический анализ не дают ответа на вопрос о таксономическом статусе. Тогда систематику приходится синтезировать все известные об этих формах сведения (изменчивость, ареалы, экологическая приуроченность, продолжительность изоляции, если она известна, и т. п.), решая сложную задачу с многими неизвестными. Решение при этом будет тем правдоподобнее, чем полнее полученная схема деления на виды будет объяснять известные факты, не прибегая ни к каким дополнительным допущениям. К сожалению, схему решения подобных задач никто до сих пор не попытался формализовать и сделать пригодной для работы с применением ЭВМ, и именно поэтому эта область остается всецело областью интуиции и опыта систематиков. Нелишне еще раз напомнить, что полученные таким путем выводы не могут конкурировать с прямыми доказательствами видовой самостоятельности, полученными на основе биологической концепции.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. 1974. Популяционная генетика рыб. М. «Пищевая пром-сть», 1—247.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. 1972. Ж. общ. биол., 33, № 3, 281—300.
- Антонов А. С. 1974. Успехи соврем. биол., 77, 2, 31—47.
- Башенины Н. В. 1965. В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микрорволюция. Свердловск, УФАН, 173—178.
- Белозерский А. Н., Медников Б. М. 1972. Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М., «Знание», 1—48.
- Кодолова О. П., Логвиненко Б. М. 1973. Зоол. ж., 52, вып. 7, 988—999.—1974. Зоол. ж., 53, вып. 4, 531—545.—1975. В кн.: Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л., «Наука», 76—77.
- Кудрин А. И., Ефимов В. М., Козлов Б. Н. 1975. В кн.: Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Л., «Наука», 37—39.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. М., Изд-во иностр. лит., 1—504.—1968. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1—597.
- Маурер Г. 1971. Диск-электрофорез. М., «Мир», 1—247.
- Огнев С. И. 1950. Звери СССР и прилегающих стран, т. VII. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1—706.
- Орлов В. Н. 1974. Кариосистематика млекопитающих. М., «Наука», 1—207.
- Старобогатов Я. И. 1968. Зоол. ж., 47, вып. 6, 875—886.
- Терентьев П. В. 1959. Вестн. ЛГУ, 9. Сер. биол., вып. 2, 137—141.—1960. В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., ЛГУ, 27—36.
- Avise J. C. 1974. Syst. zool., 23, No. 4, 465—481.
- Dobzhansky Th. 1937. Genetics and the origin of species. New York, I—XVI, 364.—1970. Genetics of the Evolutionary process. New York — London, I—XIV, 1—505.
- Hoxmark R. C. 1970. Nytt mag. zool., 18, No. 2, 229—238.
- Kleinschmidt O. 1900. J. Ornithol., 48, 134—139.
- Lobato-Paraense W Deslandes N. 1957. Ann. Parasitol. hum. et comp., 32, No. 5—6, 482—490.
- Mejer M. N., Moroz I. M., Orlov V. N., Scholl E. D. 1973. Mitt zool. Mus. Berlin, 49, 2, 387—402.
- Patterson C. M. 1969. In: Proc. Symposium on Mollusca, Cochín, January 1968, pt. 2, Mandapan Camp., 635—686.
- Pinkster S. 1972. Bijdr. Dierkunde, 42, No. 2, 164—191.
- Rensch B. 1929. Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, 1—206.
- Simpson G. G., Roe A. 1939. Quantitative Zoology. New York — London. I—XVIII, 1—414.
- Sonneborn T. M. 1957. In: The Species Problem, Washington, 155—324.—1975. Trans. Amer. Microscop. Soc., 94, pt 2, 155—178.
- Staiger H. 1954. Chromosoma, 6, pt 5, 419—478.—1957. Année biol. sér., 3, 33, 251—258.

Статья поступила в редакцию
20.IV.1976