

**ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ СИСТЕМАТИКИ  
И ВОПРОС О КРИТЕРИИ ВИДА**

*Я. И. СТАРОБОГАТОВ*

*Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)*

В изучении живых организмов следует различать систематический и филогенетический (эволюционный) аспекты, дополняющие, но не заменяющие друг друга. Причина этого кроется в некотором противоречии в подходе каждого аспекта к своему объекту.

Вопрос о критерии вида и практические приемы систематики относятся всецело к систематическому аспекту. Обычные приемы систематики можно сгруппировать в 3 типа: 1) выявление хиатуса между совместно обитающими формами, 2) анализ степени различия, 3) анализ направления изменчивости. Лишь приемы первого типа дают возможность объективной проверки видового ранга. Тот факт, что они приложимы только к амфимиктическим организмам, говорит о том, что вид у последних обладает свойством, позволяющим отличать его от единиц иного ранга. Этим свойством не обладают организмы, лишенные амфимиксии, и у них вид столь же условен, как и другие таксономические категории. Это оправдывает попытки сформулировать понятие вид у амфимиктов, основываясь на неспособности популяций одного вида сосуществовать в одном и том же месте (при допущении ряда ограничивающих условий).

Проблема вида — сейчас одна из центральных проблем биологии. Это вполне понятно, поскольку вид как объединение организмов, связанных сходством генотипа, — один из основных объектов и систематики и эволюционной биологии. Накопленные этими отраслями науки данные о виде нуждаются в обобщении, и, в свою очередь, практика работы систематиков требует выработки, насколько это возможно, точных и объективных методов, позволяющих судить о видовой самостоятельности изучаемых форм. Естественно, что по этому сложному вопросу существует большое разнообразие мнений, изложенных в многочисленных как теоретических, так и конкретных практических исследованиях. Объем статьи не позволяет дать даже краткого обзора всех существующих по данному вопросу взглядов, и мы предполагаем, что читатель достаточно хорошо знаком с работами, где разнообразие взглядов на проблему вида освещено с достаточной полнотой (Мауг, 1944, русск. изд. — Майр, 1947; Мауг, 1963; Завадский, 1961, 1966).

Автору представляется интересным подойти к этой оживленно обсуждаемой проблеме с позиции систематика-практика, проанализировать логически обычные практические приемы систематики и границы их приложимости.

Проблема вида обычно включает два связанных друг с другом аспекта. Во-первых, это анализ процесса становления видов, возникновение их хорошо известной обособленности друг от друга, иными словами, проблема видообразования и во-вторых, анализ мотивов, позволяющих систематику судить, имеет ли он дело с разными видами или с формами одного вида, т. е. проблема критерия вида. Несмотря на взаимосвязь этих проблем, они вполне самостоятельны, и даже полное решение одной из них не означает решения другой. Причина этого заключается в прин-

ципиально разным подходе систематики и филогении к своему объекту. Если мы, допустим, каким-то чудом узнали бы, что формы, ныне являющиеся хорошими видами, были всего лишь формами одного вида в начале XIX в., то этот случай был бы крайне ценен для филогении и, в частности, для проблемы видообразования, но не представлял бы заметного интереса для систематики и, в частности, для проблемы критерия вида, поскольку нельзя было бы заключить, существовал ли у этих форм в прошлом веке ряд наблюдаемых ныне особенностей или нет. Напротив, вся работа по систематической ревизии какой-либо группы исходит из молчаливого допущения, что прошлые исследователи данной группы имели дело с объектами, обладавшими теми же свойствами и признаками, что и ныне. Если попытаться сформулировать в общем виде это различие между систематическим и филогенетическим аспектами изучения организмов, то можно сказать, что систематика применима в полной мере лишь к тем случаям, когда можно с достаточным основанием принять, что предки и потомки (или более категорично, хотя и равносильно логически,—родители и их дети) принадлежат к одной и той же таксономической единице<sup>1</sup>.

В филогенетическом (эволюционном) аспекте объект исходно рассматривается как изменяющийся и, если в какие-то интервалы времени заметных изменений не происходит, то эти интервалы не представляют интереса для филогении.

Иными словами, рассматривая животных в систематическом аспекте, мы имеем дело с системой одновременно существующих больших групп (множеств) особей, причем группы эти в той или иной степени оторваны, изолированы (и не только пространственно) друг от друга. В филогенетическом аспекте мы имеем дело с системой связанных преемственностью популяций, так что особи, составляющие каждую из них, являются детьми тех особей, из которых состояла данная популяция или ей предшествующая за поколение до этого. Термин «популяция» здесь и ниже мы употребляем только в том смысле, который вкладывается в него популяционной генетикой (т. е. для обозначения панмиктической менделевской популяции).

Из этого следует, что таксономические единицы в систематическом аспекте разграничены в той или иной степени разрывами, реально отделяющими друг от друга множества особей. В филогенетическом аспекте таких разрывов нет, таксономические единицы, если их применять на достаточно полных филогенетических рядах, теряют свои границы и вместе с этим, естественно, свою определенность. Таким образом, строго говоря, таксономические единицы применимы только в систематическом аспекте, а любой филогенетический ряд, который мы изучили бы с достаточной полнотой, в начале состоял бы из таксономической единицы наименьшего ранга, а в конце — из достаточно высокой по рангу единицы. Обычно практикуемое употребление таксономических единиц при анализе филогении группы правомочно только потому, что за недостаточной полнотой филогенетических рядов не теряются границы между этими единицами. Все сказанное можно сформулировать в виде еще одного принципа: чем полнее наши сведения о филогенетических рядах, приводящих к какому-то двум или нескольким современным группам, тем менее точно мы можем судить о таксономических границах этих групп или их подразделений.

На практике противоречивость свойств систематического и филогенетического аспектов не затрудняет всестороннего исследования организ-

<sup>1</sup> Вероятно, с этим же обстоятельством связаны известные затруднения систематиков в оценке статуса межвидовых гибридов. Интересно, что виды гибридогенного происхождения (такие есть, по крайней мере, среди растений) подобных затруднений не вызывают.

мов, поскольку неполнота геологической летописи не дает нам возможности найти столь полных рядов, в которых эта противоречивость проявлялась бы в полной мере. Таким образом, в повседневных исследованиях зоологов и палеонтологов противоречие между этими аспектами приводит к необходимости оценки того интервала времени, в течение которого данный таксон остается «самим собой». Естественно, чем выше ранг таксона, тем такой интервал длиннее, и, напротив, группы, время эволюционного изменения которых было бы соизмеримо с временем, протекшим между двумя исследованиями одной и той же локальной фауны, вообще не могут быть объектом систематики.

Мы столь подробно остановились на сложном вопросе взаимоотношения систематики и филогении с тем, чтобы подчеркнуть, что систематика вместе со всеми ее приемами имеет свои строго очерченные границы применения и вне этих границ теряет смысл. Проблема критерия вида является тем самым чисто систематической.

Систематика выработала ряд приемов, позволяющих с той или иной степенью достоверности судить о видовой обособленности изучаемых форм. Если ограничиться только теми из них, которые можно использовать, изучая обычный коллекционный материал, т. е. приемами, наиболее широко известными и применяемыми, то их можно сгруппировать в три основных типа.

Приемы первого типа сводятся к выявлению так называемого «хиатуса», т. е. наблюдаемого перерыва в ряде переходов от одной из сравниваемых форм к другой. Эти приемы, существующие столько же времени, сколько и сама систематика, выражаются практически в том, что систематик может разложить всех особей, собранных одновременно в одном месте, на несколько групп, причем особи каждой группы отличаются от остальных внешним обликом или строением. Другой особенностью такого разложения является то, что экземпляров, которые могут быть отнесены в равной степени к двум группам (за исключением, разумеется, неполноценных в том или ином отношении), при этом не оказывается. Нетрудно видеть, что систематик при этом руководствуется, как правило, не отдельным признаком, а некоторой их совокупностью, иными словами всем обликом животного или какой-либо его части. Причина этого в том, что, если мы возьмем отдельный признак, особенно пластический, то обычно между близкими видами в отношении такого признака будет наблюдаться трансгрессия, т. е. перекрывание пределов колебания, и особи, пусть даже очень малочисленные, соответствующие интервалу трансгрессии, формально, по одному изучаемому признаку могут быть в равной степени включены в любую из сравниваемых групп. Если же признаков несколько, то вероятность нахождения такой промежуточной по всем признакам особи будет тем меньше, чем больше признаков участвует в создании облика. Если бы облик создавался только за счет не коррелированных признаков, то вероятность нахождения особи, промежуточной по всем признакам, быстро уменьшалась бы с ростом числа последних (так как она была бы равна произведению вероятностей нахождения особей промежуточных по каждому из признаков). Наличие корреляции несколько замедляет это уменьшение, но не предотвращает его, так как коэффициент корреляции всегда меньше единицы.

Нужно, однако, подчеркнуть, что в случае совместного нахождения сравниваемых форм изучение отдельного признака (если он выбран достаточно удачно) может дать для суждения о видовой самостоятельности не меньше. Попробуем для начала разобрать это на примере признаков, изменчивость которых статистически может быть описана нормальной кривой. Таково большинство используемых систематиками пластических признаков. Если мы возьмем какие-либо две группы из серии особей, разложенной описанным выше способом, и сравним эти группы по какому-либо одному различающему их пластическому при-

науку, то увидим, что имеем дело с двумя выборками, принадлежащими к разным, существующим в природе совместно, множествам особей. Говоря языком статистики, эти выборки принадлежат к двум разным генеральным совокупностям, что может быть проверено выяснением достоверности различия средних величин. Существование в одном и том же месте двух разных совокупностей особей и притом в течение длительного времени может быть вызвано несколькими различными причинами. В частности, у видов с ясно выраженным половым диморфизмом одну совокупность могут составлять самцы, другую — самки. Точно также это можно связывать с различными типами полиморфизма (например, у общественных насекомых), с возрастными изменениями признаков и т. д. Однако, обладая достаточным материалом, систематик легко может проверить все эти возможности и, если дело не в этом, то остается единственное объяснение: особи, принадлежащие к разным совокупностям, не скрещиваются друг с другом (или их скрещивание по тем или иным причинам малорезультативно), тогда как внутри этих совокупностей особи скрещиваются свободно.

Нескрещиваемость, затрудненность скрещивания, стерильность или низкая плодовитость гибридов давно уже признаются многими исследователями (например, Dobzhanski, 1937, 1951; Mayr, 1944, 1963; Майр, 1947; Cain, 1954; Кэйн, 1958; Тимофеев-Ресовский, 1965) свидетельством того, что мы имеем дело с разными видами. Таким образом, отправляясь от общепризнанного у систематиков метода выявления хиатуса и проанализировав этот метод с точки зрения статистического подхода к объекту, мы приходим к другому столь же широко известному положению о «внутренней фертильности и внешней стерильности вида» (Dobzhanski, 1937, 1951). Эту же систему рассуждений можно было бы изложить и в обратном порядке. Тогда, приняв вслед за Добжанским это свойство вида как основное, мы пришли бы к тому, что, встречаясь совместно, виды дают достоверно различные распределения пластических признаков и практически могут быть выделены из смеси по облику.

Статистические операции сравнения двух встреченных совместно групп особей потребовались здесь только для того, чтобы доказать, что мы имеем дело с двумя совместно обитающими популяциями. Если мы докажем это же каким-либо иным методом, то итогом будет то же — вывод о принадлежности этих популяций (в силу недостаточной результативности скрещивания между их представителями) к разным видам. Это позволяет распространить изложенное выше рассуждение на все признаки независимо от их статистических свойств и сформулировать его в самом общем виде.

Для того, чтобы подтвердить видовой статус двух (или нескольких) различимых систематиком форм, нужно: 1) предположить противное тому, что требуется подтвердить — что анализируемые формы принадлежат к одному виду (т. е. конспецифичны); 2) найти ситуацию (лучше несколько), в которой предположение о конспецифичности анализируемых форм влекло бы за собой как неизбежное следствие вывод о том, что они принадлежат к одной популяции; 3) проверить последнее любым подходящим способом.

Ряд способов выявления принадлежности изучаемых групп особей к одной или разным популяциям разработан популяционной генетикой (см. например, Li, 1955).

Если принадлежность к одной популяции не подтвердится, то наше исходное предположение неверно, и мы имеем дело с разными видами. Напротив, если будет доказано, что мы имеем дело с особями одной популяции, то естественно, что у нас в руках всего один вид. Эта система общих формулировок имеет то преимущество, что она, во-первых, автоматически предусматривает проверку всех причин разнообразия особей в пределах одной популяции (половой диморфизм, полиморфизм

и т. п.), во-вторых, исключает случаи совместного нахождения двух популяций, изолированных этологически или размножающихся в разных местах и, в-третьих, распространяется на признаки весьма различные в отношении статистических свойств.

Анализ различий при совместном нахождении — прием очень удобный и в связи с этим широко применяется систематиками. Правда, очень часто исследователи не прибегают к статистическим выкладкам. Совершенно очевидно, что, если сбор из одного места можно разложить на две или несколько групп, то можно найти и признак, по которому эти группы достоверно различаются. Напротив, если ни одного такого признака не существует, то разложить сбор невозможно, поскольку особой со средним значением признаков всегда будет не меньше, чем с крайними. Нередко повторяемая (хотя обычно не всерьез) формулировка «вид есть то, что считает видом опытный систематик» как раз и отражает, наряду с прочим, то обстоятельство, что нужен немалый опыт систематика для того, чтобы суметь выделить в едином сборе сходные виды и найти признаки, наиболее четко различающие их.

В ряде случаев, обычно достаточно трудных, приходится прибегать к статистической обработке. Хорошим примером использования этого приема может служить работа Петерсена (G. H. Petersen, 1958, 1958a), доказавшего видовую самостоятельность *Cerastoderma lamarcki* (Reeve) (в работе — *Cardium lamarcki*) путем сравнения одной из ее форм — *C. lamarcki belticum* (Reeve) с встречающейся там же *C. edule belgicum* (Malz.).

Другим аналогичным примером может служить приведенное А. И. Лазаревой (1967) доказательство видовой самостоятельности двух казахстанских видов прудовиков группы *Lymnaea palustris* (Müll.). Оба вида — *L. saridalensis* Moz. и *L. iliensis* Laz. — обитают совместно в водоемах поймы р. Или. Приведенные ниже цифры, заимствованные из упомянутой работы А. И. Лазаревой, — результаты статистической обработки обычного индекса раковины (отношения высоты к ширине), — несомненно подтверждают видовую обособленность сравниваемых форм даже на весьма малом материале:

Виды	Число экз.	Средн.	Разность средних	Отношение разности средних к ее ошибке	Вероятность принадлежности к разным генеральным совокупностям
<i>L. iliensis</i> <i>L. saridalensis</i>	10 10	$2,40 \pm 0,02$ } $2,26 \pm 0,04$ }	$0,23 \pm 0,045$	5,1	>99,9%

Очевидно, что, если бы был взят больший материал, то вероятность принадлежности к разным генеральным совокупностям (достоверность разности средних величин) только бы увеличилась.

Нам при изучении систематики пресноводных и каспийских моллюсков также неоднократно приходилось прибегать к этому методу (Логвиненко и Старобогатов, 1966; Старобогатов и Стрелецкая, 1967). При этом можно сравнивать средние величины двух совместно встречающихся групп особей, а можно (при другом объеме и составе материала) ставить вопрос, какова вероятность того, что единственная особь одной формы принадлежит к той же совокупности, что и выборка другой. Во втором случае достаточно малая величина искомой вероятности может служить (при исключении остальных причин) основанием для суждения о видовой обособленности сравниваемых форм.

Если констатация видовой самостоятельности по наличию хиатуса связана с «внешней стерильностью» вида, то систематические приемы другого типа — анализ степени различия — непосредственно с этим свойством не связаны. Суть этих приемов заключается в том, что различия между двумя исследуемыми формами сопоставляют с различиями между двумя достаточно близкими, но несомненно самостоятельными видами и, если в первом случае степень различия такова же или больше, то делают вывод о видовой самостоятельности исследуемых форм. Приемы этого типа удобны тем, что они могут быть применены к таксономическим единицам любого ранга. Статистически этот тип приемов также сводим к анализу величины трансгрессии. Однако между двумя обсу-

давшимися типами есть существенная разница. Для приемов первого типа, когда констатируется совместное нахождение, гораздо большее значение, чем величина трансгрессии, имеет факт достоверности различия. При приемах второго типа, когда речь идет о формах, не встречающихся совместно, факт достоверности различия по какому-либо признаку (за исключением тех, которые позволяют судить о скрещиваемости) никаких оснований для выводов о видовой обособленности не дает.

Третий тип приемов, во многом сходный со вторым, можно назвать анализом направления изменчивости. В этом случае стараются выяснить направление географической или экологической (в ряду связанных друг с другом биотопов) изменчивости одной из форм и решают вопрос, укладывается ли другая форма в ряд изменчивости первой. Нетрудно видеть, что и этот тип приемов статистически сводится к анализу трансгрессии, поскольку трансгрессия между формами одного вида, наиболее близкими географически или экологически, должна быть наибольшей.

Прием этого последнего типа (правда, без статистической обработки, которая тут нужна далеко не всегда) был использован, например, А. Н. Голиковым и Я. И. Старобогатовым (1964) при выяснении систематического положения дальневосточной рапаны (*Rapana thomasi* Crosse). По мере продвижения на юг от Японского моря к Восточно-Китайскому скульптура раковины этой формы усложняется, в частности, усиливаются шипы и появляется новый ряд шипов. Напротив, раковина обитающей в Восточно-Китайском море *R. bezoar* (L.) лишена шипов и тем самым не укладывается в ряд географической изменчивости *R. thomasi*, что говорит в пользу видовой самостоятельности этих двух рапан.

Тот факт, что оба последних типа приемов основаны на изучении трансгрессии, а первый, по крайней мере сперва, кажется связанным с тем же, создает впечатление значительной общности этих приемов. Можно даже подумать, что это — единый метод систематического исследования, применимый во всех случаях, независимо от того, встречены ли изучаемые формы совместно или нет. Между тем, из всего изложенного относительно первого приема следует, что это совсем не так. Степень различия даже при высокой достоверности различия может быть весьма мала и, напротив, степень различия двух выборок из крайних популяций, связанных системой промежуточных, может быть очень велика. Переводя это на обычный язык систематики, мы получаем, что разные популяции одного и того же вида могут отличаться друг от друга больше, чем близкие виды между собой.

Хорошим примером этого может служить соотношение между видами и подвидами каспийских *Pyrgula* секции *Trachycaspi*. В принципе этот пример столь сложен и интересен в методико-систематическом отношении, что ему следует посвятить специальную работу. Два более обычных вида этой секции — *Pyrgula dimidiata* (Eichw.), известный чаще под названием *Micromelania dimidiata*, и *P. basalis* (Dyb. et Gr.), описанный первоначально как *M. dimidiata* var. *basalis*, в среднем и южном Каспии нередко встречаются вместе и при этом достоверно во всех случаях совместного нахождения различаются (если исследователь, разумеется, располагает выборками достаточного размера) по индексу, выражающему отношение расстояния от килля до верхнего шва оборота к расстоянию от килля до нижнего шва.

Так, в пробе, взятой к северо-востоку от Апшеронского п-ова на глубине 100 м, можно констатировать следующие соотношения по этому индексу:

Виды	Число экз.	Средн.	Разность средних	Отношение разности средних к ее ошибке	Вероятность принадлежности к разным генеральным совокупностям
<i>P. dimidiata</i>	14	1,5±0,05	1,1±0,2	5,5	>99,9%
<i>P. basalis</i>	7	2,6±0,19			

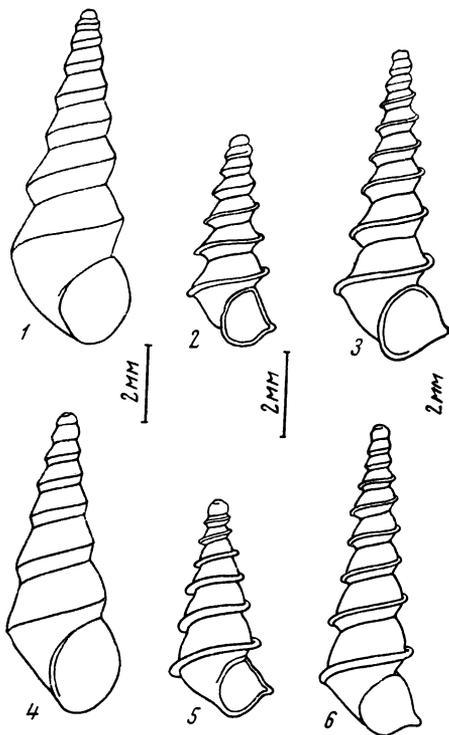
Это говорит в пользу видовой самостоятельности сравниваемых форм.

В то же время у особей обоих видов с глубин 25—50 м киль выражен очень слабо, далее с глубиной он становится все более отчетливым и у особей с глубин свыше 80—90 м он выражен крайне резко. Таким образом, если мы сравним особи одного и того же вида с глубин 40 и 120 м, то различия между ними будут примерно того же

порядка, как различия между секцией *Trachycaspia* (куда входят стройные килеватые формы) и секцией *Turricaspia* (куда входят стройные бескилевые). В то же время различия между этими двумя видами не велики (положения кия) и не случайно систематики долгое время не придавали им большого значения. Если при этом мелководные формы мы обозначим как подвиды *P. dimidiata dimidiata* (Eichw.) и *P. basalis marginula* (Dyb. et Gr.), а глубоководные — как *P. dimidiata ptychophora* (Dyb. et Gr.) или *P. dimidiata gracilis* (Dyb. et Gr.) в зависимости от района Каспия и *P. basalis basalis* (Dyb. et Gr.) — на это есть основание, в связи с неравномерностью перехода от килеватых форм к бескилевым, то получится, что подвиды в пределах одного вида отличаются друг от друга более резко, чем близкие виды (см. рисунок). В районе Куринского Камня на сравнительно ограниченном участке встречаются карликовые формы обоих видов. В силу наличия у них определенного комплекса признаков и достаточно характерного ареала их также можно рассматривать как подвиды. Принадлежность их к двум видам легко проверяется статистическим анализом.

Из этого примера ясно, что использование приемов второго и третьего типа таит в себе опасность принять резко отличающиеся формы одного вида за разные виды, избежать которую тем легче, чем более обширен и разнообразен материал, находящийся в руках систематика. Только случаи совместного нахождения свободны от такой опасности. Это также хорошо известно систематикам-практикам: недаром сходные, но не встречающиеся совместно формы рассматриваются обычно как подвиды, если нет никаких других фактов, заставляющих предполагать их видовую самостоятельность.

Авторы, пытающиеся сформулировать понятие «вид», основываясь не только на нескрещиваемости (см. например, Завадский, 1961), как характерные особенности вида приводят его уровень численности, генотипическое единство, способность к воспроизведению, ареал, внутреннюю структуру, историчность, устойчивость и наличие внутренних связей. Нетрудно видеть, что все эти особенности свойственны не только виду, но и таксономическим категориям иного ранга, в первую очередь, подвиду. Таким образом, эти особенности характеризуют не вид, а более общее понятие — естественную таксономическую единицу. Если вид имеет хотя бы одну особенность, позволяющую отличить его от естественных таксономических единиц иного ранга, то определение вида сформулировать можно (и эта особенность неизбежно будет входить в определение), если же такой особенности не существует, то определение сформулировать нельзя. Тогда следует разработать какие-то искусственные приемы, позволяющие оценивать высоту ранга таксона, и договориться о том, какой ранг называть видовым. Возможность методами первого типа оценивать видовую самостоятельность сравниваемых форм говорит о том, что такое свойство существует, хотя проявление его можно наблюдать не всегда.



*Pyrgula dimidiata*: 1 — *P. d. dimidiata*, 2 — карликовая форма, 3 — *P. d. gracilis*; *P. basalis* (из тех же проб); 4 — *P. b. marginula*, 5 — карликовая форма, 6 — *P. b. basalis*

1, 4 — у южной части дагестанского побережья, глубина 40 м; 2, 5 — к востоку от Куринского Камня, глубина 88 м; 3, 6 — к востоку от Апшеронского п-ова, глубина 120 м

Существование межвидовых гибридов, подчас даже плодовых, заставляет нас вслед за Г. Х. Шапошниковым (1966) смягчать категоричность формулировок, опирающихся на нескрещиваемость. О причине возникновения морфологического хиатуса поэтому можно говорить более обще — как о физиологической обособленности, выражающейся в неспособности совместно обитающих популяций двух видов слиться в одну в течение как угодно большого числа поколений и при отсутствии каких бы то ни было внешних препятствий к скрещиванию. Это подразумевает и обратное положение: особи, происходящие из разных популяций одного вида и помещенные вместе, со временем образуют единую популяцию. Идея от сказанного к тем явлениям, которые систематик наблюдает в природе, можно сформулировать это же иначе. Не могут скользя-нибудь длительно совместно и одновременно существовать две популяции одного вида при отсутствии каких бы то ни было внешних препятствий к скрещиванию.

Это положение вовсе не обесценивается примерами «клешнеобразных» ареалов, когда имеется длинный ряд популяций, связанных плавным переходом и свободным скрещиванием, а конечные популяции этого ряда ведут себя как хорошие виды (Maug, 1944, 1963; Майр, 1947). Это как бы пограничные случаи, и их наличие просто заставляет формулировать сказанное выше более пространно, предусматривая возможность слияния с какими-то промежуточными популяциями. Между прочим, именно поэтому всегда желательно анализировать несколько случаев совместного нахождения или хотя бы достаточно хорошо знать ареалы изучаемых форм.

Из этого свойства вида можно вывести суждение о границах применимости некоторых специальных методов систематики.

Экспериментальное скрещивание на первый взгляд представляется чрезвычайно ценным методом. На моллюсках, в частности легочных, этот метод разработан и блестяще применяется Паренси (W. L. Paraense and Deslandes, 1955; W. L. Paraense, 1956). Чтобы отличить результат скрещивания от результата самооплодотворения, нередко у этих гермафродитных животных, подбирают пары с таким расчетом, чтобы один из членов был альбинос (особь красного цвета от просвечивающего гемоглобина крови и лишенная полностью темного пигмента, в том числе и пигмента глаз). Тогда потомство, получившееся в результате скрещивания, уже в кладке (в 6-дневном возрасте) можно отличить по пигментированным глазным пятнам, отсутствующим у потомков, получившихся в результате самооплодотворения (норма при скрещивании доминирует, что в этом случае проверено экспериментально). Этим методом была показана нескрещиваемость некоторых южноамериканских видов рода *Biomphalaria*. Кроме того, было обнаружено, что некоторые популяции *B. glabrata* (Say) плохо скрещиваются друг с другом, но могут быть связаны рядом промежуточных популяций. Таким образом, это — удобный способ выявления не только видовой обособленности, но и внутренней структуры некоторых видов.

Однако из обсуждавшегося выше свойства вида следует, что доказательство способности скрещиваться в эксперименте отнюдь не дает права утверждать, что мы имеем дело с одним видом. В опытах тех же исследователей (Paraense and Deslandes, 1957, 1957a) были получены плодовые гибриды между африканской *Biomphalaria pfeifferi* (Kr.) и южноамериканской *B. straminea* (Dkr.) [в работе — *Taphius centimetralis* (Lutz)], но это вовсе не доказывает, что исследованные формы конспецифичны. То же справедливо и для пары *Pomatiopsis lapidaria* (Say) и *Oncomelania quadrasi* (Hid.) (соответственно из США и с Филиппин), которые также легко скрещиваются (Schalie et al., 1962). Техника эксперимента в последнем случае еще проще, так как *Pomatiopsis* и *Oncomelania* раздельнополы.

Доказательство нескрещиваемости, полученное в эксперименте на достаточных сериях особей, гораздо ценнее, чем доказательство скрещиваемости, так как оно позволяет говорить о видовой обособленности сравниваемых форм, если только эти формы не соединены промежуточным рядом свободно скрещивающихся популяций. Так, нескрещиваемость американских *P. lapidaria* и *P. cincinnatiensis* (Lea) (Schalie and Getz, 1962) хорошо подтверждает мнение систематиков о видовой самостоятельности этих форм.

Изучение хромосомных наборов может расцениваться подобным же образом. Тот факт, что особи двух популяций имеют одинаковые по числу и форме хромосомные наборы, не дает сам по себе оснований для суждения об их конспецифичности. Различия в хромосомных наборах (разумеется, исключая индивидуальные) дают право сделать вывод о принадлежности сравниваемых форм к разным видам, как бы сходны по внешней морфологии эти формы ни были. Тут, однако, может возникнуть и другая опасность. У высокополиплоидных форм, если у них еще при этом имеется нормальный половой процесс, неполное или избыточное число хромосом в одном из кратных хромосомных комплексов может не отразиться заметным образом на размножении или жизнеспособности. В этой связи у таких форм можно ожидать существование заметных вариаций в числе хромосом и легкую скрещиваемость форм с разными хромосомными наборами. Применительно к таким формам делать выводы на основании данных о числе хромосом следует с большой осторожностью, а в ряде случаев, вероятно, систематические выводы из этих данных вообще невозможны.

Уместно еще раз повторить, что описанное свойство вида можно рассматривать только в систематическом, но не в филогенетическом аспекте. Смещение этих двух аспектов, подмена одного другим неизбежно в этом случае приводит к парадоксам, что можно иллюстрировать следующим мысленным экспериментом.

Предположим, что мы взяли две большие группы особей из двух разных популяций одного вида. То, что мы имеем дело именно с одним видом, в этом случае принимается как данное, известное и доказательства не требует. Допустим также (это не противоречит первому условию), что потомство от скрещивания представителей этих двух популяций на какой-то небольшой процент менее жизнеспособно или менее плодовито, чем потомство, получающееся внутри каждой популяции. Поместим эти группы особей вместе в условия, исключающие все внешние препятствия к скрещиванию, и будем в течение многих поколений следить, что у нас получится. Если бы это был настоящий эксперимент, а не мысленный, то на него, быть может, не хватило бы жизни многих поколений исследователей, но в мысленном эксперименте возможности человека больше. Из второго условия следует, что в нашей экспериментальной «смешанной популяции» пойдет отбор на нескрещиваемость, и через достаточное количество поколений мы получим две нескрещиваемые совместно существующие популяции, ведущие себя как популяции двух разных видов. Получается парадокс, дано — один вид, проверяем на «несливаемость», получается — два. Получается это потому, что в нашем мысленном эксперименте мы допускаем эволюционные явления (отбор и вызываемые им изменения), рассмотрение которых относится всецело к филогенетическому аспекту.

Все сказанное о неспособности популяций двух разных видов к слиянию или о невозможности совместного обитания двух популяций одного вида относится, разумеется, к организмам, в процессе размножения которых происходит перекрестное оплодотворение. В том случае, когда перекрестного оплодотворения нет (апомиксия, апогамия, партеногенез), не может быть и слияния двух популяций одного вида. Нет и методов, позволяющих судить, принадлежат ли сравниваемые группы особей к

одной или к разным популяциям. Строго говоря, сам термин «популяция» в популяционно-генетическом его смысле даже неприложим к таким организмам (Тимофеев-Ресовский, 1965: 15).

Таким образом, эта особенность вида у организмов, лишенных амфимиксии, отсутствует и, следовательно, она не может быть положена в основу критерия вида. До сих пор никакой особенности, присущей видам, объединяющим такие организмы (агамным видам) и не присущей каким-либо таксонам иного ранга, никто не нашел. Утверждают (например, В. И. Полянский, 1958), что целостность вида у таких организмов обеспечивается единством проявления стабилизирующего отбора, приводящим к единству приспособлений. С этим вряд ли можно согласиться, так как очевидно, что проявление стабилизирующего отбора у двух как угодно близких, но территориально разобщенных групп особей, не может быть тождественным и, напротив, у экологически и морфологически сходных, но систематически разных форм, обитающих совместно, оно может быть в той или иной степени сходно. Еще большая разнородность связана с проявлением других форм естественного отбора.

Интегрирующие механизмы, отмечаемые Г. Х. Шапошниковым (1966), также не могут быть использованы в этом случае для объективной проверки видового ранга. «Перемешивание» особей, принадлежащих к разным клонам, дает в результате смешанное поселение, не отличающееся от собрания особей, совместно обитающих агамных видов. Динамика численности смешанного поселения особей разных клонов, описываемая Г. Х. Шапошниковым как «саморегуляция», принципиально не отличается от динамики совместного поселения разных агамных видов. Наконец, и факты, трактуемые им как явление конгруэнции, вполне могут быть истолкованы как различные проявления взаимоотношений между разными агамными видами.

Отсутствие объективного способа проверки ранга создает в этом случае заметную неопределенность в оценке статуса выделяемых систематиками форм. Так, например, старые авторы насчитывали значительное число видов моллюсков, группирующихся вокруг *Melanoides tuberculatus* (Müll.). Позднее все эти виды были слиты в один, ареал которого не имеет аналогов среди видовых ареалов пресноводных моллюсков — от северо-западной и Центральной Африки до Океании. Не имеет себе равных и внутривидовая изменчивость этого объединенного вида. Оказалось даже, что значительной изменчивости подвержено здесь и число хромосом (Jacob, 1959). При этом, однако, следует помнить, что семейство Thiaridae, куда входит этот вид, состоит исключительно из партеногенетических форм и объективно решить вопрос, является ли *M. tuberculatus* единым видом или целой группой, не представляется возможным.

Особое положение занимают многие животные, длительно культивируемые человеком. Обладая амфимиксией, они тем не менее спариваются не случайно, а только в тех сочетаниях, которые выгодны человеку. Отсутствие случайного спаривания также делает невозможной (или во всяком случае сильно затрудняет) проверку наличия у них обсуждавшегося выше свойства вида. В этом одна из основных трудностей систематики домашних животных.

Сказанное приводит нас к выводу, что сформулировать критерий вида, применимый как к амфимиктическим организмам со случайным спариванием, так и к организмам, лишенным перекрестного оплодотворения или по крайней мере случайного спаривания, невозможно, но это вполне осуществимо только для первой из этих двух категорий организмов и именно к ним приложимо в самом полном смысле понятие «вид». Понимание этого обстоятельства, на наш взгляд, нисколько не разоряет систематику: ведь вид у организмов, лишенных амфимиксии, оказывается не исключительной (по рангу) категорией, как у амфимиктов, а такой же, как и все остальные таксономические единицы (например, род). А уж с ними-то систематики научились обращаться очень давно. Напротив, исключительность видового ранга у амфимиктов позволяет говорить о возможности объективной проверки ранга, что чрезвычайно ценно.

Сказанное ни в малейшей степени не может отразиться и на номенклатурных вопросах, поскольку систематики применяли и будут применять термин «вид» в его более широком смысле ко всем организмам, независимо от особенностей полового процесса, и также будут давать организмам биномиальные названия.

В заключение нам представляется важным подчеркнуть еще одно обстоятельство. Всем предыдущим текстом мы хотели показать, что у амфикиктических организмов существует таксономическая единица, исключительная по своему рангу, что делает принципиально возможным объективную проверку ранга. В связи с тем, что эта единица соответствует виду в обычной практике зоологов-систематиков, мы называем ее видом. В ботанике часто видом называют единицу меньшего ранга, а именно ту, которую зоологи зовут подвидом. Те исследователи, которые к одному виду относят ряд форм, отличающихся кратным числом хромосом (т. е. полиплоидный ряд), очевидно, термином «вид» обозначают единицу более высокого ранга. Какую из этих трех единиц лучше называть видом — предмет совершенно особой чисто терминологической дискуссии, от участия в которой мы бы предпочли воздержаться.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Голиков А. Н. и Старобогатов Я. И., 1964. Какая рапана вселилась в Черное море? Зоол. ж., **43**, 12: 1397—1400.
- Завадский К. М., 1961. Учение о виде, Изд-во ЛГУ.—1966. Вид как форма существования жизни, В кн. «История эволюционных учений в биологии», ред. В. И. Полянский и Ю. И. Полянский, **2**: 145—195, Изд-во «Наука», М.—Л.
- Кэйн А., 1958. Вид и его эволюция, Изд-во иностр. лит., М.
- Лазарева А. И., 1967. О систематике прудовиков Казахстана из группы *Lymnaea palustris* Müller (Gastropoda, Pulmonata), Зоол. ж., **46**, 9: 1340—1349.
- Логвиненко Б. М. и Старобогатов Я. И., 1966. Моллюски семейства Planorbidae Каспия, Зоол. ж., **45**, 10: 1467—1475.
- Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога, Изд-во иностр. лит., М.
- Полянский В. И., 1958. Понятие о виде в альгологии, Сб.: «Проблема вида в ботанике»: 7—33, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Старобогатов Я. И. и Стрелецкая Э. А., 1967. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока, Сб.: «Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны», Тр. Зоол. ин-та АН СССР, **42**: 221—268, Изд-во «Наука», Л.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., 1965. К теории вида, Сб.: «Радиационная цитогенетика и эволюция», Тр. Ин-та биол. Уральского филиала АН СССР, **44**: 11—25.
- Шапошников Г. Х., 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида, Энтомол. обозр., **45**, 1: 3—34.
- Cain A. J., 1954. Animal species and their evolution, London.
- Dobzhanski Th., 1937. Genetics and the origin of species. I-st. ed., N. Y.—1951. Genetics and the origin of species, 3-rd ed., N. Y.
- Jacob J., 1959. Cytological studies of Melaniidae with special reference to parthenogenesis and polyploidy, Madras.
- Li Ch C., 1955. Population genetics, Chicago.
- Mayr E., 1944. Systematics and the origin of species, New York.—1963. Animal species and evolution, Cambridge, Mass.
- Paraense W. L., 1956. A genetic approach to the systematics of planorbid molluscs, Evolution, **10**: 403—407.
- Paraense W. L. and Deslandes N., 1955. Reproductive isolation between *Australorbis glabratus* and *A. nigricans*, Mem. Inst. Oswaldo Cruz, **53**: 325—327.—1957. *Biomphalaria boissyi* synonyme probable de *Taphius nigricans*, Ann. parasitol. humaine et comparee **32**, 5: 482—490.—1957a. Observations of Afro-South American planorbid, Ann. Inst. Med. Trop. Lisbonne, **14**: 471—482.
- Petersen G. H., 1958. Disinction between *Cardium edule* L. and *Cardium lamarcki* Reeve, Nature, **181**, 4605: 356—357.—1958a. Notes on the growth and biology of the different *Cardium* species in Danish brackish water areas, Medd. Danmarks Fisk.—og havundersøgelser Ny Ser., **22**: 1—31.
- Schalie H. v. d. and Getz L. L., 1962. Reproductive isolation in the snails *Pomatiopsis lapidaria* and *P. cincinnatiensis*, Amer. Midl. and Naturalist, **68**: 189—191.
- Schalie H. v. d., Getz L. L. and Dazo B. C., 1962. Hybrids between American *Pomatiopsis* and oriental *Oncomelania* snails, Amer. J. Trop. Med. and Hyg., **11**: 418—420.

# PRACTICAL METHODS OF SYSTEMATICS AND THE PROBLEM OF SPECIES CRITERION

Ya. I. STAROBOGATOV

*Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)*

## Summary

When studying living organisms, systematic and phylogenetic (evolutionary) approaches are to be discerned which complement but not replace each other. This is conditioned by a certain controversy when applying each of these approaches to the given object.

The problem of the species criterion and practical methods of systematics belong fully to the field of systematics. Routine methods of systematics may be classified into three types: (1) revealing the hiatus between forms dwelling together, (2) analysis of the degree of difference and (3) analysis of the direction of variability. Methods of the first type only allow the objective verification of the species range. They are applicable but to amphimyctic organisms what suggests that the species in these organisms acquires a property in which it differs from units of other ranges. This property is absent in organisms devoid of amphimyxis, and in these the species is so conditionary as other taxonomic categories. This justifies attempts to formulate the notion «species» in amphimyctic organisms on the basis of inability of populations of the same species to coexist in the same place (under a series of limiting conditions).

---