

## Современные концепции вида и их основные критерии

Бонина Т.А.

Таким образом, в современной научной литературе обсуждаются и применяются в основном две концепции вида: *биологическая* (популяционная) и *морфологическая* (таксономическая или типологическая), в основе которых лежат два основных принципа в выделении видов: критерий репродуктивной изоляции (оценивающий степень их генетической обособленности) и морфологический (выявляющий различия между видами), соответственно. Процедура описания новых видов часто сопряжена с определенными сложностями, связанными как с неоднозначным соответствием критериев вида друг другу, так и с постепенностью и незавершенностью процесса видообразования. О критериях в выделении видов мы поговорим позже более подробно.

Справедливо, что «стандартом» вида являются некоторые свойства, общие для всех членов вида. Однако объединение организмов в группы на основании общих признаков зачастую приводит к ещё большей путанице, т.к. не любые общие признаки составляют типы таксонов. Систематики часто не в состоянии определить уровень (видовой, родовой и т. п.) общих признаков, даже если это не параллелизмы.

Таким образом, концепции формулируют критерии, позволяющие отличить вид от подвида или любой другой внутривидовой категории. Систематик, вооруженный опытом работы с тем или иным таксоном и арсеналом методов, начиная с анализа внешних признаков фенотипа и кончая методами кариологии и PCR - реакцией, улавливает очень тонкие различия сравниваемых объектов. Вопрос состоит в оценке статуса (ранга) наблюдаемых различий. Обе концепции пытаются решить этот вопрос, но каждая решает его по-своему.

Итак, обе концепции призваны решить один и тот же вопрос: какую систему популяций следует рассматривать в ранге самостоятельного вида и какую таковым считать ещё нельзя? В чем же отличие биологической концепции от типологической?

### *Биологическая концепция вида*

Биологическая концепция сформировалась в 30-х-60-х годах XX в. на основе синтетической теории эволюции и данных по структуре видов, главным образом, птиц, млекопитающих и насекомых. С наибольшей полнотой она разработана в книге Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» (1968). По мнению Э. Майра, предложившего биологическую концепцию, типологическая концепция «рассматривает виды как случайные совокупности особей, которые сообща обладают главными признаками типового экземпляра вида» и является «одним из главных препятствий для принятия не только эволюции, но и частных теорий эволюционного изменения».

Э.Майр (1968) сформулировал биологическую концепцию в виде трех основных положений:

- виды определяются не различиями, а обособленностью;
- виды состоят не из независимых особей, а из популяций;
- виды можно определить более адекватно, исходя из их отношения к популяциям других видов ("изоляция"), чем на основании взаимоотношения между особями в пределах одного вида. Решающим критерием является не плодовитость при скрещивании, а репродуктивная изоляция.

Часто обособленность понимается упрощенно, как нескрещиваемость разных видов или неспособность при таком скрещивании дать вполне жизнеспособное или вполне плодовитое потомство. В такой трактовке критерий нескрещиваемости выдвигали ещё трансформисты, о которых мы упоминали выше. Однако известно немало случаев межвидовой гибридизации, как в природе, так и в искусственных условиях. Такие случаи часто рассматривают как свидетельство несовершенства биологической концепции вида.

Между тем Э. Майр, один из основоположников этой концепции, не отрицал существование межвидовых гибридов. Поэтому под обособленностью в данном случае, прежде всего, имеется ввиду неспособность двух популяций разных видов слиться в одну за долгое время при отсутствии каких-либо внешних препятствий к скрещиванию. Следовательно, две популяции одного вида способны слиться в одну при отсутствии каких-либо внешних препятствий к скрещиванию. «Такая постановка вопроса позволяет считать обособленность как абсолютный критерий видового ранга у перекрестнооплодотворяющихся организмов. Ее, правда, не так-то легко выявить».

Именно эти положения подчеркивают принципиальные отличия биологической концепции вида от типологической. По типологической концепции виды непременно должны отличаться. Морфологическая концепция, которую в силу исторических причин часто путают с биологической (поскольку обе признают политипичность вида), лишь предлагает измерять эти различия, обращая внимание на внутривидовую изменчивость. В противоположность этому по биологической концепции различия могут быть даже много меньше, чем между разными популяциями одного вида.

Таким образом, в биологической концепции вид рассматривается как генетически закрытое репродуктивное сообщество в природе, не обменивающееся генами с другими видами. В отличие от вида, популяция является генетически открытым сообществом, хотя бы потенциально обменивающимися генами с другими популяциями того же вида.

Положительной стороной биологической концепции является ясная теоретическая база, хорошо разработанная в трудах Майра и других сторонников этой концепции. Установление наличия репродуктивной изоляции в природе означает самостоятельность вида. Выяснение видового статуса в сложных случаях

переносится из музеев в природу, так как механизмы изоляции многообразны и различны в разных таксонах.

Вместе с тем, биологическая концепция не универсальна и имеет ограничения. Биологическая концепция не применима к формам без полового процесса, не размножающихся половым путем. Виды, лишенные перекрестного оплодотворения теряют основное свойство вида - его обособленность, а вместе с этим и объективный критерий видового ранга.

Таким образом, за рамками концепции оказывается огромное множество видов прокариот, низших эукариот, а также некоторые специализированные формы высших эукариот – как среди животных, так и среди растений, вторично утративших половой процесс.

При бесполом размножении, самоопылении, партеногенезе, потомство одной особи в каждом поколении репродуктивно изолировано от потомства любой другой особи.

Этот же критерий вида неприемлем и для видов во времени, т.к. оценивать степень репродуктивной изоляции между популяциями разных поколений практически нереально. Поэтому биологическая концепция не применима в палеонтологии. Все ископаемые формы остаются за пределами биологической концепции вида. Для них предлагается использовать термины «хроноспециес» или «фратрия» как эквиваленты вида.

Современные высшие эукариоты с половым процессом составляют меньшую долю в сравнении с числом видов современных форм без полового процесса и вымершими видами всех таксонов. Вполне очевидно, что сфера приложения основного критерия биологической концепции вида достаточно ограничена.

Поскольку эта концепция неприменима к видам, разобщенным во времени, то в равной степени это касается и современных видов, размножающихся в разные сроки (если только в эксперименте мы не сможем совместить их сроки размножения или сохранить от одного периода размножения до другого жизнеспособные гаметы), и вымерших форм, разобщенных тем или иным интервалом геологического времени. В этих случаях приходится прибегать к типологическим подходам, считая, что если формы достаточно дивергировали морфологически, то велика вероятность, что они приобрели видовую обособленность.

### *Морфологическая концепция вида*

Морфологическая концепция вида сформировалась на базе типологической, точнее, уже на базе многомерного *политипического* вида, поэтому многие биологи её называют типологической. Однако она представляет собой значительный шаг вперед, по сравнению с этими концепциями.

Морфологическая концепция, как и практическая типологическая, основана на представлении о дискретности видов. Видовой ранг придается системам

популяций, отделенных так называемым хиатусом (разрывы в картине изменчивости, которые ограничивают биологические виды) от других сходных систем популяций других видов.

Данный подход с точки зрения различий фенотипа позволяет не ограничиваться изучением природы и степени изолирующих механизмов, и, тем самым, избежать ограничений, свойственных биологической концепции.

Важнейшее требование морфологической концепции состоит в адекватном выборе признаков, по которым устанавливается дискретность. Наличие или отсутствие хиатуса должно выявляться по полигенным признакам. Дело в том, что существуют различия, свойственные внутривидовой изменчивости и потому могут служить источником ошибок при определении видового статуса.

Прежде всего, это половой диморфизм - широко распространенное явление. Не зная о его существовании можно отнести к разным видам самца и самку одного вида. Мы уже упоминали о том, как Линней первоначально описал селезня и утку кряквы как разные виды.

Широко распространены дискретные морфы сбалансированного генетического полиморфизма, а также сезонные дискретные модификации.

Например, хорошо известна сезонная изменчивость у бабочек. Весенняя, более светлая модификация бабочки *Vanessa levana-proorsa*, вылупляющаяся из зимовавшей куколки и более яркая её модификация, выводящаяся летом из куколок при более высокой температуре, изначально были описаны как разные виды.

Ошибочно две морфы жуков-слоников - зеленая и серая - были описаны как виды. Позднее выяснилось, что обе морфы существуют в единой популяции, свободно скрещиваются, а их окраска расщепляется в потомстве как моногенный признак. Например, у двухточечной божьей коровки почти во всех популяциях встречаются чёрная форма с красными пятнами и красная форма с чёрными пятнами. У богомола существует зеленая и бурая морфы.

Источником ошибок могут служить дискретные различия стадий онтогенеза, особенно у неотеничных форм, обладающих личиночным размножением. Мексиканская амбистома и ее неотеническая личинка - аксолотль были описаны как разные виды

Таким образом, только полигенные признаки могут служить для надежного обоснования межвидовых различий. Однако, у близких видов многие подобные признаки демонстрируют непрерывную изменчивость. В результате, часто возникает необходимость перебора и сравнительного анализа целого ряда разных признаков для выявления различий сравниваемых систем популяций. За последние десятилетия в практику таксономии вошли кариологический анализ, иммунологический анализ, изучение полиморфизма белков, PCR реакция и ряд менее известных методов. Во многих случаях применение этих методов позволило различить близкие виды, которые при изучении традиционных для данного таксона признаков определялись как один вид. Ярким примером являются виды-двойники. Как правило, после того, как их научились различать,

при дальнейшем изучении выявляются и морфофизиологическое и экологическое своеобразие этих видов.

Дивергенция происходит по тем признакам, которые обеспечивают адаптацию каждой из форм к условиям их существования. Эти признаки всегда специфичны. Поскольку морфологическая концепция не запрещает изучения любых признаков, в том числе и изоляции, она более универсальна, чем биологическая. Эта концепция применяется и при полевых исследованиях и при работе с музейными коллекциями большинством биологов, имеющих дело с систематикой.

Таким образом, в современной теории вида сосуществуют две концепции: биологическая, имеющая ограниченное применение, но ясную теоретическую базу, и морфологическая (таксономическая), более универсальная, но не имеющая разработанного теоретического обоснования. В случаях первоописаний и (или) неразработанности систематики таксона, исследователи вынуждены пользоваться *практической типологической концепцией*.

Часто биологическую концепцию называют «концепцией скрещивающихся популяций», а морфологическую - «концепцией дискретности организации». Соответственно с позиций типологической концепции вид можно определить как "совокупность особей, тождественных по видовому признаку", тогда как с позиций биологической концепции виды определяют как "группы действительно или потенциально скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких же групп".

По мнению многих современных биологов, противопоставление морфологической и биологической концепций вида носит искусственный характер.

Поскольку репродуктивная изоляция между видами означает дискретность их генофондов, а дискретность генофондов служит причиной фенотипических различий, можно сказать, что морфологическая и биологическая концепции отличаются только аспектами рассмотрения дискретности.

Как правило, за словами «репродуктивная изоляция» скрывается очень большое число самых разнообразных отличающих признаков, и особенно хорошо это видно на примере видов-двойников. Цветут ли растения в разные сроки и не могут переопылиться, поют ли сверчки разные песенки и не могут встретиться, - все это можно описать различиями. Выделение видов-двойников идет полным ходом с использованием биометрических различий, особенностей в образе жизни, экологии, физиологии, поведения, цитологических и биохимических исследований, а теперь еще и молекулярных данных.

Вместе с тем универсальный критерий вида до сих пор не найден. Среди признаков вида нет ни одного, который можно было бы использовать как единственный, абсолютный видовой критерий.

Таким образом, в практике при определении и изучении вида часто приходится и оказывается необходимым использовать не один, а несколько

критериев, каждый из которых не определяет вид, но в совокупности и вместе помогают справиться с поставленной задачей.

Рассмотрим наиболее важные из этих критериев.

### *Критерии вида*

*Морфологический критерий* - один из важнейших, наиболее прост и удобен в практической работе. Широко используется со времен Рея и Линнея. Он определяет сходство внешнего и внутреннего строения особей данного вида и их отличия от представителей других видов. С его помощью легко определяются особи вида, которые не являются близкородственными. Но одни виды заметно отличаются друг от друга, другие мало. Для видов-двойников он практически бесполезен. Вопрос определения близких видов, внешне почти не различающихся, во многих случаях вырастает до сложной научной проблемы.

Известно много примеров видов, внешне сходных между собой и ранее считавшихся одним видом. Число таких видов растет, т.к. при более глубоком изучении и подключении других критериев многие виды разделяют на несколько. Так, раньше малярийным комаром называли фактически шесть видов, похожих внешне, но не скрещивающихся между собой и различающихся биологическими признаками яиц. Из них только один вид питается кровью человека и разносит малярию.

В то же время подвиды, так же как и виды, могут отличаться морфологически. Данный критерий и его ограничения мы рассматривали выше в связи с морфологической концепцией. Следовательно, морфологический критерий не является достаточным в целом ряде случаев. Критерий относительный и не может быть абсолютным показателем различия видов.

Например, в природе у животных широко распространен альбинизм, при котором в клетках отдельных особей в результате мутации нарушается синтез пигмента. Животные с такими мутациями имеют белую окраску. Глаза у них красные, потому что в радужной оболочке нет пигмента и сквозь нее просвечивают кровеносные сосуды. Несмотря на внешние отличия, такие особи, например белые вороны, мыши, ежи, тигры, относятся к своим видам, а не выделяются в самостоятельные виды. У животных (белый и бурый медведь) окраска шерсти – четкий морфологический критерий, но у большинства домашних животных окрас отражает индивидуальные различия. А сиамский окрас характерен для многих животных и т.д.

*Физиологический критерий* - физиологические процессы часто специфичны для каждого вида. Особи одного вида сходны по всем физиологическим процессам - питанию, дыханию, выделению, размножению, что лежит в основе физиологического критерия. Особенно важны отличия в физиологии размножения: в строении полового аппарата, в сроках размножения.

Но при этом наблюдается внутривидовая изменчивость по многим физиологическим показателям. В то же время процессы жизнедеятельности у разных видов часто протекают очень сходно. Это говорит об относительности физиологического критерия.

*Молекулярно-биологический и цитогенетический критерии.* Развитие генетических представлений позволило широко ввести в практику определения видов цитогенетические и молекулярно-биологические критерии. Каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом — кариотип, характеризующийся определенным числом хромосом, их формой, размерами и строением. Использование цитогенетического критерия позволяет надежно различать виды, почти не отличающиеся по морфологическим признакам. Так, анализ хромосомного набора позволил разделить прежде воспринимавшийся как единый вид полевки обыкновенной на 4 вида: обыкновенная полевка — 46 хромосом, восточноевропейская — 54 хромосомы, киргизская - 54 хромосомы, но иной морфологии, чем у восточноевропейской полевки, и закаспийская - 52 хромосомы. Например, два вида черных крыс: у одного вида в кариотипе 38 хромосом, у другого — 42, но внешне абсолютно сходны.

Биохимический критерий основан на сравнении органических макромолекул у различных видов, в первую очередь сравнении ДНК и белков. По сходству в строении ДНК и белков можно с достаточной вероятностью показать, насколько близкими родственниками являются те или иные виды.

Разработаны методы, значительно увеличивающие возможности четкого определения молекулярно-биологических критериев вида. К их числу относятся сравнение последовательностей ДНК, сравнение структур однотипных молекул белков как физико-химическими, так и иммунологическими методами. Успешно применяется метод разграничения близких видов путём постановки специфических иммунологических реакций и метод электрофореза белков сыворотки крови.

Несмотря на большие разрешающие возможности, цитогенетические и молекулярно-биологические критерии также не являются абсолютными. Встречаются случаи, когда относительно далекие виды (например, почти все представители семейства кошачьих) имеют одинаковые кариотипы.

В геноме человека, животных и растений обнаружены чрезвычайно изменчивые повторенные последовательности ДНК, которые могут быть разными даже у родных братьев. Эти последовательности оказались незаменимыми в криминалистике для идентификации личности (геномная дактилоскопия), но малопригодными для различения видов.

*Географический критерий.* Географическое распространение вида — важный показатель, отражающий закономерности и особенности взаимоотношений с внешней средой исследуемой группы организмов и позволяющий уточнить историю происхождения видов.

Данный критерий свидетельствует о географической изоляции вида и выражается обычно в наличии четкого видового ареала. Эндемизм – следствие географической изоляции. Многие виды имеют свойственный только им ареал распространения. Белый медведь заселяет Арктику, бурый – лесо-таежную зону. Пингвины обитают только в Антарктиде.

Но нельзя считать универсальным и географический критерий, так как ареалы многих видов в природе совпадают или часто перекрываются, поэтому этот критерий не может быть решающим. Кроме того, существуют виды-космополиты, которые распространены повсеместно и не имеют четко ограниченного ареала (некоторые виды сорных растений, комаров, мышей). Ареалы некоторых быстро расселяющихся видов, таких, как домовая муха, изменяются. У многих перелетных птиц различаются ареалы гнездовой и зимовки. Есть виды, для которых географическая определенность отсутствует и зависит от антропогенного фактора – домовая муха, городской воробей.

*Экологический критерий.* Характерный признак вида – экологическая определенность на основе принципа экологического исключения у близкородственных видов. Данный критерий, как правило, свидетельствует об экологической изоляции близкородственных видов и выражается в наличии специфического размещения внутри одного географического ареала.

Два близких вида живут рядом, но происходит пространственное или временное разделение, в результате чего каждый занимает свою экологическую нишу. Пример – некоторые виды малиновки в хвойных лесах – одни кормятся на внешних, а другие на внутренних ветвях деревьев.

Однако и этот критерий далеко не всегда достаточен для решения вопроса о видовой принадлежности. Несколько видов могут занимать очень сходные экологические ниши, а внутри вида часто обнаруживается изменчивость по экологическим предпочтениям – экологические расы.

Таким образом, экологический критерий не является универсальным, так как в пределах одного ареала многие виды обитают в разных природных условиях. Так, многие растения (например, пырей ползучий, одуванчик) могут жить и в лесу, и на пойменных лугах.

Часто географический и экологический критерии объединяют в один – эколого-географический.

*Репродуктивный критерий.* Многие ученые считают этот критерий основным, характеризующим вид как универсальную форму существования на Земле. Данный критерий, как уже упоминалось выше, является решающим согласно биологической концепции вида.

Действительно, наиболее существенной характеристикой вида является то, что он представляет собой генетически единую систему. Особи разных популяций одного вида могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Вследствие этого гены могут распространяться из одной популяции вида в другую, образовывать новые комбинации. Но они не могут перейти из одного вида в

другой из-за обособленности видов друг от друга барьерами репродуктивной изоляции.

Даже при межвидовой гибридизации виды остаются генетически самостоятельными системами. Можно сказать, что виды не генетически закрытые системы, а генетически устойчивые системы.

Но генетический критерий неприменим для распознавания видов у организмов с бесполом размножением. Поэтому он не абсолютен. Как уже отмечалось выше, данный критерий практически бесполезен при исследовании музейных экспонатов и не всегда применим в полевых условиях, например при географической изоляции исследуемых популяций.

Итак, каждый критерий в отдельности недостаточен для определения вида, но в совокупности они позволяют выяснить видовую принадлежность живого организма.

### *Виды у организмов, не размножающихся половым путём*

Принципиальные трудности возникают при установлении понятия вида у облигатно агамных (бесполох), партеногенетических и самооплодотворяющихся форм. Эти формы встречаются в основном среди низших растений и микроорганизмов.

Как уже отмечалось выше, к формам без полового процесса нельзя применить репродуктивный критерий, поэтому они выходят за рамки биологической концепции вида.

Логически это приводит к утверждению, высказанному многими сторонниками биологической концепции, о том, что у таких организмов видов нет, или они номинальны, то есть могут выделяться в целях практической систематики.

Концепция биологического вида в таких случаях, очевидно, оказывается несостоятельной точно так же, как и любая другая практическая концепция таксономического вида, поскольку вариации образуют более или менее непрерывную сеть, не подразделенную на чётко выраженные таксономические единицы. У агамных видов потока генов нет, а внутривидовая изменчивость по полигенным признакам непрерывна.

Хотя у данных видов и теряется объективный критерий видового ранга (которым, впрочем, и у некоторых амфимиктических видов воспользоваться не так-то просто), тем не менее, сохраняется возможность изучить экологическую и биогеографическую определенность вида и, сравнив по этим особенностям с амфимиктическими видами (если это возможно), делать выводы о ранге. Таким образом, вопрос о ранге во многих случаях может быть решен.

В этих случаях видом можно условно назвать группы сходных клонов или линий, обладающих большим морфо-физиологическим сходством, занимающих определённый ареал, находящихся в сходных взаимоотношениях со средой

обитания и связанных общностью эволюционной судьбы. Общность определяется однообразием их генотипа.

Применение генетических, цитологических, а также молекулярно-биологических методов исследования к простейшим показало не только таксономическую неоднородность этих групп, но и резко увеличило число признаваемых классическими систематиками видов.

Как уже отмечалось выше, достаточно трудно сравнивать современные виды с ископаемыми. В палеонтологии на первое место выступают смена форм и изменение видов во времени в последовательных отложениях. При разграничении форм используют практически морфологические и реконструкционно-биологические критерии. Сравнение же одновременно существовавших форм в пространстве, как это делается для ныне живущих организмов, т. е. в неонтологии, в палеонтологии затруднено неполнотой ископаемого материала. В связи с этим для обозначения понятия, эквивалентного виду в палеонтологии, советским зоологом В. Г. Гептнером (1958) предложен термин фратрия (из Древней Греции – сообщество родов).

Вопросы для повторения:

1. Каковы основные положения биологической и морфологической концепций вида?
2. Охарактеризуйте критерии вида.
3. Почему нельзя определить принадлежность особи к тому или иному виду по одному критерию?
4. В чем проявляется относительность критериев вида?
5. В чём трудность выделения видов у форм, не размножающихся половым путём?

Задание: заполните таблицу «Критерии вида»

Критерий	Характеристика критерия	Примеры