

УДК 569.73

© 1994 г. К. Г. МИХАЙЛОВ

О ПОНЯТИИ СЕМАФОРОНТА В ТИПОЛОГИИ

В контексте типологического и биологического подходов в систематике даны определения семафоронта и близких понятий: альфа-, бета-, меро- и таксосемафоронта, а также биологической целостности таксона. Биологической целостностью таксона названы: 1) потенциальная способность составляющих его особей к спариванию, обмену генами, 2) объединенность колониальными, семейными отношениями, 3) единство «крови», обеспечивающее возникновение в каждом поколении близких норм реакции. Семафоронт — это элемент морфопроцесса (альфа-семафоронт) или потока морфопроцессов (бета-семафоронт), который на данном уровне морфологической генеральности рассмотрения считается неизменным. Меросемафоронт — совокупность меронов, т. е. архетип семафоронта, таксосемафоронт — совокупность особей (элементов), выделенных по меросемафоронту.

Понятие семафоронта, введенное в обиход основателем «филогенетической систематики» Хеннигом (Hennig, 1966), не прижилось в кладизме и было подхвачено систематиками типологического направления (Чебанов, 1984; Любарский, 1991). Определение этого понятия, данное Хеннигом, нуждается в пояснениях. Кроме того, некоторые авторы употребляют понятия меро- и таксосемафоронта, из которых определено только первое (Чебанов, 1984, § 93), да и то в малодоступной работе, которая распространяется в машинописных копиях.

Цель настоящей заметки — переопределение всех трех понятий и соотнесение их с другими терминами типологии.

В теоретической морфологии организм принято трактовать как морфопроцесс (Беклемишев, 1994), признаки которого с той или иной скоростью постоянно изменяются во времени. Понятие морфопроцесса приложимо только к индивидуальному развитию; для генеалогической последовательности особей (точнее, норм реакции) того или иного вида лучше использовать термин «потока морфопроцессов» (синоним: филокреод). Динамикой морфопроцесса можно пренебречь, когда имеешь дело с взрослыми, дефинитивными (и, как правило, экви-финальными) стадиями развития. Но личинки подчас резко отличаются от взрослых особей, не говоря уже о проявлениях полового диморфизма, кастового и множества других видов полиморфизма, которые с трудом вписываются даже в понятие морфопроцесса, расширяя его до понятия потока морфопроцессов.

Систематику приходится иметь дело с признаками определенной стадии развития, касты или пола, с временным срезом морфопроцесса. «Мы не можем работать с элементами, которые изменяются во времени» (Hennig, 1966, р. 65). Статический, не изменяющийся элемент назван Хеннигом семафоронтом, или носителем признака (там же). Семафоронт соответствует особи (морфопроцессу) в течение такого промежутка времени, когда она может считаться неизменившейся. Между половозрелыми особями существуют «токогенетические» отношения, т. е. потенциальная возможность к спариванию и обмену генами. «Все „носители признаков“, которые жили когда-либо — упорядоченные онтогенетическими и токогенетическими отношениями, которые связывают их — выступают в форме постоянного потока, который простирается от начала истории жизни до настоящего [времени]» (там же). Правильнее было бы сказать о потоке морфопроцессов,

т. е. потоке потока семафоронтов. Иначе слова Хеннига могут быть истолкованы как отождествление семафоронта с организмом.

Неудивительно, что в кладистической систематике сформулированное таким образом (да еще недостаточно четко) понятие семафоронта прижиться не могло. Выбор, т. е. предварительное взвешивание признаков, не формализовано (и не может быть формализовано — Любарский, 1991) и, как правило, игнорируется в кладистической процедуре. Поэтому всякий термин, «усложняющий» понятие признака, особы становится излишним. А понятие семафоронта предполагает выбор признаков между отдельными стадиями, фазами развития, кастами или полами одного и того же таксона, т. е. явное предварительное взвешивание. Полное отсутствие интереса кладистов к семафоронту совершенно ясно из краткого обзора, приведенного Клюге (Kluge, 1988). Некоторые авторы просто считают семафоронт хенниговской метафорой организма — носителя признаков (Песенко, 1989).

Типологическое направление систематики переносит основное внимание с материального, генеалогического, филогенетического (как правило, не наблюдаемого в течение сколько-нибудь длительного промежутка времени, а гипотетического) на идеальный ряд форм (наблюдаемый умозрительно), являющийся воплощением потенциального архетипа. Под архетипом здесь подразумевается не статический (план строения), а динамический архетип, т. е. закон изменения формы в понимании И. В. Гете и Б. С. Кузина. В этом контексте понятие семафоронта вполне уместно, поскольку процедура морфологического взвешивания признаков — одна из важнейших в типологии и тяготеющей к ней традиционной таксономии.

Представление организма как морфопроцесса предполагает в первую очередь прямое «наследование» стадий в пределах индивидуального онтогенеза. Однако самец и самка, касты колониальных животных, как правило, не связаны прямо (онтогенетически), но лишь «токогенетически» и шире — в рамках биологической целостности таксона. Биологической целостностью таксона назовем, во-первых, потенциальную способность составляющих его особей к спариванию, обмену генами, во-вторых, объединенность колониальными, семейными отношениями, в-третьих, единство «крови», обеспечивающее возникновение в каждом поколении примерно одной и той же нормы реакции, независимо от степени проявления полиморфизма (вне нашего рассмотрения остается проблема соотношения генетического и эпигенетического аспектов эволюции: см., например, Раутиан, 1993). Заметим, что первые две части определения работают только на таксономическом уровне вида, а понятие «единства крови» предполагает монофилетическую концепцию таксона (проблема соотношения пара- и монофилии находится вне рамок данной работы). Понятие биологической целостности таксона, по определению, не включает в явном виде морфологии, т. е. признаков, с которыми традиционно работают систематики. Реально, в неявном виде, изучение способности особей к спариванию предполагает исследование механизмов репродуктивной изоляции, в том числе и строения копулятивных органов. Изучение единства крови реально в подавляющем большинстве случаев состоит в исследовании норм реакции по различным признакам. Такова практика любого сторонника биологической концепции вида.

Следует честно признать, что понятие биологической целостности ограничено в своем применении видами с половым размножением (см., например, Грант, 1991). Однако, если в настоящее время у апомиктических и подобных им форм обмен генами и не наблюдается, всегда возможна апелляция к такому обмену в прошлом. Существуют и другие, столь же неубедительные оговорки (Майр, 1968).

Проблема полиморфизма достаточно сложна как для биологической (даже для генетиков — Креславский, 1993), так и для типологической концепций, хотя любые морфы могут быть истолкованы теоретически как проявления единого архетипа (точнее, потока морфопроцессов). Очевидно, понятия биологической целостности таксона и единства его архетипа совпадают по содержанию, различаясь

лишь аспектом рассмотрения объекта,— соответственно «генетическим» (плюс генеалогическим) и морфологическим. Все приведенные выше рассуждения использованы в первую очередь для уровня вида, но они также вполне применимы и к любым высшим категориям, хотя там работает уже не «биологическая», а «архетипическая» концепция.

Дадим понятию семафоронта определение и укажем некоторые из его существенных признаков.

Семафоронт — элемент морфопроцесса (стадия онтогенеза) или потока морфопроцессов (пол, фаза, каста и т. д.), который на данном уровне морфологической общности, или генеральности (см. Nelson, Platnick, 1981; Павлинов, 1989, 1990; Любарский, 1991) рассмотрения считается неизменным. Совершенно неубедительно утверждение А. Б. Шатрова (1993) о неприменимости понятия семафоронта к онтогенезу, так как «стабильность признака на протяжении стадии относительна» (там же, с. 442). Мы полагаем признак постоянным исходя из уровня генеральности его рассмотрения. Абсолютно неизменным признак является лишь в бесконечно малый момент времени.

Как правило, под элементом потока морфопроцессов также подразумевают лишь некоторую часть онтогенеза, т. е. элемент морфопроцесса данной отдельной морфы. Например, половые признаки самца и самки окончательно проявляются только на финальной стадии развития, особенно у животных со сложным жизненным циклом. Таким образом, вторая половина определения семафоронта кажется излишней, но она отражает практику работы систематика. Действительно, определительным таблицам принято давать заглавия типа «ключ для определения самцов рода такого-то», а не «ключ для определения половозрелых (или: наиболее эквифинальной стадии развития) самцов».

Семафоронты могут быть объединены единым онтогенезом (морфопроцессом), половыми или семейными отношениями (половой диморфизм, кастовый полиморфизм), либо другими способами в рамках единого архетипа («потока», по В. Хеннигу). Назовем альфа-семафоронтом семафоронт как элемент морфопроцесса и бета-семафоронтом семафоронт как элемент полиморфизма или потока морфопроцессов. «Ключ для определения личинок» имеет дело с альфа-, а «ключ для определения самцов» — с бета-семафоронтом.

Любой семафоронт данного таксона потенциально заложен в архетеипе последнего и может быть актуализирован в определенном генетическом (и эпигенетическом) контексте. Один из критериев единства архетипа (который, как правило, ненаблюдаем) — биологическая целостность таксона, определяемая морфологически, биологически и онтогенетически. Однако область применения понятия биологической целостности таксона уже, чем то же для архетипа. Для таксономической работы удобны семафоронты наиболее эквифинальных стадий развития (Любарский, 1991).

Типологическое рассмотрение любой группы явлений предполагает выделение мерономического и таксономического аспектов, соответствующих содержанию и объему понятия. Понятие семафоронта делится при этом на понятия меро- и таксосемафоронта. «Меросемафоронт — архетип особей, гомологичных как временные части индивидов» (Чебанов, 1984, § 93). Под индивидом С. В. Чебанов нетрадиционно понимает временную последовательность особей (там же). Хотя и такое широкое определение недостаточно акцентировано: может показаться, что оно не охватывает кастовые морфы общественных насекомых, которые не наследуются непосредственно; термит-солдат не порождает другого солдата, рабочий муравей — другого рабочего. Наследуется норма реакции, а не конкретный морфотип. Очевидно, понятие индивида у С. В. Чебанова очень близко к понятию «постоянного потока семафоронтов» В. Хеннига.

Будем считать, что архетип определен для всего морфопроцесса или всего потока морфопроцессов. Таким образом, меросемафоронт — совокупность меронов, т. е. архетип семафоронта (неполный архетип морфопроцесса или таксона). Таксосемафоронт — совокупность особей (элементов), выделяемых по меросе-

мафоронту, другими словами, неполная таксономическая группировка. Случаи совпадения таксосемафоронта и таксона мыслимы для однополых организмов без выраженного жизненного цикла. В качестве примера такого организма наиболее подошла бы амеба, если отвлечься от факультативной стадии цисты. Автор был бы благодарен за другие конкретные примеры.

Как работает понятие семафоронта в реальной таксономии? В роде *Clubiona* (семейство пауков-мешкопрядов Clubionidae) признаки гениталий самцов и гениталей самок выделяют ряд настоящих таксосемафоронтов («бета-таксосемафоронтов»), которые попарно совпадают как части одних и тех же полных таксономических группировок (подродов, групп видов). Другими словами, группировки, выделяемые отдельно по признакам самцов и признакам самок, совпадают по объему. В данном случае можно говорить о сопряженности признаков самцов и самок как критерии выделения таксономических группировок одного морфологического уровня (Михайлов, 1994). Во многих других внутриродовых группировках пауков такие таксосемафоронты не совпадают (например, род *Micaria* в семействе Gnaphosidae) или совпадают частично, охватывая далеко не все виды данного рода (например, *Lepthyphantes* в Linyphiidae), и тогда выделение групп видов носит подчеркнуто искусственный характер — для удобства работы с таксонами большого объема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В. Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press, [1928] 1994. 250 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Креславский А. Г. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций//Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. Вып. 6. С. 645—658.
- Любарский Г. Ю. Объективизация категории таксономического ранга//Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. Вып. 5. С. 613—616.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Михайлов К. Г. Выделение внутриродовых группировок у пауков рода *Clubiona* (Aranei, Clubionidae): типологическая процедура//Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 10.
- Павлинов И. Я. Методы кладистики. М.: Изд-во МГУ, 1989. 118 с.
- Павлинов И. Я. Кладистический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1990. 160 с.
- Песенко Ю. А. Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы//Принципы и методы зоол. систематики//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 8—119.
- Раутшан А. С. О природе генотипа и наследственности//Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. Вып. 2. С. 131—148.
- Чебанов С. В. Представления о форме в естествознании и основания общей морфологии//Organilise vormi teoria. Tartu: Изд-во АН ЭССР, 1984. Р. 25—41.
- Шатров А. Б. Индивидуальное развитие и особенности его дифференциации у членистоногих//Энтомол. обозрение. 1993. Т. 72. Вып. 2. С. 441—455.
- Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana; Chicago; London: Univ. of Illinois Press, 1966. 263 p.
- Kluge A. G. The characteristics of ontogeny//Ed. Humphries C. J. Ontogeny and systematics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1988. P. 57—81.
- Nelson G., Platnick N. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 567 p.

Зоологический музей МГУ,
103009 Москва, ул. Герцена, 6

Поступила в редакцию
1.III.1994

ON THE NOTION OF SEMAPHORONT IN TYPOLOGY

K. G. MIKHAILOV

Zoological Museum, Moscow M. V. Lomonosov University, ul. Herzena 6, 103009 Moscow

Definitions of the semaphoront, along with its restricted interpretations (alpha-, beta-, mero-, and taxosemaphoront), are given in the framework of typological and biological approaches in taxonomy. Biological integrity of a taxon is determined by 1) potential ability of its organisms to produce fertile offspring, 2) colonial and family relations, and 3) «blood unity» granting appearance of similar reaction norms in successive generations. Semaphoront is such an element of a morphoprocess (alpha-semaphoront) or of a chain of several morphoprocesses chain (beta-semaphoront) that remains unchangeable at given level of morphological generality. Merosemaphoront consists of all merons thus constituting archetype of the semaphoront. Taxosemaphoront is totality of individuals (elements) sharing the same merosemaphoront.