

РЕАЛЬНОСТЬ И ОТНОСИТЕЛЬНОСТЬ ВИДОВ

В.Г. Маликов¹, Ф.Н. Голенищев²

Зоологический институт Российской академии наук; ¹malikovzin@mail.ru, ²f_gol@mail.ru

Ни одна из известных видовых концепций не выдерживает тестирование на универсальность применительно к наблюдаемому пространственно-временному разнообразию форм жизни и их взаимодействий. Причина тому, на наш взгляд, кроется в противоречии между феноменологическим и методологическим аспектом современной эйдологии (науки о виде), оптимизированный подход к снятию которого обсуждается в предлагаемой статье. Концептуальной основой предлагаемого подхода к проблеме вида служит априорное положение о естественной типологии и, соответственно, таксономии как достаточно соответствующей объективной реальности в рамках поставленных познавательных целей и задач. Такая мировоззренческая ориентация предполагает привязку категории вида к объективной реальности. Соответствующий категории вида объект множественной природы рассматривается в свете системной концепции формообразования как элементарный (не подразделяемый на младшие составляющие) исторически уникальный таксон, типологическая неповторимость которого принципиально отличает его от экологической расы. Монофилия вида понимается как его происхождение от единственного вида-предка, при этом допускается принципиальная возможность одновременного формирования нового вида на основе разных изолированных конспецифических популяций под воздействием однотипных формообразующих факторов. Эффект таксономически периферийных форм связан с такой детализацией рассмотрения внутривидового разнообразия, результаты которого не полностью соответствуют типологическому видовому эталону. Присвоение видового статуса таксономически периферийным формам предлагается считать нецелесообразным.

REALITY AND RELATIVITY OF SPECIES

V.G. Malikov¹, F.N. Golenishchev²

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences; ¹malikovzin@mail.ru, ²f_gol@mail.ru

Since the times of Aristotle, the species problem has been canalized by two polar points of view. According to one of them, species concept

describes an absolutely real and empirically testable phenomenon. According to another, “species” is no more than a conditional notion, which is convenient for the formalization of biodiversity.

The choice in favor of real or conditional status of biological species is the cornerstone of the species problem. In the context adopted here, conditional means a globally false thing, but convenient to operate with as a real one at the local level. From our point of view, one should abandon the two mutually exclusive notions of absolutely real, or, to the contrary, absolutely conditional typological discreteness of species in favor of understanding of its relativity.

A kind of the systemic concept of species is outlined in the present article. It is based on acknowledging an idea that recognition of species taxa, in order to be most adequate to real phenomenology, should be justified consistently by an adequate speciation model. According to this concept, a “good” species represents a discrete morphological and adaptive type. Morphologically indistinguishable but indisputably distinct species differ discretely from each other in a variety of non-morphological characters. Unlike species proper, species-like forms seem to be intraspecific morpho-ecological races or geographic morphs capable of emerging in parallel and iteratively within the species mega-population.

All “indisputably” separate species are reproductively isolated from each other, and their interspecific genetic distances estimated by conventional markers are significantly greater than intraspecific ones. However, thorough study of particular cases shows that there is a continuum of situations, in which various degrees of species vs. subspecies statuses of the forms distinguished by various markers can be observed.

Methodological principles of the species taxonomy, which can be suggested within the framework of the concept outlined here, are as follows:

1. Species should be considered as the lowest-level taxonomic category.
2. It is not correct to consider taxonomically problematic forms as distinct species only on the basis of the species-level genetic distances, especially if the latter were based on a single or few mitochondrial gene markers.
3. The reproductive isolation between the forms can be considered as an indicator of their specific rank only if it is caused by an irreversible divergence of their genomes.
4. The data on phylogeographic break not supported by other evidence of interspecific differentiation are not sufficient for acknowledging species distinctiveness.
5. No one discrete morpho-ecological element of biodiversity can be considered as a species-rank taxon if it is independently (repeatedly, iteratively) reproducible within the range of a parental species.
6. Any adaptive difference between two forms should not be taken as an evidence of truly interspecific divergence between them until it is proved that they do not fit into the range of intraspecific ecological plasticity.

1. Введение

Изучение разнообразия окружающего мира и, в частности, биоразнообразия немислимо без типологии — выделения объектов множественной природы по принципу *существенного* сходства их составляющих. Сам объект множественной природы может быть сложносоставным, т. е. объединяющим объекты множественной природы более низкого типологического ранга или базовым (элементарным), т. е. представленным типологически не подразделяемой генеральной совокупностью единичных экземпляров.

Типология неживого практически беспроблемна. Её базовые объекты множественной природы представлены идентично «растиражированными» единичными экземплярами, или/и разными комбинациями «стандартных» составляющих, например, разными изотопами одного и того же атома или разными вариантами кристаллической решётки одного и того же вещества. Действительно, никто не станет сомневаться в реальности электрона как объекта множественной природы, т. е. как «*вида*» частиц, типологически дискретно отграниченного от всех других видов элементарных «кирпичиков» материи. При этом в неживом веществе любые типологически интерпретируемые варианты не уникальны, т. е. при определённых условиях независимо воспроизводимы в пространственно-временном континууме. Что касается живой природы, то в ней принципиально не может быть абсолютно идентичных организмов и, соответственно, процессов их становления, даже если речь идёт об однойцовых близнецах. В связи с этим таксономия как типологическое выделение живых объектов множественной природы (Maug, 1970) неизбежно имеет достаточный груз проблем.

Тернии таксономии начинаются с вопроса о реальности биологического вида, проблема которого к настоящему времени кажется практически неисчерпаемой. Дискуссия по вопросу о реальности чего бы то ни было имеет смысл только когда её участники придерживаются одного и того же концептуального поля (познавательной ситуации). Последняя, применительно к биологическому виду, заключается в представлении о наличии объективной реальности и организованной сознанием её картины.

Дело в том, что, во-первых, систематики на практике никогда не выходят за рамки такой познавательной ситуации, и, во-вторых, на сегодняшний день мы не видим оснований для рассмотрения проблемы вида с каких-либо иных широко известных позиций современной философии. К примеру, философ-концептуалист У. Куайн (2000), как нам представляется, признает объективную реальность только единичных объектов, а не их типологически выделяемых объединений. Я. Икскуль (Uexküll, 1926) противопоставляет объективной реальности её организованную психикой картину как исключительно «реальность для себя»; между тем, последнее положение по сути мало чем отличается от представлений И. Канта о реальности, отраженной в сознании, и о независимой от сознания «вещи в себе».

Вместе с тем, даже если не признавать объективную реальность типологически выделяемых объектов множественной природы и рассматривать таксономическое разнообразие только как «реальность для себя», то это ещё не значит, что организованная сознанием типология не способна в определенной степени, отражать свойства объективной реальности. Именно такую типологию и, соответственно, таксономию следует считать естествен-

ной в рамках вышеупомянутой познавательной ситуации, которой придерживается видовая систематика.

Вместе с тем, ни одна из известных видовых концепций не выдерживает тестирование на универсальность применительно к реальному пространственно-временному разнообразию форм жизни и их взаимодействий. Прежде всего, полезно вспомнить, что по представлениям таких классиков эволюционного градуализма как Ч. Дарвин (1986) и Ж.Б. Ламарк (Ламарк, 1911), видовых границ во времени нет, а рецентная дискретность видов объясняется лишь нынешним дефицитом промежуточных форм. Тем не менее, даже в случае отказа от классического градуализма, проблема пространственно-временной дискретности видовой категории в контексте её противопоставления внутривидовым остаётся в силе. Существует мнение, что подобное положение вещей вполне естественно и, более того, практически непреодолимо (Павлинов, 2009).

Нескончаемая дискуссия по проблеме вида, похоже, утрачивает перспективу теоретического прогресса и поэтому может всё более раздражать непосредственно не вовлечённых в неё биологов. На наш взгляд, эта проблема зашла в тупик по той причине, что весь диапазон представлений о виде в рамках вышеупомянутой познавательной ситуации от Аристотеля до наших дней в действительности не выходит за пределы двух полярных доктрин. В свете первой, видовая категория *абсолютно* соответствует объективно реальной пространственно-временной дискретной структурированности биоразнообразия. Согласно второй, эта категория, будучи исключительно условной, служит всего лишь для удобной формализации рецентного биоразнообразия.

Мы, в свою очередь, считаем, что в основе проблемы вида лежит противоречие между её феноменологическим и методологическим аспектами. Далее мы попытаемся аргументировано изложить нашу точку зрения.

2. Феноменология бесспорной и сомнительной видовой дифференциации

Все «классические» виды дискретно дифференцированы по морфологическим признакам, пригодным для определительных ключей. При этом показано, что каждый из них занимает свою экологическую нишу. Виды «похуже», но всё ещё явные, плохо или вовсе неразличимы по морфологическим ключам, однако дискретны по целому ряду неморфологических признаков и имеют несовпадающие экологические ниши, что явственно проявляется при их симпатрии.

Вместе с тем, некоторые формы разнообразия, морфо-экологическая дифференциация которых вполне соответствуют видовой, на поверку оказываются экологическими расами или же географическими морфами, способными многократно и независимо формироваться в пределах ареала вида. Конкретными тому примерами могут служить волосая и платяная вошь (Балашов, Дайтер, 1973), результаты экспериментальной пересадки на нетипичного хозяина у тлей (Шапошников, 1966), экологические расы рыб и, по всей видимости, эффект так называемого «мгновенного» формообразования у интродуцированных видов (Orr, Smith, 1998; Jeffery, 2009).

При не слишком детализированном рассмотрении биоразнообразия, как бы «крупным планом», генофонды «бесспорных» видов не смешиваются. Эта генетическая обособленность видов мо-

жет тестироваться экспериментальной гибридизацией, а в случае парапатрии — наличием «филогеографического разрыва» по видоспецифическим генным или/и фенотипическим маркерам. Однако более детальное рассмотрение генетико-репродуктивного аспекта видовой проблематики показывает следующее.

1. Некоторые «общепризнанные» виды, (например, плотва и линец, красная и рыжая полёвки, суслики рода *Spermophilus* и др.) при определённых условиях способны чуть ли ни к массовой гибридизации с последующим восстановлением, по крайней мере, одного из исходных видовых состояний путём возвратных скрещиваний (Яковлев, Слынько, 1998; Ермаков и др., 2002; Потапов и др., 2007; Абрамсон и др., 2009).

2. Филогеографический разрыв, в особенности по единственному генному маркеру, может сочетаться с совершенно свободным генетическим обменом через соответствующую пограничную зону, как было показано на примере зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides* (Irwin, 2002).

3. Границы гибридной зоны по разным генным маркерам могут не совпадать, как, например, у хромосомных форм «*arvalis*» и «*obscurus*» обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (Лавренченко и др., 2009).

4. Значительная, хотя и неполная репродуктивная изоляция кариотипически и морфо-экологически слабо дифференцированных форм может выявляться в экспериментах по размножению гибридного поколения F1, примером чему среди полёвок могут служить, популяции *M. arvalis* из Закавказья и внутренних областей ареала (Кулиев, 2012 и др.), а также малоазийская *M. hartingi lydius* и европейская *M. hartingi stranjensis* формы полёвок (Zorenko et al., in press).

5. Морфо-экологические отличия в диапазоне обычной внутривидовой географической изменчивости сочетается с кариотипической дифференциацией и частичной пост-зиготической репродуктивной изоляцией соответствующих форм за счёт стерильности гибридных самцов F1, как, например, у мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Мейер, Маликов, 2000).

б. Разнохромосомные формы, дифференцированные в диапазоне внутривидовой морфо-экологической изменчивости, могут свободно производить фертильные гибриды обоих полов, как было показано на примере некоторых представителей рода *Calomyscus* (Мейер и др., 1996; Мейер, Маликов, 2000).

В большинстве случаев молекулярно-генетические дистанции между «беспорными» видами на порядок превышают таковые между сколь угодно географически удалёнными друг от друга внутривидовыми формами. Вместе с тем отмечаются и иные соотношения.

1. В составе некоторых видов известны географические популяции, которые по крайней мере по некоторым генетическим маркерам обособлены от всех остальных на дистанцию межвидового порядка, как например, у некоторых представителей полёвок рода *Chionomys* (Yannic et al., 2012; Банникова и др., 2013).

2. Отдельные популяции, многоаспектно дифференцированные на внутривидовом уровне, по отдельным генетическим маркерам попадают в один кластер с другим видом (гемиплазия) (Avisе, Robinson, 2008). Это, в частности, было продемонстрировано для некоторых полёвок подрода *Sumeriomys* (Абрамсон и др., 2011; Голенищев, Маликов, 2011).

Всё вышеперечисленное относится к феноменологии, непосредственно выявляемой с использованием современных

методик комплексного таксономического анализа. Вышеперечисленная и наподобие ей детализированная информация о видовом разнообразии явно свидетельствует о необходимости методологической ревизии видовой систематики.

3. Методологический подход к проблемным объектам видовой систематики

Естественное, т. е. максимально адекватное реальной феноменологии выделение видов, прежде всего, должно быть непротиворечиво обосновано соответствующей моделью формообразования. Мы рассматриваем фрагменты структуры биоразнообразия, выделяемые в соответствии с таксономической категорией вида в свете представлений о пространственно-временной системности биологических объектов. Ниже перечислены основные положения системной концепции формо- и, в частности, видообразования.

1. Любой живой объект — это устойчивая в определённом диапазоне внешних условий система отношений фенома и генома (Шишкин, 1988), для краткости называемая нами «феногеномом».

2. Объект множественной природы, типологически соответствующий универсальной категории «вид», характеризуется элементарным (т. е. по объективным показателям типологически не подразделяемым) и исторически уникальным вариантом взаимоотношений фенома и генома (Маликов, Голенищев, 2009).

3. В основе морфо-экологически выраженного видообразования лежит иницируемый стрессом переход феногенома предковой популяции от прежней устойчивой фазы к другой через кратковременное состояние неустойчивости (Gould, Eldredge, 1977; Левченко, 2004). При этом мы имеем в виду не статическую, а дина-

мическую устойчивость. Представление о пространственно-временной устойчивости феномена, соответствующего видовой категории, включает «облако» всех его реализованных и потенциально возможных вариантов, системно разрешённых для него в привязке к определённой экологической нише. Именно поэтому такие системно разрешённые устойчивые внутривидовые варианты, на наш взгляд, аналогичны проявлениям модификационной изменчивости и не имеют никакого отношения к видообразованию.

4. Гомология формообразующих процессов положительно коррелирует с гомологией стартовых состояний соответствующих объектов и сходством условий, иницирующих их трансформацию (Lankaster, 1870; Вавилов, 1931; Воронцов, 1966; Рожнов, 2006), в связи с чем:

а) именно между внутривидовыми (т. е. наиболее гомологичными друг другу) формами под воздействием сходных условий возможна максимальная гомология по трансформациям их феногеномных отношений;

б) однотипные стрессирующие факторы могут независимо «направить» в однотипные каналы формообразования даже генеалогически удалённые популяции вида-предка, и, наоборот, разнотипный стресс может «развести» по разным формообразующим каналам генеалогически близкие популяции, что, возможно, служит причиной гемиплазии (неполной сопряжённости ветвления генеалогических линий отдельных генных маркеров и формообразующих каналов).

5. В отличие от самостоятельных видов, внутривидовые экологические расы сосуществуют параллельно с породившим их экотипом и, будучи жёстко канализованными, многократно и независимо воспроизводимы. При этом каждая не-

однократно и независимо воспроизводимая эко-раса родительского вида волею исторической судьбы может, в принципе, преобразоваться в новый вид. Если в этот процесс независимо и достаточно близко друг от друга во времени вовлекутся несколько изолированных популяций одной и той же эко-расы, то новый вид будет формироваться на «мультипопуляционной» основе, а его монофилию придётся понимать исключительно в таксономическом смысле — как происхождение от единственного вида-предка. Все популяции такого нового вида, некоторые из которых могут демонстрировать порой парадоксальные генеалогические связи друг с другом и с отдельными популяциями сестринского вида, тем не менее, будут способны к этологическим и «генно-репродуктивным» взаимодействиям внутривидового типа.

Системный подход к формообразованию служит ключом к пониманию природы типологически проблемных элементов биоразнообразия, а также основой для обсуждения следующих, в общем, достаточно неоригинальных методологических принципов видовой систематики.

1. Вид есть таксономическая категория низшего уровня.

2. Любые внутривидовые формы — это не подлежащие таксономической интерпретации элементы биоразнообразия, их охрана имеет смысл только в свете сохранения первозданного состава региональной биоты и видового генофонда.

3. Неправомочно рассматривать типологически проблемные объекты как самостоятельные виды только на основании разделяющей их генетической дистанции межвидового порядка, вычисленной по отдельным генным маркерам или по иным признакам, а также объединять репродуктивно изолированные формы в один вид

только на основании отсутствия «видоподобной» дивергенции между ними по иным изученным параметрам.

4. Филогеографический разрыв сам по себе недостаточен для какой-либо таксономической интерпретации. Ни морфологически, ни репродуктивно дискретные элементы биоразнообразия не могут рассматриваться как самостоятельные виды, если соответствующие им типы фенотипических отношений исторически не уникальны, т. е. не являются результатом необратимой многолокусной межгеномной дивергенции, аналогичным информационному барьеру между носителями дивергировавших языков общего корня.

5. Никакие различия между географическими формами по занимаемым экологическим нишам не могут интерпретироваться как видовые, пока не будет установлено, что они не «укладываются» в диапазон внутривидовой экологической пластичности.

Кроме того, особо необходим универсальный методологический подход к таким формам, дифференциация которых по доступным для тестирования индикаторам видовой самостоятельности неявно выражена или противоречива применительно к общепринятому понятию аппарату видовой систематики. Такими проблемными объектами могут быть следующие.

1. Фено-экологически и/или кариотипически дифференцированные на уровне внутривидовых географических популяций формы с относительно пониженной плодовитостью гибридов, например некоторые формы полёвок (Кулиев, 2012; Зоренко, 2013 и др.).

2. Генетически или/и кариотипически маркированные парапатрические элементы разнообразия, образующие зону массовой гибридизации, которая при этом

может быть разной ширины на разных участках границы между их ареалами: разные формы домовых мышей (Межжерин и др., 1994); хромосомные формы «*arvalis*» и «*obscurus*» обыкновенной полёвки (Golenishchev et al, 2001) и некоторые другие млекопитающие (Shurtliff, 2013).

3. Морфологически или/и кариотипически или/и генетически дифференцированные, но при этом экологически однотипные и репродуктивно не изолированные на пост-зиготическом уровне аллопатрические формы: например, описанные как подвиды разнохромосомные формы мышевидных хомячков (Мейер, Маликов, 2000), разные географические формы общественной полевки *M. socialis* (Golenishchev et al., 2002).

Вышеперечисленными и подобными им вариантами дифференциации обычно оперируют в качестве аргументов в пользу условности вида как таксономической категории.

В действительности, картине видового разнообразия, сфокусированной только на морфо-экологическом уровне, соответствует практически любая известная концепция вида. Между тем, на картине, полученной с использованием комплекса методов, в фокус попадают формы, видовой уровень различий между которыми по некоторым показателям дивергенции сочетается с их типично «внутривидовой» дифференциацией на уровне целостного фенотипа и наоборот.

4. Обсуждение: о реальности и относительности вида

Поскольку вопрос о реальности вида является краеугольным камнем видовой проблематики, мы ещё раз подчёркиваем, что в нашей познавательной ситуации любая «реальность для себя», в том числе

таксономическая реальность, основанная на *естественной*, а не условной типологии, в достаточной степени соответствует свойствам объективной реальности.

Что касается «условности», то его здесь следует воспринимать в контексте настоящей статьи, в котором условно то, что глобально не соответствует реальности, но чем, на локальном уровне, удобно оперировать как реальным. Так, с точки зрения вышеупомянутого эволюционного градуализма, «мираж» пространственно-временной дискретности элементов биоразнообразия порождён исторической ситуативностью человеческого взгляда на планетарную жизнь, тогда как в масштабах естественной истории никаких резких трансформаций быть не может.

Что же касается «относительности», то в данном контексте относительно то, что неявственно при локальном взгляде на объект, но совершенно очевидно при рассмотрении его на глобальном уровне. К примеру, реальность сделанных на поверхности земли гигантских рисунков будет очевидной только при их рассмотрении с достаточно большой высоты.

Мы полагаем, что методологическим источником бесплодия дискуссий о том, реальна или нет пространственно-временная дискретность вида, является несоответствие тестируемого понятия уровню типологической детализации рассматриваемых в этом плане фрагментов биоразнообразия. Действительно, та или иная концепция вида вполне соответствует адекватному ей уровню типологической детализации объектов. Однако любая видовая концепция начинает приобретать черты абсурдности применительно к типологически неадекватно ей детализированным фрагментам биоразнообразия, к примеру, на уровне пресловутых «слабо дивергировавших» форм.

Под этим углом, на наш взгляд, следует рассматривать одно из положений обсуждаемой проблемы, согласно которому чем содержательней концепция вида, тем она менее операциональна, и наоборот (Павлинов, 2009; Pavlinov, 2013). С нашей точки зрения, содержательность здесь определяется тем, на каком уровне типологической детализации сфокусировано рассмотрение биоразнообразия в рамках соответствующей концепции. Так, предельно операциональной представляется «ненагруженная» современными данными комплексного сравнительного анализа таксономически проблемных форм принимаемая Линнеем видовая концепция Джона Рэя. Последняя, наряду с представлениями о сущностном сходстве конспецифических объектов, включала критерий репродуктивного единства вида, все представители которого «происходят из одного и того же яйца» (Ray, 1735) и в своём размножении отграничены от представителей других видов. Действительно, такая типологическая макро-фокусировка рассмотрения объектов позволяет оперировать видами так же уверенно, как химическими элементами. Вместе с тем, чем более детально рассматривается разнообразие жизни, тем «хуже работает» эта по сути самая ранняя биологическая концепция вида.

Точно такая же тенденция очевидна для всех последующих концепций вида. Применительно к проблеме вида, учёт этой общей тенденции должен выражаться в адекватности выдвигаемого положения тому уровню детализации картины биоразнообразия, на котором это положение тестируется. Таким образом, видовая систематика неизбежно становится всё более субъективной (интуитивной) и, соответственно, всё менее алгоритмизированной по мере увеличения детализации

и многоаспектности рассмотрения объектов ввиду того, что при этом в его фокус неизбежно начинает попадать несогласованность дифференциации по разным показателям гомологии, молекулярной генеалогии, основанной на родстве гомоплазии и репродуктивной совместимости.

По К. Бэру (1959), таксон надвидового уровня имеет размытые границы и ядро типичных форм, именно которыми он и задаётся. Этот принцип был также сформулирован У. Уэвеллом (Whewell, 1840), согласно которому «класс задан точно, хотя и не ограничен чётко». Ввиду фрактальности иерархической системы биоразнообразия этот принцип в полной мере действителен и для его элемента, соответствующего видовой категории. Таким образом, увеличение числа методов сравнительного анализа не способствует решению вопроса о положении периферийных представителей видового таксона, а всё более подтверждает их таксономическую неопределённость. Природа таксономической неопределённости периферийных форм связана с неполным соответствием между общностью канала их эволюционного развития с «ядром» таксона и межгеномной дивергенцией, которая в ряде случаев может стать причиной частичного ограничения генетического обмена неопределённых элементов с типичными.

В связи с этим, с нашей точки зрения, следует отказаться от обоих взаимоисключающих положений об *однозначно реальной* либо, наоборот, *однозначно условной* пространственно-временной дискретности феноменов, соответствующих видовой категории. В общепринятой, по крайней мере для практической таксономии, познавательной ситуации и с позиций системности биологических трансформаций, дискретность феномена

вида, имеет, с нашей точки зрения, две составляющие — объективную и субъективную. Объективная составляющая реальности таксономических границ вида заключается в исторической эфемерности переходных состояний живых систем по сравнению с периодами их устойчивости. Субъективная составляющая этой реальности определяется возможностью её однозначно положительного тестирования только при такой детализации рассмотрения, когда в фокус не попадают признаки таксономически периферийных (неопределённых) форм.

С точки зрения практической таксономии, на наш взгляд, методологически очень важно как можно более объективно и алгоритмизировано решить, какие типологически проблемные формы следует считать самостоятельными видами, а какие — «периферийными» представителями ближайшего видового таксона, неявно конспецифичными «ядру» его типичных форм.

Применительно к формам с генетической рекомбинацией, самостоятельными видами, на наш взгляд, следует считать такие, которые, независимо от их сколь угодно возможного сходства, будут сохранять дискретность своих генофондов в случае пространственного контакта в природной обстановке, при условии исторической уникальности и необратимости их репродуктивной изоляции. Понятно, что в таком случае установление таксономических отношений аллопатрических форм при отсутствии между ними явной постзиготической репродуктивной изоляции становится в значительной степени субъективным.

Что касается таксономически периферийных (неопределённых) форм, то индикатором последних, как указано выше, может служить неэффективность много-

аспектного сравнительного анализа для их непротиворечивой систематической интерпретации.

В отношении видовой категории применительно к апомиктическим формам, можно сказать, что она, несмотря на исключение репродуктивного критерия вида, остаётся, в рамках вышеупомянутой познавательной ситуации, не менее адекватной объективной реальности, чем применительно к панмиктическим.

В заключении хотелось бы повторить тривиальную мысль о том, что отказ от привязки категории вида и основанной на ней классификации к объективной реальности в значительной степени отрицает возможность теоретических обобщений в сфере целого ряда биологических дисциплин.

Литература

- Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Фокин М.В. и др. 2009. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Cl. glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae). — Доклады Российской академии наук, 425 (3): 415–418.
- Абрамсон Н.И., Голенищев Ф.Н., Костыгов А.Ю., Тесаков А.С. 2011. Таксономическая интерпретация молекулярно-генетической кладограммы полевок трибы *Microtini* (Arvicolinae, Rodentia), построенной по ядерным генам. — Материалы междувед. совещания «Териофауна России и сопредельных территорий» (IX съезд Териолог. общ-ва при РАН). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 7.
- Балашов Ю.С., Дайтер А.Б. 1973. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Ленинград: Наука. 250 с.
- Банникова А.А., Сижажева А.М., Маликов В.Г. и др. 2013. Генетическое разнообразие рода *Chionomys* (Mammalia, Arvicolinae) и сравнительная филогеография трех видов снеговых полевок. — Генетика, 49 (5): 649–664.

- Бэр К.М. 1959. Об искусственной и естественной классификации животных и растений. — *Анналы биологии*, Т. 1. Москва: Изд-во АН СССР. С. 367–383.
- Вавилов Н.И. 1931. Линнеевский вид как система. Москва–Ленинград: Госуд. изд-во сельскохозяйств. и колхозной литературы. 32 с.
- Воронцов Н.Н. 1966. О гомологической изменчивости. — *Проблемы кибернетики*, 16. Москва: Наука. С. 221–229.
- Голенищев Ф.Н., Маликов В.Г. 2011. Систематика и распространение серых полевых трибы *Microtini* (Rodentia, Arvicolinae) Кавказа и Малой Азии. — *Материалы конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа»*. Ереван. С. 101–105.
- Дарвин Ч. 1986. Происхождение видов путем естественного отбора. Москва: Прогресс. 383 с.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. и др. 2002. Генетические взаимоотношения четырех видов сусликов *Spermophilus* (Rodentia, Sciuridae) Поволжья. — *Генетика*, 38 (7): 950–964.
- Зоренко Т.А. 2013. *Общественные полевки подрода Sumeriomys: систематика, биология и поведение*. Saarbrücken: Palmarium Academic Publ. 541 p.
- Куайн У.В.О. 2000. Слово и объект. Перевод с англ. Москва: Логос. 386 с.
- Кулиев Г.Н. 2012. Попытка гибридизации трех видов лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*, *S. fulvipectus*, *S. ponticus*) и различных географических популяций обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) Азербайджана. — *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Сер. біологія*, 15 (1008): 129–135.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н. 2009. Изучение естественной гибридизации двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами. — *Доклады Российской академии наук. Общая биология*, 426 (1): 135–138.
- Левченко В.Ф. 2004. Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург: Наука. 166 с.
- Маликов В.Г., Голенищев Ф.Н. 2009. Системная концепция формообразования и проблема вида. — Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций (Труды Зоологического института РАН, Прилож. 1). Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК. С. 117–140.
- Межжерин С.В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г. 1994. Гибридные зоны. — Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. (ред.). Домовая мышь. Москва: Наука. С. 37–50.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. — *Труды Зоологического института РАН*, 232. 320 с.
- Мейер М. Н., Маликов В. Г. 2000. Новый вид и новый подвид мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) из южной Туркмении. — *Зоологический журнал*, 79 (2): 219–223.
- Павлинов И.Я. 2009. Проблема вида в биологии — ещё один взгляд. — Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций (Труды Зоологического института РАН, Прилож. 1). Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК. С. 259–271.
- Потапов Е.Г., Илларионова Н.А., Андреева Т.А. и др. 2007. Явление переноса митохондриального генома красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) к рыжей (*C. glareolus*) на северо-востоке Европы. — *Доклады Российской академии наук*, 417 (1): 139–142.
- Рожнов С.В. 2006. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие. — Рожнов С.В. (ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 134–146.
- Уоддингтон К.Х. 1947. Организаторы и гены. Москва: Иностранная литература. 240 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции. — Астауров Б.Л. (ред.). На пути к теоретической биологии. Москва: Мир. С. 108–115.
- Шапошников Г.Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерии

- рий вида. — Энтомологическое обозрение, 45 (1): 3–35.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. — Меннер В.В., Макридин В.П. (ред.). Современная палеонтология, Т. 2. Москва: Недра. С. 142–168
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 1998. Гаметическая сегрегация геномов у межродовых гибридов карповых рыб. — Доклады Российской академии наук, 358 (5): 716–719.
- Avise J.C., Robinson T.J. 2008. Hemiplasy: a new term in the lexicon of phylogenetics. — *Systematic Biology*, 57 (3): 503–507.
- Golenishchev F.N., Meyer M.N., Bulatova N. Sh. 2001. The hybrid zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae). — *Proceeding of the Zoological Institute RAS*, 289: 89–94.
- Golenishchev F.N., Sablina O.V., Borodin P.M., Gerasimov S. 2002. Taxonomy of voles of the subgenus *Sumeriomys* Argyropulo, 1993 (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*). — *Russian Journal of Theriology*, 1 (1): 43–55.
- Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. — *Palaeobiology*, 3 (2): 115–151.
- Irwin D.E. 2002. Phylogeographic Breaks without Barriers to Gene Flow. — *Evolution*, 56 (12): 2383–2394.
- Jeffery W.R. 2009. Regressive evolution in *Astyanax* cavefish. — *Annual Review of Genetics*, 43: 25–47.
- Lankaster E.R. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. — *Annals and Magazine of Natural History*, 6 (31): 34–43.
- Mayr E.W. 1970. *Populations, species, and evolution*. Cambridge: Belknap Press of Harvard Univ. Press. 453 p.
- Orr M.R., Smith T.B. 1998. Ecology and speciation. — *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (12): 502–506.
- Pavlinov I.Ya. 2013. The species problem, why again. — Pavlinov I.Ya. (ed.). *The Species Problem — Ongoing Issues*. InTech Publ. P. 3–37. <http://www.intechopen.com/books/the-species-problem-ongoing-issues/the-species-problem-why-again->
- Ray J., 1735. *The wisdom of God manifested in the works of creation*. London: Royal Society. 405 p.
- Shurtliff Q.R. 2013. Mammalian hybrid zones: a review. — *Mammal Review*, 43 (1): 1–21.
- Uexküll J. von. 1926. *Theoretische Biologie*. London: K. Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd. 362 p.
- Waddington, C. H. 1953. Epigenetics and evolution. — *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 7: 186–199.
- Whewell W. 1840. *The philosophy of the inductive sciences*. London: Harrison & Co. Printers. 586 p.
- Yannic G., Burri R., Malikov V.G., Vogel P. 2012. Systematics of snow voles (*Chionomys*, Arvicolinae) revisited. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62 (3): 806–815.
- Zorenko T., Atanasov N.N., Golenishchev F. (in press). Behavior and partial reproductive isolation between the European and Asian forms of Harting's vole *Microtus hartingi* (Rodentia, Arvicolinae).