

Vasily V. Zuev,  
PhD, professor (Doctor) Philosophy,  
ScD, associate professor, Biology  
Novosibirsk State University,  
Central Siberian Botanical Garden SB RAS

## Project of a Theoretical Biological Systematics: on a Way to Rapprochement Biological Systematics and Genetics

**Key words:** *Taxon, natural object, biological taxonomy, evolutionary theory, evolutionary genetics.*

**Annotation:** *Now the majority of biologists considers, that supraspecific taxa are simulated units whereas concerning reality of a species opinions of researchers were shared: the majority of scientists is inclined to consider species as specific actual unit of the organization of the alive world whereas many doubt reality of a species. In article the concept «taxon» in a broad sense is considered and it is necessary that taxon is a natural object. It is necessary to understand substance of the phenomenon «taxon» in that context in what, for example, such physical phenomena as a sound or light were understood. So, it was proved that the sound is fluctuations of the air environment. In work it is shown that taxon is the genetic program which is realizing in the form of phenotypes on the material carriers – alive organisms.*

### Введение

Биологическая таксономия как наука сформировалась в процессе решения фундаментальной проблемы, характерной для естествознания – проблемы способа бытия объектов научного исследования. На протяжении всей истории своего существования наука постоянно решает вопросы о том, что собой представляют объекты, которые она изучает, как они существуют: что такое свет – частицы или волна, из чего состоят объекты окружающего мира и существует ли предел их делимости, как возникла и развивалась вселенная и т.д. В биологической таксономии с самого начала ее возникновения был поставлен вопрос о естественности класса, как его соответствия природе. К. Линней, столкнувшись с проблемой естественности надвидовых классов, писал: «Естественные порядки означают *природу растений* (курсив наш – В.З.), искусственные же – диагнозы», подчеркивая этим, что главная задача ботаники – познание природы растений посредством выявления естественных их классов. Познание естественных классов подразумевает познание их способа бытия: как они существуют, как устроены, похожи на какие-либо известные науке объекты, или же представляют собой что-то до сих пор неизвестное и т.д.

Таким образом, проблема онтологии биологической таксономии – проблема способа бытия биологического таксона, выразилась в форме естественности класса в XVII-XVIII вв., а позднее в форме проблемы реальности надвидовых таксонов и видов. Указанные проблемы конституировали содержание и особенности развития таксономии в различные периоды, выявляя различные формы ее онтологии, которые не приводили к развитию эффективных методологий. Принципиальный сдвиг в развитии

методологических средств решения таксономических проблем был достигнут после возникновения и развития трех основополагающих концепций XX в.: концепции Г. Менделя о Законах наследственности, Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова и куматоидной концепции М.А. Розова. Применение данных средств дает возможность решить проблему способа бытия таксона – объекта исследования биологической таксономии.

В настоящее время большинство биологов считает, что надвидовые таксоны – это искусственные образования, тогда как относительно реальности вида мнения исследователей разделились: большая часть ученых склонна считать виды специфической реальной единицей организации живого мира, тогда как многие сомневаются в реальности вида (1,2). В настоящей работе я рассматриваю понятие «таксон» в широком смысле и полагаю, что таксон – это естественный природный объект. Соответственно, в работе рассматривается фундаментальная методологическая проблема биологической таксономии – проблема представления таксона как естественного объекта, обладающего характеристиками индивида.

Рассмотрение таксона в виде естественного объекта – системной целостности – встречает ряд трудностей, которые в целом преодолимы. Однако при таком рассмотрении делается одно допущение, которое часто не осознается – это понимание таксона как материального объекта – группы особей. Но ведь таксон как материальный объект существует лишь на очень коротком промежутке времени, группы особей недолговечны и постоянно сменяются, воспроизводство их осуществляется за счет генетической программы. Можно ли в таком случае рассматривать субстратные характеристики в качестве основы содержания понятия «таксон»? По-видимому, нельзя, так как фактически получается, что на самом деле существуют генетические программы, а объекты – это материал их реализации.

В качестве онтологии для решения указанных трудностей может служить куматоидная онтология, разработанная М.А. Розовым (3) для объяснения способа бытия социальных систем. Биологические системы, в отличие от социальных, могут рассматриваться как генетические куматоиды (Куматоид – «волноподобный», от греческого слова «сита» – «волна». (В.З.) – генетические программы, сформировавшиеся исторически в процессе эволюционного развития живых систем и реализующиеся в конкретные периоды времени на группах живых организмов. Использование куматоидной онтологии дает возможность более точно описать таксономическую реальность как реальность особой биологической программы, «скользящей» подобно волне по живым организмам. Таксон можно представить как генетическую программу, реализующуюся на группах особей, отражающую характерные (инвариантные) особенности таксонов. Генетическая программа обуславливает способность существования таксонов во времени благодаря свойству самокопирования наследственного вещества. Именно это свойство таксономических систем позволяет воспроизводить картину их эволюции, поскольку генетически закрепленные особенности систем, как установлено палеонтологией, сохраняются в течение многих поколений.

Понимание живых организмов как куматоидов имело место в истории биологии, например, В.Н. Беклемишев писал: «Живой организм не обладает постоянством

материала – форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы меняются, форма остается» (4). Беклемишев при этом ссылаясь на Ж. Кювье: «Итак, жизнь есть вихрь, то более быстрый, то более медленный, более сложный или менее сложный, увлекающий в одном и том же направлении отдельные молекулы. Но каждая отдельная молекула вступает в него и покидает его, и это длится непрерывно, так что *форма живого вещества более существенна, чем материал* (курсив мой – В.З.)» (5).

Реализация генетической программы на живом материале осуществляется через генетическую систему, поэтому главный путь исследования генетических программ лежит через исследование генетических систем и их фенотипических проявлений. Материальные носители – особи – несут множество признаков различного ранга, в которых можно выделить инвариантную часть фенотипа особей, организованную особым образом – в виде генетически связанных признаков, воспроизводящуюся как одна структура. Инвариантность фенотипа обуславливается комплексом причин. Во-первых, особенностями изменчивости наследственного вещества – генов: их дискретностью и свойством самокопирования, во-вторых, соответствием фенотипа условиям окружающей среды, т.е. его адаптивностью.

Представление о генетической системе и ее фенотипических проявлениях восходит своими корнями к исследованию К. Уоддингтона (6), который полагал, что развитие эпигенотипа является относительно стабильным, «канализованным». По представлениям Уоддингтона есть основная траектория развития (креод), обуславливающая развитие нормального (дикого) фенотипа популяции, и некоторый набор варьирующих состояний (субкреодов), отклоняющихся от нормального фенотипа. К. Уоддингтон ввел понятие эпигенетического ландшафта для описания морфогенеза особи, где каждая «долина» ведет к формированию какого-либо органа или части организма.

С учетом сказанного можно перейти к основным понятиям, которые мы будем в дальнейшем использовать при изложении представлений о теоретическом конструировании в биологической таксономии.

**Генетическая программа** – информация о способе существования живых организмов и конкретной его реализации; генетическая программа заключена в **генетической системе** живых организмов – совокупностях наследственных единиц, генах, и реализуется на всех особях в форме фенотипов в определенный период времени (живших когда-либо, вымерших или живущих в настоящий момент), находящихся в отношении родства с конкретной особью, взятой в качестве таксономического типа.

Общая совокупность генов образует **геном**. Общая совокупность фенотипов (адаптивных – реализованных, и скрытых – нереализованных) образует **феном**.

**Таксонообразующие наследственные единицы** – гены и супергены (части генома), сформировавшиеся в различные периоды эволюции в процессе дивергенции и гибридизации, приведшие к формированию таксонов. Им соответствуют фенотипические проявления (фены-маркеры):

– **Фен** – реализующаяся часть фенотипа, отдельный фен, контролирующийся одним или несколькими генами – небольшим участком хромосомы.

Понятие «фен» было сформировано П. Олберчем (7), Р. Берри, А. Сирлом (8,9) и др., которые обосновали понятие «пороговый признак» и дали ему название «фен».

– **Суперфен** – реализующаяся часть фенотипа, совокупность фенов, контролируемая супергеном – крупным участком хромосомы.

– **Фенетическая система** – система фенов (суперфенов) общего происхождения, возникшая в процессе эволюции, например,  $A + A\alpha + \alpha$  – система фенов  $A, A\alpha, \alpha$ , возникших в результате дивергенции и последующей гибридизации и рекомбинации признаков.

### **Факторы таксонообразования и конструирование таксонов и их элементов**

Представления о механизмах образования таксонов впервые были сформулированы Н.И. Вавиловым. Вавилов пишет: «Различные линнеоны и различные роды представлены огромным количеством варьирующих форм. В то же время эта изменчивость сходственна в родственных линнеонах и родах. Для краткости будем называть отдельные варьирующие признаки буквами  $a, b, c, d, e, f, g, h, i, k$  и т.д. Различные выражения этих признаков обозначим через буквы  $a_1, a_2, a_3, a_4, \dots b_1, b_2, b_3, b_4$ , и т.д. Так, например, окраску чешуй мы обозначим через букву «а»; белую окраску мы будем называть  $a_1$ , желтую  $a_2$ , красную  $a_3$ , серую  $a_4$  и т.д.

Линнеоны и роды соответственно отличаются не только этими признаками, но также и их специфической комплексной морфологической, физиологической и генетической природой. Эти специфические различия мы называем радикалами. Могут быть радикалы видов, родов и целых семейств. Таким образом, для трех близких, родственных линнеонов того же самого рода мы имеем следующие выражения их особенностей морфологических и физиологических свойств:

$L_1(a+b+c+d+e+f+g+h+i+k \dots)$ ,

$L_2(a+b+c+d+e+f+g+h+i+k \dots)$ ,

$L_3(a+b+c+d+e+f+g+h+i+k \dots)$ .

$L_1, L_2, L_3$  – это радикалы, различающие линнеоны один от другого;  $a, b, c \dots$  – различные варьирующие признаки, как окраска, форма чешуй, листьев, стеблей и т.д.» (10).

Мы взяли за основу представления Н.И. Вавилова, и, дополнив их современными представлениями, сформулировали **Закон таксонообразования**:

1. Образование таксонов происходит вследствие элементарных эволюционных процессов – **дивергенции** и **гибридизации**, действующих на генетическом уровне, в результате чего формируются **таксонообразующие наследственные единицы** – гены и супергены и их фенотипические проявления: фены-маркеры таксонов.

2. **Дивергенция** – основной элементарный эволюционный процесс, «расхождение» признаков – образование нового признака на основе старого в процессе адаптации, происходящий на генетическом уровне, который имеет фенотипические проявления.

3. **Гибридизация** – это вторичный элементарный эволюционный процесс – взаимодействие вновь образовавшихся таксонообразующих единиц, специфицирующих таксоны, в результате чего формируются **промежуточные таксонообразующие наследственные единицы** и их фенотипические проявления.

4. Как следствие элементарных эволюционных процессов, образование таксонообразующих наследственных единиц идет по вполне определенным путям (типам), главных из которых два:

$A + \alpha$  (дивергенция),

$A + A\alpha + \alpha$  (гибридизация с образованием промежуточного типа, который можно рассматривать как частный случай гибридации с образованием нескольких промежуточных типов:  $nA + (n-1)A1\alpha + (n-2)A2\alpha + \dots + 1A(n-1)\alpha + n\alpha$  (11).

5. **Таксон** – это фенотип, адаптивная часть фенома – устойчивое фенотипическое проявление генома – совокупность фенотипов и суперфенотипов, отображающих характерные черты строения, физиологических особенностей и общего облика групп особей общего родства, сформировавшаяся в конкретный период времени, реализованная на всех особях (живших когда-либо, вымерших или живущих в настоящий момент), находящихся в отношении родства с конкретной особью, взятой в качестве таксономического типа.

Подчеркнем еще раз, что таксон – это фенотип, гены и их совокупности не являются таксонами, а лишь могут реализоваться в форме фенотипа и образовать таксон (Ср. в химии: атомы и молекулы не являются веществом, вещество имеет атомно-молекулярную структуру).

Первое, второе и третье положения закона таксонообразования подтверждаются обширным фактическим материалом, начиная с исследования Ч. Дарвина и кончая многочисленными исследованиями современных авторов. Существование таксонообразующих наследственных единиц подтверждается исследованиями Н.И. Вавилова (12) и автора настоящей работы (13). Четвертое положение закона таксонообразования хорошо подтверждается на эмпирическом материале в работах автора (14) и других исследователей и, конечно же, требует дальнейшего привлечения более обширного материала для выявления всех особенностей таксонообразования. Пятое положение закона обосновывается в настоящей работе.

Мы рассматриваем три фактора таксонообразования: дивергенция, гибридизация и адаптация. Дивергенция приводит к образованию первичных фенотипов-маркеров, которые можно рассматривать как простые, единичные признаки, в дальнейшем в процессе гибридации они образуют сочетания фенотипов различной сложности – суперфенотипов. Одна из первых попыток описания взаимоотношений между таксонообразующими признаками посредством выделения альтернативных и промежуточных форм принадлежит, по-видимому, французскому ученому Ги Роберти (15). Роберти хорошо уловил сложившийся в таксономической культуре на интуитивном уровне способ выявления альтернативных и промежуточных состояний вариаций признаков: в соответствии с его теорией, приспособительная эволюция внутри отдельного семейства протекала от первоначального недифференцированного состояния к одной из двух возможных в природе крайностей. Эти крайности были обозначены им как  $a/1$  и  $1/a$  аналогично обозначениям генетиков аллелей  $A$  и  $a$ . Развитие, по Роберти, совершалось согласно закономерности, описываемой формулой  $(a/1+a/a+1/a)$ . Символом  $a/a$  был обозначен общий родоначальник двух крайностей. Мы, в отличие от Роберти, крайние и промежуточные фенотипы-маркеры обозначаем аналогично обозначению аллелей в генетике прописными и строчными буквами. Для отличия этих обозначений от генетических мы ввели их обозначение греческими буквами.

Образование фенотипов-маркеров происходит в тесном взаимодействии со средой, являясь ответной реакцией организмов на различные условия окружающей среды, для

организма имеет основополагающее значение образование адаптивных признаков, которые помогали бы выжить организму в борьбе за существование. Поэтому адаптация – это своеобразный «фильтр», через который в процессе эволюции «просеиваются» только адаптивные признаки. Основным показателем адаптивности фена-маркера является его частота встречаемости в группах особей, которую мы принимаем в качестве количественного параметра степени адаптации фенов-маркеров.

Для количественной оценки целесообразно вначале решить, что взять за единицу частоты встречаемости фена – отдельную особь или группу особей одного вида? Посчитать все особи, маркируемые одним феном, конечно же, в большинстве случаев нереально, поэтому разумно взять в качестве такой единицы группу особей одного вида. Тогда в фенетических системах  $A + \alpha$ ;  $A + A\alpha + \alpha$  частота каждого фена (суперфена) будет оцениваться исходя из числа маркируемых им видов и общего числа видов, маркируемых всеми фенами данной фенетической системы. Соответственно, частота встречаемости определялась из соотношения числа видов особей, маркируемых данным феном (суперфеном) к общему числу видов особей, маркируемых данным признаком (т.е. всеми феновариациями), что было выражено в виде следующей формулы:

$$S_f = \frac{N_{f(A)}}{N_A},$$

где  $S_f$  – частота встречаемости фена (суперфена)  $f$ ,  $N_{f(A)}$  – число видов особей, маркируемых данным феном (суперфеном),  $N_A$  – общее число видов, маркируемых всеми вариациями данного признака. Например, как вариант системы  $A + A\alpha + \alpha$  можно рассматривать три суперфена горечавковых:  $A$  (PNLG) – суперфен рода *Dasystephana*, маркирующий особи 34 видов,  $A\alpha$  (PpNnLIGg) – суперфен рода *Gentiana*, маркирующий особи 6 видов, и  $\alpha$  (pnlg) – суперфен рода *Gentianopsis*, маркирующий особи 3 видов. Общее число видов, маркируемых данной системой суперфенов – 43. Тогда частота встречаемости суперфена  $A$  будет равна  $34:43 = 0,79$ , частота встречаемости суперфена  $A\alpha$  будет равна  $6:43 = 0,14$ , частота встречаемости суперфена  $\alpha$  будет равна  $3:43 = 0,07$  (Табл. 1).

### Дивергенция и гибридизация

Указанные типы взаимоотношений были прослежены на примере семейства горечавковых (13). Фены-маркеры цветка образовались в процессе дивергенции:  $A$  – зигоморфный (подтриба *Gentianinae*) и  $\alpha$  – актиноморфный (подтриба *Calathiinae*);  $A$  – бахромчатые чешуи с сосудистыми пучками (подтриба *Swertiinae*) и  $\alpha$  – бахромчатые чешуи без сосудистых пучков (подтриба *Anagallidiinae*). Маркеры  $\gamma$ -пироновых соединений (фены-маркеры ксантонов) также образовались в процессе дивергенции:  $A$  – тризамещенные с типом замещения 1,3,7 (подтриба *Gentianinae*), и  $\alpha$  – тетразамещенные с типом замещения 1,3,7,8 (подтриба *Calathiinae*).

Маркеры родов горечавковых сформировались в результате гибридизации: два крайних фена-маркера –  $A$  и  $\alpha$  образуют промежуточный фен –  $A\alpha$ . Например, один из крайних фенов-маркеров –  $A$  (*Dasystephana*) – представляет выраженные состояния диагностических признаков таксона – хорошо развитые складки венчика, для

альтернативного фена-маркера –  $\alpha$  (*Gentianopsis*) – характерно отсутствие складок венчика; для промежуточного фена-маркера –  $A\alpha$  (*Calathiana*) – характерно промежуточное состояние диагностических признаков таксона. Биохимические маркеры сформировались также в процессе гибридизации: выделяются два крайних фена-маркера и промежуточный:  $A$  – преобладание гликозидов в химическом составе,  $\alpha$  – высокий процент или преобладание агликонов, и  $A\alpha$  – сочетание агликонов и гликозидов (Табл. 1).

Таблица 1. Суперфены и фены горечавковых, частота встречаемости и число маркируемых видов

<b>СУПЕРФЕНЫ (<math>A</math>, <math>A\alpha</math> и <math>\alpha</math>) РАЗНЫХ РАНГОВ И ВХОДЯЩИЕ В НИХ ФЕНЫ</b>	<i>Буквенное обозначение фенов</i>	<i>Частота встречаемости</i>	<i>Число видов</i>
<b>СУПЕРФЕНЫ И ВХОДЯЩИЕ В НИХ ФЕНЫ</b> <b>Триба <i>Gentianeae</i> – <math>A</math></b> Нектарники бугорковые Чашечка перепончатая	<b>H</b> <b>D</b>	0,54	85
<b>Подтриба <i>Gentianinae</i> – <math>A</math></b> Цветок зигоморфный Ксантоны с типом замещения 1,3,7	<b>C</b> <b>X</b>	0,51	43
<b>Род <i>Dasystephana</i> – <math>A</math></b> Складки венчика хорошо развитые Нектарники в виде валика Лопасты рыльца линейные В составе $\gamma$ -пироновых соединений преобладают гликозиды	<b>P</b> <b>N</b> <b>L</b> <b>G</b>	0,79	34
<b>Род <i>Gentiana</i> – <math>A\alpha</math></b> Складки слабо развитые Нектарники в виде бугорков Лопасты рыльца овальные В составе $\gamma$ -пироновых соединений сочетание агликонов и гликозидов	<b>Pp</b> <b>Nn</b> <b>Ll</b> <b>Gg</b>	0,14	6
<b>Род <i>Gentianopsis</i> – <math>\alpha</math></b> Складки венчика отсутствуют Нектарники бугорковые эпипетальные Лопасты рыльца продолговатые В составе $\gamma$ -пироновых соеди-	<b>P</b> <b>n</b> <b>l</b>	0,07	3

нений преобладают агликоны	<b>g</b>		
<b>Подтриба Calathiinae – α</b> Цветок актиноморфный Ксантоны с типом замещения 1,3,7,8	<b>Cc</b> <b>Xx</b>	0,49	42
<b>Pod Ciminalis – A</b> Складки венчика хорошо развитые Нектарники в виде валика Лопасты рыльца линейные В составе γ–пироновых соединений преобладают гликозиды	<b>P</b> <b>N</b> <b>L</b> <b>G</b>	0,59	25
<b>Pod Calathiana – Aα</b> Складки слаборазвитые Нектарники в виде бугорков Лопасты рыльца полукруглые В составе γ–пироновых соединений сочетание агликонов и гликозидов	<b>Pp</b> <b>Nn</b> <b>Ll</b> <b>Gg</b>	0,31	13
<b>Pod Majuchuania – α</b> Складки венчика отсутствуют Нектарники бугорковые эпипетальные Лопасты рыльца конические В составе γ–пироновых соединений преобладают агликоны	<b>P</b> <b>n</b> <b>l</b> <b>g</b>	0,10	4
<b>Триба Swertieae – α</b> Нектарники ямчатые Чашечка травянистая	<b>h</b> <b>d</b>	0,46	71
<b>Подтриба Swertiinae – A</b> Бахромчатые чешуи с проводящими пучками	<b>J</b>	0,86	61
<b>Pod Gentianella – A</b> Бахромчатые чешуи на лепестках спайнолепестного венчика Лопасты рыльца линейные Нектарники открытые на лепестках спайнолепестного венчика В составе γ–пироновых соединений преобладают гликозиды	<b>F</b> <b>L</b> <b>E</b> <b>G</b>	0,72	44
<b>Pod Swertia – Aα</b> Бахромчатые чешуи на лепестках			



<p>стках раздельнолепестного венчика</p> <p>Лопасты рыльца почковидные</p> <p>Нектарники открытые на лепестках раздельнолепестного венчика</p> <p>В составе <math>\gamma</math>-пироновых соединений сочетание агликонов и гликозидов</p>	<p><b>Ff</b></p> <p><b>Ll</b></p> <p><b>Ee</b></p> <p><b>Gg</b></p>	0,24	15
<p><b>Род Halenia – <math>\alpha</math></b></p> <p>Бахромчатые чешуи отсутствуют</p> <p>Лопасты рыльца овальные</p> <p>Нектарники открытые на лепестках раздельнолепестного венчика</p> <p>В составе <math>\gamma</math>-пироновых соединений преобладают агликоны</p>	<p><b>F</b></p> <p><b>L</b></p> <p><b>E</b></p> <p><b>g</b></p>	0,04	2
<p><b>Подтриба Anagallidiinae – <math>\alpha</math></b></p> <p>Бахромчатые чешуи без проводящих пучков</p>	<p><b>j</b></p>	0.14	10
<p><b>Род Comastoma – A</b></p> <p>Бахромчатые чешуи на лепестках спайнолепестного венчика</p> <p>Лопасты рыльца линейные</p> <p>Нектарники открытые на лепестках спайнолепестного венчика</p>	<p><b>F</b></p> <p><b>L</b></p> <p><b>E</b></p>	0,70	7
<p><b>Род Lomatogonium – A<math>\alpha</math></b></p> <p>Бахромчатые чешуи на лепестках раздельнолепестного венчика</p> <p>Лопасты рыльца в виде низбегающего края</p> <p>Нектарники прикрытые бахромчатыми чешуями на лепестках раздельнолепестного венчика</p>	<p><b>Ff</b></p> <p><b>Ll</b></p> <p><b>Ee</b></p>	0,20	2
<p><b>Род Anagallidium – <math>\alpha</math></b></p> <p>Бахромчатые чешуи отсутствуют</p> <p>Лопасты рыльца овальные</p> <p>Нектарники открытые на ле-</p>	<p><b>F</b></p> <p><b>l</b></p> <p><b>e</b></p>	0,10	1

пестках раздельнолепестного венчика			
<b>ПРОЧИЕ ФЕНЫ</b>			
Спайнолепестный венчик	<b>S</b>	0,86	135
Раздельнолепестный венчик	<b>s</b>	0,14	21
Многолетники	<b>A</b>	0,53	83
Однолетники	<b>a</b>	0,47	73
Мелкие листья	<b>BbB</b>	0,59	93
Узкие листья	<b>BbB</b>	0,21	33
Средние листья	<b>Bbb</b>	0,14	22
Широкие листья	<b>bbb</b>	0,06	8

Итак, результатом процессов дивергенции и гибридизации является множество маркеров – фенотипов и суперфенотипов, маркирующих группы особей. В классической таксономии они фиксируются в форме иерархической системы таксонов соподчиненных рангов: видов, секций, родов, семейств и т.д., где каждому таксону соответствуют определенные маркеры, взятые в качестве существенных признаков данного таксона. *С нашей точки зрения таксоны различных рангов, принятые в классической таксономии, не являются естественными объектами, поскольку им нет соответствия в природе в виде групп особей, характеризующихся полной совокупностью общих признаков, составляющих индивидуальный образ таксона, а представляют маркеры – фенотипы и суперфенотипы различного ранга, маркирующие группы особей различной общности, отражающие различные этапы развития адаптивных признаков у организмов, а не таксонов.* В соответствии с такой классификацией мы одну и ту же особь относим к целому ряду таксонов различного ранга, что на наш взгляд противоречит логике – возможно ли, чтобы одна и та же особь относилась к таксонам различных рангов, ведь по мысли большинства систематиков таксоны – это группы особей? Такое возможно только в пространстве логических возможностей, таксономия же ставит перед собой задачу найти такой объект, который существовал бы в природе, а не в мысленном пространстве.

*Таксон, как естественный объект, должен представлять собой фенотип – совокупность фенотипов, маркирующих группу особей, имеющих общий облик, представляющий собой устойчивую структуру: совокупность органов организма, обладающих специфическими морфологическими и физиологическими особенностями. Тогда как в классической систематике таксон специфицируется существенными признаками определенного ранга, представляя лишь часть всей совокупности признаков.*

Данная точка зрения и отмечалась самыми различными исследователями на протяжении всей истории развития таксономии, начиная с К. Линнея, который одним из первых высказал мысль, что классы должны различаться по всему массиву признаков и обозначил подобные классы как «фрагменты» всей целостной системы растений. Ниже мы покажем, что понимание таксона как фенотипа, всей совокупности фенотипов-маркеров групп особей, снимает все таксономические проблемы, возникшие в процессе исторического развития таксономии.

Иерархические же системы классификации отражают лишь историю развития фенев-маркеров и их связей. Поэтому основной смысл и ценность иерархических систем классификаций заключается в отражении этапов формирования различных приспособлений у живых организмов, имеющих адаптивный характер.

### **Смысл иерархической системы фенов и механизм эволюции живых организмов**

**Иерархическая система фенов-маркеров.** Ранжирование полученных в ходе классификации фенов-маркеров, фиксируемых именами, в классической таксономии осуществляется посредством отнесения их к категориям различного ранга (видам, родам, семействам и т.д.) на основе степени их общности у групп организмов. Как мы помним из истории таксономии, в первом опыте теоретического конструирования, осуществленном К. Линнеем, за основу была взята жестко зафиксированная 5-уровневая иерархическая система, в которой каждому уровню соответствовала определенная таксономическая категория. По начальным представлениям самого Линнея эта система отражала некий божественный замысел структуры живого мира. Фактически, данное конструирование можно определить как категориальное конструирование, т.е. упорядочивание признаков в систему категорий, характеризующихся категориальными признаками. Позднее выявился искусственный характер такого конструирования иерархии.

Нам представляется, что иерархические уровни не вводятся при конструировании системы, а являются результатом ранжирования по степени общности фенов-маркеров и сведения их в иерархическую систему. В зависимости от степени изученности структуры системы постепенно росло и число выявленных уровней иерархии, в настоящее время достигшее около 25. Для введения правил теоретического конструирования многоуровневая система иерархии может описываться математически, т.е. каждому уровню иерархии присваивается порядковый номер, начиная с уровня, который берется за систему отсчета (в рамках классических представлений видового или высшего надвидового), которому присваивается 0-ой номер (ранг) (16), либо она может описываться традиционно в терминах таксономических категорий (вид, род, семейство и т.д.), но при этом необходимо учитывать, что таксономические категории являются лишь неточным выражением таксономического ранга.

Итак, построение иерархии осуществляется посредством ранжирования фенов-маркеров различной общности. В ходе ранжирования было выявлено, что фены-маркеры каждой группы особей распределены неравномерно: часть фенов представлена у всех особей группы, а остальные фены представлены по убывающей степени общности у особей более мелких групп внутри общей группы. В соответствии с этим выделяются главный фен-маркер (самый общий фен), маркирующий всю группу особей, и соподчиненные фены-маркеры, маркирующие части группы особей по убывающей степени общности.

С учетом того, что каждая ступень иерархической системы содержит в среднем два альтернативных и один промежуточный фены-маркеры, иерархию можно описывать математически, оценивая приближенно число маркеров на каждой ступени иерархии. Данная процедура проводилась различными авторами в XX в. В качестве количественных параметров выступают число таксономических категорий и различные

константы при описании иерархической структуры. Для описания иерархической структуры разными авторами предложена следующая формула:

$$N_n = k^n,$$

где  $N_n$  – число таксономических категорий ранга  $n$ ,  $k$  – константа, имеющая разные значения у разных таксономических групп. Например, Ги Роберти (15) вывел формулу для математического описания иерархической структуры на примере семейства сорговых:

$$N_n = 3^n$$

Л.Л. Численко (19) для гарпактицид (ракообразные) предложил формулу для определения полного таксономического разнообразия:

$$H_T = \sum_{n=1}^6 3,3^n \lg N_n$$

где  $H_T$  – полное таксономическое разнообразие,  $N$  – число таксономических категорий,  $n$  – порядковый номер таксономического ранга. Им было также установлено, что среднее число таксономических категорий ранга  $n-1$ , принадлежащих таксономической категории ранга  $n$  равно 3,3, поэтому число таксономических категорий ранга  $n$  можно определить по формуле  $N_n = 3,3^n$ . Автором настоящей работы на основе структурного анализа семейства *Gentianaceae* была выведена эмпирическая зависимость числа таксономических категорий от ранга (17,15):

$$N_n = 2,7^n$$

Из работ, касающихся иерархической структуры, но без математического описания, можно отметить работу А.Н. Голикова (19) по моллюскам. В ней отмечен закономерный характер изменения числа таксономических категорий в зависимости от таксономического ранга.

Из приведенных материалов по различным таксономическим группам растений и животных (сорговые, горечавковые и ракообразные – гарпактициды) видно, что число таксономических категорий ранга  $n-1$ , принадлежащих таксономической категории ранга  $n$ , варьирует от 2,7 до 3,3 и в среднем, по-видимому, приближается к 3. Эта особенность конструируемых исследователями фенетических систем позволяет описать математически иерархическую структуру, а также прогнозировать число категорий на различных уровнях иерархии и приближенно оценивать число видовых категорий в различных таксономических группах. Автором для ряда семейств были рассчитаны теоретически числа категорий различного ранга, которые оказались очень близки к реальным числам таксономических категорий, например, у горечавковых расчетное число родов составило 81, реальное – 83, расчетное число видов – 972, реальное – 1050 (17) (Табл. 2). Это подтверждает нашу мысль о том, что развитие теории таксономии идет по пути выявления альтернативных и промежуточных фенотипов-маркеров.

Таблица 2

Числа таксонов двух семейств ( $N$ ) и значения их рангов ( $n$ ) в сравнении с теоретическими

Расчетные данные	<i>Gentianaceae</i>	<i>Caryophyllaceae</i>
------------------	---------------------	------------------------

n	N	n	N	n	N
0	1	0	1	0	1
1	3	1,1	4	1	3
2	9	—	—	2,3	12
3	27	—	—	—	—
4	81	4,1	83	3,9	80
5	243	—	—	—	—
6	378	—	—	—	—
7	972	7,08	1050 видов	—	—
8	2646	—	—	7,7	>2000 видов

Примечание. Прочерки означают отсутствие данных из-за слабой изученности таксонов.

Таким образом, ранг определяется посредством ранжирования фенотипов-маркеров по степени их общности. Ранг – это оценочная категория, выявляющая степень общности фенотипа-маркера по представленности его у организмов: чем большее количество организмов охвачено данным фенотипом-маркером, тем выше его ранг. Например, самый высокий ранг (надцарство) фиксируется фенотипом, маркирующим наличие или отсутствие ядра в клетках, характеризующим крупные группы организмов: надцарства доядерных (бактерии) и ядерных (грибы, растения и животные). Результатом ранжирования являются имена, фенотипы-маркеры и соответствующие им символы или термины, фиксирующие ранг. Например, *Gentiana* – венчик с промежуточными складками – 1-ый ранг (общее, в рамках классической таксономии – род); *Gentiana lutea* – венчик желтый, отдельный до основания – 0-ой ранг (частное, в рамках классической таксономии – вид).

**Концепция фоновых и менделевских фенотипов.** (Концепция впервые была описана в докторской диссертации В.В. Зуева под названием «дивергентно-гибридизационная гипотеза»: Зуев В.В. Структура таксонов и закономерности адаптивной эволюции на примере горечавковых Северной Евразии (трибы Gentianeae и Swertieae): Автореф. дис. д-ра биол. наук. Новосибирск: Ботан. сад СО РАН, 1996. 32 с. В настоящей работе мы дополняем и обосновываем гипотезу) Описанные выше иерархические взаимоотношения между фенотипами различного ранга приводят к выводу, что фенотипы по своим адаптивным и эволюционным параметрам можно разделить на **фоновые** (устойчивые) и **менделевские** (рекомбинирующие). Эволюция фенотипов начинается с их «менделевского» состояния – когда они сформировались в результате дивергенции и способны к рекомбинации во время последующих процессов гибридизации. В дальнейшем, после прохождения различных их сочетаний через «фильтр» адаптации, наименее удачные сочетания отсеиваются, а адаптивные образуют устойчивую структуру – фоновые совокупности фенотипов, наследующиеся впоследствии без рекомбинаций, как одно целое, они могут рекомбинировать лишь в результате случайных мутаций, которые обычно оказываются нежизнеспособными. На фоне устойчивых совокупностей фенотипов эволюционируют вновь возникающие менделевские признаки и цикл повторяется. В конечном счете, формируется многоступенчатая иерархическая структура фоновых фенотипов и суперфенотипов, образующая устойчивое

«ядро» – фенотип, наследующийся как одно целое, совместно с которым всегда присутствуют и менделевские фены, составляющие «кипящий» эволюционирующий слой всей иерархической структуры фенов. Исходя из расчетов приведенных выше, можно полагать, что при гибридизации и рекомбинации фенов расщепление идет главным образом по типу различных вариантов неполного доминирования фенов –  $A + 2A\alpha + \alpha$ , соответственно формируется три фена (суперфена) –  $A$ ,  $A\alpha$ ,  $\alpha$ , реже полного –  $A + 3\alpha$ , соответственно формируется два фена –  $A$  и  $\alpha$ , по отношению к которым вся остальная многоступенчатая структура наследуется как одно целое. Получаются два типа структур: первая – (фоновые фены как одно целое) : (число менделевских фенов) = 1 : 3, и вторая – (фоновые фены как одно целое) : (число менделевских фенов) = 1 : 2. Поскольку преобладает неполное доминирование, то в среднем получается соотношение 1 : 3. Соотношение же между количествами фенов на каждой ступени всей иерархической структуры будет равно приблизительно 3:

$$f^n: f^{n+1} \approx 3,$$

что было зафиксировано исследователями на различных таксономических группах, как мы показали выше.

Итак, на группах особей мы наблюдаем совокупности фенов различного ранга, из которых часть составляют фоновые фены – устойчивую структуру («ядро» или фенотип), наследующуюся как одно целое, и большое разнообразие эволюционирующих менделевских фенов (видовых и внутривидовых), которые в процессе рекомбинаций образуют большой спектр изменчивости фенов-маркеров и переходных их форм. Соответственно, целесообразно выделять таксоны ранга «род» и «вид» в соответствии с адаптивными и эволюционными характеристиками фенов. Согласно представлениям К. Уоддингтона можно полагать, что род (устойчивая часть фенотипа) – это основная траектория развития (креод), обуславливающая развитие нормального (дикого) фенотипа популяции, видовые признаки можно рассматривать как субкреоды (виды – рекомбинирующие фены), различные отклонения от нормального фенотипа, пока не имеющие высоких адаптивных свойств, которые могут в дальнейшем привести к прогрессивным адаптивным изменениям. Категория «семейство» может использоваться для удобства – для объединения родственных фенотипов (таксонов) в одну группу, соответственно признаки семейства могут служить для отличия от признаков других семейств.

Мы приводим примеры фенотипов семейства *Gentianaceae* – 19 родов (Табл. 3) с различным числом видов в зависимости от частоты встречаемости и, соответственно, степени адаптации фенов, составляющих фенотип – ниже будет показано, что фенотипы с высокой частотой встречаемости включают большее число видов с широкой экологической амплитудой.

Табл. 3. Фенотипы (роды) горечавковых и их частота встречаемости

Названия таксонов - родов (в скобках соответствующий таксон в классическом понимании)	Фенотипы (устойчивые сочетания фенов)	Частота встречаемости фенотипов
<b>Anagallidium</b>	(hd)J(fle)saBBB	1,90

<b>Gentiana</b> (Секция <b>Gentiana</b> рода <b>Gentiana</b> )	(HD)(CX)(PpNnGgLl)Asbbb	1,92
<b>Campanulata</b> (Секция <b>Campanulatae</b> рода <b>Gentiana</b> )	(HD)(CX)(PpNnGgLl)ASbbb	2,64
<b>Swertia</b> (Секция <b>Swertia</b> рода <b>Swertia</b> )	(hd)J(FfLIEe)Asbbb	1,99
<b>Aptera</b> (Секции <b>Swertia</b> , <b>Apterae</b> рода <b>Swertia</b> )	(hd)J(FfLIEe)AsBbb	2,07
<b>Frasera</b> (Секция <b>Frasera</b> рода <b>Swertia</b> )	(hd)J(FfLIEe)asBBb	2,38
<b>Lomatogonium</b>	(hd)j(FfLIEe)asBBB	2,00
<b>Comastoma</b>	(hd)j(FLE)aSBBB	2,50
<b>Halenia</b>	(hd)J(flge)asBBB	2,56
<b>Gentianopsis</b>	(HD)(CX)(pngl)aSBBb	2,66
<b>Majuchuania</b>	(HD)(cx)(pngl)aSBBb	2,69
<b>Calathiana</b> (Секция <b>Calathiana</b> рода <b>Calathiana</b> )	(HD)(cx)(PpNnGgLl)ASBBB	3,26
<b>Verna</b> (Секция <b>Vernae</b> рода <b>Calathiana</b> )	(HD)(cx)(PpNnGgLl)aSBBB	3,32
<b>Ciminalis</b> (Секция <b>Chondrophyllae</b> рода <b>Ciminalis</b> )	(HD)(cx)(PNGL)aSBBB	3,54
<b>Speciosa</b> (Секция <b>Speciosae</b> рода <b>Ciminalis</b> )	(HD)(cx)(PNGL)ASBBB	3,60
<b>Dasystephana</b> (Секция <b>Dasystephana</b> рода <b>Dasystephana</b> )	(HD)(CX)(PNGL)ASBbb	3,37
<b>Daptera</b> (Секции <b>Apterae</b> , <b>Frigidae</b> рода <b>Dasystephana</b> )	(HD)(CX)(PNGL)ASBBb	3,44
<b>Frigida</b> (Секция <b>Frigidae</b> рода <b>Dasystephana</b> )	(HD)(CX)(PNGL)ASBBB	3,82
<b>Gentianella</b>	(hd)J(FEGL)aSBBB	3,96

Итак, фенотипы, приведенные в табл. 3, представляют собой устойчивые структуры – роды, полученные на основе параметрической классификации. В отличие от иерархической классификации такие таксоны представляют более реальное образование, поскольку включают все признаки независимо от их ранга, наблюдающиеся на каждой особи, принадлежащей к конкретному таксону. Для сравнения фенотип рода *Gentiana* – (HD)(CX)(PpNnGgLl)Asbbb, в нашей классификации представляющий одну группу особей, – в соответствии с классической концепцией нужно разбить на три таксона с диагностическими признаками HD, CX и PpNnGgLl, маркирующие группы особей различной общности (ранга), где самая большая группа включает все остальные. При этом признаки Asbbb не учитываются при выявлении и ранжировании таксонов, тогда как они принимают участие в формировании общего фенотипа. Таким образом, в классической иерархической классификации каждая особь несет признаки таксонов различных рангов, и каждый таксон рассматривается как группа особей – в чем смысл такого распределения

признаков? Очевидно, что разнесение признаков, наблюдающихся на одной особи, по признакам таксонов различного ранга только запутывало таксономию, создавая, с одной стороны проблему таксономического ранга, а с другой неясность самого феномена «таксон».

Очевидны преимущества параметрической системы и в решении таксономических проблем, возникших в процессе развития таксономии:

– **Проблемы существенных признаков и таксономических границ** отпадают, поскольку фенотип включает совокупность фенов, устойчиво специфицирующих таксон.

– Исчезает **проблема таксономического ранга**, так как фенотип характеризует группу особей, не имеющую ранга (условно можно выделить ранги рода и вида), ранжируются лишь фены-маркеры как первичный материал для конструирования таксонов.

– **Проблема существования таксона во времени** снимается посредством представления его как генетической программы.

– **Фенотип представляет естественный объект**, так как генетически обусловлен и представляет совокупность характеристик, отражающих структурные морфологические и физиологические особенности особей, входящих в таксон, тогда как классический таксон включает лишь часть из всех признаков и может быть представлен только в пространстве логических возможностей (в виде абстракции).

Параметрическая классификация – наиболее информативная классификация, поскольку признаки каждого рода несут информацию о генетических характеристиках, облике таксона, его адаптивных свойствах, связях с другими близкими таксонами, и т.д. В приведенном примере каждый фенотип включает по 4 группы фенов, 3 из которых – суперфены – стабильные сочетания фенов, маркеры триб, подтриб и родов, и прочие фены, сочетания которых меняются в разных таксономических группах – маркеры секций (в монотипных родах они включаются в фенотип рода). Можно полагать, что суперфены и фены контролируются соответствующими супергенами и генами. Таким образом, фенотип – это устойчивая генетическая структура, возникшая в процессе адаптивной эволюции, очень тесно связанная с теми экологическими условиями, к которым адаптирован конкретный фенотип. Особи выделенных фенотипов имеют общий облик и обладают довольно высокой степенью узнаваемости.

#### **Адаптация**

Понятие естественного отбора и адаптации было разработано Ч. Дарвином для объяснения разнообразия и приспособленности живых организмов. Ч. Дарвин впервые дал естественнонаучное объяснение этим фактам, предположив, что причиной существующего биологического разнообразия является эволюционный процесс, в основе которого лежат три фактора: наследственность, изменчивость и отбор. В качестве механизма эволюции выступает адаптация – свойство организмов активно реагировать на проявления условий окружающей среды развитием различных приспособлений, позволяющих выживать в неблагоприятных условиях, например, в засушливых местах обитания, в борьбе за питание, за места обитания и т.д. Таким образом, адаптация дает организмам средства выживания в борьбе за существование и если средства оказываются недостаточно эффективными, то организмы погибают в этой борьбе, или, говоря языком метафоры – «отмечаются естественным отбором».



Само понятие «естественный отбор» возникло как аналогия «искусственному отбору», когда отбирающим началом выступает человек. В случае естественного отбора, конечно же, такого начала нет и данное понятие – всего лишь метафора, за которой скрывается реально существующее явление – борьба за существование. Хорошо известно, что искусственный отбор, как правило, понижает адаптивные свойства организмов, которые, оказавшись в естественной среде обитания, не выдерживают конкуренции с дикими сородичами.

Можно сказать, что в основе эволюции, как причины наблюдаемого биологического разнообразия, лежит способность организмов к изменчивости признаков вследствие процесса адаптации – приспособления к условиям окружающей среды. Наследственность же выступает как механизм сохранения и трансляции признаков, возникающих в процессе эволюции. Таким образом, в основе эволюции лежат два процесса: адаптация признаков (приспособление) и трансляция признаков (наследственность). Следствием этих процессов является биологическое разнообразие и увеличение (или уменьшение) численности живых организмов. Оба процесса достаточно хорошо освещены в литературе. Так, уже стал классическим пример, иллюстрирующий приспособленность признаков, – окраска березовых пядениц (*Biston betularia*) в техногенных районах меняется с белой на темную под цвет загрязненной коры березы, поскольку белые пяденицы поедаются птицами в несколько раз быстрее, чем темные (20). Особенности генетической структуры популяций также очень хорошо изучены, начиная с работ С.С. Четверикова (21).

Исходя из сказанного, процесс адаптации имеет довольно сложный механизм, выражающийся на уровне наблюдаемых признаков (фенов) и ненаблюдаемых (генов), тогда как, последствия процесса адаптации касаются непосредственно численности особей. Целесообразно рассматривать следующие особенности процесса адаптации:

1. Процесс адаптации происходит на уровне вариаций признаков (на фенотипическом уровне – фенов, и на молекулярном – генов), а отбор (точнее, борьба за существование) – на уровне особей. В связи с этим, известный эволюционист Р. Докинз писал, что организм следует рассматривать просто как машину, с помощью которой ген осуществляет собственное сохранение и самовоспроизведение, соответственно, работа Докинза так и называлась «Эгоистичный ген» (22).

2. В соответствии с предыдущим тезисом, фены и гены несут информацию о наследственных и адаптивных свойствах организмов, и оказываются живущими гораздо более длительное время в сравнении с недолговечными организмами, за счет свойства копирования наследственных признаков.

3. Согласно тезисам 1 и 2, таксономический уровень, который фиксируется посредством вариаций признаков – фенов и генов, следует отличать от уровня особей. Таксоны разного ранга целесообразно рассматривать как таксономические маркеры групп особей – признаки, возникшие в процессе эволюции в разные периоды развития групп организмов, соответственно каждая особь несет таксономические маркеры разного ранга, осуществляющие вклад в общую приспособленность особей. Другими словами, приспособленность особей складывается исторически и выражается в структуре их фенотипов, включающих фены различного ранга.

4. Степень приспособленности альтернативных фенов количественно выражается альтернативными значениями численности групп особей разных

видов. В приведенном выше примере с березовыми пяденицами окраску пядениц можно отразить с помощью трех фенов: А – темная окраска, А $\alpha$  – промежуточная окраска и  $\alpha$  – белая окраска. Частота фена А намного превышает частоты промежуточного и альтернативного фенов, что выражается в большем количестве темноокрашенных особей в сравнении с белыми.

5. В соответствии с тезисом 4, таксоны более высокого ранга представляют более приспособленные признаки, поскольку они охватывают (маркируют) более многочисленные и более широко распространенные группы особей, что было впервые отмечено эволюционистом А.Н. Северцовым (24).

Количественное выражение приспособленности видовых фенов и фенотипов позволяет математически оценивать последствия адаптации признаков для выживания организмов и представляет ценный материал для анализа и сравнения различных таксономических групп на предмет их адаптивных свойств. Для исследования количественных параметров мы выбрали семейство *Gentianaceae* (виды северной Евразии), адаптивные свойства представителей которого мы изучали на протяжении многих лет (13-14, 17). У горечавковых наиболее широко встречающиеся фены (выраженные, адаптивные – А): спайнолепестный венчик с промежуточными складками или бахромчатыми чешуями в зеве, нектарники в виде бугорков или валика на основании завязи (эпигинные нектарники), узкие лопасти рыльца, узкие и мелкие плотные и жесткие листья и др. Альтернативные им редко встречающиеся фены (нулевые, слабоадаптивные –  $\alpha$ ): раздельнолепестный венчик без промежуточных складок и бахромчатых чешуй, нектарники в виде пятнышек или ямок на лепестках венчика (эпипетальные нектарники), широкие округлые лопасти рыльца, широкие крупные нежные листья. Адаптивные свойства перечисленных признаков подтверждены наблюдениями. Так, спайнолепестный венчик с промежуточными складками плотно закрывается во время неблагоприятных погодных условий, при этом промежуточные складки создают дополнительные камеры с воздухом, что является эффективным средством для поддержания устойчивой температуры внутри венчика и предохраняет пыльцу и завязь от повреждения. Практически у всех видов *Ciminalis*, растущих в высокогорьях, венчик закрывается прямо на глазах у наблюдателя, когда солнце заходит за тучи во время дождя. Давно известно, что узкие жесткие лопасти рыльца и листья – приспособление к засушливым условиям обитания за счет уменьшения площади испарения, тогда как растения с широкими и нежными листьями и широкими лопастями рыльца в засушливых районах практически не встречаются. Нектарники мясистые бугорковые или в виде валика на основании завязи, спрятанные глубоко внизу спайнолепестного венчика – приспособление от высыхания нектара, тогда как ямчатые нектарники, представленные небольшой группой клеток на лепестках раздельнолепестного венчика, такой способностью не обладают.

Была определена частота встречаемости фенов горечавковых по вышеприведенной формуле. Системы фенов представлены фенами, маркирующими таксоны одного ранга: например, триба *Gentianeae* и триба *Swertieae* маркируются системой суперфенов А +  $\alpha$ , где А – выраженный суперфен, включающий два фена: Н (нектарники бугорковые) и D (чашечка перепончатая) и  $\alpha$  – нулевой суперфен, включающий два фена: h (нектарники ямчатые) и d (чашечка травянистая); подтрибы

Gentianinae и Calathiinae маркируются системой суперфенов  $A + \alpha$ , где  $A$  – выраженный суперфен, включающий два фена:  $C$  (цветок зигоморфный) и  $X$  (ксантоны с типом замещения 1,3,7) и  $\alpha$  – нулевой суперфен, включающий два фена:  $c$  (цветок актиноморфный) и  $x$  (ксантоны с типом замещения 1,3,7,8). Роды, в отличие от триб и подтриб, маркируются системой трех суперфенов  $A + A\alpha + \alpha$ . Помимо таксономических маркеров была определена частота встречаемости прочих фенов, фиксирующих характер срастания долей венчика, одно- и многолетность, ширину листьев (Табл. 1).

Каждый отдельный фен осуществляет вклад в общую приспособленность особей, тогда как особь может нести самые различные сочетания фенов, как выраженных, так и нулевых. К примеру, несмотря на то, что фен  $H$  (нектарники бугорковые) – выраженный (адаптивный), а  $h$  (нектарники ямчатые) – нулевой (слабоадаптивный), особи с ямчатыми нектарниками могут быть более приспособленными за счет других признаков. Так, виды рода *Gentianella* – с ямчатыми нектарниками, имеют самую широкую экологическую амплитуду и ареал за счет спайнолепестности венчика, узких и мелких листьев, узких лопастей рыльца и других признаков. Поэтому, целесообразно оценивать частоту встречаемости совокупностей признаков – фенотипов – наиболее устойчивых, представленных в природе сочетаний фенов, маркирующих группы особей. Такие сочетания фенов или фенотипы представляют собой устойчивую структуру, своеобразное «лицо» или образ таксона, позволяющий исследователю распознавать и классифицировать группы особей. Мы рассматриваем эти таксоны в качестве родов, давая в скобках соответствующий таксон в классической систематике (небольшие роды и секции). В фенотип мы включили суперфены (ранга секции, рода и подтрибы) и прочие фены, а частоту встречаемости фенотипа рассчитывали как сумму частот всех суперфенов и фенов, входящих в фенотип (Табл. 3). Мы не включили в фенотипы фены более высокого ранга (семейства, класса, царства), поскольку они представляют неизменную часть фенотипа и ее можно опустить, что имеет смысл для удобства восприятия фенотипов.

Частота встречаемости каждого фенотипа тесно связана с его адаптивными характеристиками. Фенотипы, приведенные в табл. 3 можно расположить в ряд по возрастанию частоты встречаемости, сопоставив частоту встречаемости с экологической амплитудой и ареалом фенотипов, при этом обнаруживается тесная корреляция частоты встречаемости и экологической амплитуды:

**(hd)J(fle)saBBB** (1,90) – фенотип рода *Anagallidium*, представленный одним видом *A. dichotomum* (L.) Griseb., встречающимся в степных и лугово-степных местообитаниях, с реликтовым ареалом, участки которого расположены в Средней Азии, Сибири и Монголии.

**(HD)(CX)(PpNnGgLI)Asbbb** (1,92) – фенотип рода *Gentiana*, представленный одним видом *G. lutea* L., встречающимся на влажных лугах в европейских Альпах и на западе Малой Азии.

**(hd)J(FfLIEe)Asbbb** (1,99) – фенотип рода *Swertia*, включающий два вида: *S. veratroides* Maxim. Ex Kom. (Дальний Восток и Маньчжурия) и *S. baicalensis* M. Pop. ex Pissjauk. (хр. Хамар-Дабан у побережья оз. Байкал), распространенные на влажных лугах.

**(hd)j(FfEeL)saBBB** (2,00) – фенотип рода **Lomatogonium**, включающий 2 вида: *L. rotatum* (L.) Fries ex Nym. и *L. carinthiacum* (Wulfen) A. Br., встречающихся на влажных равнинных и высокогорных лугах. Они распространены спорадически в Евразии и Северной Америке.

**(hd)J(FfLIEe)AsBbb** (2,07) – фенотип рода **Aptera**, включающий *A. marginata* (Shrenk) Zuev, и *A. obtusa* (Ledeb.) Zuev. Местообитания – сырые и влажные луга на равнинах и в высокогорьях. Ареал представлен небольшими участками в Европе (бассейн Волги), Средней Азии, Джунгарии, Монголии, горах Южной Сибири, Дальнем Востоке.

**(hd)J(FfLIEe)asBBb** (2,38) – фенотип рода **Frasera**, включающий 5 видов с узкими ареалами, из которых 3 дальневосточных эндемика и два азиатских вида, ареал которых представлен изолированными участками в Даурии, северной части Монголии и Манчжурии, в Хакасии, восточной части Алтая и северо-восточной части Китая. Местообитания преимущественно луговые и лесные с достаточным увлажнением, реже лугово-степные.

**(hd)j(FLE)aSBBB** (2,50) – фенотип рода **Comastoma**, включающий 7 видов, преимущественно азиатских эндемиков с узколокальными ареалами, только 1 вид – *C. tenellum* (Rottb.) Toyokuni – имеет широкий ареал, охватывающий северное полушарие. Местообитания всех видов – преимущественно влажные луга с достаточным увлажнением, только *C. tenellum* имеет более широкую экологию и встречается в горных и арктических тундрах, а также на щебнистых склонах.

**(hd)J(flge)asBBB** (2,56) – фенотип рода **Halenia**, представленный двумя азиатскими видами: *H. elliptica* D. Don и *H. corniculata* (L.) Cornaz, распространенными спорадично в южной и северной части Азии. Местообитания преимущественно луговые и лесолуговые с достаточным увлажнением.

**(HD)(CX)(PpNnGgLI)ASbbb** (2,64) – фенотип рода **Campanulata** (название, данное по названию секции Campanulatae), представленный 1 реликтовым видом (*C. punctata* (L.) Zuev), встречающимся на влажных лугах в европейских Альпах и Малой Азии.

**(HD)(CX)(pngl)aSBBb** (2,66) – фенотип рода **Gentianopsis**, представленный одним реликтовым видом *G. ciliata* (L.) Ma с ареалом, состоящим из нескольких изолированных участков, приуроченных к областям повышенной влажности (Новосибирская обл., Южный Урал, верхняя часть бассейна р.Волги, Средняя Европа).

**(HD)(cx)(pngl)aSBBb** (2,69) – фенотип рода **Majuchuania** (название, данное по имени монографа рода Ma Yu Chuan), включающий 2 вида: *M. detonsa* (Rottb.) Zuev (европейский вид), встречающийся на сырых лугах, и *M. barbata* (Froel.) Zuev (Северная Азия и Северная Америка) вид с более широкой экологической амплитудой, встречающийся на лугах, лесных опушках и в высокогорьях на каменистых склонах.

**(HD)(cx)(PpNnGgLI)ASBBB** (3,26) – фенотип рода **Calathiana**, включающий 2 вида: *C. nivalis* (L.) Holub и *C. utriculosa* (L.) Holub, распространенные в Европе. Встречаются на влажных лугах, щебнистых склонах.

**(HD)(cx)(PpNnGgLI)aSBBB** (3,32) – фенотип рода **Verna** (название, данное по названию секции Vernae), включающий 11 видов, из которых большинство европейские, а 2 вида встречаются на Кавказе, в Сибири и Средней Азии.

Местообитания – преимущественно луговые с достаточным увлажнением, а также щебнистые склоны, мохово–лишайниковые тундры.

**(HD)(CX)(PNGL)ASBbb** (3,37) – фенотип рода **Dasystephana**, включающий 13 видов с дизъюнктивными ареалами с участками в горах Южной Сибири, Средней Азии, на Кавказе. Встречаются преимущественно в луговых, лесолуговых, лесостепных и степных местообитаниях.

**(HD)(CX)(PNGL)ASBBb** (3,44) – фенотип рода **Daptera** (название, образованное из названий секций *Dasystephana* и *Arterae*), включающий 20 видов, распространенных в горных и аридных областях Азии в луговых, лесолуговых, степных и тундровых местообитаниях.

**(HD)(cx)(PNGL)aSBBB** (3,54) – фенотип рода **Ciminalis**, включающий 14 видов, распространенных в горах Южной Сибири, Средней Азии, Монгольском Алтае, некоторые из них космополиты. Местообитания луговые, лесолуговые, степные, засоленные, тундровые.

**(HD)(cx)(PNGL)ASBBB** (3,60) – фенотип рода **Speciosa** (название, образованное от названия секции *Speciosae*), включающий 11 видов, распространенных в горах Южной Европы, один вид (*C. grandiflora* (Laxm.) Zuev) встречается в горах Южной Сибири, Средней Азии, Монгольском Алтае. Местообитания альпийские луга, горные тундры.

**(HD)(CX)(PNGL)ASBBB** (3,82) – фенотип рода **Frigida** (название по секции *Frigidae*) включает *F. glauca* (Pall.) Zuev, распространенный в Сибири, на Дальнем Востоке и в Северной Америке. Растения этого вида обитают на лугах и болотах.

**(hd)J(FEGL)aSBBB** (3,96) – фенотип рода **Gentianella**, включающий 44 вида, встречающихся повсеместно в Евразии в луговых, лесолуговых и степных местообитаниях.

В данном ряду можно отметить, что с ростом частоты встречаемости наблюдается увеличение экологической амплитуды и ареала обитания фенотипов. Фенотипы горечавковых можно разбить на две хорошо очерченные группы: 1–я – фенотипы с частотой встречаемости 1,92 – 3,37, маркирующие 1–13 видов растений преимущественно с узкими и дизъюнктивными ареалами и узкой экологической амплитудой, с местообитаниями преимущественно луговыми и лесолуговыми с достаточным увлажнением, умеренного климата. Вторая – фенотипы с частотой встречаемости 3,44 – 3,96, маркирующие 11 – 44 видов, преимущественно с широкими ареалами, некоторые виды гемикосмополиты и космополиты с широкой экологической амплитудой, с широким спектром местообитаний – луговых, степных, засоленных, высокогорных, тундровых, влажных, засушливых, умеренного и холодного климата.

Исходя из сказанного, эволюция живых организмов происходит в процессе образования устойчивых фенотипических структур в процессе их прохождения через «фильтр» адаптации. Самые адаптивные признаки присутствуют во всех фенотипах живых организмов, различаясь в крупных группах (растения и животные), составляя устойчивые ядра – роды. Биологическое разнообразие формируется в процессе гибридизации и расщепления видовых признаков, которые проходя через «фильтр» адаптации либо включаются в устойчивое ядро таксона, либо переходят в скрытую форму.

## Заключение

1. Предлагаемое автором решение намечает путь возможного усовершенствования таксономической теории. Можно твердо сказать, что решение проблемы естественности таксонов может быть получено в ходе осознанного теоретического конструирования с привлечением генетического конструктора, а также на основе формулировки закона таксонообразования. Наряду с этим важно решить проблему существования (бытия) таксономических объектов, как часть проблемы естественности. Необходимо понять сущность явления «таксон» в том контексте, в каком, например, были поняты такие физические явления, как звук или свет. Так, было доказано, что звук – это колебания воздушной среды. В соответствии с этим таксон – это генетическая программа, реализующаяся в форме фенотипов на материальных носителях – живых организмах.

2. Качественные характеристики живых организмов, выявленные человеком, несут информацию о приспособленности свойств этих организмов, позволяющих им выживать в борьбе за существование.

3. Качественные изменения признаков представлены крайними и промежуточными формами по степени приспособленности, которым соответствуют разные по численности, экологической амплитуде и ареалу обитания группы особей: особи с хорошо приспособленными признаками образуют многочисленные группы с широкой экологической амплитудой и широким ареалом обитания, тогда как особи со слабоприспособленными признаками образуют немногочисленные группы с узкой экологической амплитудой и узким ареалом обитания.

4. В процессе эволюции фены образуют устойчивые сочетания – суперфены и фенотипы, адаптированные к определенным условиям окружающей среды и являющиеся выражением функционирования системы: [признаки организма – окружающая среда – приспособленность признаков (**качественный уровень эволюции**)] – [выживаемость организмов (**количественный уровень эволюции**)].

5. Таксон, как естественный объект, представляет собой фенотип – совокупность фенов, маркирующих группу особей, и представляет устойчивую структуру морфологических и физиологических особенностей особей, а также их общий облик, слагающийся из основных органов и структур; фенотип, как общее особей, легко выражается посредством символов.

## *Reference:*

1. Verne G, Speciation P. . New York: Columbia University Press; 1981. [\[Google Scholar\]](#)
2. Kunz W, Classification, S.E.P.o.T. (Do) . . Singapore: Wiley-Blackwell; 2012. [\[Google Scholar\]](#)
3. Rozov MA, knowledge, o.s.r.a.p.o.t.a.o. (Theory) . Theory of social relays: His-tory – Ideas – Prospects. Novosibirsk: Novosibirsk State Regional Scientific Library Publishing House; 1997. [\[Google Scholar\]](#)
4. Beklemishev VN, parasitology, o.f.o.c. (Biocenological) . M. Nauka Publishing House; 1970. [\[Google Scholar\]](#)
5. Cuvier JL, animal R. . Paris: Déterville; 1817. [\[Google Scholar\]](#)

6. Waddington CH, s.o.t.g. (The) , A discussion on some aspects of theoretical biology . . London: Allen & Unwin; 1957. [\[Google Scholar\]](#)
7. Alberch PA. Developmental analysis of an evolutionary trend: A digital reduction in amphibian. *Evolution* 1985;39:8-23. [\[Google Scholar\]](#)
8. Berry RJ. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus Musculus*. *Genetics* 1963;№4(11):195-220. Available from: <http://genomebiology.com/content/11/11/R111> PubMed PMID: 21092094. doi: 10.1186/gb-2010-11-11-r111. [\[Google Scholar\]](#)
9. Berry RJ, Searle AG. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proc. Zool. Soc* 1963;№140:577-615. [\[Google Scholar\]](#)
10. Vavilov NI. The law of homologous series in heritable variability. The selected works in five volumes. V.5. M., L. Nauka Publishing House; 1965. [\[Google Scholar\]](#)
11. Zuev VV, Rozova SS. The Problem of taxonomy and prospect of their decision: *Biol. Bull. Rev.* 2000;v.120, №3:240-252. [\[Google Scholar\]](#)
12. Vavilov NI. The law of homologous series in heritable variability. The selected works in five volumes. V.5. M., L. Nauka Publishing House; 1965. [\[Google Scholar\]](#)
13. Zuev VV. Regularities of development of structure taxa the highest plants in the course of adaptive evolution on the example of Gentianaceae family: *Biol. Bull. Rev.* 1996;v.116, №6:673-685. [\[Google Scholar\]](#)
14. Zuev VV. Supraspecific taxon as temporarily functioning system: *Biol. Bull. Rev.* 1998;v.118, №6:679-686. [\[Google Scholar\]](#)
15. YaI P. The mathematical theory of evolution angiospermous (across Roberti). Second Moscow meeting on a phylogeny of plants, M. Moscow State University Press; 1964. [\[Google Scholar\]](#)
16. Zuev VV. The problem of reality in biological taxonomy. Novosibirsk: Novosibirsk State University Press; 2002. [\[Google Scholar\]](#)
17. Zuev VV. Ranging taxa methods of a structure analysis. *Biol. Bull. Rev.* 1994;v.114, №1:22-29. [\[Google Scholar\]](#)
18. Chislenko LL. About structure of taxa and taxonomical variety: *Zhurn. Obssh. Biol.* 1977;№38:348-358. [\[Google Scholar\]](#)
19. Golicov AN. About the quantitative regularities of process of a divergence. Hydrobiological researches of a self-cleaning of reservoirs. L. Zoological Institute Press; 1976. [\[Google Scholar\]](#)
20. Levontin RK. *Adaptation. Evolution.* M. Mir Publishing House, M; 1981. [\[Google Scholar\]](#)
21. Chetverikov SS. About some moments of evolutionary process from the point of view of the modern genetics: *Bull. MOIP. Dep. Biol.* 1965;№70:33-74. [\[Google Scholar\]](#)
22. Dawkins R. *The Selfish Gene.* New York: Oxford University Press; 1976. [\[Google Scholar\]](#)
23. Severtsov AN. *Morphological regularities of evolution.* M.,L. AS USSR Publishing House; 1939. [\[Google Scholar\]](#)