

Видообразование

Видообразованием называется процесс формирования и развития новых видов из предковых.

Процессы видообразования – это переход эволюционного развития на макроэволюционный уровень, содержанием которого является не возникновение новых видов, а глубокие преобразования организации, формирование новых крупных таксонов (родов, семейств, отрядов и т.д.). При этом микроэволюционные преобразования могут представлять стадии видообразования. Таким образом, всю эволюцию можно представить как совокупность видообразовательных процессов.

Проблема видообразования с момента возникновения всегда вызывала и вызывает жаркие дискуссии. Представления об этом центральном звене эволюционного процесса с развитием эволюционных взглядов в биологии часто менялись. Например, в течение почти ста лет (с 1864 по 50-е годы 20-го века) разными школами выдвигались гипотезы о внезапном (скачкообразном) порождении видов, которые противопоставлялись градуалистической теории Дарвина. Затем синтетическая теория эволюции вернулась к представлениям о постепенном и медленном возникновении новых видов. Современная эволюционная биология не отрицает ни тот, ни другой способ видообразования.

В основе современных представлений о видообразовании лежит эволюционная теория Ч.Дарвина, согласно которой основной путь эволюции – дивергентное образование новых видов под действием естественного отбора.

Как уже отмечалось, процесс видообразования начинается на уровне популяций, которые служат ареной элементарных эволюционных явлений. Основным элементарным эволюционным материалом являются хорошо изученные по природе и свойствам различные формы мутаций, а также популяционные волны и генетико-автоматические процессы (дрейф генов), затрагивающие признаки, временно неконтролируемые отбором. При этом запас наследственной изменчивости (разнообразие генофонда) в популяции определяется не только темпом и объёмом мутационного процесса, но и бесконечным разнообразием комбинаций разных генов, происходящих в связи с половым процессом. Таким образом, мутационная и комбинативная изменчивость обуславливают практически неисчерпаемый источник элементарного эволюционного материала.

Мутационный процесс по своей природе явление случайное и ненаправленное. Направляющим фактором эволюции является естественный отбор, представление о котором составляет центральное звено всего эволюционного учения. Естественный отбор по праву считается творческим фактором эволюции: он накапливает, объединяет и направляет в определённые русла проявления наследственной изменчивости, формирует у организмов

приспособления в зависимости от условий существования, влияет на темпы и направления эволюционного процесса.

Для того чтобы процесс видообразования мог происходить, необходимо наличие изоляции между зарождающимися видами. Например, две популяции одного вида по каким-либо причинам оказались изолированными друг от друга. В каждой популяции возникают мутации, естественным отбором сохраняются фенотипы, наиболее соответствующие той среде обитания, в которой живет каждая популяция. Отбор и сохранение определенных фенотипов приводят к изменению частоты встречаемости генов и генотипов и, в конечном итоге, к изменению генофонда популяции. Поскольку условия, в которых обитают популяции, различаются, будут различаться фенотипы и генотипы особей каждой популяции.

При длительной изоляции возникают новые признаки, появляются отличия в строении, прежде родственные популяции утрачивают способность скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство.

Таким образом, можно выделить две стороны этого процесса: морфологическую дивергенцию - накопление различий в фенотипических признаках (окраске, пропорциях и размерах тела) у формирующихся видов - и становление системы изолирующих механизмов - особенностей особей, препятствующих межвидовому скрещиванию или снижающих его успех. В результате появляются совершенно новые виды.

Поэтому изоляция, ограничивающая и прекращающая поток генов, ответственна за внутривидовую дифференциацию, видообразование и дивергенцию близких видов. Другими словами, изоляция, наряду с наследственной изменчивостью, борьбой за существование и естественным отбором, является фактором эволюции. Без анализа изоляции не обходится ни одно исследование, посвященное видообразованию.

Изоляция как пусковой механизм видообразования

Обмен генами между различными популяциями или популяционными системами внутри вида может ослабляться или предотвращаться разного рода преградами, известными под общим названием изолирующих механизмов.

Ещё С.С. Четвериков придавал изоляции большее значение как фактору эволюции, чем популяционным волнам. Как мы помним, одним из условий Харди-Вайнберского равновесия генов является панмиксия – равная вероятность скрещивания для всех членов популяции. Поэтому одним из факторов, нарушающих это равновесие, т.е. своеобразным возмутителем спокойствия является изоляция – ограничение панмиксии, происходящее по самым разным причинам.

Генетик Ф.Г. Добржанский (1900-1975), последователь С.С. Четверикова, сформулировал представление о системе «изолирующих механизмов эволюции»

как барьеров, которые обеспечивают, с одной стороны, обособленность одного вида от другого, а с другой - способствуют поддержанию генетического единства вида как целого. Таким образом, учёный вслед за Четвериковым выделил изоляцию как фактор в эволюции видов наряду с наследственной изменчивостью и отбором.

Итак, изоляцией в теории эволюции называют исключение или затруднение свободного скрещивания между особями одного вида, ведущее к обособлению внутривидовых групп и новых видов. Изоляция закрепляет межпопуляционные различия в частотах встречаемости различных генотипов и способствует созданию группировок с независимыми генофондами, которые могут стать самостоятельными видами.

Изолирующие механизмы - особенности особей близкородственных видов, препятствующие межвидовому скрещиванию или заметно снижающие успех этого скрещивания.

Морфологические, биохимические, физиологические, генетические различия между близкородственными видами, обитающими на одной территории, сохраняются благодаря тому, что они не скрещиваются друг с другом. Поэтому становление системы изолирующих механизмов является необходимой и обязательной ступенью видообразования.

Причины изоляции могут быть разнообразными. Как правило, это барьеры, нарушающие целостность элементарной эволюционной структуры.

Выделяют различные формы изоляции: географическая, экологическая, сезонная, этологическая и др. Все эти формы могут способствовать изоляции репродуктивной. Например, географическая изоляция препятствует скрещиванию из-за разделения популяций какими-либо географическими барьерами (реки, горы, пустыни и т.д.). Тем самым она нарушает обмен генетической информацией между популяциями одного вида.

Разные авторы предлагают различные системы классификации изолирующих механизмов.

Самая простая и общая классификация изолирующих барьеров включает три основных категории:

- географическая изоляция (пространственные механизмы)
- экологическая изоляция (механизмы, создаваемые средой)
- репродуктивная изоляция (докопуляционные и послекопуляционные механизмы)

Пространственная или географическая изоляция — это изоляция, создаваемая географическим расстоянием, которая возникает между популяциями, далеко обитающими друг от друга или географическими барьерами. Таким образом, механизмы пространственной изоляции по проявлениям можно разделить на два типа: изоляция барьерами и изоляция расстоянием.

Изоляция расстоянием связана с большей возможностью спаривания близко живущих особей. Степень географической изоляции, связанная с расстоянием, во многом зависит от подвижности особей, которую выражают в виде радиусов их индивидуальной активности, что сказывается на панмиксии. Индивидуальная активность разнообразна. Всё определяется биологией вида. У разных особей различается радиус репродуктивной активности, что влияет на степень изоляции – у моллюсков он равен нескольким десяткам метров, а у птиц – тысячи километров. В то же время у аистов – четко выраженный «гнездовой консерватизм», а у некоторых видов уток – очень большой ареал репродуктивной активности. Для малоподвижных видов животных, например улиток, расстояние в несколько сотен метров оказывается достаточным для изоляции. В то же время между популяциями ветроопыляемых растений обмен пыльцой происходит на десятки и сотни километров.

Таким образом, в случае пространственной изоляции гамет из разных популяций не встречаются друг с другом, потому что эти популяции живут в областях, разделенных расстояниями, которые слишком велики по сравнению с потенциальными возможностями организмов к расселению.

К пространственной изоляции относятся и географические барьеры. Для многих наземных животных непреодолимыми преградами для распространения служат моря и реки, для водных – массивы суши, высокогорье служит преградой для расселения равнинных видов и т. п. Подобные преграды могут служить изолирующими барьерами и между популяциями одного вида, и между близкими видами.

Так же как и расстояние, непреодолимость барьера – понятие относительное. Для одних видов крохотный ручей служит непреодолимым барьером, в то время как другие легко пересекают широкие реки и моря.

Возникновение данного типа изоляции связаны с историей расселения вида или с историей изменения географических ландшафтов регионов. Например, наступление ледников или образование мексиканского плато, разделение материков, образование преград в виде рек, горных хребтов, лесных массивов и т.д. Для возникновения вида обычно достаточно полной изоляции на протяжении жизни десятков тысяч поколений.

В настоящее время пространственная изоляция может возникать в связи с деятельностью человека в биосфере – например, результат интенсивного промысла (соболь).

При этом при устранении барьера силами природы или самими организмами особи вновь способны скрещиваться. Географическая изоляция не препятствует успешному скрещиванию после ее устранения. Например, популяции песцов, обитающие на Анадыре и Аляске, разделены проливом в 120 км, но они не утратили способности к эффективному скрещиванию.

Таким образом, географическая изоляция носит не генетический (репродуктивный) или экологический характер, а физический, и в этом состоит ее отличие от других видов изоляции.

Экологическая изоляция, по мнению многих ученых, представляет собой промежуточную категорию между географической и репродуктивной изоляцией.

Эта форма биологической изоляции основывается на разнообразии организмов по экологии их размножения. В этом случае между популяциями существуют генетически обусловленные различия в отношении их экологических потребностей и предпочтений. Способность популяций жить на одной и той же территории определяется наличием соответствующих местообитаний, ниш и степенью межвидовой конкуренции. Препятствия, не допускающие обмен генами, имеют экологическую природу.

Другими словами, экологическая форма изоляции – адаптация к разным условиям среды. При этом в более широком понимании к экологической в учебной литературе относят биотопическую и хронологическую изоляции, о которых более подробно мы поговорим ниже. Но в научной литературе эти понятия различают.

Экологическая изоляция близка к биотопической, которая в свою очередь является более узким понятием, так как не учитывает такие явления как пищевая специализация, способы расселения потомков и т.д.

Ярким примером пищевой специализации и проявлением экологической изоляции являются виды дрозофил, обитающие в одном и том же районе Калифорнии или Бразилии. Они имеют различные пищевые предпочтения и питаются дрожжами разных видов.

Довольно подробно в этом отношении в США изучены яблоневая плодожорка *Laspeyresia pomonella* и яблоневая пестрокрылка *Rhagoletis pomonella*, о которой мы уже упоминали в одной из предыдущих глав. Пестрокрылка – североамериканский вид, развивавшийся первоначально на боярышнике, перешла к обитанию на яблони, т. е. заняла новую экологическую нишу и тем самым изолировалась от других рас этого вида. Пестрокрылки спариваются на своих растениях-хозяевах, и эта черта биологии закрепляет их приверженность к определённому хозяину. Распознавание и предпочтение хозяина контролируется одним геном. Следовательно, мутация, возникшая в этом гене, может положить начало формированию новой расы по хозяину.

Яблоневая плодожорка была завезена в Северную Америку вместе с яблоней и распространилась по территории США и Канады. В 1899 г. в Калифорнии была зарегистрирована раса этого вида, поражающая грецкий орех. При этом пространственно яблоневая и ореховая расы не были изолированы. В южной Канаде тот же вид стал поражать грушу, в результате чего возникла грушевая раса, которая размножалась на две недели позже, к моменту созревания спелых груш.

Экологическая дифференциация на нерепродуктивных стадиях жизненных циклов в той или иной степени снижает шансы на успешную гибридизацию между симпатрическими видами и тем самым способствует их изоляции.

Из приведенных выше примеров видно, что экологическая изоляция близка как к биотопической, так и к хронологической. Часто сложно провести границы, поскольку в каждом конкретном случае, как правило, может иметь место сразу несколько форм изолирующих механизмов.

Очень важное значение в природных условиях имеет ситуация, при которой окружающая среда неоднородна, различаясь в разных своих участках по какому-либо фактору. Поскольку естественные местообитания всегда неоднородны, такая неоднородность допускает экологическое сосуществование симпатрических видов (проживающих совместно на одной территории).

Э.Майр и вслед за ним большинство учёных не включают экологическую изоляцию в узком её понимании в перечень докопуляционных механизмов.

Докопуляционные преграды — это преграды, препятствующие встрече гамет или (у растений) гаметофитов, тогда как послекопуляционные преграды начинают действовать после того, как гаметы или гаметофиты встретились друг с другом.

К докопуляционным механизмам изоляции Майр (1974) отнес биотопическую изоляцию (потенциальные партнеры занимают разные местообитания), хронологическую изоляцию (несовпадение сроков размножения), этологическую изоляцию (потенциальные партнеры не воспринимают друг друга как особей разного пола) и механическую (физиологическую) изоляцию (несоответствие половых органов).

Биотопическая изоляция сходна с хронологической в том, что потенциальные партнёры по спариванию не встречаются в результате расхождения близкородственных видов либо по разным местообитаниям, либо по времени полового созревания.

Другими словами, обычно они имеют предпочтение к размножению либо в определенных местах, либо в определенные сроки. Например, в озере Севан обнаружено 6 изолированных популяций одного вида форели, имеющих различные места нереста в реках и ручьях, питающих озеро. При этом в случае биотопической изоляции животные не могут, а не хотят менять свои местообитания. У многих видов предпочтение биотопа — эффективный изоляционный механизм.

Например, один вид лягушек размножается в прудах и болотах, в то время как другой предпочитает мелкие лужи и ручейки.

Приливно-отливная полоса тропических морей населена множеством манящих крабов. Самцы этих ракообразных совершают своей огромной клешней сложные манящие движения, отпугивая конкурентов и одновременно подманивая самку. Один из видов - *Uca tetragonon* обитает в нижней части литорали (части берега, затопляемой во время прилива), среди осколков ракушек, обломков отмерших кораллов; его можно встретить и на песчаных и илистых почвах.

Второй краб - *Uca perplexa* живет в верхней части литорали и встречается только на илистых грунтах.

В других случаях решающее значение имеет временная или *хронологическая* изоляция.

У большинства животных и растений существуют определённые сезоны размножения или цветения. Поскольку период оплодотворения у видов ограничен во времени, даже небольшой сдвиг в сроках размножения может быть очень эффективным изолирующим механизмом. Спаривание или перекрёстное опыление происходят в определённое время года (например, летом или осенью), а нередко и в определённое время суток (у одних видов днем, а у других ночью). Близкие виды могут различаться по тому, на какое время года или суток приходится у них период полового размножения. Такие межвидовые различия и ведут к временной изоляции в пределах даже сравнительно небольших пространств.

Итак, к *хронологической* изоляции относятся сезонная изоляция, изоляция, обусловленная различными суточными или годовыми циклами.

Убедительным примером служат популяции четных и нечетных лет у тихоокеанских лососей. Цикл развития этих рыб составляет два года, после чего они поднимаются в верховья рек, впадающих в океан, нерестятся и погибают. Популяции четных и нечетных лет могут жить по соседству друг с другом, но, тем не менее, они практически никогда не скрещиваются.

Два близких вида сосен, *Pinus radiata* и *P. attenuata*, в центральной части Калифорнийского побережья произрастают на одной территории. Но у *P. radiata* пыльца осыпается рано, в феврале, а у *P. attenuata* — на 6 недель позднее, в апреле, т.е. между этими двумя видами существует сезонная изоляция. Два вида дрозофилы, *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis*, в Северной Америке обитают на одной обширной области, скрещиваются в одно и то же время года, но в разное время суток: у *D. pseudoobscura* половая активность наблюдается по вечерам, а у *D. persimilis* — по утрам.

Классическим примером дивергенции в результате хронологической изоляции служат расы погремка *Alectorolophus major*, исследованные Цингером (1928). На скашиваемых луговинах погремки цветут и плодоносят в течение всего лета, пик цветения у исходной формы приходится на июль. На скашиваемых лугах первую половину июля существуют формы, успевающие отцвести до покоса, и форма, вырастающая вместе с отавой и успевающая дать семена до наступления холодов.

Хронологическая изоляция, подобно любой другой форме изоляции, может быть полной или частичной. У родственных видов растений, произрастающих на одной и той же территории, пики цветения нередко приходятся на разное время, но периоды цветения перекрываются, т. е. имеет место частичная сезонная изоляция.

Большое значение и широкое распространение в поддержании изоляции близких видов имеет *этологическая* форма – осложнения спаривания, обусловленные особенностями поведения, допускающими спаривание только с особями своего вида. В отличие от биотопической и хронологической форм потенциальные партнёры для спаривания встречаются, но не спариваются.

Данная форма существует только у животных с хорошо развитой системой рефлексов на сигнальные раздражители - зрительные, звуковые, обонятельные – это млекопитающие, насекомые, рыбы, амфибии, птицы.

У высших животных обычно ухаживание предшествует копуляции. Ухаживание складывается из ряда стимулов и реакций на них (танцы, демонстрации, пение и т. п.), которые подготавливают самцов и самок к копуляции. Брачное поведение различается у разных видов, входящих в данную группу, а сигналы часто бывают видоспецифичными. Так, у чешуекрылых феромоны, играющие важную роль в спаривании, часто видоспецифичны, так же как крики и пение у амфибий и птиц; вследствие этого между самками и самцами, принадлежащими к разным видам, нет взаимного влечения. Подавление межвидового спаривания, обусловленное поведением, и создаёт этологическую изоляцию.

Можно напомнить о видоспецифичности песни у воробьиных птиц, звуковых сигналах цикад, кузнечиков, сверчков, о световых сигналах светляков, подчас очень сложных брачных ритуалах птиц, насекомых, пауков и т. д.

Пример – интенсивность, частота и длительность вспышек у североамериканских светляков. У дрозофилы, например, существует мутация «желтая». Желтый самец у обычных серых самок имеет крайне мало шансов на успех, так как вибрирует крыльшками в более медленном темпе, что снижает его привлекательность. Если же у серого самца удалить крылья, он вообще теряет способность стимулировать самок к спариванию. Наоборот, самки дрозофил с удаленными усиками-антеннами теряют свою разборчивость и спариваются с самцами других видов.

Род пеночек объединяет несколько десятков видов птиц, многие из которых практически не отличимы друг от друга по внешнему виду. В то же время, пеночки очень хорошо отличаются по песням, и эти различия служат основным фактором изоляции между ними.

Этологическая изоляция играет ключевую роль в предотвращении межвидовой гибридизации во многих группах животных, как позвоночных, так и беспозвоночных.

Механическая или физиологическая форма изоляции определяется особенностями строения и функционирования органов размножения.

У высших животных и растений имеются сложные репродуктивные системы или цветки, состоящие из мужских и женских репродуктивных органов, которые структурно коадаптированы так, чтобы облегчать копуляцию, осеменение или опыление при нормальном внутривидовом спаривании. Если два вида организмов различаются по строению своих половых органов или цветков, то это

препятствует скрещиванию между особями разных видов. Подобные препятствия и создают механическую изоляцию.

Еще Дарвин отмечал значение механической (физиологической) изоляции и приводил в пример разнообразие пород собак, у которых между крайними морфологическими вариантами (например, по размеру) скрещивания практически невозможны.

Среди рода жужелиц есть немало видов-двойников, практически не отличимых внешне друг от друга. Скрещивания между разными видами невозможны из-за различия в строении половых органов этих насекомых. Кроме того жужелицы способны определять свою видовую принадлежность по запаху. Самки жужелиц выделяют феромоны - пахучие вещества, привлекающие самцов; каждый вид имеет свой специфический запах.

Механическая изоляция описана для некоторых пар видов цветковых растений, у которых она обеспечивается сложными механизмами, имеющимися у цветка. В Бразилии сосуществуют симпатрически два вида *Polygala*, не образуя гибридов. Опыление осуществляют пчелы, но цветки у этих видов устроены таким образом, что пыльца прилипает к голове пчелы к разным её частям у разных видов. Благодаря такому различному местоположению пыльцы она может быть перенесена только на рыльце того же, но не других видов, что исключает межвидовую гибридизацию.

Рассмотренные формы докопуляционных изолирующих барьеров не только близки между собой по механизму действия, но и, как правило, действуют в комплексе, дополняя друг друга.

Например, изоляцию в средней полосе европейской части России между травяной и остромордой лягушками в период размножения поддерживают, по крайней мере, четыре изоляционных барьера: хронологическая изоляция - травяная лягушка размножается в среднем на 10 дней раньше остромордой; биотопическая изоляция - травяная лягушка придерживается в основном водоемов на открытых местах, а остромордая - под пологом леса; и два механизма поведенческой изоляции - брачные крики этих видов различаются, а самцы приобретают разную окраску. Самцы остромордой лягушки ярко-голубые, самцы травяной - оливково-бурые с голубоватым горлом. Необходимо отметить, что, несмотря на все эти различия, в природе нередки случаи межвидовых спариваний этих лягушек, а при их искусственном спаривании в лаборатории получается жизнеспособное потомство.

Все рассмотренные докопуляционные механизмы изоляции достаточны для предотвращения скрещивания в природе особей разных видов, и ограничения скрещивания внутривидовых форм. При этом большинство описанных форм изоляции преодолимо (например, искусственным осеменением).

Допустим, что докопуляционные изолирующие механизмы не сработали, и произошла копуляция между особями разных видов или опыление чужим видом.

В таких случаях образованию гибридов могут препятствовать разного рода внутренние преграды.

Послекопуляционные механизмы изоляции создают между живыми организмами уже непреодолимый барьер. Эта большая группа изоляции препятствует воспроизведению нормального потомства в природе и связана с возникновением изоляции после скрещивания – это либо гибель гамет после копуляции, либо гибель зигот после оплодотворения, развитие полностью или частично стерильных гибридов или гибридов с пониженной жизнеспособностью. На любой из этих стадий может произойти блокирование обмена генами после межвидового скрещивания. Именно эти формы изоляции в учебной литературе относят к репродуктивной в более узком её понимании.

Даже если спаривание (или опыление у растений) произошло, оплодотворения нередко не происходит.

Так, если на рыльце пестика попадает пыльца чужого вида, она не прорастает или недоразвиваются пыльцевые трубки и мужские гаметы не достигают яйцеклетки. У животных после спаривания может происходить гибель мужских гамет в половых путях самки из-за иммунологической несовместимости, как это наблюдается у многих видов дрозофилы.

Послекопуляционные формы изоляции проявляются в несовместимости половых продуктов самца и самки, например, по числу и строению хромосом. Причинами являются крупные мутации, особенно хромосомные и геномные (хромосомные перестройки и все виды изменения чисел хромосом), в результате которых при скрещиваниях возникает летальный эффект или различная степень стерильности потомства.

Во многих группах животных и растений при межвидовых скрещиваниях образуются стерильные гибриды F₁, хорошо известным примером таких гибридов служит мул (кобыла×осел). Виды растений и животных часто различаются по транслокациям, инверсиям и другим перестройкам, которые в гетерозиготном состоянии вызывают стерильность.

Разрушение гибридов — последнее звено в последовательности преград, препятствующих межвидовому обмену генами.

В предложенной ниже таблице 1 классификация изолирующих механизмов расположена в последовательности их вступления в действие: если одни оказываются несовершенны, начинают работать другие. Обычно для каждой пары близкородственных видов можно выделить несколько изолирующих механизмов. Изоляция в природе обычно имеет комплексный характер. Лишь в редких случаях изоляция видов создаётся одним изолирующим механизмом. Обычно несколько различных изолирующих механизмов действуют совместно. При этом для надежной репродуктивной изоляции не нужен весь их спектр, часто бывает достаточно двух или трех.

Таблица 1. Классификация изолирующих механизмов.

Докопуляционные изолирующие механизмы (механизмы, препятствующие межвидовому скрещиванию)		
потенциальные партнеры не встречаются	биотопическая изоляция	сравниваемые виды живут в разных местообитаниях
	хронологическая (сезонная или суточная) изоляция	сравниваемые виды размножаются в разные сроки
потенциальные партнеры встречаются, но не спариваются	этологическая (поведенческая) изоляция	сравниваемые виды отличаются по окраске, брачным ритуалам, песне или запаху
копуляция не приводит к осеменению	механическая (физиологическая) изоляция	различное строение копулятивных органов у близкородственных видов
Послекопуляционные механизмы (механизмы, понижающие успешность межвидового скрещивания)		
осеменение происходит, но яйца не оплодотворяются	гибель гамет	иммунологическая реакция на чужеродную сперму препятствует оплодотворению
яйца оплодотворяются, но зародыш гибнет	гибель зигот	несовместимость геномов родительских видов приводит к нарушению эмбрионального развития
зародыш развивается нормально, но гибриды менее приспособлены к условиям существования, чем родительские виды	неполноценность гибридов	у гибридов нарушаются эволюционно сложившиеся связи между генами родительских видов, при их размножении возникают сложности из-за необычности окраски и полового поведения
гибриды вполне жизнеспособны, но стерильны	бесплодность гибридов	различия в количестве и форме хромосом родительских видов приводит к затруднению или невозможности созревания половых клеток у гибридов

Таким образом, при *репродуктивной* изоляции препятствия к скрещиванию порождаются свойствами самих организмов. Благодаря репродуктивной изоляции популяции могут обитать на одной и той же территории, не обмениваясь между собой генами.

Важно отметить, что пространственная или географическая изоляция свойственна локальным популяциям и географическим расам.

Экологическая изоляция представляет собой универсальную черту, характерную для всех видов, но существует также между экологическими расами и между симпатрическими полувидами. Вероятно, что между географическими расами обычно имеется некоторая экологическая дифференциация.

Хорошо развитая репродуктивная изоляция — один из отличительных признаков биологических видов. Частичная или неполная репродуктивная изоляция характерна для полувидов.

Длительная внутривидовая изоляция приводит к тому, что каждая популяция эволюционирует независимо. Мутации, возникающие в одной популяции, не могут проникнуть в другую. Дрейф генов приводит к тому, что в разных популяциях фиксируются разные наборы аллелей. Естественный отбор перестраивает генетическую структуру каждой изолированной популяции, приспособляя каждую из них к локальным условиям. Поэтому с полным основанием можно сказать, что изоляция представляет собой один из пусковых механизмов видообразования.

Сторонники биологической концепции вида и теории аллопатрического видообразования, о которых более подробно мы поговорим позже, вслед за Майром выделяют пространственную (географическую) изоляцию, как основную, не зависящую от других изоляционных барьеров, внешний фактор, разобщающий генофонды популяций и, тем самым, обеспечивающий их дивергенцию. То есть, по мнению Э.Майра пространственная изоляция является единственным пусковым механизмом видообразования.

Однако, по мнению многих современных учёных, допускающих и признающих симпатрический способ видообразования, необходимо различать действительные географические преграды и пространственную разобщённость, обусловленную экологическими и (или) биотопическими предпочтениями.

Основные пути и формы видообразования

В настоящее время выделяют три основных пути, ведущих к появлению новых видов. Как мы уже отмечали выше, первый путь обусловлен дивергенцией (разделением) одного предкового вида на несколько независимо эволюционирующих видов. Именно по этому пути и шла в основном эволюция биоразнообразия на Земле.

Возможность дивергентного происхождения таксонов от одной предковой популяции никем не отрицается, но вместе с тем современное представление о происхождении видов не ограничивается внутривидовой дифференциацией и признает другие пути и способы видообразования.

По мнению известного эволюциониста Н.Н. Воронцова, дарвиновская схема дивергенции на самом деле демонстрировала не только дивергентную эволюцию, но и эволюцию без распада исходной ветви на дочерние.

Преобразование существующих видов, когда в ходе эволюции вид А меняется и превращается в вид В, демонстрирует ещё один путь происхождения видов. Такой процесс называется филетическим видообразованием и не предполагает изменения числа видов.

Дж. Симпсон (1948) первым предложил различать два типа эволюции: *дивергентную*, приводящую к увеличению числа видов, и *филетическую* - прогрессивную смену форм жизни, связанных между собой отношением предки - потомки - эволюция без расхождения.

Как уже обсуждалось ранее, согласно биологической концепции вида виды можно определить и охарактеризовать только в случае дивергентной эволюции, т.к. при рассмотрении филетической эволюции нельзя провести границы между видами, последовательно сменившимися друг друга во времени. При этом дивергентная эволюция может рассматриваться как две разнонаправленные филетические эволюции.

Третий путь видообразования связан со слиянием двух существующих видов А и В и образованием нового вида С. При этом говорят о гибридогенном происхождении видов.

На самом деле в природе существует много типов видообразования. Если быть точнее, то путей появления новых видов существует столько, сколько существовало и существует видов в биосфере Земли. Но как бы ни были разнообразны формы появления новых видов, в основе их лежат общие закономерности - процесс эволюционного преобразования популяции или группы популяций, т.е. приспособительная трансформация популяций, осуществляемая естественным отбором. Бесспорной является зависимость процесса видообразования от формы и интенсивности отбора.

Причины видообразования могут быть различными. В одних случаях исходный вид не изменяет своего ареала, но существенным образом меняются условия его существования, а это меняет направление отбора и, в конечном счёте, приводит к образованию новой формы. В других случаях изменение условий существования исходного вида связано с заселением им новой территории, неоднородной по природным условиям. Таким образом, процесс видообразования сочетает адаптацию к новым условиям среды с обособлением генофондов, т.е. с формированием систем изолирующих механизмов.

Поэтому, разные авторы, рассматривая разные аспекты видообразования, выделяют несколько основных его характеристик. В этих общих рамках способы могут различаться по причинам, их обуславливающим, по характеру исходного материала, по темпам процесса. На основе таких характеристик и предлагаются варианты классификаций форм и способов видообразования.

По механизму обособления и формирования генофондов можно различать дивергенцию на основе конкуренции, гибридогенное видообразование и, как следствие, сетчатое видообразование.

При рассмотрении территории как арены видообразования, т.е. на основе пространственных характеристик различают аллопатрическое, парапатрическое и симпатрическое видообразование. Аллопатрическое видообразование связано с расселением вида и пространственной изоляцией. Парапатрическое (частный случай аллопатрии) с пространственной изоляцией популяций в пределах существующего ареала вида. Симпатрическое - с расхождением групп особей одного вида, обитающих на одном ареале, при отсутствии пространственной изоляции.

По темпам различают постепенное, сальтационное (скачкообразное) и мгновенное или внезапное (за одно поколение) видообразование.

Видообразование в пространстве

Теория аллопатрического, или *географического*, видообразования достаточно глубоко разработана и обоснована Э. Майром (1968), который считал этот способ основным. Это наиболее изученный способ возникновения новых видов, который связан с расселением исходного вида на новые территории за пределы занимаемого им ареала или с расчленением материнского вида на части какой-либо преградой. Таким образом, основной причиной и пусковым механизмом этого типа видообразования является пространственная изоляция (если изоляция возникает в пределах ареала вида, его иногда называют *парапатрическим* видообразованием как частным случаем аллопатрического), и для такого процесса требуются большие отрезки времени.

Пространственная изоляция может возникать в ходе распространения вида по ареалу. На пике численности обычно усиливается миграция особей, и ареал вида расширяется. В период спада численности этот ареал фрагментируется и прежде большая единая популяция распадается на серию мелких частично изолированных популяций. Глобальные изменения климата, наступление ледников или пустынь, дрейф материков, горообразование, изменение русел рек – все эти события также могут приводить к фрагментации ареалов.

В историческое время фрагментация ареалов многих животных и растений была обусловлена деятельностью человека. Вырубка лесов, распашка полей, прокладка железных и шоссейных дорог, газо- и нефтепроводов привели к тому, что многие популяции оказались отрезанными друг от друга, их численность снизилась, и обмен мигрантами между ними резко сократился.

При расширении ареала окраинные популяции - краевые изоляты - хорошо изолированы от популяций, обитающих в более благоприятных частях ареала, а численность особей, составляющих такой изолят невелика. В этом случае небольшие популяции, укоренившиеся в новых районах, могут с самого момента своего возникновения стать территориально обособленными. В краевых изолятах генофонд обеднен. В таких случаях решающим фактором эволюционного процесса может стать дрейф генов.

Если географическая изоляция достаточно продолжительна, а направления отбора различны, то изолированная популяция приобретает отчетливые различия с родительским видом, снижающие возможность скрещивания, вплоть до возникновения репродуктивной изоляции (т.е. нескрещиваемости в природных условиях) между ними. Таким образом, как мы уже отмечали, помимо накопления морфологических различий, действие факторов – естественный отбор, ведущий к дивергенции, дрейф генов в краевых изолятах и т.д., приводит к тому, что формируются генетические особенности изолированных популяций, накапливаются различия в экологии и поведении особей - происходит формирование *системы изолирующих механизмов*.

Следовательно, со временем в изолированных частях будут накапливаться новые генотипы и фенотипы. Особи в разных частях ранее единого ареала могут изменить свою экологическую нишу. При таких исторических процессах степень расхождения групп может достигнуть видового уровня. Становление системы изолирующих механизмов является обязательной ступенью видообразования.

Репродуктивная изоляция может основываться на самых разных биологических особенностях близких форм организмов. После возникновения той или иной формы репродуктивной изоляции обособленная популяция становится самостоятельным видом. Если географический барьер нарушится и контакт восстановится - эти два вида либо смогут сосуществовать в одном ареале, либо будут конкурировать, и один из них будет вытеснять другой, т.к. к моменту образования зоны вторичного географического контакта различия в экологии и поведении близкородственных форм могут обеспечивать надежную репродуктивную изоляцию между ними.

В этом случае процесс видообразования можно считать завершенным. Это будут уже две обособленные филетические линии, каждая из которых имеет свою эволюционную судьбу.

Географические расы, или географические изоляты – основные единицы географического видообразования. Этот процесс в природе идет постоянно, поэтому можно обнаружить изоляты на любой стадии видообразования.

Географическое видообразование с ярко выраженной пространственной изоляцией в ходе аллопатрического видообразования характерно для видов, обитающих на океанических островах.

Так, на Галапагосских островах в настоящее время обитает 13 видов вьюрков. Эти виды существенно отличаются по форме клюва и произошли от одного вида, особи которого залетели на острова с материка и оказались изолированными. В условиях географической изоляции в популяциях естественным отбором сохранялись особи с разными мутациями, что способствовало формированию нескольких видов.

Гавайские цветочницы оказались первыми птицами, заселившими Гавайский архипелаг. Отсутствие конкуренции с другими видами вызвало быструю адаптивную радиацию: оказавшись в благоприятных условиях, цветочницы

образовали разнообразные виды, отличающиеся пищевыми предпочтениями и, в соответствии с ними - и формой клюва. Более поздние вселенцы Гавайских островов - дрозды, мухоловки - не смогли дать подобное разнообразие форм, так как соответствующие экологические ниши уже были заняты. Этот пример убедительно доказывает, что зарождающийся вид может завершить процесс видообразования лишь в том случае, если ему удастся найти незанятую экологическую нишу.

Райские сороки живут в тропических лесах Новой Гвинеи. Каждый из пяти видов обитает на своем горном хребте, отделенном от остальных саванной. Морфологические различия между видами настолько существенны, что изначально они были описаны в качестве отдельных родов. Об их близком эволюционном родстве свидетельствует гибридизация между лентохвостой райской сорокой и райской сорокой принцессы Стефании.

Примером аллопатрического образования путем фрагментации, распада ареала широко распространенного родительского вида может быть разделение исходного вида ландыша.

Несколько миллионов лет назад ландыш был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. Затем в связи с оледенением климат изменился, и площадь широколиственных лесов сократилась. Леса остались лишь там, где не было оледенения: на Дальнем Востоке, в Закавказье, Южной Европе. Так произошло расчленение ареала ландыша. В указанных областях произрастали различные популяции ландыша, которые оказались изолированными друг от друга. В каждой популяции накапливались мутации, что привело к изменению генофонда и формированию новых видов ландышей. По сравнению с европейскими ландышами Закавказья крупные; у дальневосточных ландышей широкий венчик, сильно развит восковой налет на листьях. Данный пример можно отнести к парапатрическому видообразованию, как частной форме аллопатрии.

Ярким примером так называемого парапатрического видообразования является дифференциация группы близких видов стеблевых мотыльков. Виды различаются строением голени средней лапки. Существование полиморфизма и переходных форм вблизи ареалов форм, более четко различающихся между собой, подтверждает то, что их дифференциация происходила парапатрически в рамках существующего ареала, а не при расселении.

Пример расселения вида - заяц русак - исходно степной вид. На юге европейской части России он придерживается территорий, где открытые пространства преобладают. Сведение лесов и распашка создали благоприятные условия для распространения этого вида на север. Приблизительно за 200 лет русаки расселились из лесостепной зоны до окрестностей Архангельска и юга Карелии. При этом возникла клинальная изменчивость. Северные русаки мельче южных и зимой их мех светлее (больше белых волос), хотя они и не имеют

зимнего белого меха, каковым обладают зайцы беляки. Показательно, что на севере русаки обитают в местностях, где лес занимает около 80 % территории.

Если же во время географической разобщенности популяций изолирующие механизмы не сформировались, то в зоне перекрывания ареалов возникает массовая гибридизация, и поток генов сглаживает накопленные генетические и морфологические различия между популяциями. Между этими двумя крайними ситуациями существует целый ряд переходов.

Наиболее яркие примеры географического видообразования - комплексы близкородственных видов, формирующих кольцевые ареалы, о которых мы говорили в одной из предыдущих глав.

Классическим примером такой дифференциации служит большая синица. Совокупный ареал большой синицы (свыше 30 подвигов) представляет собой "кольцо", охватывающее всю Евразию, кроме пустынь и высокогорий Средней и Центральной Азии. Географические расы отличаются по окраске спины и брюшка, размерам и толщине клюва, длине хвоста и т.д.

Изученные подвиды большой синицы обособлены друг от друга пространственно, но не разделены ни географическими, ни докопуляционными, ни послекопуляционными барьерами. При контакте их ареалов происходит гибридизация, что создает зоны интерградации - популяции с промежуточными признаками. Границы по морфологическим признакам между одними расами обозначены четко, между другими имеются плавные переходы. В результате у большой синицы образовалась сложная система популяций.

Изоляция в приведенных случаях не была жесткой. Поэтому для дифференциации популяций решающее значение имел отбор на адаптацию к локальным условиям, а не прекращение потока генов между краевым изолятом и остальными популяциями вида.

Таким образом, в основе аллопатрического видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции, и этот путь сравнительно медленный и связан с историей формирования видового ареала. При этом огромную роль играют следующие факторы: отбор, дрейф генов и т.д.

Естественный отбор, при условии существенного различия обитания географических изолятов, будет приводить к морфологической дивергенции этих популяций вследствие адаптаций к разным условиям существования. Наиболее благоприятные условия для адаптивной радиации складываются на группах островов (архипелагах), находящихся на значительном удалении от материка.

Дрейф генов играет существенную роль в краевых изолятах, при заселении островов и новых мест обитания малочисленными популяциями. В данных ситуациях изменение генетического состава и морфологического облика популяций может происходить в силу чисто случайных причин.

В разных популяциях могут формироваться различия в брачной окраске особей под действием полового отбора. Многие близкородственные виды или

разные подвиды одного вида у птиц различаются друг от друга, прежде всего элементами брачного наряда самцов.

Некоторые ученые допускают возможность дивергенции видов из одной и той же территориальной популяции или группы популяций одного вида, без ее разделения на аллопатрические группировки, т.е. без пространственной изоляции – *симпатрическое видообразование*.

Дело в том, что изоляция, необходимая на начальных стадиях видообразования, может обеспечиваться не только географическими преградами: иногда обособленные группировки особей возникают в пределах одной популяции, и это может привести к формированию новых видов.

Расхождение групп особей одного вида, обитающих в одном ареале, в данном случае может быть связано с экологическими причинами. Появившиеся устойчивые группы особей могут различаться по характеру питания, срокам и местам размножения и т.п. Под воздействием интенсивного разрывающего отбора дальнейшая экологическая дивергенция таких рас может привести к образованию новых видов. Поэтому такой способ видообразования называется *экологическим*. Этот способ отличается от аллопатрического только факторами изоляции, причины же, приводящие к морфологической дивергенции и становлению системы изолирующих механизмов, те же, что и при географическом видообразовании.

Итак, при экологическом видообразовании разные популяции одного вида в пределах старого ареала оказываются в различных экологических условиях. Например, очень близкие виды обыкновенных европейских белянок - капустница, брюквенница и репница образовались от одного исходного вида в результате питания разной пищей на личиночной стадии развития. Гусеницы капустницы и репницы питаются культурными, а брюквенницы - исключительно дикими видами крестоцветных.

Примером служат «озимые» и «яровые» расы лососёвых рыб, описанные русским географом и эволюционистом Л.С.Бергом (1876-1950). Лососёвые, обитающие в море, заходят в реки и там мечут икру. По наблюдениям Берга, рыбы «озимой» расы зимой держатся в низовьях реки, а ранней весной поднимаются вверх по течению для нереста. Рыбы «яровой» расы проводят зиму в море и входят в реки позднее. Тем самым обе расы, обитая в одном географическом районе, изолированы друг от друга во время сезона размножения и не обмениваются генетической информацией.

Теоретически, экологическое видообразование может происходить и при отсутствии первичной изоляции между зарождающимися видами. Для этого необходимо, чтобы в популяции действовал дивергентный отбор, непосредственно направленный на формирование системы изолирующих механизмов. Такой вывод сделан на основе анализа компьютерных моделей.

Так же как и при географическом видообразовании, у особей в разных экологических условиях возникают мутации, действует отбор в популяциях, и

сохраняются особи с мутациями, полезными в конкретных условиях среды обитания. Таким образом, для дифференциации популяций решающее значение имеет отбор на адаптацию к локальным условиям. Через несколько поколений особи разных популяций одного вида не смогут скрещиваться вследствие накопления генетических различий, изменения генофонда популяций. Этот путь видообразования более быстрый.

Таким образом, симпатрическое видообразование должно основываться на высокой степени популяционного полиморфизма, когда достаточно интенсивного дизруптивного отбора, благоприятствующего наиболее уклонившимся морфам. При этом особи с промежуточными характеристиками оказываются менее приспособленными. Действие отбора может привести к снижению панмиксии и к обособлению устойчивых биологических рас - симпатрических внутривидовых группировок, различающихся определенными экологическими особенностями. Дальнейшая экологическая специализация биологических рас под давлением отбора может привести к их репродуктивной изоляции друг от друга.

Д.Смит (1966) сформулировал ряд условий, необходимых для успеха симпатрического видообразования:

- обитание вида более чем в одной экологической нише (т.е. использование различными симпатрическими группировками разных местообитаний, разных кормов и способов их добывания и т. п.);
- отдельное регулирование численности популяций, занимающих каждую нишу;
- возникновение репродуктивной изоляции между указанными симпатрическими популяциями.

Следовательно, при экологическом видообразовании движущим фактором являются *естественный отбор* (особая его форма - дизруптивный или раздробляющий отбор) в сочетании с неоднородностью экологических условий среды обитания. Для успешного завершения процесса видообразования формирующаяся система изолирующих механизмов должна быть как можно более полной и существовать длительное время. Эти условия в природной обстановке трудновыполнимы, поэтому примеры экологического видообразования довольно редки. Зарождающиеся с помощью симпатрического видообразования виды часто называют «экологическими расами».

Наиболее наглядные примеры симпатрического видообразования предоставляют рыбы и насекомые.

У насекомых известно много примеров существования экологических рас, приуроченных к разным кормовым растениям, т.е. экологическая специализация. Одни паразитические виды оказываются крайне специализированными по хозяину. Другие виды могут использовать несколько видов-хозяев. Среди них выделяются такие, которые образуют так называемые «расы по хозяину». Представители этих рас могут использовать несколько видов, но в силу своих генетических особенностей, предпочитают какой-то один вид-хозяин. Их

возникновение нельзя объяснить с позиций аллопатрии или парапатрии. Подобным примером может служить яблоневая плодожорка, о которой более подробно мы говорили ранее.

Углубление такой специализации за счет дизруптивного отбора может привести к симпатрическому видообразованию. Изоляция может формироваться и поддерживаться благодаря разобщению сезонов размножения. Примером может служить возникновение ранне- и поздноцветущих рас у погремка.

Яркими примерами симпатрического видообразования являются озерные «пучки форм» - группы близких видов, подвидов или рас рыб, обитающих в одном и том же озере. В таких озёрах отсутствуют географические изолирующие барьеры. В озере Байкал возникло множество эндемичных видов беспозвоночных и рыб. Особенно показательно разнообразие бокоплавов — примерно 250 эндемичных видов, возникших, возможно, из одного предкового вида. Трудно предположить, что в пределах таких замкнутых и относительно небольших биосистем нашлось место для длительной географической изоляции локальных популяций, которая могла бы привести к аллопатрическому видообразованию.

Вероятно, именно таким образом - в результате экологического видообразования без первичной пространственной изоляции - произошли комплексы близкородственных видов рыб-барбусов в озере Тана (Эфиопия). Поскольку других видов рыб в озере очень мало, то барбусы освоили все доступные экологические ниши. Среди них обнаружены хищные и растительноядные формы, виды, добывающие корм со дна, и виды, питающиеся у поверхности воды. При этом они имеют ярко выраженные морфологические адаптации к тому или иному способу питания. Существует и «генерализованная форма», способная питаться разнообразными способами, и не имеющая, поэтому специализированных морфологических адаптаций. Очевидно, что такое разнообразие форм возникло в пределах единой популяции в результате пищевой конкуренции. Процесс экологического видообразования у барбусов озера Тана еще не завершён, и с этим связаны сложности их систематики: разные исследователи выделяют здесь от 6 до 23 видов, некоторые учёные предлагают объединить все формы в один вид. Морфологические различия у барбусов проявляются наиболее четко во взрослом состоянии, уже после того, как рыбы достигнут половозрелости. При этом внутри каждого «вида» наблюдается значительная индивидуальная изменчивость, и трудно выделить надежные морфологические признаки, отличающие разные формы.

В африканском озере Виктория, которое образовалось всего 12 тыс. лет назад, обитают более 500 видов рыб-цихлид, отличающиеся друг от друга по морфологии, образу жизни, поведению и ряду других признаков. Молекулярно-генетический анализ показывает, что все они произошли от одного общего предка.

Даже небольших изменений во внешнем виде или поведении может оказаться достаточно, чтобы предотвратить скрещивание между зарождающимися видами.

Изменение цвета крыльев и быстрое изменение числа хромосом может обеспечить разделение в популяции бабочек. А, например, гавайским сверчкам рода *Laupala* для этого достаточно различия в звучании песни, которой самец призывает самку. В обоих случаях большое количество наблюдаемых видов этих насекомых говорит о быстром процессе видообразования.

Тем не менее, симпатрическое видообразование, или видообразование без физических барьеров, всегда считалось гораздо более спорным. Выдающийся и авторитетный эволюционист, один из классиков синтетической теории эволюции Эрнст Майр, признавал только аллопатрическое видообразование. Некоторые учёные и сейчас вслед за Э.Майром считают доказанным только аллопатрическое видообразование. Но все выше перечисленные примеры свидетельствуют о том, что симпатрическое видообразование должно существовать. Остаётся проблема, каким образом оно может происходить.

В последние годы биологи обнаружили убедительные примеры неожиданно быстрой эволюции формы и поведения живых существ.

В журнале *Nature* в 2006 году были опубликованы две статьи о практически бесспорных случаях симпатрического видообразования у животных и растений. Многие факты говорят о том, что данный способ появления новых видов не просто происходит в природе, а происходит довольно часто и, главное, быстро — за какие-нибудь тысячи или даже сотни лет.

В первой статье приведены результаты исследования видообразования, в симпатрическом характере которого трудно усомниться, двух видов рыб — цихлид, живущих в маленьком озере Апойо в Никарагуа. Это круглое озеро диаметром 5 км и глубиной до 200 м представляет собой залитый водой вулканический кратер. Озеро полностью изолировано от других водоемов и образовалось сравнительно недавно - менее 23 тыс. лет назад.

В озере живет два вида цихлид: широко распространенный *Amphilophus citrinellus* и встречающийся только в этом озере *A. zaliosus*. Авторы исследования сравнили последовательности митохондриальной ДНК (мтДНК) у 120 рыб обоих видов из оз. Апойо и более 500 представителей *A. citrinellus* из других озер. Анализ показал, что все рыбы из Апойо, относящиеся к обоим видам, образуют монофилетическую ветвь (т. е. имеют единое происхождение), причем варианты мтДНК из оз. Апойо не встречаются в других озерах. Все живущие в озере рыбы, вероятно, являются потомками одной самки, относящейся к виду *A. citrinellus*, когда-то попавшей в озеро.

Статистический анализ всей совокупности данных по генетическому разнообразию цихлид из озера Апойо показал, что два вида полностью репродуктивно изолированы и не скрещиваются друг с другом. О том же свидетельствуют и поведенческие эксперименты, показавшие, что эти рыбы безошибочно выбирают себе в качестве брачных партнеров представителей своего вида.

Данные виды достаточно хорошо различаются как внешне, так и по образу жизни. *A. citrinellus* держится вблизи дна, более всеяден, питается водорослями и редко насекомыми; *A. zaliosus* плавает в толще воды, не ест водорослей, насекомых очень любит.

Озеро Апойо однородно по условиям обитания, в нем нет физико-географических барьеров для цихлид, полуизолированных заливов и т. п. Оба вида равномерно распространены по всему озеру, и особи, пойманные у противоположных берегов, статистически неразличимы. Авторы статьи делают вывод, что в данном случае имеет место симпатрическое видообразование.

Аналогично, о результатах исследования симпатрического видообразования у растений было сообщено в другой статье этого же журнала. Речь идет о двух видах пальм эндемичного рода *Howea*, произрастающих на одном крошечном (менее 12 км²) вулканическом островке Лорд-Хау в 580 км от восточного побережья Австралии.

Остров Лорд-Хау — идеальное место для изучения симпатрического видообразования, поскольку он возник сравнительно недавно, полностью изолирован и слишком мал для того, чтобы в его пределах виды могли образовываться в связи с физико-географическими барьерами.

Флора острова включает 241 вид растений, из которых почти половина — эндемики, не встречающиеся больше нигде. Эндемитами являются и пальмы *Howea belmoreana* и *H. forsteriana*, растущие по всему острову в большом количестве. Пальмы настолько четко отличаются друг от друга, что никаких сомнений в их принадлежности к двум разным видам у ботаников никогда не было. На основе метода «молекулярных часов» исследователи определили время расхождения двух видов (от 2,5 до 1 млн. лет назад или немного позже), т.е. после возникновения острова.

Репродуктивная изоляция у данных видов обеспечивается во многом благодаря разным срокам цветения: *Howea forsteriana* цветет в среднем на шесть недель раньше. Сравнительно-генетический анализ (сравнивались 274 переменных участка генома) подтвердил симпатрическое происхождение исследованных видов.

При аллопатрическом видообразовании, как правило, наблюдается более равномерное распределение различий по локусам, поскольку изоляция в этом случае возникает просто как побочный результат накопления различий в ходе изолированного развития двух популяций. Специальный отбор «на расхождение» отсутствует, и различия накапливаются равномерно по всему геному. Как и ожидалось, у двух видов пальм обнаружилось небольшое число сильно различающихся локусов, тогда как по всем остальным различия оказались слабыми.

Весь комплекс полученных данных свидетельствует о том, что предок пальм рода *Howea* попал на остров из Австралии 4,5–5,5 млн. лет назад. Позднее на острове распространился новый тип более щелочных почв. Пальмы,

приспособившиеся к этим почвам, обособились в отдельный вид *Howea forsteriana*. Время появления щелочных почв в целом совпадает со временем расхождения двух видов пальм, определенным по «молекулярным часам». Возможно, изменение времени цветения у *Howea forsteriana* первоначально возникло как физиологическая реакция на новый тип почвы. Но это изменение оказалось полезным, поскольку помогало избежать гибридизации с исходным видом; впоследствии оно закрепилось генетически и, возможно, усилилось. Крайне маловероятно, что два вида пальм когда-либо были пространственно разобщены, поскольку остров очень маленький, предпочитаемые ими типы почв встречаются повсеместно, к тому же оба вида — ветроопыляемые.

Таким образом, гипотеза симпатрического видообразования предполагает, что репродуктивная изоляция может возникнуть в пределах одной территории. Вокруг гипотез о механизмах данного способа продолжаются активные дискуссии.

В последнее время всё больше данных в пользу того, что для симпатрического видообразования огромную роль может играть половой отбор, т.е. предпочтение полового партнёра.

Например, в быстром видообразовании рыбок–цихлид в африканских озерах вероятно важную роль играл половой отбор. Огромное внутривидовое разнообразие окрасок рыб послужило основой для быстрой дивергенции локальных или семейных группировок по особенностям их половых предпочтений и, в конечном счете, к видообразованию.

Целый ряд опытов по «искусственному видообразованию» у насекомых показал, что способность избирательно скрещиваться только с себе подобными (эндогамия) может возникать очень быстро — всего за десяток поколений — в ходе интенсивного отбора в малоприспособленных для жизни, стрессовых условиях.

Российские ученые, А. В. Марков из Палеонтологического института и А. М. Куликов из Института биологии развития, предложили, как гипотезу, оригинальный механизм видообразования, дополняющий классические дарвиновские схемы. Согласно новой версии, в формировании репродуктивной изоляции может участвовать иммунная система или иные системы отличия «своего» и «чужого» на химическом уровне. Эти системы, по-видимому, играют важную роль в подборе полового партнера, наиболее подходящего по биохимии и генетике. Хотя прямых экспериментальных доказательств этой гипотезы авторы не предложили, они представили в ее пользу широкий набор фактов и явлений.

У позвоночных на ранних стадиях индивидуального развития формируется уникальный биохимический «автопортрет», представляющий собой специфический набор белков Главного комплекса гистосовместимости (ГКГ) и связанных с ними коротких пептидов — разнообразных белков организма. У позвоночных ГКГ связан со специальным органом полового обоняния — с так называемым вомероназальным органом, который есть и у человека. Недавно было установлено, что в вомероназальном органе есть специальные рецепторы,

реагирующие на пептиды ГКГ. Именно эти пептиды, по-видимому, составляют уникальный «персональный запах», по которому, как показали эксперименты на животных и людях, млекопитающие получают исчерпывающую информацию о своих сородичах, включая степень их родства, или генетической близости. Не случайно у многих животных необходимой частью брачного ухаживания является обнюхивание друг друга. Таким образом, оказалось, что ключевые компоненты иммунной системы (белки и пептиды ГКГ) принимают непосредственное участие и в формировании «персонального запаха», и в его восприятии. Такой механизм, по мнению авторов, способен обеспечить быстрое зарождение репродуктивной изоляции между группировками, подвергшимися разнонаправленному отбору.

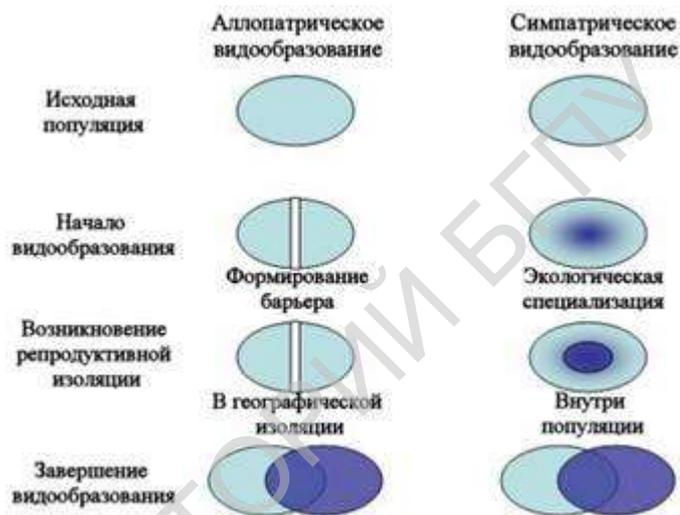


Рис.1 Основные этапы аллопатрического и симпатрического видообразования.

Все выше перечисленные примеры и особенности алло- и симпатрического видообразования позволяют сделать вывод, что, прежде всего, это способы дивергенции внутривидовых популяционных систем и образование географических и экологических рас, подвидов и видов. Противопоставление географического и экологического способов возникновения новых видов не имеет под собой реальной основы.

На рис.1 хорошо видно, что аллопатрическое и симпатрическое видообразования представляют собой звенья непрерывной цепи способов дивергенции популяций, обусловленных взаимодействием интенсивностей изоляции и отбора. Таким образом, эти два способа возникновения новых видов сходны по механизму обособления и формирования новых генофондов. В том и другом случае дивергенция обособленных групп на основе отбора на адаптацию к локальным условиям приводит в конечном итоге к репродуктивной изоляции. Отличия – в причинах возникновения дивергенции. Аллопатрическое или

географическое видообразование связано с расселением и обособлением краевых изолятов (парапатрия как частная форма аллопатрии - дивергенция популяций внутри ареала) в результате появления пространственной изоляции. Симпатрическое или экологическое видообразование связано с подразделением первично единой популяционной системы на две или более дочерних в результате экологической специализации.

Таким образом, в процессе образования новых видов на основе внутривидовой дивергенции популяций выделяют следующие этапы:

- популяции одного вида оказываются географически или экологически изолированными;
- в популяциях появляются наследственные изменения;
- в результате естественного отбора сохраняются особи с полезными в данных условиях среды наследственными изменениями;
- через много поколений генофонды популяций одного вида изменяются настолько, что особи одной популяции не смогут скрещиваться с особями других популяций; возникает новый вид.

На основе пространственных характеристик одним из вариантов симпатрического видообразования является *гибридогенное* – образование нового вида путём межвидовой гибридизации. В этом случае частичное преодоление барьера репродуктивной изоляции между двумя симпатрическими видами может привести к возникновению нового жизнеспособного вида, особи которого при скрещивании между собой стойко воспроизводят свою форму, а при попытках скрещивания с обеими родительскими формами обнаруживают полную стерильность, т.е. оказываются репродуктивно изолированы от родительских видов. Если возникшая форма оказывается при этом приспособленной к среде и конкурентоспособной, то последуют её расселение, формирование популяций.

Свидетельствами в пользу этого пути видообразования являются некоторые партеногенетические виды ящериц, аллополиплоидные виды растений. Репродуктивная изоляция может возникать на основе геномных и хромосомных перестроек. Рассмотрим этот путь появления новых видов более подробно.

Хромосомное видообразование

Изменение числа и формы хромосом часто приводит к нескрещиваемости новой формы с родительским видом, и такой путь также является одним из способов видообразования. Чтобы подчеркнуть принципиальное отличие этого способа по механизму возникновения от *географического* и *экологического* видообразования, его часто называют внезапным.

Таким образом, могут возникать новые виды у организмов, способных к самооплодотворению, вегетативному или однополному размножению (партеногенезу). Наиболее обычен этот тип видообразования у растений, но встречается он и у некоторых групп животных - моллюсков, насекомых, рыб,

амфибий и рептилий. Формально по территориальному признаку, не предполагающему деления ареала на части, данный способ относится к симпатрическому видообразованию. Но по механизму возникновения это совершенно особый случай.

Различают несколько форм *хромосомного* видообразования - путем полиплоидии (кратного увеличения числа хромосом), гибридизации и хромосомных перестроек.

У растений новые виды достаточно легко могут образовываться с помощью мутации удвоения хромосом (полиплоидии). Возникшая таким образом новая форма репродуктивно изолирована от родительского вида. Увеличение численности потомков и устойчивое их существование в чреде поколений достигается путём вегетативного размножения. Среди растений есть немало примеров близкородственных видов, отличающихся друг от друга кратным числом хромосом, что указывает на их происхождение путем полиплоидии. Так, у картофеля, есть виды с числом хромосом, равным 12, 24, 48 и 72, у пшениц - с 14, 28 и 42 хромосомами.

Процессы полиплоидизации экспериментально воспроизводятся при воздействии колхицином, когда в результате происходит задержка расхождения хромосом в мейозе. В природе такие формы могут давать потомство лишь при скрещивании с особями с таким же числом хромосом (или при самоопылении). При поддержке отбором они могут не только сосуществовать с исходной диплоидной формой, но и вытеснить ее, т.к. полиплоидные формы, как правило, крупнее и способны существовать в более суровых физико-географических условиях. Поскольку полиплоиды обычно устойчивы к неблагоприятным воздействиям, в экстремальных условиях естественный отбор будет благоприятствовать их возникновению.

В высокогорьях и в Арктике число полиплоидных видов растений увеличено. Так, на Шпицбергене и Новой Земле около 80% видов высших растений представлены полиплоидными формами. На Памире, например, полиплоиды составляют 85%, в Исландии - 71% от общего числа обитающих там видов растений.

У животных полиплоидия при видообразовании связана, как правило, с партеногенетическим способом размножения и гермафродитизмом. Возможно, именно поэтому полиплоидия существует у многих рыб, некоторых амфибий и рептилий, но неизвестна у птиц и млекопитающих.

Для растений типично гибридогенное видообразование. Более 50% видов растений представляют собой гибридогенные формы – аллополиплоиды.

Аллополиплоидия - (от алло ... и полиплоидия), наследственное изменение в клетках растений, реже животных, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом при межвидовых или межродовых скрещиваниях. Встречается в природе и может быть получена целенаправленно (ржано-пшеничные, капустно-редечные гибриды).

Близкородственные виды часто различаются своими хромосомными наборами, и гибриды между ними получаются бесплодными вследствие нарушения процесса созревания половых клеток. Гибридные растения, тем не менее, могут существовать довольно продолжительное время, размножаясь вегетативно. Мутация полиплоидии «возвращает» гибридам способность к половому размножению. Именно таким образом - путем гибридизации терна и алычи с последующей полиплоидией возникла культурная слива.

Сложный тип гибридогенеза описан у рыб и ящериц, представляя собой яркий пример сетчатого видообразования.

Такое видообразование возможно у тех групп животных, которые способны к однополному размножению (партеногенезу): развитию яиц без оплодотворения. При скрещивании близкородственных видов, отличающихся своими хромосомными наборами, у гибридов нарушается процесс созревания половых клеток. Гибридные самцы поэтому бесплодны, но самки способны откладывать яйца, содержащие два хромосомных набора (по одному от каждого родительского вида), развивающиеся без оплодотворения. Получается новая гибридогенная форма, состоящая из одних самок и размножающаяся путем партеногенеза. В случае спаривания такой самки с самцом одного из родительских видов получают особи, содержащие три набора хромосом и также способные только к однополному размножению. Аналогичным образом может возникнуть тетраплоидная форма (содержащая четыре хромосомных набора). У тетраплоидов восстанавливается способность к нормальному двуполому размножению, и на этом этапе процесс гибридогенного хромосомного видообразования завершается. Близкородственные виды, возникшие таким образом, обнаружены, например, у саламандр рода *Ambistoma*.

У грызунов нередки случаи, когда близкие виды отличаются по количеству и форме хромосом. Например, у слепушонок существует 16 форм (кариоморф), внешне не отличимых друг от друга, но отличающихся по количеству хромосом (от 32 до 54). Некоторые из кариоморф способны скрещиваться друг с другом и давать плодовитое потомство, между другими же есть репродуктивная изоляция.

До недавнего времени господствовало мнение об относительной редкости хромосомных мутаций. Обзор данных по кариологии 2000 видов млекопитающих говорит о том, что около 4-5% видов характеризуется истинным хромосомным полиморфизмом. Всё больше и больше данных о том, что внутривидовой полиморфизм скорее правило, чем исключение.

В хромосоме имеются участки («слабые места»), по которым с наибольшей вероятностью происходят разрывы и последующие слияния (например, на границах гетерохроматиновых блоков – генетически инертный материал, или на границе эухроматина – генетически активных участков, и гетерохроматина). Вероятность встречи таких хромосомных мутаций повышается. Был открыт мутагенный эффект вирусов кори, Боткина, гриппа и других вирусных заболеваний, ведущий к возрастанию частоты хромосомных мутаций. Эти факты

дали основание выступить с гипотезой об эволюционной роли вирусных пандемий как поставщиков хромосомных мутаций. Новые виды путем хромосомных перестроек возникают не сразу, а путем накопления нескольких хромосомных мутаций.

Одним из важнейших достижений генетики последних лет стало осознание того, насколько важную роль в эволюции играет горизонтальный перенос генов — передача генетического материала не от предков потомкам, а между одновременно живущими особями, причем не обязательно одного вида. Биосфера теперь представляется единой информационной средой, в которой вирусы и различные мобильные генетические элементы выступают в роли поставщиков и распространителей генетической информации.

Горизонтальный перенос генетического материала (не только транспозонов, но и больших участков «нормальной» геномной ДНК) широко распространен в мире прокариот (бактерий и архей).

Истинный половой процесс у бактерий отсутствует, а значит, невозможен и регулярный обмен фрагментами ДНК в виде рекомбинаций. И обмен принимает иной вид: бактерии обмениваются готовыми блоками генетической информации, случайно попадающими в клетку. Эти процессы не знают ограничительных барьеров половой несовместимости разных видов.

В настоящее время уже твердо доказано, что трансформация, иными словами наследственное изменение свойств одного бактериального штамма за счет воздействия ДНК другого штамма, у прокариотов в естественных условиях — широко распространенное явление. Для учёных особо интересна межвидовая трансформация, которую обнаружили у многих бактериальных родов, а также отдельные успешные случаи межродового обмена ДНК.

Конечно, этот процесс горизонтального обмена вовсе не является бесконтрольным и неограниченным. Он более-менее таков только у прокариот, которые действительно обмениваются генами достаточно свободно и в каком-то смысле могут рассматриваться как единый, огромный полиморфный вид.

Эукариоты выработали специальные сложные адаптации для того, чтобы ограничивать и контролировать этот процесс. Важнейшими из этих адаптаций являются половое размножение и репродуктивная изоляция видов (изоляция, конечно, тоже не абсолютная); собственно, именно появление полового размножения и репродуктивной изоляции и привело к формированию нового класса биологических систем — эндогамных видов. Но и эукариоты способны заимствовать чужие гены. У высших многоклеточных организмов горизонтальный перенос происходит гораздо реже, причем, в отличие от бактерий, он, видимо, может осуществляться только посредством мобильных генетических элементов (вирусов, транспозонов, ретротранспозонов).

Напомним, транспозоны — это участки ДНК, кодирующие один или несколько ферментов и обычно ограниченные с обеих сторон так называемыми концевыми инвертированными повторами (например, $agtaa \dots ttact$). Эти

повторы могут «слипаться» друг с другом на основе принципа комплементарности, при этом транспозон приобретает вид петли, которую легко вырезать из нити ДНК и перенести на новое место. Долгое время считалось, что транспозоны могут перемещаться только в пределах генома хозяина, а другим особям достаются лишь по наследству от родителей. Однако впоследствии выяснилось, что возможна и горизонтальная передача транспозонов, которые в этом случае ведут себя как вирусы, «заражая» другие организмы.

Интересный вывод недавно был сделан японскими учёными на основе исследований генов, кодирующих плаценту млекопитающих. По их мнению, ген *Reg10*, необходимый для развития плаценты, судя по всему, был позаимствован древними млекопитающими у «подвижного генетического элемента» — ретротранспозона. Ретротранспозон — это нечто вроде упрощенного вируса, утратившего инфекционность (способность передаваться от одного хозяина к другому), но всё ещё умеющего размножаться внутри клетки хозяина и встраивать свои копии в хозяйский геном. По-видимому, предки млекопитающих подхватили где-то ретротранспозон, который со временем был «приручен», утратил подвижность, а затем один из его генов был рекрутирован для выполнения новой функции — регуляции развития плаценты.

У обычных (не «ретро») транспозонов древние позвоночные позаимствовали фермент транспозазу, который умеет вырезать и перемещать участки ДНК. Потомки этой транспозазы — белки RAG — собирают из кусочков гены иммуноглобулинов, по-разному комбинируя фрагменты ДНК в зреющих лимфоцитах. Так достигается огромное разнообразие этих защитных белков при небольшом количестве имеющихся в геноме фрагментов-заготовок. Великолепная иммунная система позвоночных была одной из главных предпосылок их эволюционного успеха.

Становление хромосомной мутации, возникновение репродуктивной изоляции – процесс скачкообразный. При этом дальнейшая морфологическая дивергенция репродуктивно изолированных видов-двойников может идти постепенно.

Н.Н.Воронцов (1999) среди всего многообразия путей возникновения новых видов предложил различать два основных механизма возникновения внутривидовой дивергенции:

- 1) «обычный» - связанный с постепенным накоплением межпопуляционных различий и завершающийся возникновением репродуктивной изоляции;
- 2) «генетический» - начинающийся с возникновения репродуктивной изоляции за счет хромосомных перестроек до возникновения генных и экологических различий. Последняя форма была названа М.Уайтом *стасипатрическим* видообразованием.

Для разных групп характерно преобладание разных механизмов видообразования.

На примере хромосомного видообразования видно, что в природе реально существуют ситуации, при которых дивергенция, сопровождаемая возникновением репродуктивной изоляции, может осуществляться быстро.

Формы видообразования во времени

Б. Ренш в 1954 г. и Дж. Хаксли в 1957 г. для трёх основных форм видообразования во времени предложили специальные термины, которыми большинство биологов пользуются и в настоящее время.

Анагенезом называется процесс прогрессивного развития группы, не связанный с распадом ее на боковые ветви. В результате конкурентной борьбы слабые вытесняются, а сильные получают преимущество. В результате организмы становятся всё более совершенными. Вид-предок целиком (в виде одной популяции или единой популяционной системы) подвергается эволюционным изменениям. При этом предковый вид, от которого обособился новый, не остается. Анагенез связан с действием движущей формы естественного отбора. Понятие анагенеза соответствует филетическому типу эволюции.

Процесс увеличения числа видов от одного предкового называется *кладогенезом*. Именно к кладогенезу относятся понятия дивергентной эволюции и адаптивной радиации. К числу свидетельств кладогенеза относятся знаменитые дарвиновы выюрки Галапагосских островов. Кладогенез связан с одновременным или последовательным действием не только *движущей*, но и *дизруптивной* (разрывающей) формы отбора.

Существуют виды, которые не менялись миллионы лет. Процесс длительного сохранения вида или иного таксона без прогрессивного изменения в каком-либо направлении (без анагенеза и кладогенеза) учёные называли *стасигенезом*. Это представители предковых групп – реликтовые ракообразные, кистеперая рыба – латимерия, рептилия – гаттерия и т.д. При стасигенезе действует *стабилизирующая* форма отбора, сохраняющая на протяжении длительного времени среднее значение данного признака. Особи с мутациями при этом уничтожаются отбором. Нередко до недавнего времени существование подобных реликтов, ничем не отличающихся от своих предков, живших сотни миллионов лет назад, давало повод антиэволюционистам утверждать об остановке эволюции или вообще её отсутствии. После разработки теории стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузен не отрицает, что отбор на поддержание одного и того же среднего признака не есть отсутствие эволюции. Отбор в той или иной форме происходит всегда.

Но все более очевидно, что в природе, наряду с кладо- ана и стасигенезом, существует еще одна форма происхождения новых таксонов. К.М. Завадский предложил называть видообразование путём слияния разнородных таксонов синтезогенезом. Н.Н.Воронцов также выделил в особую форму эволюции аккумуляцию геномов разных, ранее репродуктивно изолированных ветвей и

предложил называть *симгенезом*. Именно этот термин более популярен в научной литературе в последнее время. Все формы видообразования в виде схемы представлены на рис.2.

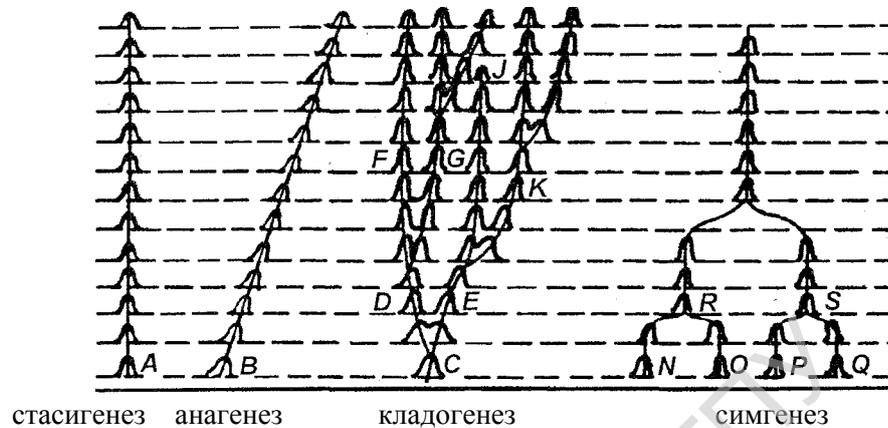


Рис. 2. Четыре основные формы видообразования во времени. Из Н. Н. Воронцова (1999 г.)

При анагенезе и кладогенезе отбор, изоляция и дрейф генов вызывают и направляют эволюцию, т.е. являются факторами данных форм видообразования. Процесс возникновения новых видов через накопление отдельных мутаций структурных генов, обеспечиваемое как отбором, так и генетико-автоматическими процессами (а нередко и совместным действием этих двух формирующих факторов эволюции), может идти (но не обязательно) постепенно. Так же постепенно формируются барьеры изолирующих механизмов эволюции.

Показано, что анагенетическая эволюция, как правило, может идти постепенно, т.е. градуалистически. Кладогенез может идти как за счет постепенной смены частот аллелей в периферических популяциях, так и более быстро за счет скачкообразного возникновения изолирующих механизмов эволюции.

В случае симгенеза или синтезогенеза иницирующим фактором является объединение разных геномов. Очевидно, что это объединение геномов и создание нового идёт на фоне действия естественного отбора, элиминирующего нежизнеспособные комбинации геномов. Отбираемые и поддержанные отбором комбинации оказываются изначально репродуктивно изолированными от родительских видов. Поэтому данный тип видообразования называют внезапным.

Таким образом, можно утверждать, что в природе сосуществуют и градуализм и пунктуализм, и постепенное и внезапное видообразование. Поговорим об этом подробнее.

Темпы видообразования

Вопрос о темпах эволюции является одним из самых острых вопросов эволюционной биологии.

Ч. Дарвин, как и многие его последователи, видели эволюцию как процесс в основном плавный, постепенный. Когда в результате синтеза классического дарвинизма с генетикой и других биологических дисциплин родилась синтетическая теория эволюции, эта точка зрения (градуализм) значительно укрепилась. Поскольку главный источник наследственной изменчивости - мутационный процесс - совершенно случаен и ненаправлен, то и идти он должен примерно с одинаковой скоростью у всех живых организмов. Это предположение легло в основу принципа «молекулярных часов», который активно используется и сейчас. На основе этого принципа исследователи оценивают время расхождения видов, то есть определяют, когда жил их последний общий предок по числу различий в нуклеотидных последовательностях ДНК.

Обсуждая формы видообразования в пространстве и времени, мы уже отмечали, что к настоящему времени появилось много данных, позволяющих утверждать, что возникновение новых видов может происходить и достаточно быстро.

Однако, дискуссия о темпах видообразования продолжается. Сторонники синтетической теории эволюции обычно склоняются к *градуализму* - представлению о медленности и постепенности видообразования. Их противниками обычно выступают сторонники *сальтационизма* - скачкообразного быстрого видообразования. Абсолютизация этих точек зрения порождает дискуссии.

В 1972 г. Н. Элдридж и С. Гулд выдвинули получившую широкую известность гипотезу так называемого "прерывистого равновесия", или "пунктуализма", которую они считают альтернативной классическим представлениям дарвинизма о постепенном ("градуалистическом") видообразовании. Согласно этой гипотезе история любой филогенетической линии состоит из чередования длительных периодов эволюционной стабильности - до 99% времени существования вида - и относительно кратких периодов видообразования: каждый акт видообразования охватывает около 10000-100000 лет.

Таким образом, по мнению этих учёных, в эволюции чередуются периоды быстрого видообразования и длительные периоды, в течение которых виды остаются неизменными. Эта концепция была разработана на основе изучения палеонтологического материала по ряду видов брюхоногих моллюсков в донных отложениях озера Туркана в южной Эфиопии.

Ускоренное видообразование, утверждаемое сторонниками пунктуализма, вполне возможно, и механизмы его известны (полиплоидизация, гибридогенез). Однако вызывает сомнения главное положение гипотезы прерывистого равновесия, что это - единственная (или резко преобладающая) форма эволюции,

чему противоречат многочисленные данные по современным и ископаемым формам. Более того, позднее было обнаружено, что периоды быстрой эволюции, выявленные Гулдом и Элдриджем, на самом деле представляют собой периоды быстрого усыхания озера, резкого сокращения накопления осадков, что давало ошибочное представление об ускорении эволюции, т.е. в данном случае имеет место палеонтологический артефакт.

Тем не менее, несмотря на всю критику, концепция прерывистого равновесия оказалась полезной, так как, благодаря ей, биологи обратили внимание на эволюционный стазис. Виды, раз возникнув (какими бы темпами не шел процесс видообразования), затем длительное время существуют в фенотипически неизменном состоянии.

Споры градуалистов с пунктуалистами были довольно бурными, но сегодня эти две концепции сосуществуют в пределах единой развивающейся эволюционной теории. Они справедливо считаются не противоречащими друг другу, а взаимодополняющими, и быстро обрастают всевозможными примерами, уточнениями, дополнениями и обоснованиями. Большинство специалистов признают, что эволюция иногда может идти по пунктуалистическому, иногда — по градуалистическому сценарию.

В пределах разных групп растений и животных скорость видообразования различна. Относительно постепенное градуалистическое видообразование обычно бывает аллопатрическим. Как уже отмечалось выше, при возникновении пространственной изоляции, как правило, при поддержке отбором может пойти дивергенция популяций по сценарию географического видообразования. При этом накопление мутаций, изменение генофонда дивергирующих единиц — процесс действительно медленный и в эволюционных масштабах очень длительный. Медленные процессы видообразования, как правило, не поддаются достаточно точной датировке. Темпы эволюции по палеонтологическим данным позволяют судить о продолжительности существования таксона и о скорости филогенеза. Не случайно, оценивая темпы эволюции, палеонтологи опираются на данные по родам и семействам, но очень редко по видам, изучаемых ими таксонов.

Относительно быстрое видообразование на первых этапах всегда бывает строго симпатричным. В частности, такой темп характерен, но не обязателен, для экологического видообразования на основе экологической специализации дивергирующих структурных единиц вида.

Видообразование при освоении новых экологических ниш и жестком отборе может происходить за десятки лет и за десятки поколений. Согласно исследованиям новосибирских биологов Н.И. Андреева и С.А. Андреевой (2000, 2001) в результате экологических изменений при усыхании Аральского моря процессы некогерентной, быстрой эволюции привели к возникновению четырёх новых видов двустворчатых моллюсков. Освоение новой экологической ниши двустворчатым моллюском *Cerastoderma isthmicum* в Аральском море новый вид

сформировался примерно за 20-30 лет после вымирания его конкурентов. Эволюция церастодерм в Большом море шла симпатрично без участия какой-либо пространственной изоляции между популяциями исходного и дочернего видов.

Датированные случаи более медленного видообразования позволяют оценить его темпы в десятки тысяч лет. Так, на острове Минданао (Филиппинские острова) примерно 10 тыс. лет назад произошло извержение вулкана. Поток лавы запрудил горную речку, и возникло озеро Лаоно. В реке обитала и до сих пор обитает рыба *Varbus binotatus*. За время существования озера от этого вида в нем возникли 16 новых видов, относящихся к 4 новым родам.

Полная изоляция генофондов дочернего и родительского видов может при полиплоидизации возникать за одно поколение. Возникновение самого генофонда дочернего вида, происходящего от единственной особи, формируется либо при наличии вегетативного размножения (у растений), либо при наличии у животных высокой выживаемости потомства - партеногенез. Именно хромосомное видообразование, о котором мы говорили выше, по темпам относится к мгновенному или внезапному.

Недавно (2006 г.) британские биологи предложили удивительно простую методику, позволяющую разрешить давний спор между приверженцами теории постепенной эволюции (градуализм) и сторонниками скачкообразной эволюции (пунктуализм). Оказалось, что соотношение градуалистической и пунктуалистической составляющих эволюционного процесса можно оценить количественно, сопоставив длины ветвей «эволюционных деревьев» — стандартных реконструкций эволюционного развития различных групп организмов, которые строятся на основе сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК. Проанализировав деревья, построенные для 122 групп, ученые пришли к выводу, что в среднем 22% различий в ДНК возникает во время кратких периодов интенсивного видообразования, а остальные 78% постепенно накапливаются во время долгих «градуалистических» периодов. Скачкообразность эволюции в большей мере свойственна растениям и грибам и в меньшей — животным.

Вопросы для повторения:

1. Назовите основные пути видообразования.
2. Какие факторы могут приводить к изоляции популяций?
3. На каких механизмах основывается аллопатрическое видообразование?
4. Приведите примеры аллопатрического видообразования. Насколько широко оно распространено в природе?
5. В каких случаях происходит симпатрическое видообразование?
6. Приведите примеры симпатрического видообразования.
7. Сравните географическое и экологическое видообразование, выявите сходство и различия.

8. Как происходит хромосомное видообразование, и почему его называют внезапным?

Задания: заполните таблицу «Видообразование и его формы»

Тип видообразования	Причины или факторы видообразования	Темп видообразования	Примеры
Географическое			
Экологическое			
Хромосомное			

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

Заключение

Развитие науки в некотором смысле подобно биологической эволюции. Разнообразие идей, подходов, методов так же характерно динамично развивающейся научной дисциплине, как разнообразие видов - эволюционирующей биоте. Как всякое развитие, оно неизбежно сопровождается дифференциацией – появлением разных школ и подходов, решающих специфические задачи. Разнообразие точек зрения – естественное состояние науки, одна из предпосылок ее развития, а попытки введения единомыслия обрекают науку на застой. Постоянная конкуренция идей, возникновение и отмирание научных школ, развитие новых направлений - всё это и следствие, и причина научного прогресса.

Эволюционное учение, и в частности проблема вида и видообразования развивались и продолжают развиваться, используя данные всех биологических дисциплин. Важность и актуальность данной проблемы не вызывает ни у кого сомнений.

Каждый вид, населяющий нашу планету, есть результат длительнейшей, охватывающей миллионы лет, эволюции, носитель неповторимых генетических особенностей. Не только биологи, но и учёные других специальностей, все образованные люди начинают понимать, что разнообразие форм жизни не только результат приспособления каждого вида к конкретным условиям среды, но и важнейший механизм обеспечения стабильности жизни на Земле. Сохранение биоразнообразия – непереносимое условие существования на Земле человека.

Поэтому, несмотря на трудности, изучение биологического разнообразия и его сохранения, как основы существования человечества, требует понимания эволюционных механизмов становления уже существующих видов, путей их адаптации к антропогенным изменениям среды.

Можно надеяться, что данное пособие окажется полезным для всех, кто интересуется проблемой вида и видообразования, а также эволюционной проблематикой в целом.