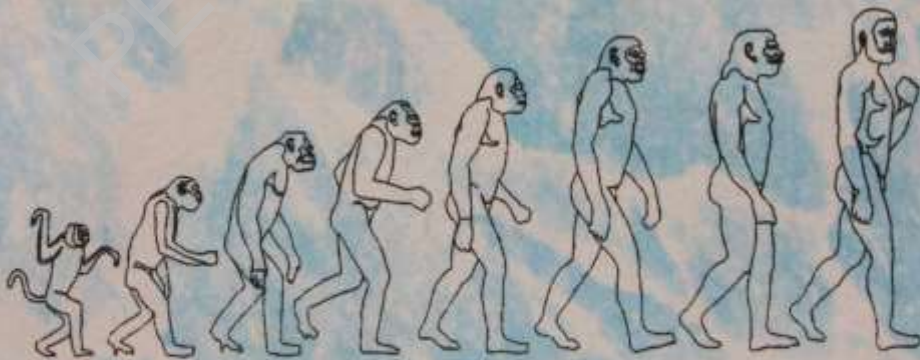


57(075B)  
В. 4.2

# Вид и видообразование



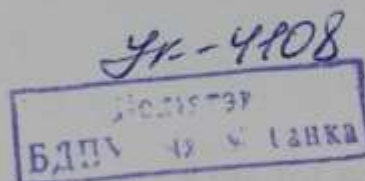
Министерство образования Республики Беларусь

*Учреждение образования*

«Белорусский государственный педагогический университет  
имени Максима Танка»

# ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

*Пособие*



Минск 2008

УДК 575.858(075.8)  
ББК 28.02я73  
В424

Печатается по решению редакционно-издательского совета БГПУ,  
рекомендовано секцией естественных и сельскохозяйственных наук  
(протокол № 6 от 16.10.07)

*Автор-составитель*

кандидат химических наук, доцент кафедры общей биологии  
факультета естествознания БГПУ *Т. А. Бонина*

*Рецензенты:*

доктор ветеринарных наук, ученый секретарь РУП «Институт  
экспериментальной ветеринарии им. С. Н. Вышелесского»

*И. А. Красочко;*

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий  
кафедрой ботаники факультета естествознания БГПУ

*И. Э. Бученков*

**Вид и видообразование : пособие / авт.-сост. Т. А. Бонина. – Минск :  
В424 БГПУ, 2008. – 92 с.**

**ISBN 978-985-501-487-5.**

В пособии освещены вопросы, связанные с историей развития понятия о  
виде как особом уровне организации. Рассмотрены современные концепции  
вида, их критерии, структура и популяционная организация вида, внутривидо-  
вая изменчивость. Подробно изложены современные представления о проблеме  
видообразования, его формах и темпах.

Адресуется студентам биологических специальностей БГПУ, аспирантам,  
преподавателям.

УДК 575.858 (075.8)  
ББК 28.02я73

**ISBN 978-985-501-487-5**

© Бонина Т. А., авт.-сост., 2008  
© БГПУ, 2008

## Введение

Вид является одной из основных форм организации жизни на Земле (наряду с клеткой, организмом и экосистемой) и основной единицей классификации в систематике, которая изучает структуру биологического разнообразия. Большинство проявлений жизнедеятельности организмов видоспецифичны. Четкое различие видов необходимо биологу любой специальности. Вид является ключевым и в эволюционной биологии, изучающей причины и механизмы его формирования. В то же время понятие вида - одно из фундаментальных в биологии - до сих пор остается одним из наиболее сложных и неоднозначных биологических понятий.

Представление о виде как одном из иерархических уровней организации жизни, ее основной таксономической единице не вызывает возражений у большинства биологов. Вместе с тем, с момента возникновения научного интереса к проблеме биологического вида и до наших дней вся эта область исследования, равно как и проблема эволюции в целом, является предметом острых дискуссий. Действительно, следует признать, что биологи ещё не располагают общепринятым определением вида.

Как правило, в научных работах по проблеме вида теория вида и теория видообразования рассматриваются вместе. Это вполне логично: зная пути видообразования, мы лучше сможем понять, что такое вид. Но взаимосвязь этих двух проблем многообразна и неоднозначна. Недопонимание характера этой связи неизбежно ведет к ошибочным представлениям о виде и видообразовании.

В частности, при подходе, который используют систематики, виды четко разграничены и определены. В центре внимания, прежде всего, степень различия и обособленность видов. Эволюционистов, напротив, интересуют динамические процессы и явления, связанные с видообразованием. Поэтому в биологии существуют два основных, дополняющих друг друга, принципа стационарного, статического и эволюционного, динамического аспектов изучения живого.

Не случайно проблема вида долгое время была ареной борьбы между постоянным видом таксономистов и изменчивым видом эволюционистов. В додарвиновский период эти представления считались несовместимыми и взаимоисключающими: либо есть виды и они неизменны, либо видов нет, т.к. они постоянно изменяются. С возникновением теории эволюции и выхода книги Ч.Дарвина «Происхождение видов...» проблема вида приобрела эволюционное значение. С этого момента основные споры ведутся вокруг критериев вида и механизмов и способов видообразования.

Таким образом, теория вида относится к стационарному аспекту изучения живого, тогда как теория видообразования относится к эволюционному аспекту. Эволюционист имеет дело не только с разнообразием видов, но и с разнообразием этапов их дифференциации. Концепции вида - объяснения сущности этого явления - возникали и развивались по мере накопления фактических данных и

развития теории эволюции. Необходимо отметить, что некоторые возникающие современные концепции представляют собой хорошо забытое и вновь открытое старое, а некоторые старые представления до сих пор не утратили своего значения.

Данная проблема включает в себя огромное разнообразие вопросов. Это и история изучения вида, и вопрос о его критериях, признаках и научном определении, выяснение общих законов существования и развития видов, форм и эволюционной роли внутривидовых и межвидовых отношений. Проблема видообразования включает анализ процесса становления видов, их возникновения и этапов дифференциации.

Объём данного пособия не позволяет дать обзор всех существующих по данному вопросу взглядов, изложенных в многочисленных как теоретических, так и практических исследованиях. Такая задача посильна только капитальному масштабному исследованию. Настоящая работа является конспективным изложением основных положений учения о виде и видообразовании в форме краткого исторического обзора для ознакомления студентов биологических специальностей современного состояния данной проблемы.

## История развития концепции вида

Проблема вида, полностью не решенная и к настоящему времени, имеет богатую историю. Каждая эпоха, исходя из общего уровня биологических знаний и авторитета того или иного ученого, выдвигала собственные представления об этом понятии.

При этом развитие естествознания и, в частности, учения о виде связано с изменением доминирующих представлений о самой природе и о способах и методах ее изучения. Так, когда-то господствовала библейская мифология, в XVIII в. в систематике и в представлениях о виде общепринятой была типологическая концепция, во второй половине XIX в. их потеснило эволюционное направление.

Необходимо отметить, что у всякого развития есть одно очень важное свойство: кроме появления новизны, оно характеризуется преемственностью. Это значит, что ничто в науке не проходит бесследно: однажды возникнув, та или иная идея оказывает значительное влияние на последующую историю естествознания.

### *Развитие понятия о виде в додарвиновский период*

Первые письменно зафиксированные классификации живых организмов известны фактически с тех самых времен, как появилась письменность. Достаточно напомнить, что уже в самых первых текстах Ветхого Завета, датируемых XII–X вв. до н.э., присутствует классификация позвоночных животных: в Книге Бытия говорится о рыбах водных и птицах пернатых, гадах и зверях земных, сотворенных «по роду их».

Первые попытки систематизировать и обобщить разрозненные сведения о явлениях живой природы принадлежат античным натурфилософам Древней Греции и Рима. Зарождение основ метода классифицирования, ставшего ведущим в современной систематике, было заложено в IV в. до н.э. великими философами античности, главным образом, *Аристотелем* (384–322 г.г. до н. э.).

Следует подчеркнуть, что логические подходы, разработанные античными философами, были неразрывно связаны с их общим натурфилософским мировоззрением. Для них мир был Космосом, исполненным порядка и гармонии (в противоположность Хаосу). В частности, этот порядок, по их мнению, у живых организмов проявляется в том, что они образуют «Лестницу Природы», предложенную Аристотелем – ряд от простейших до самых сложных существ – так называемая линейная схема в процедуре классифицирования.

Таким образом, уже в Древней Греции прослеживается стремление фиксировать понятие вида, которое ещё не было чисто биологическим: виды уток (кряква, шилохвость, чирок) не имели принципиальных отличий от видов кухонной утвари (сковородка, кастрюля и т.д.). В этом смысле вид был условным

и не соответствовал какой-либо объективно существующей категории, а просто занимал промежуточное положение между более общим понятием (род) и более частным (индивидуум). Именно в этом смысле понятие «вид» был впервые предложен Аристотелем. Таким образом, в его работах эта категория была *логической*, а не биологической. Вид, как группа организмов, сходных между собой, обозначал их общность.

На смену взлётам научной мысли античности пришло Средневековье, когда Христианская Церковь не одобряла сомнения и поиск новых знаний. В Европе за чтение книг древних естествоиспытателей и философов сжигали на кострах. Тем не менее, период Средневековья не был однородным в развитии естествознания. Несмотря на сильное давление церкви, наблюдалось накопление и положительных сведений о живой природе.

В 1172 г. арабский философ Аверроэс сделал сокращённый перевод трудов Аристотеля на арабский язык. Позднее книги Аристотеля и других античных авторов попадают в европейские страны из Северной Африки и Испании уже в переводах с арабского. Вторая половина 15 века ознаменовалась новыми крупными географическими открытиями: Америки (Х. Колумб), морского пути в Индию (Васко да Гама), Южной Америки (А. Веспуччи).

Постепенно уходят в прошлое географическая разобщённость и феодальная раздробленность - столь яркие черты времен Средневековья. Ученые умы эпохи Возрождения получают возможность обмениваться знаниями.

Все возрастающее число открытых видов настойчиво требовало упорядочивания. Первые попытки систематизации живого зачастую носили случайный характер - организмы могли, например, объединять по пользе, которую они приносят человеку, или по первой букве названия. Алфавитные сводки растительных объектов назывались «травниками». Наиболее известны травники, составленные гербаристами И. Боком, Л. Фуком, О. Бренфельсом.

Книга И. Бока (1493 – 1544) «Новый травник» содержала подробное описание 165 растений и их рисунки, сведения о времени цветения растений, их распространении характере местообитания. Л. Фукс (1500 -1560) в книге «История растений» дал описание 400 видов.

Первая пятитомная алфавитная сводка животных была опубликована в 1551-1557 годах швейцарцем *Конрадом Геснером* (1516-1565). В его книгах имеются как точные изображения большого числа животных, так и подробные сведения об их поведении, образе жизни. Вероятно, это первая попытка молодой зоологической науки вырваться из представлений средневековья, которая имела огромное значение для всего последующего ее развития.

*Каспар Баугин* (1560 – 1624) – швейцарский ботаник - составляет гербарий и публикует труды, содержащие описания 6000 растений. При этом он пытается (не всегда удачно) учесть всю совокупность отличий в строении цветка, плода, семени, листьев, стебля и корня – попытка построить естественную систему растений. Он строго разграничивал понятия «рода и вида», предложив

четырёхчленные названия растений вплоть до разновидностей – задолго до Линнея используя бинарную номенклатуру. В этом отношении он был предшественником Линнея.

Тем не менее, трактовка вида, как логической категории, просуществовала до XVII в. Очередной всплеск идей, касающихся происхождения видов и самого понятия вида, относится к периоду, следовавшему за эпохой Возрождения, – XVII и XVIII вв., когда английский ботаник Дж. Рей (1627—1705), вероятно, первым сформулировал представление о биологическом виде, как о совокупности организмов, отличающихся друг от друга не более чем дети одних родителей

Таким образом, из данного представления о виде следует, что Дж. Рей предложил объединять особи в виды исходя из двух признаков — внешнего сходства и способности размножаться, скрещиваясь между собой и передавая свои признаки потомкам. Очевидно, что принципиальный момент в таком понимании природы видов - их репродуктивная изоляция друг от друга, хотя это условие в явном виде и не присутствует в определении Дж. Рея. Таким образом, Рей превратил логическую категорию в биологическую. Он же ввел термин «вид» - *species* (от латинского *speciere* - рассматриваю, разглядываю).

Итак, основным критерием вида Рей считал устойчивое наследование характерных для особей данного вида признаков. Благодаря определению вида систематики получили инструмент, которым они могли пользоваться для классификации живых организмов.

На смену случайным приходят искусственные системы, построенные исходя из одного или немногих последовательно прослеживаемых признаков. Вершиной развития искусственных систем по праву считается система Карла Линнея (1707-1778).

К. Линнея называют "королем ботаников", "отцом систематики". Опираясь на опыт своих предшественников и на многочисленные новые факты, полученные им самим, Линней завершил усилия ученых XVI-XVII вв. в области ботанической и зоологической систематики и построил систему организмов, завоевавшую всеобщее признание. Его основные труды «Система природы», «Философия ботаники», «Виды растений» посвящены проблемам классификации.

Он подытожил длительный исторический период эмпирического накопления биологических знаний, закрепил использование бинарной (двойной) номенклатуры для обозначения видов, усовершенствовал ботанический язык - установил единообразную ботаническую терминологию. Благодаря простоте применённой им номенклатуры значительно упростились описательные работы, виды получили чёткие характеристики и названия.

Выделение видов в то время происходило на основе различий между особями по ограниченному числу внешних признаков. В практической систематике этот метод получил название *типологического* и предполагал необходимость сравнения особи с типовым экземпляром вида - голотипом. Голотип - особь, по которой вид был впервые описан. Сравнение проводилось по внешним признакам,



доступным для наблюдения без расчленения особи. Это позволяло пользоваться музейными коллекциями и создавать их, сохраняя голотипы. Если признаки не удавалось соотнести ни с одним из существующих видовых диагнозов, то по данному экземпляру (он получал название типового) описывался новый вид. Иногда это приводило к казусным ситуациям: самцы и самки одного вида описывались как разные виды. Так, К. Линней вначале описал самца и самку кряквы как разные виды, но потом исправил свою ошибку.

К. Линней развил идею о виде, как универсальной, объективно существующей в природе категории. В результате работ К. Линнея вид стал *базовой* категорией биологии. Представления К. Линнея являются основой *типологической концепции вида*. Согласно этой концепции виды дискретны. Каждый вид отделен от других видов хиатусом - разрывом в постепенности изменения признаков. Как совокупности организмов виды реально существуют в природе. Типологическая концепция работает и в настоящее время в практической систематике многих групп животных и растений. Она применяется в случаях первоописания видов, в тех случаях, когда систематика таксона плохо разработана и допускает только сравнение по внешнему виду, когда в руках систематика мало особей и т. п.

Линней сам подчеркивал и признавал искусственность своей системы, построенной на репродуктивных органах цветка, и указывал на необходимость создания естественной системы, которая, однако, так и не была им разработана. Он писал по этому поводу: «Искусственная система служит лишь до той поры, пока не найдена естественная; первая позволяет нам лишь распознавать растения, вторая откроет нам их подлинную природу».

Историческая заслуга Линнея в том, что через создание искусственной системы он подвел биологию к необходимости рассмотрения колоссального эмпирического материала с позиций общих теоретических принципов, поставил задачу его теоретической рационализации.

Благодаря Линнею, вид стал основной категорией систематики, а сама систематика (= таксономия) стала наукой. Линней ввел в употребление диагнозы таксонов и иерархическую организацию таксономических категорий. Диагноз - краткое описание общих признаков особей данного таксона.

Таким образом, на смену линейному способу описания порядка живой природы в виде «лестницы существ» был предложен принцип иерархичности всего живого, что имело особое значение в дальнейшем для формирования эволюционного мировоззрения.

Данный подход, заменивший прежние многословные определения вида, революционизировал биологию, открыв неизвестные ранее возможности для систематизации растительного и животного мира при исследовании как неонтологического, так и палеонтологического материала.

Вместе с тем в вопросе о происхождении видов Линней, как и его предшественники, всецело стоял на библейских позициях, считая, что все особи

любого вида являются потомками одной, первоначально созданной пары. И после акта творения на Земле не появлялся ни один новый вид.

Представление о божественном творении подразумевало неизменность видов во времени, т.е. отсутствие эволюции, а изменчивость - это флуктуации признаков вокруг типичной организации и в пределах этой организации. Не признаки определяют вид, а принадлежность к данному виду определяет признаки организмов. Таким образом, К. Линней рассматривал виды как объективно существующие группы живых организмов, достаточно легко отличимые друг от друга, неизменные, раз и навсегда созданные богом.

Линней считал, что число видов остаётся постоянным со времени их «сотворения», а потому задача систематики — раскрытие порядка в природе, установленного «творцом». Однако огромный опыт и фактический материал, накопленный Линнеем, не могли не повлиять на его представления. В последних трудах Линней в осторожной форме высказывал предположение, что все виды одного рода составляли вначале один вид, и допускал возможность появления новых видов, образовавшихся в результате скрещиваний между уже существовавшими видами.

В биологии XVIII - первой половины XIX века идея неизменности видов была господствующей, чему в немалой степени способствовал не только авторитет самого К. Линнея, но и его сторонников, таких как Жорж Кювье (1769-1832). Креационист Ж. Кювье связал идею постоянства вида с известным учением о геологических переворотах, имевших место в различные эпохи на Земле («теория катастроф») и приводивших к исчезновению ранее существовавших фаун и флор и замене их новыми, никак преемственно с ними не связанными.

Итак, к концу XVIII века система Линнея была принята большинством биологов во всём мире. Ж. Кювье разработал понятие типов строения, после чего тип как высший таксон, т. е. высшая систематическая категория, был введён в линнеевскую систему. Термин «тип» был предложен в 1825 г. А. Бленвилем, назвавшим так четыре «ветви» животных, выделенные в 1812 г. Ж. Кювье.

Огромный фактический материал по сравнительной анатомии и палеонтологии, сведённый в систему, а также методы Кювье послужили базой для дальнейшего развития зоологии и палеонтологии. И хотя Кювье отвергал эволюционные представления своего времени, собранный им фактический материал в дальнейшем послужил обоснованию эволюции живой природы.

На данном этапе развития естествознания такие важные особенности вида, как устойчивость и дискретность были абсолютизированы, что было препятствием для постановки проблемы видообразования.

Однако с накоплением материала стало выясняться, что видовые признаки не так стабильны, а виды не всегда ограничены друг от друга четким хиатусом. Поэтому наряду с креационистским представлением о виде развивалось учение трансформистов, которые рассматривали виды в качестве постоянно

изменяющихся и взаимопревращающихся биологических единиц, связанных между собой различной степенью родственных связей.

Развитие идеи трансформизма, то есть возможности превращения одних групп организмов в другие, связано с именами Ж. Бюффона, Э. Жоффруа Сент-Илера и др.

Более широкое изучение изменчивости в природе привело к пониманию того, что не всегда виды легко различить, исходя лишь из сравнения внешних признаков. Ж. Бюффон (1707-1788) предложил использовать критерий нескрещиваемости: особи, дающие при скрещивании плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, не дающие такового — к разным. Такой подход имел свои недостатки, поскольку в искусственных экспериментальных условиях могли скрещиваться и представители достаточно далеких друг от друга групп; зато, как правило, спорные переходные формы при этом удавалось включить в границы одного из видов.

Искусственная система Линнея не удовлетворяла многих ботаников, пытавшихся найти «естественную» систему растений, в соответствии с их сходством и «сродством». Французский ботаник Бернар Жюссье (1699-1777) осуществил её (1759) лишь в виде насаждений в Королевском саду в Трианоне (Версаль), где рассадил растения в соответствии со своими представлениями об их родстве, а французский учёный М. Адансон пытался создать естественную систему семейств растений (1763). Завершил эти попытки французский ботаник А. Л. Жюссье в своём труде «Роды растений, расположенные по естественным порядкам» (1789).

Первые естественные системы ещё не строились на основе представлений об историческом развитии организмов, а предполагали лишь некоторое их «сродство». Но сама постановка вопроса о «естественном сродстве» инициировала выявление объективных закономерностей единого плана строения живого. В этом и состоит их огромный вклад в развитие естествознания и эволюционных взглядов, в частности.

Вместе с тем трансформисты и первые эволюционисты абсолютизировали изменимость видов, что приводило к отрицанию их устойчивости и реальности.

Представителем философии трансформизма был выдающийся французский естествоиспытатель *Жан Батист Ламарк* (1744-1829). Историческая заслуга Ламарка состоит в том, что в своём основном труде «Философия зоологии» (1809) им было предложено первое целостное эволюционное учение. Однако движущие факторы эволюции раскрыты им не были. Не подкреплённая аргументами и доказательствами эволюционная концепция Ламарка не была поддержана современниками и стала лишь дальнейшим этапом развития трансформизма.

В своём основном научном труде Ламарк приводит многочисленные примеры изменимости видов. Он считает, что первые живые организмы возникли из неорганической природы, причем древняя жизнь была представлена простыми формами, которые в результате эволюции дали начало более сложным.

Основная задача ученого, по мнению Ламарка, сводится к изучению явлений природы в их взаимосвязях и выявлению «естественных отношений», воспроизводящих сам порядок природы, т.к. все построенные до этого искусственные системы себя дискредитировали и тормозят дальнейшее изучение живого.

Ламарк полностью признавал и принимал естественную систему растений А.Жюссье, старшего товарища Ламарка, с которым он многие годы работал в Парижском ботаническом саду. Поэтому Ламарк поставил перед собой задачу открыть естественный порядок в животном царстве и в этом его великая заслуга. Чем отдаленнее родственная связь, тем меньше общее сходство организации живых существ. Изучение естественных отношений, с точки зрения Ламарка, должно было привести натуралистов к единомыслию в вопросах развития природы.

Ламарк установил 14 классов животного царства, из них 4 позвоночных и 10 беспозвоночных. Он впервые разделил животных на беспозвоночных и позвоночных, ввёл понятие беспозвоночных животных. Вместо линнеевского деления на насекомых и червей беспозвоночные животные были разделены на 10 групп (инфузории, полипы, лучистые, черви, насекомые, паукообразные, ракообразные, кольчецы, усоногие, моллюски). Важно отметить, что, создавая свою классификацию, Ламарк руководствовался не каким-либо произвольно взятым признаком, а совокупностью признаков организмов, стремясь установить степень сложности организации каждой группы животных по степени усложнения нервной и кровеносной систем.

Ламарк не признавал границ между видами, что, по его мнению, служило подтверждением эволюции, в ходе которой меняются не виды, а особи в чреде поколений. В результате Ламарк пришел к отрицанию реального существования видов в природе.

Он писал: « ... Равным образом можно утверждать, что в действительности природа не образовывала среди своих произведений ни константных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, но отдельных особей, последовательно сменяющих друг друга и сходных с породившими их»

Таким образом, отождествлялись реальность и неизменность видов. Изменяемость видов считалась равнозначной тому, что вид не существует, а есть результат классифицирующей деятельности мышления ученого.

Согласно Ламарку лишь в отдельных случаях между видами в природе отсутствуют переходы и объясняются вымиранием некоторых видов в результате вмешательства человека. Ламарк не признавал, что виды могут вымирать естественным путем, они только изменяются соответственно изменениям внешней среды. В отличие от Ч. Дарвина, Ламарк исходил из того, что видообразование не нуждается в вымирании, а определяется только приспособляемостью и передачей приобретенных признаков по наследству.

Выдающаяся заслуга Ламарка заключается в создании первого эволюционного учения. Он отверг идею постоянства видов, противопоставив ей представление об изменяемости видов. Его учение утверждало существование эволюции как исторического развития от простого к сложному.

Противопоставляя эволюцию неизменности видов, Ламарк создал *номиналистическую концепцию вида* (nomen - имя, название). Сторонники номиналистической концепции утверждали, что в природе существуют лишь особи, а виды, равно как и рода, семейства и пр. — плод фантазии систематиков. Существуют только их названия, придуманные людьми для удобства. В результате возникла дилемма: либо виды без эволюции, либо эволюция без видов и, тем самым, проблема реальности вида.

Эти взгляды казались в то время совершенно несовместимыми. На самом деле они отражали две противоположности, которые диалектически взаимосвязаны.

Развитие капитализма резко ускорило развитие науки, сельского хозяйства. В начале XIX века в Западной Европе создаются новые породы домашних животных, сорта культурных растений. Практический опыт доказывает изменяемость домашних животных и культурных растений; в разных направлениях биологии накапливаются факты, подтверждающие эволюцию.

Эволюционные взгляды высказывали многие ученые, но впервые доказать эволюцию органического мира, объяснить как появилось многообразие видов и их приспособленность, выявить движущие силы эволюции смог выдающийся английский ученый *Чарлз Роберт Дарвин* (1809 – 1882).

В биологии стала развиваться эволюционная идея, получившая наиболее завершенное воплощение в материалистической теории происхождения видов путем естественного отбора, созданной Ч. Дарвином.

В 1859 году выходит в свет книга Ч. Дарвина "Происхождение видов путем естественного отбора", которая совершила переворот в биологической науке.

Именно Дарвином был осуществлен синтез накопленных к тому времени научных знаний и обоснована идея о «реальном развивающемся виде». Основным результатом теории Дарвина было удачное объединение идеи эволюции с представлением о реальности вида, идеи устойчивости и изменяемости вида, представление о виде как *исторической* категории. Ч. Дарвин считал, что эволюция органического мира идет через изменение видов.

Правда, сам Дарвин не дал четко разработанной концепции вида и очень осторожные высказывания в «Происхождении видов» оставляют место для различных мнений. Некоторые высказывания Дарвина позволили ряду эволюционистов считать и его сторонником номиналистической концепции.

Тем не менее, анализ всех представлений Дарвина об эволюции органического мира и роли вида в этом процессе, указывает на то, что он считал виды реально существующими в природе и служит основой для большинства биологов считать Дарвина сторонником реальности видов. Название его

основного научного труда «Происхождение видов...» позволяет сделать вывод о том, что Ч.Дарвин не только считал вид реальной категорией, но и рассматривал видообразование как ключевой момент эволюционного процесса.

В «Происхождении видов» Дарвин впервые обратил внимание на колоссальную внутривидовую изменчивость, с одной стороны, и на относительность границ между «разновидностью» и видом - с другой. Он подчёркивал, что вид следует рассматривать как временно существующую в природе единицу, становление, преобразование и гибель которой являются моментами процесса приспособительной эволюции.

Взгляды Дарвина были в дальнейшем развиты К.А.Тимирязевым в работе «Исторический метод в биологии», где он писал: «Итак, вопрос: естественно-исторический вид – отвлечённое понятие или реальный факт? – мы должны ответить двояко, соответственно двоякому смыслу, который, очевидно, связан с этим словом. Вида как категории, строго определённой, всегда себе равной и неизменной, в природе не существует; утверждать обратное значило бы действительно повторять старую ошибку схоластиков – «реалистов».

Но рядом с этим, и совершенно независимо от этого вывода мы должны признать, что виды – в наблюдаемый нами момент – имеют реальное существование...».

Такая точка зрения на виды как реально существующие подвижные формы живой материи, возникающие в историческом процессе развития, является в настоящее время общепринятой. Вместе с тем современное учение о виде и видообразовании представляет качественно новый этап по сравнению с дарвиновским. Оно основано на теории корпускулярной наследственности, учении о генетике популяций и микроэволюции, сформулированных и получивших своё развитие в последарвиновский период.

#### *Развитие представлений о виде в последарвиновский период*

Настоящий переворот во взглядах на вид произошел в связи с успехами генетики. Была выявлена сложная генетическая структура вида, его неоднородность. На первых порах это вновь привело к отрицанию реальности вида.

На смену широкой концепции линнеевского вида (он был назван в 1916 г. голландским генетиком Я. Лотси *линнеоном*) пришла узкая концепция некоего элементарного вида – *жорданона* (термин предложен голландским ботаником Х. Де Фризом в честь французского ботаника Алексиса Жордана (1814-1897), который смог выделить из одного линнеевского вида до 200 наследственно стойких форм, каждой из которых он придал видовой статус).

Возникло особое направление – неожарданизм, в основе которого - идея о виде как абсолютно однородной единице, наследственно устойчивой форме,

которая далее не расщеплялась. Жорданон, как далее неделимый истинный вид, противопоставлялся линнеону – обычному виду практических систематиков. Благодаря такому дроблению вид мягкой пшеницы, например, был разделен на несколько тысяч форм - «жорданонов, мелких константных видов».

Бесчисленное описание новых видов жорданонов привело систематику рубежа XIX-XX веков к отрицанию той дискретности между видами, которая реально существует в природе.

Учитывая современные представления о генетической гетерогенности популяций и целостности вида, основная ошибка нежорданизма – отождествление отдельных структурных элементов с видом в целом.

Итак, вид оказался сложной генетической системой, имеющей общий генофонд, который защищен от проникновения генов другого вида барьерами изоляции. Такое понимание вида в дальнейшем легло в основу *биологической концепции* вида.

Важнейший этап изучения видов начался в 30-е годы, когда началось преодоление одностороннего подхода к определению вида.

К началу XX века накопился большой материал по внутривидовой географической изменчивости. Классический период в развитии систематики завершила работа русского натуралиста *А. П. Семёнова-Тян-Шанского*, принявшего за основу линнеон и давшего определения различным подвидам категорий. Семенов-Тян-Шанский (1910) сформулировал представление об ареале вида и о том, что «разновидности» Дарвина, являясь этапом видообразования, имеют географическую приуроченность. Им была введена категория подвида (*subspecies*) и предложена тринерная номенклатура.

В.Л. Комаров (1927), поддержав дарвиновский эволюционный подход, дал определение виду, как результату и этапу эволюции, как единственному способу существования организмов в природе.

Признание эколого-географической дифференциации вида, как системы подвидов, означало возникновение *концепции политипического вида*. Стали различать монотипические и политипические виды. Эта концепция противопоставляла сложную структуру видов в природе жорданонам, искусственность которых стала очевидной. Политипическая концепция, напротив, развивалась, и выявлялись все более сложные организации близкородственных систем популяций.

Одним из первых биологов, сформулировавшим концепцию многомерного вида, но не употреблявшим этого термина, был *Н. И. Вавилов* (1931). Н. И. Вавилов определял вид как сложную систему внутривидовых форм. По определению Н.И.Вавилова, вид - это обособленная сложная подвижная «морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом».

Вавилов предложил рассматривать линнеевский вид как систему, состоящую из взаимодействующих друг с другом географических и экологических рас,

каждая из которых имеет собственную экологическую и генетическую специфику. При расселении на новые территории вид использует генетический потенциал рас или подвидов, которые наиболее соответствуют новым условиям.

Представители школы Вавилова рассматривали вид как систему и явление сложного состава, тогда как школа Комарова считала вид лишь единицей, которую можно изучать без учета структурных элементов.

Таким образом, типологическое представление о биологическом виде как однородной таксономической единице постепенно вытеснялось популяционным принципом, приведшим к возникновению так называемой синтетической теории эволюции (СТЭ). В 30-е гг. XX в., когда был осуществлен синтез достижений современной генетики с эволюционным учением, стало развиваться учение о микроэволюции как совокупности пусковых механизмов эволюции и видообразования. Это привело к пересмотру основных определений и концепций в систематике.

Создателями СТЭ было сформулировано представление о том, что вид состоит из множества соподчинённых, морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов, популяций.

С развитием генетики и синтетической теории вид стали рассматривать как группу популяций с общим уникальным генофондом, обладающую собственной "системой защиты" целостности своего генофонда. Таким образом, типологический подход к выделению видов сменился эволюционным: виды определяются не различием, а обособленностью. Популяциям вида, морфологически отличным друг от друга, но способных свободно скрещиваться друг с другом, придается статус подвидов. И наоборот, морфологически сходные популяции, но имеющие барьер репродуктивной изоляции, могут претендовать на статус вида. Система взглядов легла в основу *биологической концепции вида*, получившей мировое признание благодаря заслуге американского биолога *Эрнста Майра* (1906-2006).

Вопросы для повторения:

1. Почему система живых организмов К. Линнея называется искусственной?
2. Что отражают естественные системы организмов?
3. Почему концепцию Линнея называют типологической, а Ламарка — номиналистической?
4. Перечислите заслуги К. Линнея и Ж. Б. Ламарка в развитии представлений о виде и укажите на недостатки в их взглядах.
5. В чём основная заслуга Ч. Дарвина в развитии учения о виде.
6. Что такое линнеон и жорданон?
7. В чём суть концепции политипического вида?



Задание: заполните таблицу: «Развитие понятия о виде в биологии»

Вопросы для сравнения	К.Линней	Ж.Б.Ламарк	Ч.Дарвин
1.Существуют ли виды в природе?			
2.Изменяются ли они?			
3.Понятие вида			
4.Как произошли живые организмы?			

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## Современные концепции вида и их основные критерии

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

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

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

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

### *Биологическая концепция вида*

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### *Морфологическая концепция вида*

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Рассмотрим наиболее важные из этих критериев.

### *Критерии вида*

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Вопросы для повторения:

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

Задание: заполните таблицу «Критерии вида»

Критерий	Характеристика критерия	Примеры

## Вид как особый уровень организации живых организмов

В таксономии вид — это, прежде всего, единица классификации. Главным критерием при выделении видов служит удобство и возможность практического использования для классификации, определения и расстановки в музейных коллекциях. В этом огромное практическое значение понятия «вид».

Однако, ещё Ч.Дарвин пророчески обратил внимание из всей иерархической системы таксонов именно на вид, как особый уровень организации живых организмов, происхождение которого является узловым этапом эволюционного процесса, в отличие от возникновения других таксонов.

Важно понимать, что вид – это центральный, качественный этап процесса эволюции, реально существующий в определенный промежуток времени.

### *Реальность вида*

Несмотря на отсутствие универсальной концепции вида и единого мнения о его критериях, в современной научной литературе вопрос о реальности вида практически не дискутируется. Хотя до сих пор иногда на страницах научных журналов и этот вопрос подвергается сомнению. С.А. Северцов (2005) отметил ряд важнейших особенностей, характеризующих виды как реально существующие дискретные систематические единицы.

Прежде всего, это видовая специфичность, следствием которой является ограниченность адаптивных возможностей вида при изменении условий его существования. Например, повышение солёности до 12-14 % привело к тому, что в середине 70-х годов XX в. в Аральском море вымер сазан (оптимум солёности в Аральском море для него составлял 8 %). Унаследованные от предков границы адаптивных возможностей являются общей характеристикой всех особей данного вида.

Таким образом, вид реален, как группа организмов или система популяций, имеющих общее происхождение и признаки, свойственные всем особям этого вида.

Важной особенностью является экологическая специфичность вида. Вид в каждый данный момент времени реален как экологический компонент экосистемы, занимающий свою, только ему присущую экологическую нишу. Следствием является взаимная заменяемость популяций, принадлежащих к одному виду и незаменимость популяций разных видов. Именно взаимозаменяемостью популяций обусловлена возможность реакклиматизации видов на тех территориях, где данный вид вымер или был уничтожен.

Вид является интегрированной системой. На генетическом уровне интегрированность поддерживается обменом генами между популяциями, обеспечиваемым миграцией особей. На фенотипическом - конгруэнциями, межорганизменными корреляциями. Например, взаимное оповещение об

опасности, коллективное добывание пищи и тому подобные приспособления, часто вредные особи, но полезные виду в целом.

Таким образом, в каждый данный момент времени вид реален, как компонент биосферы. Это не противоречит непрерывности эволюции. Виды, возникнув, длительное время существуют в стационарном состоянии и обладают довольно хорошо выраженными границами.

### *Общие биологические признаки вида*

Каждому виду как объективной реальности свойственны определённые признаки (биологические свойства). Э.Майр (1968) выделил три основные группы таких свойств:

- приспособление видов к физическим условиям среды;
- способность видов сосуществовать с потенциальными конкурентами;
- способность видов поддерживать репродуктивную изоляцию по отношению к другим видам.

Более детально разработал данный вопрос К.М.Завадский, предложив десять основных общих признаков вида:

- численность (среднее значение числа особей у каждого вида является его качественной характеристикой);
- организация (единство генотипической и фенотипической организации особей одного вида);
- воспроизведение (способность к самостоятельному воспроизведению в природе с сохранением качественной определённости);
- дискретность (относительная обособленность вида);
- экологическая определённость (приспособленность к среде и конкурентоспособность);
- географическая определённость (наличие ареала у каждого вида);
- многообразие форм (дифференцированная внутривидовая структура);
- историчность (способность вида к эволюционному развитию);
- устойчивость (способность сохранять качественную определённость в течение длительного геологического времени);
- целостность (вид не сумма особей, а целостная система, объединённая внутренней структурой и связями; такими связями являются видовые адаптации).

### *Современное представление о виде*

Трудности, возникающие при решении вопроса о критериях вида, его общих признаках, сказались и на формулировке определения вида. Попытки дать объективное исчерпывающее определение вида предпринимались многими

биологами, но общепринятого нет до сих пор, что лишний раз свидетельствует о крайней сложности данной проблемы.

Нет общего универсального определения, т.к. сложно объединить два подхода: *практический (типологическая концепция)* и *теоретический (эволюционная концепция)*. Задача первого – найти определение как инструкцию для распознавания видов. Задача второго – отразить то, что вид это основная форма существования жизни, на уровне которой происходит эволюционный процесс. Причина противоречий – первый подход учитывает статику вида (его константные свойства и признаки), второй – характеристику динамики видов.

Таким образом, дать общее краткое определение вида чрезвычайно трудно, а по мнению некоторых авторов практически невозможно, поскольку в него необходимо ввести слишком много характеристик. Согласно современным представлениям, в общем определении вида обязательно должна быть отражена его статика и динамика как единство противоположностей, дана характеристика вида как основного этапа эволюционного процесса, а также отмечено, что процесс эволюции осуществляется только на популяционно-видовом уровне.

Итак, вид – особый уровень организации живого. В чем это проявляется? Рассмотрим популяционно-видовой уровень с точки зрения эволюции и сравним с другими уровнями.

Для эволюционной теории важно, на каком уровне организации живого действуют элементарные факторы эволюции, обеспечивая историческое развитие живой природы.

На клеточном, органном и организменном уровнях естественный отбор, как правило, не может действовать, так как эти уровни представляют собой жестко-детерминированные системы. Но именно эти уровни служат постоянным источником основных предпосылок эволюции, т.к. здесь осуществляется процесс наследственной изменчивости. Переход этих предпосылок в эволюционный процесс возможен только на популяционно-видовом уровне. Структурные единицы вида не так жестко сцеплены между собой и не препятствуют действию естественного отбора на уровне особей и их групп. Основным результатом всех этих процессов является образование новых видов.

Следует подчеркнуть еще раз, что только популяция является первичной структурой для эволюционных преобразований, ареной которых становятся определенные биогеоценозы.

Эволюционная перспективность вида непосредственно связана с генетической гетерогенностью его популяций. Полиморфизм и политипичность – это потенциальная возможность для эволюционных преобразований вида. Реализация этой возможности зависит от взаимодействия вида с окружающей средой, а скорость эволюционных преобразований – от структурных особенностей вида.

Любой вид потенциально при определенных условиях может существовать неограниченно долго. Таким образом, среди всех уровней организации живого

видовой уровень занимает особое положение, т.к. обладает двумя основными присущими только ему свойствами: способностью к самовоспроизведению и возможностью существования в течение неопределенного времени; способностью к относительно самостоятельному эволюционному развитию.

Следовательно, с точки зрения эволюционной концепции видовой уровень организации живого есть специфическая надорганизменная система, в рамках которой возможно неопределенно долгое самовоспроизведение и эволюционные преобразования.

Согласно современному представлению вид — это совокупность географически и экологически близких популяций, особи которых способны в природных условиях скрещиваться между собой и обладают общими морфофизиологическими признаками, и биологически изолированных от популяций других видов. Важнейшим признаком вида является генетическая устойчивость в природе, определяющая независимость и общность эволюционной судьбы.

Разнообразие видов в природе велико и процесс описания новых видов постоянно растет (научно описано более 1,5 млн видов животных и более 600 тыс. растений). Общее число существующих видов составляет, скорее всего, несколько миллионов. Распределение видов по крупным таксонам очень неравномерно. Такая асимметрия характерна для всех типов и классов до родов.

Например, число видов насекомых составляет около 80% от общего числа видов животных. Целый подкласс рептилий представлен лишь одним видом — гаттерией, тогда как другой подкласс того же класса рептилий представлен несколькими тысячами видов.

Причины этого явления до конца неясны. Интересно, что отношение числа водных видов растений (около 8%) к числу сухопутных (около 92%) совпадает с таковым в мире животных (соответственно 7 и 93%). Такое сходство в преобладании числа сухопутных видов можно объяснить большим разнообразием абиотических и биотических условий суши по сравнению с водной средой.

Вопросы для повторения:

1. Обоснуйте реальность существования видов.
2. Перечислите и охарактеризуйте общие признаки вида.
3. Дайте развернутое современное представление понятия вид.
4. Какие свойства характеризуют вид как особый уровень организации живого.

## Структура вида и внутривидовая изменчивость

Как уже отмечалось, большинство видов являются политипическими, т.е. в различной степени дифференцированными на формы и группы. Причины могут быть разными и возникать на любой основе: биохимической, физиологической, половой, возрастной, экологической и т.д.

Со времен Линнея длительное время разновидность была единственным подразделением вида и под ней понимали все, что отличалось от идеального типа вида. Разновидность долго была единственной категорией для регистрации морфологической изменчивости в пределах вида и в то же время доказательством наличия такой изменчивости. Когда сравнительные морфологические и анатомические исследования видов стали дополняться экологическими, генетическими, биохимическими, появилась возможность исследовать структурные единицы вида.

### *Популяция как элементарная единица эволюции*

Обычно каждый вид имеет свою область распространения - ареал, границы которого определяются границами пригодных для данного вида условий обитания. Космополитами - видами, обитающими повсеместно - являются, прежде всего, человек, сумевший освободиться из-под влияния окружающей среды, и некоторые обитающие совместно с ним животные, такие как серая крыса и рыжий таракан. Родина рыжего таракана - южная Азия, откуда в XVIII столетии он был завезен в Европу, и расселился благодаря человеку по всему земному шару. Родина серой крысы - Юго-Восточная Азия. В Европу она попала в XVI веке, расселяясь на торговых кораблях. Сейчас серая крыса распространена на всех континентах, кроме Антарктиды.

Границы ареалов видов со временем могут меняться. Как правило, это связано с изменением условий существования, миграциями, а также с адаптацией видов к новой среде обитания. В настоящее время ареалы многих видов меняются под влиянием хозяйственной деятельности человека.

Как правило, в пределах своего ареала животные, растения, грибы или микроорганизмы распространены неравномерно, так как в природе нет идентичных условий для существования и размножения. В процессе своей эволюции и становления вид приспособляется к среде и занимает наиболее благоприятные местообитания в ареале. Например, колонии кротов встречаются лишь в отдельных луговинах, заросли крапивы — по оврагам и канавам, лягушки одного озера бывают отделены от другого соседнего озера и т. д.

Население вида распадается на естественные группировки и можно выделить отдельные «пятна высокой плотности» - популяции. Каждая популяция может объединять несколько локальных поселений. Однако эти разграничения не устраняют возможности скрещивания между особями, занимающими



пограничные участки. Таким образом, популяция — это форма существования вида в конкретных условиях среды и наименьшая эволюционирующая единица.

Популяция представляет собой совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, длительно существующих на определенной части ареала внутри вида и относительно обособленных от других популяций. Особи одной популяции обладают наибольшим сходством по всем признакам, вследствие того, что возможность скрещивания внутри популяции выше, чем между особями соседних популяций, и они испытывают одинаковое давление отбора. Несмотря на это популяции генетически неоднородны и гетерогенны вследствие непрерывно возникающей наследственной изменчивости.

Поскольку популяции до некоторой степени репродуктивно изолированы друг от друга, их генофонды уникальны. Для каждой популяции характерен свой генофонд - совокупность генотипов всех особей популяции. Генофонды разных популяций даже одного вида могут различаться. В то же время, популяция — открытая генетическая система и благодаря миграции особей способна обмениваться генами с другими популяциями того же вида.

Как правило, на практике границы локальных популяций определить достаточно сложно. Существует ряд подходов в решении данной проблемы. Одним из самых распространённых для оседлых видов является ориентация на изменение плотности населения. Там, где плотность ниже, условно намечают границу. Для мигрирующих особей ориентацией являются территории, предпочитаемые для размножения. Это могут быть птичьи базары, лежбища моржей или котиков и т.д. Но такой подход не всегда оказывается эффективным. В некоторых случаях для выявления популяционной структуры используют анализ динамики численности. В разных популяциях в разных частях ареала изменения численности, как правило, не совпадают.

В последнее время для изучения популяций активно используют методы кариологии, секвенирования ДНК или электрофореза белков. Таким образом, выявляют генетическое своеобразие популяций. Разрешающая способность данных методов очень велика. Результаты подобных исследований свидетельствуют о существовании сложной иерархии генетической структуры населения вида.

Процесс образования новых видов начинается внутри популяции, то есть популяция является элементарной единицей эволюции. Почему же именно популяцию, а не вид или отдельную особь рассматривают как элементарную (наименьшую) единицу эволюции?

Особь не может эволюционировать. Индивидуальное развитие любого организма запрограммировано, и генотип остаётся неизменным. Продолжительность жизни особей предопределяется генетически, хотя у различных видов она варьирует (от нескольких минут до нескольких тысяч лет), организмы отмирают. Т.е. организменный уровень организации во временном отношении является закрытой системой.

Особь в ходе развития может изменяться, приспособляясь к условиям внешней среды. Но эти изменения не эволюционные, так как они не передаются по наследству (модификационная изменчивость). Вид, как правило, неоднороден и состоит из ряда популяций. Популяция относительно самостоятельна и может длительное время существовать вне связи с другими популяциями вида. В популяции протекают все эволюционные процессы: у особей возникают мутации, между особями происходит скрещивание, действуют борьба за существование и естественный отбор. В результате генофонд популяции со временем изменяется, т.е. эволюционирует, и популяция становится родоначальником нового вида. Именно поэтому элементарная единица эволюции - популяция, а не вид.

Таким образом, с эволюционных позиций популяция, как элементарная, наименьшая единица эволюции, должна обладать двумя основными неотъемлемыми свойствами. Во-первых, генофонд популяции должен отличаться от генофондов других популяций того же вида, т.е. должна быть частичная репродуктивная изоляция. Во-вторых, численность популяции должна быть достаточной для обеспечения устойчивого существования в чреде поколений. Способность к саморегулированию численности, поддержанию плотности популяции на оптимальном уровне является важнейшим свойством популяции и свидетельствует о целостности и объективности существования популяций в природе.

Популяционная структура видов часто бывает довольно сложной, и локальные поселения могут объединяться в более крупные группировки.

Многочисленные локальные популяции связаны друг с другом происходящими между ними скрещиваниями, образуя расы и биологические виды. Эти популяционные системы представляют собой воспроизводящиеся группы более крупного ранга, чем локальные популяции. Популяционные системы высокого ранга, объединяющие несколько более мелких единиц, стабильны во времени, и могут обладать собственной эволюционной судьбой.

Локальная популяция, таким образом, представляет собой одну из составных частей более обширной популяционной системы; она принадлежит к определённой расе и определённому виду.

Как мы уже отмечали, члены данной локальной популяции имеют общий генофонд. Более крупная система локальных популяций — раса — также имеет единый генофонд, но более обширный. Еще более масштабным и разнообразным генофондом обладает биологический вид, представляющий собой сумму скрещивающихся между собой рас. Однако скрещивание между популяциями и расами не выходит за пределы, которые соответствуют границам вида. В отличие от внутривидовых популяционных систем, вид является закрытой генетической системой.

Для описания пространственных взаимоотношений между локальными популяциями и между популяционными системами в биологии используют термины «аллопатрия» и «симпатрия».

*Аллопатрия.* Популяции или виды, обитающие в разных неперекрывающихся ареалах, называют аллопатрическими («алло» - врозь, «патриа» - местообитание). Уровень скрещивания между такими популяциями зависит от пространственного расстояния между ними. Географические расы аллопатричны. В случае смежных географических рас интерградация (процесс возникновения промежуточных популяций между первоначально изолированными группировками) может быть более или менее непрерывной; если такие расы разобщены, то степень скрещивания между ними снижается и интерградация прерывается.

*Симпатрия.* Популяции, область обитания которых в большей или меньшей степени перекрываются или даже совпадают, называют симпатрическими («сим» - вместе, «патриа» - местообитание). Как правило, симпатрическими могут быть экологические расы одного вида. Нескрещивающиеся между собой виды, сосуществующие в пределах одной и той же территории, также симпатричны.

*Парапатрия.* Эта третья ситуация носит промежуточный характер. Две популяции называют парапатрическими, если они занимают смежные, но неперекрывающиеся области и скрещивание между ними ограничено.

В силу того, что разные популяции в большей или меньшей степени изолированы друг от друга, между ними накапливаются генетические и морфологические различия, т.е. формируется *внутривидовая изменчивость*. Пространственные взаимоотношения между локальными популяциями и между популяционными системами в значительной степени определяют степень происходящего между ними скрещивания, следовательно, и тип создающейся изменчивости.

### *Внутривидовая изменчивость*

Различные типы изменчивости, существующие в природе, в зависимости от причин возникновения и характера проявления, делятся на три основных класса, которые в дальнейшем мы рассмотрим по отдельности: 1) непрерывная географическая изменчивость или *клинальная*, 2) прерывистая *географическая* изменчивость, 3) дифференциация экологических рас или *экологическая* изменчивость. В природе разные типы изменчивости нередко бывают перемешаны. Характер изменчивости данного вида может быть различным в разных частях занимаемого им ареала.

*Клиная изменчивость* - непрерывное постепенное изменение признака вида, как правило, сопряженное с географической широтой, долготой или высотой над уровнем моря. Подобный тип изменчивости характерен для свободно скрещивающихся организмов, образующих большие непрерывные популяции. Обычно клиная изменчивость носит адаптивный (приспособительный) характер и связана с плавным изменением условий среды.

Таким образом, клиную изменчивость рассматривают как результат адаптации популяций к грациям каких-либо абиотических или биотических

факторов среды. Например, обычное увеличение размеров тела внутри ареала вида с юга на север или потемнение особей в теплых и влажных областях и т.д.

Существует несколько правил, описывающих закономерности клинальной изменчивости. Согласно *правилу Бергмана* у теплокровных животных (птиц и млекопитающих) особи из северных популяций вида крупнее, чем из южных. Такая закономерность объясняется особенностями терморегуляции: теплопродукция пропорциональна объему тела, а теплоотдача - его поверхности. Удельная поверхность тела (отношение площади поверхности к объему) меньше у крупных животных. Поэтому на севере «полезно» быть крупным, чтобы больше производить тепла и меньше его отдавать, а на юге - мелким.

*Правило Аллена* - у млекопитающих особи из северных популяций вида имеют более короткие выступающие части тела (уши, хвост, лапы), а на юге - более длинные. Это правило, как и правило Бергмана, объясняется механизмами терморегуляции - выступающие части увеличивают удельную поверхность тела и способствуют теплоотдаче.

*Правило Глогера* - у теплокровных животных особи из популяций, обитающих в районах с теплым и влажным климатом, имеют более насыщенную окраску, а в местностях с холодным и сухим климатом - более тусклую. Физиологический смысл этого явления не совсем ясен и, вероятно, связан с особенностями синтеза пигментов.

Наиболее ярко непрерывная географическая изменчивость волка проявляется в изменении линейных размеров тела. Наиболее крупные северные волки - тундровые и таежные. Вес их тела достигает 50 кг и более. Наиболее мелкие волки - пустынные: их вес не превышает 35 кг. Такая изменчивость объясняется правилом Бергмана.

Кроме изменчивости в размерах тела существует и изменчивость окраски. Тундровые волки светло-серые с голубоватым оттенком, лесные - темно-серые с буроватым оттенком, окраска степных и пустынных волков - песочного цвета. Эту изменчивость можно объяснить покровительственной окраской: для удачной охоты волки должны быть незаметными на фоне окружающей среды.

Непрерывная географическая изменчивость лисицы соответствует правилам Бергмана и Аллена. Линейные размеры тела южных лисиц примерно на 10 -15 % меньше, чем у северных. Кроме того, южные лисицы имеют относительно более длинные уши и хвост.

Наиболее ярко клинальная изменчивость лисицы проявляется в окраске. Лисы из северных лесных районов имеют наиболее яркую рыжую окраску, тогда как окраска степных и пустынных лис более тусклая - песочного или серого цвета. Изменчивость окраски лисицы можно частично объяснить правилом Глогера, частично - покровительственной окраской.

Сорока - хорошо известная птица, имеющая яркую черно-белую окраску. Проявляется слабая клинальная изменчивость - с запада на восток происходит редукция черной и развитие белой окраски на первостепенных маховых перьях. В

западной части ареала у большинства птиц вершины первостепенных маховых (включая концы внутренних опахал) чёрные, в восточной (Тянь-Шань) много птиц с белыми вершинами внутренних опахал первостепенных маховых. Внутренние второстепенные маховые перья обычно имеют синий блеск.

*Географическая внутривидовая изменчивость* возникает там, где области обитания популяций одного вида в рамках ареала относительно малы и разделены большими промежутками или какими-либо географическими барьерами (географическая изоляция). В результате вид представлен рядом разобщённых и отличающихся друг от друга географических рас, приспособленных к условиям своей локальной среды.

Примеры подобного прерывистого распределения местообитания: острова, образующие архипелаг, — для наземных организмов, цепи озер — для водных организмов, вершины гор — для альпийских видов, выходы горных пород на травянистой равнине и т. п.

В результате уменьшается поток генов между группами и под действием отбора или отбора в сочетании с дрейфом генов в пределах каждой колонии формируется географическая внутривидовая изменчивость. Данные популяции аллопатричны.

В некоторых случаях, особенно у видов с достаточно большим ареалом, у которых внутривидовая географическая изменчивость носит не плавный, а прерывистый характер, все популяции внутри ареала вида можно объединить в несколько групп, заметно отличающихся друг от друга по внешнему виду особей. Такие группы популяций, каждая из которых имеет свой ареал, называются подвидами. Основная причина, приводящая к возникновению морфологических различий, заключается в длительной географической изоляции подвидов друг от друга. Географическая изоляция со временем может привести к видообразованию, и подвиды часто рассматривают как зарождающиеся виды.

Например, выделяют несколько подвидов обыкновенной белки, хорошо отличающиеся друг от друга по окраске. Западный подвид (украинские белки) имеет ярко-рыжую окраску, белки из центральных частей ареала (восточноевропейские и западносибирские подвиды) светло-серые, а восточные подвиды - темно-серые. Эти различия в окраске сформировались в результате длительной изоляции популяций белок друг от друга и сами по себе не имеют приспособительного значения.

Выделяют 14 подвидов желтой трясогузки, различающихся друг от друга по окраске головы.

Фазан - оседлая птица, населяющая пойменные леса по долинам горных рек Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока. В результате климатических изменений его некогда сплошной ареал распался на несколько географических изолятов, существующих независимо друг от друга на протяжении нескольких тысячелетий. В результате длительной изоляции сформировалось несколько подвидов фазана. Поскольку основные различия между подвидами выражаются в

брачной окраске самцов, они сформировались, вероятно, вследствие полового отбора, имеющего разное направление в разных популяциях.

*Экологическая изменчивость* - третий из основных типов внутривидовой изменчивости — это дифференциация экологических рас. Скрещивающиеся между собой расы приспособлены к разным местообитаниям в пределах одной и той же территории. Как правило, это могут быть временные (сезонные) адаптации и пространственные (на разных ярусах одного ареала). Таким образом, эти экологические расы симпатричны. Характерной чертой экологических рас является синхронность жизненных циклов.

Экологические расы принимают разнообразные формы: это светлюбивые и тенелюбивые расы у видов, обитающих в саванне; расы, приуроченные к разной высоте, у горных видов; расы, различающиеся по растению-хозяину, у насекомых и сезонные расы у организмов, размножающихся в разное время года.

Расы по хозяину обычны у насекомых. Во многих группах насекомых каждый вид имеет очень узкий круг хозяев, на которых он может кормиться и размножаться.

Например, в Северной Америке местная плодовая мушка яблонная пестрокрылка приспособилась к обитанию на яблоне, завезённой в Америку. Первые случаи заражения яблони этим насекомым отмечены в 1866 году. Яблонная пестрокрылка - американский по происхождению вид. До завоза яблони в Америку она жила на боярышнике местных видов. В настоящее время расы этого вида, обитающие на яблоне и боярышнике, не скрещиваются между собой, даже если яблоня и боярышник, на которых есть представители этого вида, растут рядом. Поскольку во многих местах яблони и боярышник растут в тесной близости, расы по хозяину симпатричны.

Дальнейшая судьба выше рассмотренных популяций любого вида организмов неизвестна - пойдет ли их обособление дальше, или же барьеры, разделяющие популяции, нарушатся, и восстановится обмен генами между разными популяциями. В первом случае изолированные популяции могут дать начало новым самостоятельным видам, во втором они вновь объединяются в один вид. Так или иначе, судьба отдельных популяций зависит в первую очередь от дальнейших изменений среды, которые, как правило, непредсказуемы.

### *Структура вида у животных и растений*

Единодушие в терминологии и классификации структурных единиц вида до сих пор нет. Но все признают, что любой вид это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуровневой иерархией групп.

Как было показано выше, популяция является наименьшей эволюционной единицей, но далеко не однородной с точки зрения структуры. Внутри популяции всегда можно выделить группы особей, объединённых более тесным генетическим родством. Рассмотрим более подробно.

Безусловно, наиболее очевидной единицей жизни в природе является особь. С эволюционных позиций особь - единица отбора, то есть то, что либо гибнет, либо передает свой геном следующему поколению. В природе особи объединяются в более или менее плотные группировки, разные по численности, занимаемому пространству и плотности населения.

Структура видового населения наиболее детально изучена у высших позвоночных. Как правило, родители и их потомство, до достижения самостоятельности в добывании пищи, занимают индивидуальные участки, то есть территорию, необходимую для прокормления такой семьи и снабженную убежищами. В таком случае мы можем говорить о семье как группе особей.

Потомство, по достижении самостоятельности, обычно мигрирует, вступая во взаимодействие с другими особями данной популяции. Хотя часто семейные группы сохраняются в целости на более длительный срок. У волков семья обычно состоит из пары родителей, потомства данного сезона и потомства предыдущего года - переярковок. Иногда, зимой, к такой семейной стае присоединяются другие взрослые волки, возможно, тоже родственники. Формируются уже семейные группы. У животных такие группы часто называют демами.

Более крупные объединения, состоящие из нескольких родственных или (и) тесно связанных поведением особей, представлены, например, прайдом у львов, кланами у пятнистых гиен, колониями сурков и т.д. Генетическое родство особей в подобных структурных образованиях может способствовать фиксации тех или иных наследственных особенностей, отличающих данную группу от других.

Объединению семейных групп в более крупные образования способствует неоднородность условий среды, в результате чего повышается плотность населения в тех местах, где лучше пищевые и защитные характеристики. Также поведенческие связи способствуют более эффективному поиску пищи, защите от хищников и встрече полов.

Подобные группировки, более или менее устойчивые в чреде поколений могут играть заметную роль в микроэволюционном процессе. Например, столетиями сохраняются колонии грачей в старинных парках в Англии. Однако, их обычно рассматривают в качестве микропопуляций, субпопуляций, демов, то есть частей популяций более высокого ранга.

Более крупным объединением, включающим в себя несколько микропопуляций, считается локальная (местная) популяция. Внутривидовыми структурами выше популяционного уровня у животных являются расы и подвиды, о которых мы говорили выше.

Таким образом, у животных существует сложная, подвижная во времени и пространстве структура видового населения, которая может быть представлена в виде иерархии популяционных группировок. Эти группировки, как и вся иерархия, видоспецифичны и обладают более или менее выраженным морфологическим, физиологическим, биохимическим и генетическим сходством.

А.С. Баранов (1986) предложил следующую многоуровневую систему у животных: особь – семья – дем - группа демов - популяция – группа популяций (расы) – подвид – полувид – вид – надвид.

При этом самостоятельную эволюционную судьбу могут иметь только популяции и группы популяций разного ранга.

В отличие от животных, высшие растения обладают свойствами, затрудняющими анализ их популяционной структуры. Растения не могут активно перемещаться и выбирать среду обитания. Поэтому у них развита модификационная изменчивость, которая не позволяет надежно пользоваться морфологическими и физиологическими признаками для выделения обособленных генетических общностей.

Наиболее подробную и логичную систему иерархически соподчиненных популяций семенных растений предложил К. М. Завадский. Рассмотрим ее основные положения с учётом современных представлений по данной проблеме.

Элементарной группой организмов, объединённых тесным генетическим родством, считается биотип. С позиции современной науки биотипом можно считать потомство одного растения. У животных аналогичным объединением является семья или дем.

Более многочисленное объединение особей составляет морфобиологическая группа или изореагент - морфологически различимая группа внутри популяции, имеющая сходный ритм развития и одинаково реагирующая на условия среды. Подобная группа может представлять собой и модификацию и более обособленную генетически группировку, на фенотипы которой модификация накладывает свой отпечаток. Как правило, изореагенты не способны к самостоятельному существованию вне популяций и эволюции.

Например, выделяют изореагенты по предпочтению к определенному составу почвы или ее кислотности (эдафогруппы), по конкурентоспособности (ценогруппы), по срокам размножения и ритмам вегетации (феногруппы).

Морфобиологические группы, согласно К. М. Завадскому, объединяются в экоэлементы - внутрипопуляционные формы, обладающие единым, нерасщепляющим генетическим комплексом и отличающиеся морфофизиологическими признаками, обусловленными особенностями экологических условий узкого местообитания. Это может быть форма и размер куста, темп роста и развития и т.д. Экоэлементы объединяются в локальную популяцию, соответствующую локальной популяции у животных.

Экотип - (от греч . oikos - жилище, местопребывание и тип), группа однородных популяций в пределах одного и того же вида растений, у которых в процессе приспособления к условиям местообитания выработались наследственно закрепленные морфологические, физиологические, биохимические и другие особенности. Чем обширнее ареал вида и разнообразнее экологические условия, тем больше у него число экотипов (например, у сосны обыкновенной выделяют 36 экотипов).



Наглядный пример существования нескольких экологических рас у одного вида описан у растения ястребинки - обычный экотип этого вида ястребинок, растущий в лесах с травянистым покровом, обитающий на прибрежных песчаных дюнах и горный экотип. Все они отличаются морфологией листьев, стебля и т.д.

Благодаря экотипам вид максимально использует разнообразные условия среды и приобретает высокую устойчивость. При элиминации одного экотипа вид сохранится в других экотипах. Экологическая раса как самостоятельная внутривидовая единица, обладающая собственным ареалом, способна в ходе эволюции выйти на уровень нового вида.

Подвид – сформированная географическая или региональная экологическая раса, представляет собой совокупность популяций или одну суперпопуляцию, обитающих на территории с более или менее одинаковыми климатическими, почвенными и другими физическими и биогеографическими особенностями среды. В зависимости от местообитания выделяют подвиды горные, равнинные, островные и т. д.

Таким образом, несмотря на все трудности, обусловленные особенностями биологии растений, можно утверждать, что для них, как и для животных, характерна сложная и лабильная иерархическая структура популяций.

Особенность этой системы состоит в том, что единицы, стоящие выше популяции (экотип, подвид), представляют собой викарирующие (т.е. пространственно взаимоисключающие друг друга), или аллопатрические, группы, а единицы, стоящие ниже популяции по рангу (экоэлемент, изореагент, биотип) – симпатрические, существующие совместно на одной и той же территории.

При этом, так же как и у животных главным структурным элементом вида и наименьшей эволюционной единицей признаётся локальная популяция.

Биологический вид — общая совокупность всех рас — представляет собой наиболее важную популяционную систему в природе и в эволюционной биологии. Биологические виды сохраняют обособленность благодаря механизмам репродуктивной изоляции, которые предотвращают или сильно снижают обмен генами между ними. Барьеры, препятствующие размножению, действительно существуют и обуславливают прерывистость в характере изменчивости, которая обозначает границы между видами. Репродуктивная изоляция наиболее очевидна и выражена у симпатрических популяционных систем организмов, размножающихся половым путем. По существу такие системы представляют собой самостоятельные биологические виды. Сохранение различных сочетаний признаков в условиях симпатрии — это наилучший критерий видового статуса рассматриваемых популяционных систем.

Меньше ясности и определенности в случае аллопатрических видов. Нет сомнения, что выраженные биологические виды могут обитать на разных территориях. Однако не всегда обособленные аллопатрические популяционные системы представляют собой сформировавшиеся биологические виды, поскольку такие системы могут быть также разобщёнными географическими расами,

обладающими сходными чертами. К какому рангу принадлежат различающиеся между собой аллопатрические популяции, зависит от степени различия между ними, а это — понятие относительное; кроме того, оно зависит от наличия или отсутствия репродуктивной изоляции, что в таких случаях обычно невозможно бывает установить без специальных дальнейших исследований.

В сложную единую иерархическую систему популяций вид объединяет поток генов. При нарушении этих связей, т.е. при возникновении изоляционного барьера, из одной генетической системы возникают две.

Внутривидовое разнообразие на всех уровнях, от индивидуальной изменчивости до экоэлементов и более крупных группировок, имеет значение не только как материал или этап эволюции, но и как фактор, защищающий вид от локальных, кратковременных и циклических изменений среды, т.е. обуславливающий эволюционную стабильность видов на данной территории во всём спектре пространственного и временного разнообразия среды обитания.

Только когда имеющееся внутривидовое разнообразие станет не способным поддерживать численность вида в меняющихся условиях, т. е. когда будет нарушена экологическая устойчивость данной популяции или вида, изменчивость из фактора эволюционной стабильности станет материалом эволюции и эволюционная стабильность сменится процессом выработки адаптаций к новым условиям.

Итак, как правило, вид политипичен и представляет собой целостную интегрированную систему соподчиненных популяций.

Внутривидовые отношения являются одновременно результатом и объектом эволюции, а их противоречивость — источником и движущей силой их эволюции.

Стоит отметить, что межвидовые отношения — это качественно иной тип отношений, по сравнению с внутривидовыми, т.к. они возникают на другой основе. Основой для возникновения и формирования внутривидовых отношений является воспроизведение вида, для межвидовых — трофические связи в пределах биоценозов. Любой биоценоз формируется и перестраивается главным образом через изменения пищевых связей (цепей питания).

Популяционные единицы и таксономические категории представляют собой отдельные стадии процесса эволюционной дивергенции. Высшие таксономические категории представляют собой продукты макроэволюции. Дивергенция на уровне популяций и групп популяций относится к проблемам видообразования.

### *Типы видов*

Описание новых видов часто сталкивается с определенными сложностями, связанных как с неоднозначным соответствием критериев вида друг другу, так и с постепенностью и незавершенностью процесса видообразования. В зависимости

от того, какого рода сложности возникали при выделении видов и каким образом они были решены, выделяют так называемые "типы видов".

*Монотипический вид.* Виды, у которых различные географические популяции незначительно отличаются морфологическими признаками, называются монотипическими. Такие виды обычно обладают неразорванным ареалом, на протяжении которого географическая изменчивость выражена слабо. Глухарь - пример монотипического вида.

*Политипический вид.* Виды, распадающиеся на крупные группировки географических или экологических рас, подвидов, хорошо морфологически отличающихся от других популяций данного вида, называются политипическими.

Нередко с помощью морфологического критерия выделяется целая группа близкородственных форм, обитающих, как правило, в сильно расчлененной местности (в горах, либо на островах). Каждая из этих форм имеет свой ограниченный ареал. Если между сравниваемыми формами существует географический контакт, то возможно применение критерия репродуктивной изоляции: если гибриды не возникают, либо относительно редки, этим формам придается статус самостоятельных видов; в противном случае описывают разные подвиды одного вида.

Когда же анализируемые формы географически изолированы, оценка их статуса довольно субъективна и происходит только на основании морфологического критерия: если различия между ними очевидны, то перед нами - разные виды, если нет - подвиды.

Не всегда в группе близкородственных форм удается однозначно определить статус каждой формы. Иногда группа популяций замыкается в кольцо, охватывающее горный массив или земной шар. В таком случае может оказаться, что выраженные (обитающие совместно и не гибридизирующие) виды связаны друг с другом цепью подвидов.

Например, ареал комплекса больших белоголовых чаек охватывает широким кольцом северное полушарие земного шара - кольцевой ареал чаек. На берегах Северного и Балтийского морей обитают два вида чаек - серебристая чайка и чайка-клуша. Эти два вида объединяются друг с другом на другом краю ареала, образуя цепь связанных популяций. В пределах комплекса выделяют до 15 различных форм, различающихся по окраске спины и крыльев, цветом ног и окологлазничного кольца. Их таксономический статус невозможно установить, так как обитающие совместно и негибридирующие виды (серебристая чайка и чайка-клуша) оказываются связанными друг с другом цепью скрещивающихся подвидов. Кольцевые перекрытия являются наиболее убедительными доказательствами географического видообразования, о котором более подробно поговорим позже.

*Полиморфный вид.* Иногда в пределах единой популяции вида существуют две или несколько морф - групп особей, резко отличных по окраске, но способных свободно скрещиваться друг с другом. Как правило, генетической основой

полиморфизма является действие разных аллелей одного гена. Причины и пути возникновения этого явления могут быть различны. В связи с этим различают адаптивный полиморфизм и гибридогенный полиморфизм.

Примером адаптивного является полиморфизм богомола. У богомола существует зеленая и бурая морфы. Первая плохо заметна на зеленых частях растений, вторая - на ветках деревьев и сухой траве. В экспериментах по пересаживанию богомолов на фон не соответствующий их окраске удалось показать, что полиморфизм в данном случае мог возникнуть и поддерживается благодаря естественному отбору: зеленая и бурая окраска богомолов является защитой от хищников и позволяет этим насекомым меньше конкурировать друг с другом.

У самцов испанской каменки существуют белогорлая и черногорлая морфы. Характер соотношения этих морф в разных частях ареала позволяет предположить, что черногорлая морфа образовалась в результате гибридизации с близкородственным видом - каменкой-плешанкой. Это пример гибридогенного полиморфизма.

*Виды-двойники* - виды, обитающие совместно и не скрещивающиеся друг с другом, но практически не отличающиеся морфологически. Чаще виды-двойники встречаются среди групп животных, использующих для поиска полового партнера запах (насекомые, грызуны) и реже - у тех, которые пользуются зрительной и акустической сигнализацией (птицы).

Одним из немногочисленных примеров видов-двойников среди птиц являются два вида клестов: клест-еловик и клест-сосновик. Обитая совместно на значительной территории, охватывающую Северную Европу и Скандинавский полуостров, эти виды не скрещиваются друг с другом. Морфологические различия между ними незначительные и выражаются в размерах клюва: у сосновика он несколько толще, чем у еловика.

Домовая и курганчиковая мыши внешне неразличимы. Тем не менее, их образ жизни сильно различается, и в природе они не скрещиваются. Домовая мышь строго территориальна, курганчиковая мышь живет поселениями, формируя "курганчики" с многочисленными норами. Домовая мышь терпима к человеку и часто проникает в дома, курганчиковая мышь не может жить по соседству с человеком.

*"Полувиды"*. Видообразование - длительный процесс, и поэтому можно столкнуться с такими формами, статус которых нельзя оценить объективно. Иногда в природе встречаются популяционные системы, которые нельзя отнести ни к хорошим видам, ни к хорошим расам. Примером таких систем следует считать промежуточные стадии дифференциации между разобщенными географическими расами и аллопатрическими видами или между экологическими расами и симпатрическими видами. Они еще не являются самостоятельными видами, поскольку скрещиваются в природе, но это уже и не подвиды, так как морфологические различия между ними весьма существенны. Традиционных

категорий «раса» и «вид» недостаточно для того, чтобы подвести под них все встречающиеся в природе ситуации.

Такие формы называются "пограничными случаями", "проблемными видами" или "полувидами". Э.Майр предложил называть родственные формы, которые на основании имеющихся данных трудно определить как подвиды или самостоятельные виды, "полувидами", а группу родственных полувидов - "надвидом".

Формально им приписываются бинарные латинские названия, как у "нормальных" видов, и в таксономических списках они помещаются рядом друг с другом. "Полувиды" встречаются не так уж и редко.

Обыкновенная и белошапочная овсянки - два хорошо различающихся вида. Область их совместного обитания простирается на 2,5 тыс. км. с запада на восток (от Уральских гор до Байкала) и на 2 тыс. км. с севера на юг. При этом между ними существует регулярная гибридизация: на разных участках зоны перекрывания ареалов гибриды составляют от 3 до 50% численности популяции.

Поскольку эволюция непрерывна, исследователи иногда застают системы популяций на таком этапе их дивергенции, когда трудно считать вид единым, но, в то же время, дивергирующие группировки еще не достигли полной обособленности и им трудно придать ранг самостоятельных видов. Именно такие системы часто трактуют, как надвиды, а входящие в них группировки - как полувиды. Примерами надвидов, состоящих из полувидов, могут служить дифференциация у больших синиц и у черной и серой ворон.

В Западной Европе отсутствует серая ворона, ее заменяет близкий вид - черная ворона. Зона гибридизации серой и черной ворон проходит по территории Германии, Чехии, Австрии и границе Италии. Гибридная зона существует, по-видимому, уже несколько тысяч лет, но ее ширина, тем не менее, не превышает 100 км. Причины сохранения гибридной зоны в настоящее время окончательно не ясны и представляют интересную и важную научную проблему.

Вопросы для повторения:

1. Почему популяцию считают элементарной единицей эволюции?
2. Почему нельзя считать особь единицей эволюции?
3. Какие популяционные системы называют аллопатрическими и симпатрическими?
4. Назовите типы внутривидовой изменчивости.
5. Какие структурные единицы вида можно выделить у животных и растений?
6. Какое эволюционное значение имеет внутривидовое разнообразие?
7. Какие виды называют видами-двойниками, полиморфными видами?

Задание: заполните таблицу «Внутривидовая изменчивость»

Тип внутривидовой изменчивости	Характеристика	Примеры

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## 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. Препяды, 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 F<sub>1</sub>, 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 надёжной репродуктивной изоляции не нужен весь их спектр, часто бывает достаточно двух или трех.



Таблица 1. Классификация изолирующих механизмов.

<b>Докопуляционные изолирующие механизмы</b> (механизмы, препятствующие межвидовому скрещиванию)		
потенциальные партнеры не встречаются	<b>биотопическая</b> изоляция	сравниваемые виды живут в разных местообитаниях
	<b>хронологическая</b> (сезонная или суточная) изоляция	сравниваемые виды размножаются в разные сроки
потенциальные партнеры встречаются, но не спариваются	<b>этологическая</b> (поведенческая) изоляция	сравниваемые виды отличаются по окраске, брачным ритуалам, песне или запаху
копуляция не приводит к осеменению	<b>механическая</b> (физиологическая) изоляция	различное строение копулятивных органов у близкородственных видов
<b>Послекопуляционные механизмы</b> (механизмы, понижающие успешность межвидового скрещивания)		
осеменение происходит, но яйца не оплодотворяются	<b>гибель гамет</b>	иммунологическая реакция на чужеродную сперму препятствует оплодотворению
яйца оплодотворяются, но зародыш гибнет	<b>гибель зигот</b>	несовместимость геномов родительских видов приводит к нарушению эмбрионального развития
зародыш развивается нормально, но гибриды менее приспособлены к условиям существования, чем родительские виды	<b>неполноценность гибридов</b>	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	<b>бесплодность гибридов</b>	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 подвидов) 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 дизруптивный 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 показательным разнообразием 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 км<sup>2</sup>) 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. Эндемиками 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.

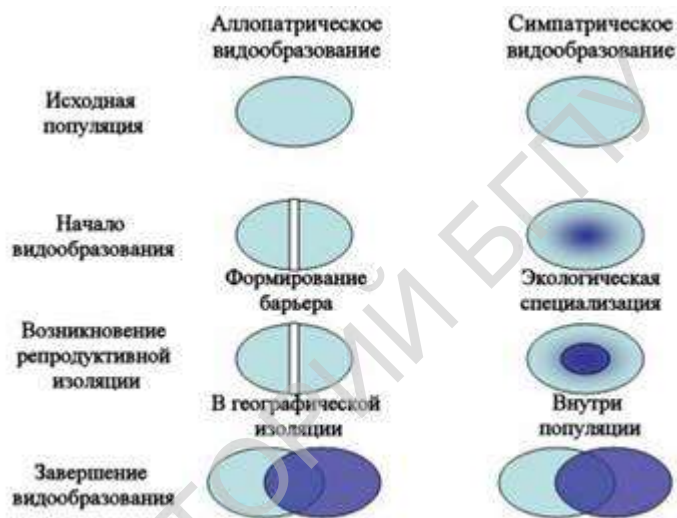


Рис.1 Основные этапы аллопатрического и симпатрического видообразования.

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 назвали *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.

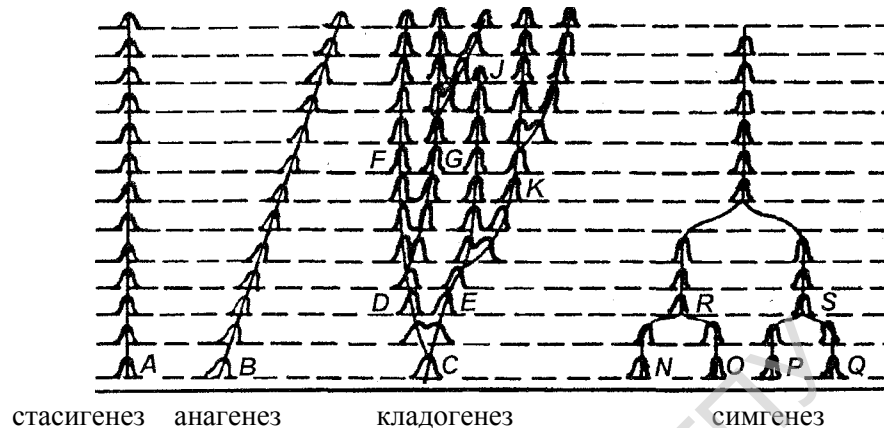


Рис. 2. Четыре основные формы видообразования во времени. Из Н. Н. Воронцова (1999 г.)

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 *Barbus 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 – неперемнное 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.

## Литература

- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М., 1989.
- Андреев Н.И.* Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск., 1999.
- Андреева С.И.* Современные *Cerastoderma* Аральского моря. Омск. 2000.
- Берг Л.С.* Труды по теории эволюции. Л., 1977.
- Берг Р.Л.* Генетика и эволюция. Избранные труды. Новосибирск, 1993.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. - Л., 1987.
- Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. № 3.
- Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999.
- Воробьева Э.И.* Проблема происхождения наземных позвоночных. М., 1992.
- Галл Я. М.* Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб., 1993.
- Гаузе Г.Ф.* Экология и некоторые проблемы происхождения видов. Экология и эволюционная теория. Л., 1984.
- Грант В.* Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. М., 1991.
- Грант В.* Эволюция организмов. М., 1980.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. СПб., 1991.
- Еськов К.Ю.* История Земли и жизни на ней. М. МАИК, 2000.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л., 1968.
- Завадский К.М.* Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859-1920 годы). Л., 1973.
- Завадский К. М., Колчинский Э.И.* Эволюция эволюции: Историко-критические очерки проблемы. Л., 1977.
- Иванов А. В.* Происхождение многоклеточных. Л., 1968.
- Иорданский Н.Н.* Макроэволюция: Системная теория. М., 1994.
- Иорданский Н.Н.* Эволюция жизни. М., 2001.
- Комаров В.Л.* Учение о виде у растений. Страница из истории биологии. М.Л., 1944.
- Красилов В.А.* Нерешённые проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986.
- Красилов В. А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989.
- Ламарк Ж. Б.* Философия зоологии // Избр. произв. М., 1955. Т. 1.
- Левонтин Р.* Генетические основы эволюции. М., 1978.
- Майр Э.* Систематика и происхождение видов. М., 1947.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
- Медников Б.М.* Дарвинизм в XX веке. М., 1975.
- Меттлер Л., Грегг Т.* Генетика популяций и эволюция. - М., 1972.
- Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973.

- Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981.
- Ратнер В.А., Жарких А. А., Колчанов Н.А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск, 1985.
- Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М., 1986.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М., 1990.
- Северцов А. С. Теория эволюции. М., 2005.
- Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.
- Сковрон Ст. Развитие теории эволюции. Варшава, 1965.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982.
- Старобогатов Я. И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники: Общая биология. М., 1985. Т. 20.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М., 1987.
- Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. М., 1970.
- Тимирязев К.А. Избранные сочинения в 4 томах. М., 1949.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А. В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяциях. М., 1973.
- Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. - М., 1966.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М., 1978.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX в. 3-е изд. М., 1977.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1986.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Классики современной генетики. М., 1968.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. - М., 1980.
- Шеннард Ф.М. Естественный отбор и наследственность. - М., 1970.
- Шилов И.А. Экология. М. 1997.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. - Л., 1969.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. М., 1968.
- Шмальгаузен И. И. Избранные труды. М., 1982.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение: Дарвинизм. 3-е изд. М., 1989.
- Dobzhansky T. Genetics of the Evolutionary process. N.Y., London, 1970.
- Dobzhansky T., Ayala F.J., Stebbins G.L., Valentine J.W. Evolution. San Francisco, 1977.
- Barluenga M., Stolting K. N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // Nature. 2006. Vol. 439. P. 719-723

*Savolainen V, Anstett MC, Lexer C, Hutton I, Clarkson JJ, Norup MV, Powell MP, Springate D, Salamin N, Baker WJ. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // Nature. 2006. Vol. 441. P. 210-213.*

*Ono R, Nakamura K, Inoue K, Naruse M, Usami T, Wakisaka-Saito N, Hino T, Suzuki-Migishima R, Ogonuki N, Miki H, Kohda T, Ogura A, Yokoyama M, Kaneko-Ishino T, Ishino F. Deletion of Peg10, an imprinted gene acquired from a retrotransposon, causes early embryonic lethality // Nat Genet. 2006.Vol.38. P.101-106.*

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## Содержание

Введение.....	3
<b>Глава 1. История развития концепции вида.....</b>	<b>5</b>
Развитие понятия о виде в додарвиновский период.....	5
Развитие представлений о виде в последарвиновский период.....	13
<b>Глава 2. Современные концепции вида и их основные критерии.....</b>	<b>17</b>
Биологическая концепция вида.....	17
Морфологическая концепция вида.....	19
Критерии вида .....	22
Виды у организмов, не размножающихся половым путём.....	25
<b>Глава 3. Вид как особый уровень организации живых организмов.....</b>	<b>27</b>
Реальность вида.....	27
Общие биологические признаки вида.....	28
Современное представление о виде.....	28
<b>Глава 4. Структура вида и внутривидовая изменчивость.....</b>	<b>31</b>
Популяция как элементарная единица эволюции.....	31
Внутривидовая изменчивость.....	34
Структура вида у животных и растений.....	37
Типы видов.....	41
<b>Глава 5. Видообразование.....</b>	<b>46</b>
Изоляция как пусковой механизм видообразования.....	47
Основные пути и формы видообразования.....	57
Видообразование в пространстве.....	59
Хромосомное видообразование.....	70
Формы видообразования во времени.....	75
Темпы видообразования.....	77
<b>Заключение.....</b>	<b>81</b>
<b>Литература.....</b>	<b>82</b>

Учебное издание

# **ВИД И ВИДОБРАЗОВАНИЕ**

*Пособие*

*Автор-составитель*  
**Бонина Татьяна Александровна**

*Редактор И. А. Здоровикова*  
*Технический редактор Е. Б. Капуста*  
*Компьютерная верстка Е. Б. Капуста*

Подписано в печать 08.02.08. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная. Гарнитура *Таймс*.  
Печать Riso. Усл. печ. л. 5,35. Уч.-изд. л. 6,01. Тираж 150 экз. Заказ *120*

*Издатель и полиграфическое исполнение:*  
Учреждение образования «Белорусский государственный педагогический  
университет имени Максима Танка».  
ЛИ № 02330/0133496 от 01.04.04.  
ЛП № 02330/0131508 от 30.04.04.  
220050, Минск, Советская, 18.  
E-mail: izdat@bspu.unibel.by