

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том IV

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Под редакцией Н. Н. ВОРОНЦОВА

(Отдельный оттиск)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Новосибирск · 1975

Критика и библиография

УДК 019.94

А. П. РАСНИЦЫН

К ВОПРОСУ О ВИДЕ И ВИДООБРАЗОВАНИИ

Проблема видообразования привлекает все большее и большее внимание исследователей. Это подтверждается, например, почти одновременным выходом на русском языке двух фундаментальных работ по теории вида и видообразования: «Вид и видообразование» К. М. Завадского (М., «Наука», 1968) и «Зоологический вид и эволюция» Э. Майра (М., «Мир», 1968). Сравнение этих книг показывает, насколько различными остаются взгляды ученых даже по важнейшим аспектам видообразования. Точка зрения автора по большинству проблем ближе к мнению Майра, так что ее изложение в значительной мере связано с критикой позиции Завадского. Однако цель этой работы состоит именно в изложении собственной точки зрения, а отнюдь не в оценке всех или хотя бы основных достоинств и недостатков книг Завадского и Майра. Тем не менее содержание тесно связано с ними, а, поскольку обе монографии содержат в совокупности почти исчерпывающую библиографию по видообразованию, ниже в целях экономии места ссылки на первоисточники приводятся главным образом при отсутствии их в библиографии обсуждаемых книг.

Одним из центральных положений книги Завадского служит утверждение: «Опыт показывает, что все ныне существующие группы организмов в виде, т. е. что в этом смысле явление вида универсально для живой природы» (с. 161).

Таким образом, Завадский утверждает, что видовой уровень организации обладает одновременно универсальностью и специфичностью. Для доказательства этого следовало бы показать, что существуют специфические признаки вида, отсутствующие у надвидовых и подвидовых группировок, и что они могут быть найдены у всех животных, растений и микроорганизмов.

Завадский приводит десять общих признаков вида, совокупность которых, по его мнению, и придает виду специфичность и универсальность. Однако наличие у вида этих свойств не столько доказывается, сколько постулируется, а специфичность и универсальность каждого из признаков вида в отдельности почти не обсуждается. Такое обсуждение представляется единственным способом доказательства специфичности и универсальности видовой формы организации. Основной способ доказательства универсальности вида у Завадского — апелляция к опыту систематики. Однако систематика многих, в том числе наиболее интересных в этом отношении, групп организмов, разработанная далеко недостаточно, чтобы можно было апеллировать к ее опыту. Поэтому нам придется проанализировать все предлагаемые им признаки вида с точки зрения всеобщности их распространения в органическом мире и приуроченности именно к видовому уровню организации живого.

«1. Численность. Вид включает множество особей, т. е. является надиндивидуальным образованием. Уровень численности вида входит в его качественную характеристику» (с. 167, здесь и далее курсив автора).

Объединены сразу два признака. Надиндивидуальность характерна для любого таксона, в том числе и для вида, т. е. универсальна, но не специфична. То же самое характерно и для уровня численности вида, который, как и численность представителей подвида, рода, семейства и т. д., определяется уровнем численности отдельных популяций и постоянством ареала.

«2. Тип организации. Вид обладает единой наследственной основой... Вид — относительно однородное (изоморфное) образование и как тип организации выступает в качестве самостоятельной единицы» (с. 167).

Повышенная однородность вида по сравнению с другими таксонами в основном обусловлена интенсивным обменом генами и, следовательно, специфична для вида и подвидовых таксонов, но не универсальна для них (отсутствует у облигатно агамных форм). Другие механизмы поддержания однородности (унаследованное от общего предка сходство организации и наследственности, морфогенетический гомеостаз, конкуренция, не позволяющая виду выйти за пределы занимаемой им экологической ниши, и т. д.) не

специфичны и затрагивают таксоны разного ранга. Эффектный пример этого — однородность видов, входящих в группы двойников.

«3. *Воспроизведение*. Вид — самостоятельно воспроизводящееся в природе образование, способное в процессе размножения сохранять свою качественную определенность» (с. 167).

Самостоятельно воспроизводятся в природе все надиндивидуальные группировки, представленные популяциями или совокупностями популяций, а также клоны и их совокупности. Не вполне понятно, что Завадский понимает под сохранением качественной определенности — константность признаков вида или поддержание отличий на видовом уровне, т. е. невозможность объединения видов. Константность специфична для вида лишь постольку, поскольку она обусловлена обменом генами, который, как показал Майр, сильно тормозит эволюцию. Поскольку интенсивный обмен генами характерен только для отдельных изолятов амфимиктических видов, этот признак не универсален для вида. Неспособность настоящих видов к слиянию, т. е. их эволюционная дискретность, рассматривается ниже.

«4. *Дискретность*. Вид — биологическая отдельность, существующая и эволюционирующая как более или менее обособленное образование» (с. 167).

Этот признак лучше рассматривать как два связанных между собой признака — более или менее резкие различия между близкими видами (наличие гнатуся, т. е. морфофункциональная дискретность) и независимая эволюция разных видов, при которой каждый вид эволюционирует как целое (эволюционная дискретность). Морфофункциональная дискретность — правило для симпатрических амфимиктических видов, а эволюционная, по-видимому, — для любых амфимиктических видов. Это убедительно доказано Майром, здесь можно остановиться подробнее только на одной детали. Тот факт, что амфимиктический вид, не разделенный на изоляты, обычно эволюционирует как целое, ныне представляется твердо доказанным. При дизъюнктивном ареале изоляты кажутся эволюционирующими независимо, однако барьеры на пути генных потоков, расположенные между изолятами, весьма лабильны. Границы климатических и растительных зон могут быстро перемещаться, а горы, реки и моря могут оказываться неэффективными факторами изоляции при особо сильных колебаниях численности. Поэтому даже сильная дизъюнкция ареала не доказывает, что дальнейшая эволюция изолятов будет вполне независимой; о достижении полной и окончательной независимости (необратимой изоляции) можно говорить лишь при условии, что изоляция обусловлена самой организацией, т. е. если изоляты не только различны, но и репродуктивно несовместимы. Другими словами, в амфимиктических группах морфофункциональная дискретность характерна для симпатрических и многих аллопатрических видов, а эволюционная, вероятно, для всех настоящих видов. Следовательно, эволюционная дискретность — универсальный и специфический признак амфимиктического вида.

Совершенно иная ситуация с дискретностью у облигатных агамов. Здесь эволюционно дискретны даже не клоны, а потомки каждой особи. Морфофункциональная дискретность немного менее универсальна, но и для ее возникновения достаточно одной мутации. Поэтому дискретность, соответствующая дискретности амфимиктических форм, у агамов тривиальна и не может быть признаком вида. Тем не менее существуют указания возможности выделения у агамов дискретных группировок, аналогичных амфимиктическим видам.

Облигатная агамия — явление, видимо, довольно редкое и всегда вторичное, так что дискретность может быть вызвана хотя и факультативным, но все же регулярным скрещиванием, или представлять собой рудимент предшествовавшего амфимиктического периода.

В качестве источника дискретности агамных видов, совершенно не связанного с амфимиксисом, часто называют экологическую дискретность организмов. Помимо тривиального и неспецифического явления вымирания промежуточных форм возможны, видимо, два механизма такой дискретности — конкуренция и дискретность экологической среды. Если экологическая среда непрерывна, то экологически близкие конкурирующие группы могут в конце концов размежеваться вдоль какого-то порогового значения внешних факторов (Киселева, Разумовский, Расницын, 1969) и распределиться по дискретным нишам. Однако если группа, занимающая такую нишу, не обладает эволюционной целостностью и разделена на эволюционно дискретные единицы, то нет основания считать, что процесс размежевания не будет идти между каждой такой единицей. Поскольку у агамов каждая особь эволюционно дискретна, это означает невозможность экотипного образования у них дискретных, но единых внутри себя групп клониров в непрерывной экологической среде. Поле деятельности этого механизма ограничено, следовательно, амфимиктическими группами, и притом симпатрическими, т. е. совпадает с условиями, необходимыми для возникновения морфофункциональной дискретности. Однако результат его деятельности может быть совершенно иным — экотипные границы не обязательно совпадут с границами между видами, и экологически различные популяции окажутся морфофункционально дискретными, но эволюционно едиными и целостными. Наоборот, виды-двойники могут остаться в одной и той же экологической нише, но приобрести эволюционную дискретность.

В тех случаях, когда экологическая среда под действием описанных выше механизмов оказывается дискретной, занимающие ее агамы могут также оказаться организован-

ными в дискретные группы. Но все экологические границы в биоценозе, а следовательно, и все экологические ниши не могут стать дискретными хотя бы в силу экологической сукцессии (постепенной смены условий и населения на каждом участке, занимаемом биоценозом). Поэтому экогенный механизм дискретности агамов не может быть признан универсальным.

Таким образом, дискретность вида также не обладает одновременно специфичностью и универсальностью: морфофункциональная дискретность универсальна и специфична (исключая случаи экогенной дискретности) лишь для симпатрических амфимиктических видов, эволюционная — для всех амфимиктических видов. Обе формы дискретности в отношении атамов тривиальны и в качестве критерия вида неприменимы.

Экогенная морфофункциональная дискретность может возникать во всех группах организмов, но не быть универсальной. Она специфична для определенного уровня надорганизменной организации, но этот уровень может и не совпадать с видовым уровнем эволюционной дискретности.

«5. *Экологическая определенность.* Вид приспособлен к условиям существования и конкурентоспособен. Он занимает определенное особое место в экологических системах и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и во взаимосвязях живого с живым» (с. 167).

Едва ли требует доказательства, что не только вид, но и любой другой естественный таксон обладает специфической экологией и, поскольку он существует, приспособлен и конкурентоспособен. Что касается определенного места в биоценозе, то в конкретные биоценозы входят локальные популяции, а не виды как целое. Это — специфическое свойство популяции, а не вида. Следовательно, экологическая определенность, как ее понимает Завадский, частично является универсальным, но неспецифическим признаком вида, частично же вообще не применима к виду как к целому.

«6. *Географическая определенность.* Вид распределен в природе на определенной территории. Ареал, как правило, является обязательной чертой, входящей в характеристику вида» (с. 167).

Не менее характерен ареал для рода, семейства, а тем более для подвида. Это совершенно не специфический, хотя и универсальный признак вида.

«7. *Многообразие форм.* Вид дифференцирован и обладает внутренней структурой. Включая много разнородных форм, вид выступает как система, основной единицей которой является местная популяция (система клонов или дем)» (с. 167).

Все сказанное выше равно приложимо к любым группам популяций. Если же речь идет о системе репродуктивно изолированных клонов, то совершенно не ясно, чем это отличается от системы репродуктивно изолированных видов. Многообразие, следовательно, не специфично для вида. В то же время оно и не универсально — существует значительное число видов, организованных в единственную популяцию (например, островные виды) или крайне мономорфных, особенно в группах видов-двойников.

«8. *Историчность.* Вид — система, способная к историческому развитию. Историчность вида проявляется во времени его существования как особой филогенетической ветви (вид во времени, или фратрия)» (с. 167).

Этот признак совершенно не специфичен — все таксоны, начиная даже с клона, способны к эволюции и в ходе ее образуют филогенетические ветви (филумы).

«9. *Устойчивость.* Вид не имеет заранее заданного, внутренне определенного периода существования в природе. Способность сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени — специфическая черта вида» (с. 167).

Под названием «устойчивость» Завадский снова объединил два различных признака. Неопределенность времени существования характерна для любого таксона. Способность не изменяться в течение длительного времени — менее распространенное явление, но известные механизмы такой стабильности не позволяют считать ее не только универсальным, но даже и специфическим признаком вида. Морфофункциональная устойчивость может быть обусловлена, с одной стороны, интенсивным обменом генами в пределах широко распространенного амфимиктического вида. Части такого вида не способны эволюционировать самостоятельно, а эволюционировать как целое вид будет вынужден только под влиянием направленных изменений условий на значительной части обширного ареала. Повышенная устойчивость также может быть связана с совершенным морфогенетическим гомеостазом, когда даже в изменяющихся условиях любые изменения организма оказываются менее адаптивными. Майр, подробно исследовавший это явление, указывает, что оно отнюдь не специфично для вида — существуют целые группы видов, очень сходных морфологически и экологически, причем этот эволюционный консерватизм может быть объяснен, видимо, только сохраняющимся совершенным гомеостазом.

Таким образом, устойчивость не есть специфический, а в некоторых отношениях и универсальный, признак вида.

«10. *Целостность.* Вид является племенной общностью, объединенной внутренними связями, и не представляет собой суммы особей. Вид — неаддитивное образование, и связями, консолидирующими его в целостную систему, являются видовые адаптации, полезные виду как целому, а также особый строй внутривидовых отношений. Целостность вида наиболее полно выражается в отдельных популяциях. Вид представляет собой надиндивидуальную форму организации живой материи» (с. 168). Целостность

вида — очень важное, но недостаточно изученное явление. Она создается под влиянием различных процессов, действующих на одну и ту же совокупность особей, принадлежащих к одному виду. Поэтому чтобы судить о специфичности и универсальности этого признака вида, нужно разобраться в основных формах целостности.

В живой природе существуют, по-видимому, три основные формы целостности — целостность организма, целостность амфимиктического вида и целостность биоценоза. Целостность организма обеспечивается постоянным обменом веществ и энергии (обозначим его как энергетическое взаимодействие) и обменом сигналами (информационное взаимодействие) между всеми частями организма в процессе его развития и функционирования. Для поддержания целостности биоценоза наиболее важны, вероятно, энергетические взаимодействия, хотя не исключено, что будущими исследованиями обнаружится большая роль и информационных взаимосвязей. Взаимоотношения особей одного вида также могут выражаться как в энергетических, так и в информационных взаимодействиях. Однако едва ли не все энергетические и значительную часть информационных внутривидовых взаимодействий логично рассматривать как продолжение внутриорганизменных или биоценологических отношений. Так, отношения между родителями и детьми, особенно в случае живорождения, а тем более отношения между зооидами в колониях принципиально мало отличаются от отношений между частями организма. Различия здесь в основном количественные (меньшая интенсивность взаимодействий). Гнезда общественных насекомых также обладают многими признаками суперорганизма. Сложнее вопрос с такими своеобразными формами внутривидовых отношений, как «социальная иерархия» и другие способы прямой регуляции плотности популяции. Казалось бы, это специфически видовая форма целостности, однако многие черты указывают на ее сходство с целостностью организма. Во-первых, она объединяет локальную популяцию, а отнюдь не весь вид, во-вторых, при этом часто происходит разделение функций между особями, в том числе функций размножения. В результате локальная популяция может приобрести некоторые черты суперорганизма (выделяются «орган размножения», функционирующий, и резервные). Социальную иерархию и другие видовые адаптации, направленные на прямую регуляцию плотности популяции, можно рассматривать и как форму целостности биоценоза — стабильная численность популяций, образующих биоценоз, должна очень сильно облегчать поддержание стабильной структуры самого биоценоза. Многие видовые адаптации являются в сущности ценотическими адаптациями, а механизмы, обеспечивающие целостность популяции, одновременно нередко выступают в роли механизмов целостности ценоза.

Наиболее важная особенность всех форм целостности вида, обладающих сходством с целостностью организма или ценоза — ограниченность сферы их действия локальной популяцией и неспособность обеспечить собственно видовую целостность. Популяции вида объединяются в одно целое, видимо, только регулярным обменом генами между ними. Точнее, амфимиктические виды, разделенные на изоляты, обладают только потенциальной целостностью, проявляющейся в процессе эволюции, а актуальная целостность характерна лишь для каждого изолята. Другими словами, даже потенциальная (эволюционная) целостность может рассматриваться в качестве универсального и специфического признака только амфимиктического вида, а актуальная целостность еще менее универсальна. Типы целостности, сближавшиеся выше с организменной и ценотической, специфичны не для вида, а для популяции, но и для нее не универсальны.

Итак, анализ десяти предложенных Завадским общих признаков вида показал, что ни каждый из признаков в отдельности, ни все они вместе не позволяют выделить во всех группах организмов определенный, качественно своеобразный видовой уровень надиндивидуальной организации.

Завадский, видимо, вполне отдает себе отчет в том, что его основной постулат о виде как об универсальной и специфической (качественно определенной) форме организации живой материи недостаточно обоснован, а само понимание вида ближе к популяции, а не к тому, что принято считать видом, например, в зоологии. В одном месте он прямо говорит, что «Настоящая местная популяция — это образование, достигшее нижней границы видовой формы организации живого» (с. 236). В конце концов Завадский отказывается от понятия вид, заменяя его расплывчатой «популяционно-видовой формой организации». Однако и такую форму организации едва ли можно считать универсальной. Конечно, объем понятия «популяция» еще не вполне устоялся, и не ясно, следует ли категорически возражать против обозначения этим термином локальной группы клонов. Но дело ведь не в этом — группа клонов не станет более целостной и дискретной, если ее назвать популяцией. Дело в том, что доказательство существования у агамов видов, соответствующих видам амфимиктических групп, невозможно без демонстрации специфического механизма, ответственного за целостность и дискретность агамных видов. Поскольку, несмотря на большой интерес к ним, такие механизмы до сих пор не обнаружены, говорить об универсальности качественно специфического популяционно-видового уровня организации преждевременно.

Признаки вида, предложенные Завадским, как мы видели, не позволяют выделять виды, качественно отличающиеся от иных надиндивидуальных группировок, у всех организмов. Другие способы достижения этого результата также не известны. Отказываться из-за этого от использования понятия вид нерационально, поскольку у большинства

организмов вида, несомненно, реальны, а проведенный анализ показал существование некоторых эффективных критериев вида. Прежде всего, это эволюционная дискретность и потенциальная целостность всех амфимиктических видов. Конечно, этот признак не может быть использован в качестве практического критерия для разделения видов, однако возможность строгого, хотя и чисто теоретического, определения вида представляется методологически очень важной. Такое определение может выглядеть следующим образом: под видом понимается устойчивая в естественных условиях группа особей, эволюционирующая как целое и притом независимо от других таких групп, т. е. эволюционно целостная и необратимо дискретная.

Как уже указывалось, это определение вида не может быть использовано непосредственно — эволюционную целостность и необратимость дискретности можно оценить только косвенно, по степени репродуктивной несовместимости (внутренне обусловленной изоляции) рассматриваемой группы по отношению к другим, и по интенсивности обмена генами между частями самой этой группы. В результате непосредственным критерием вида оказывается существование эффективных изолирующих механизмов между видами и малая их эффективность внутри вида. Поэтому строгое выделение видов практически оказывается возможным лишь для симпатрических видов, да и здесь доказательством служит обычно не их нескрещиваемость, а наличие морфофункциональной дискретности (гиатуса). Сам факт скрещивания ни о чем не говорит, так как важна не возможность гибридизации, а интенсивность обмена генами, пороговые значения которой, кстати, остаются неизвестными. В частности, возможность свободной гибридизации в эксперименте отнюдь не свидетельствует об эволюционной совместимости генотипов и о конспецифичности скрещиваемых форм — широко известны примеры видов, свободно скрещивающихся в неволе и эффективно изолированных в природе. Поэтому ранг аллопатрических групп не может быть установлен иначе как по аналогии с близкими симпатрическими формами, т. е. не строго, если только эксперимент не установил их полной нескрещиваемости.

Изложенные выше взгляды не оригинальны. Фактически это только некоторое уточнение концепции биологического вида, широко используемой в отечественной и зарубежной биологии. Однако последовательное применение этой концепции требует решения или хотя бы постановки некоторых теоретических вопросов, которые пока еще недостаточно учитываются. К важнейшим из них, по нашему мнению, относятся пределы применимости концепции биологического вида, причины расхождений между практической систематикой и систематикой, использующей биологический вид, и критический уровень изоляции, необходимый и достаточный для обособления видов.

Применимость концепции биологического вида определяется интенсивностью обмена генами. По отношению к формам с облигатным амфимиксисом в пределах локальной фауны биологические виды могут быть выделены, видимо, всегда (по терминологии Майра, случай непротяженного, или, по опубликованному переводу, одномерного вида). Исключением здесь могут быть экологические изоляты, которые, поскольку они существуют (яровые и озимые стада рыб, расы по хозяйству у насекомых и т. д.), с точки зрения биологического вида принципиально не отличаются от изолятов географических. Оба типа изолятов объединяются в целостный и дискретный биологический вид в том случае, когда они репродуктивно контактируют достаточно часто, чтобы в промежутках между контактами адаптивная дивергенция не успевала приводить к репродуктивной несовместимости. При этом контакты должны быть достаточно интенсивными, чтобы отбор в этот период мог успеть существенно понизить частоту несовместимых генотипов. В противном случае, когда контакты не приводят к обмену генами или обмен слишком слаб для того, чтобы генофонды изолятов успели приспособиться друг к другу, целостности и дискретности возникнуть не может.

Концепция биологического вида здесь уже неприменима, хотя спорадические скрещивания или их попытки наблюдаются. Конечно, с помощью их можно и здесь определять, достигнута ли репродуктивная несовместимость или еще нет, но если при более интенсивном обмене репродуктивная совместимость свидетельствовала о таких важных свойствах совокупности обладающих ею организмов, как целостность и дискретность, то в этом случае репродуктивная совместимость ни о чем не говорит. Она превратилась в обычный признак организма, и устанавливать границы видов на основании совместимости в этих условиях уже нет оснований.

Таким образом, надежное выделение биологических видов в системе изолятов по их репродуктивной совместимости возможно лишь в том случае, когда оно подтверждается, в частности, морфофункциональной дискретностью выделяемых видов, т. е. если последние разделены гиатусами. Принцип гиатуса подчеркивается здесь по той причине, что это, как правило, наиболее простой и доступный способ доказательства дискретности и, следовательно, целостности, который можно использовать независимо от того, разделен предполагаемый вид на изоляты или нет.

Клоны агамных организмов с точки зрения биологической концепции вида мало отличаются от изолятов амфимиктических форм. У облигатных агамов система клонов аналогична системе никогда не соприкасающихся изолятов — механизмы, поддерживающие целостность и дискретность, в обоих случаях отсутствуют, так что биологические виды выделить невозможно. При факультативной агамии биологическая концепция вида

может быть применена при условиях, аналогичных описанным выше. В частности, скрещивания должны в среднем быть настолько частыми, чтобы адаптивная дивергенция клонов в промежутках между ними не успевала приводить к репродуктивной несовместимости. Кроме того, скрещивание должно играть в жизни этих организмов достаточно большую роль, чтобы смертность, вызванная несовместимостью, могла оказать заметное воздействие на распределение генов в генофонде. Этого можно ожидать при сравнительно большой частоте скрещивания, при сильно повышенной жизнеспособности потомства от скрещивания по сравнению с агамным потомством, или в том случае, когда половой процесс, факультативный для особи, облигатен для клона и входит в его нормальный жизненный цикл (чередование поколений).

При анализе факультативных агамов с точки зрения биологической концепции вида могут быть опасны слишком глубокие аналогии с хорошо изученными высшими амфики-тическими формами. В частности, если у высших позвоночных к несовместимости часто приводят уже небольшие морфофункциональные изменения, а экологически и морфологически сильно отличающиеся популяции в пределах целостного вида сравнительно редки, то у более примитивных, слабо интегрированных организмов даже сильные морфофункциональные изменения могут не приводить к несовместимости (сравните морфоэкологическую изменчивость высших позвоночных и растений, а особенно микроорганизмов). Поэтому частота скрещивания, очень низкая по абсолютным значениям и по отношению к скорости морфофункциональных изменений, у низших форм (в том числе у бактерий) может быть еще достаточно большой по сравнению со скоростью возникновения репродуктивной несовместимости. Поэтому при нынешнем состоянии наших знаний априорные утверждения о неприменимости биологической концепции вида к той или иной группе организмов представляются довольно опасными.

Итак, биологическая концепция применима в тех случаях, когда репродуктивные контакты между изолятами (географическими, экологическими или клонами) часты по сравнению со средней для изолята скоростью установления несовместимости, а дифференциальная смертность потомства от таких контактов оказывает заметное влияние на генофонд изолятов. В иных случаях биологический вид как качественно отличная, дискретная и целостная форма надиндивидуальной организации отсутствует. Однако ограничивать из-за этого область применения самого понятия «вид» едва ли разумно. Вид и исторически, и фактически прежде всего — таксономическая, классификационная категория и только затем — особая форма надиндивидуальной интеграции. Схема классификации, система таксонов выполняет функцию основного, «интернационального» языка для разных разделов биологии, объединяет их и позволяет биологам разных специальностей понимать друг друга хотя бы в отношении объекта исследований. Этот язык должен быть универсальным, и недопустимо, чтобы даже в пределах одной группы основная таксономическая категория в одних случаях называлась видом, в других — как-то иначе. Это приведет к вавилонскому столпотворению в биологии, что опасней, чем несовпадение в ряде случаев таксономического и биологического вида.

Несовпадение биологического и таксономического вида может быть вызвано не только необходимостью выделять таксономические виды там, где биологический вид отсутствует. Дело в том, что таксономический вид как основная единица классификации должен соответствовать основной рабочей единице в практике исследования и хозяйства. Для этого вид, с точки зрения практики, должен быть единым, так чтобы его подразделения можно было считать несущественными для практики. Кроме того, морфофункциональная дискретность таксономических видов с этой точки зрения также очень важна. У высших, сильно интегрированных организмов сравнительно небольшие морфофункциональные различия часто приводят к репродуктивной несовместимости, и репродуктивное единство обычно означает и морфофункциональное единство (подвиды млекопитающих и птиц сравнительно редко обладают хозяйственно важными экологическими различиями). В таких условиях биологический вид с успехом выполняет функции основной рабочей единицы. Иное положение в группах менее интегрированных организмов, где популяции одного биологического вида нередко приобретают глубокие экологические и морфологические различия. Правда, вследствие обмена генами эти различия, как правило, не будут резкими, но останутся практически важными. Эффектные примеры такой ситуации приводит Завадский. Так, в одном случае попытка очертить границы биологического вида обнаружила необходимость слить в один вид многие общепризнанные в ботанике роды. Другой пример. Сорт пшеницы Зандури оказался состоящим из представителей трех видов, отличающихся плоидностью. Это, несомненно, целостное образование, репродуктивное единство которого поддерживается, вероятно, обычной в таких случаях продукцией незначительного количества диплоидной, а может быть и полугаплоидной пыльцы.

Таксономические виды, не совпадающие с биологическими, могут быть и дискретными (например, за счет дискретности экологической среды). Но большая их часть, особенно в ботанической систематике, этим свойством не обладает. Следовательно, их преимущества перед биологическими видами, с точки зрения практики, довольно спорны. Однако вопрос о том, рационально ли сохранять таксономические виды, отличные от биологических, там, где последние существуют, должен решаться конкретно в каждой группе и только после выделения в ней биологических видов и сравнения с таксономическими. При этом следует еще раз напомнить, что методика выявления биологических видов

комплексная и что критерий скрещиваемости, взятый изолированно, дает в этом отношении очень мало. Особенно показателен пример пшениц Зандури — изоляция, вызванная полиплоидией, обычно очень эффективна, но здесь и она не нарушает, видимо, репродуктивной целостности популяции.

Таким образом, время для категорических утверждений о том, должен ли таксономический вид совпадать с биологическим или нет, еще не наступило. При современном уровне знаний наиболее правдоподобно предположение, что биологический вид не универсален, но обладает некоторыми практически очень важными особенностями — дискретностью и целостностью. Тем не менее объем его у менее интегрированных организмов может оказаться слишком большим для основной таксономической единицы (рабочей единицы биологов разных специальностей). Таксономический вид должен быть универсальным, по возможности сравнимым в разных группах и пригодным для практического использования (в смысле отражения реальных сходств и различий по максимальному числу признаков). Отношения между биологическим и таксономическим видами во многом остаются еще неясными*.

Обратимся теперь к уровню репродуктивной несовместимости, достаточному для того, чтобы две группы организмов можно было рассматривать в качестве разных биологических видов. Эта проблема в первую очередь имеет отношение к механизмам видообразования, а не к методам различения видов. Группы, не контактирующие в процессе размножения, эволюционируют независимо, их несовместимость усиливается постепенно, без закономерных скачков, так что прямое использование ее для выделения видов невозможно. Предсказать, как будут вести себя такие группы, если они войдут в контакт, пока можно только в случае полной их несовместимости в эксперименте. При иных условиях направления их сопряженной эволюции будут зависеть от множества трудно учитываемых факторов (см. ниже), так что рассчитывать на возможность предсказания здесь, по-видимому, преждевременно. Если же группы не изолированы географически и экологически, то в их отношении этот подход также обычно неприменим, так как промежуточные уровни совместимости здесь, как увидим, существуют очень недолго и в природе наблюдаются редко.

Фактически стоящая перед нами задача может быть сформулирована следующим образом — как определенная степень репродуктивной несовместимости влияет на эволюцию контактирующих групп организмов? Количественное решение задачи сейчас едва ли возможно из-за того, что некоторые важные факторы пока не поддаются количественной оценке, особенно учитывая их изменчивость во времени. Поэтому попытаемся проанализировать ситуацию качественно.

Представим две популяции, репродуктивно контактирующие, но не полностью совместимые, — гибриды образуются, но репродуктивный потенциал особей, участвующих в скрещивании, снижается. Это может быть связано с повышенной смертностью или пониженной плодотворностью гибридов и их потомства, или со снижением плодотворности самих скрещивающихся особей из-за растраты половых продуктов или потери времени при неудачных попытках спаривания организмов, отличающихся строением полового аппарата или особенностями брачного поведения. Снижение репродуктивного потенциала при гибридизации приводит к ограничению межпопуляционного обмена генами по сравнению с внутривидовым.

При этом, поскольку популяции различны, направления их адаптивной эволюции также будут несколько различными. Можно сказать, что действующий на них естественный отбор в какой-то своей части направлен в противоположные стороны. Эта составляющая отбора вызывает дивергенцию популяций и может быть названа дивергентным отбором. Побочный результат дивергенции — увеличение несовместимости, поэтому влияние дивергентного отбора на совместимость противоположно эффекту обмена генами, который сближает генофонды популяций и, разрушая изолирующие механизмы, увеличивает совместимость. Направление изменения репродуктивной совместимости зависит от того, какой из этих факторов сильнее: если дивергентный отбор усиливает изоляцию быстрее, чем обмен генами ее разрушает, совместимость будет уменьшаться, если же отбор успевает разрушать барьеры на пути свободного обмена генами по мере того, как дивергентный отбор их создает, совместимость будет расти.

Снижение репродуктивного потенциала гибридизирующих особей, помимо ограничения обмена генами, приводит к элиминации генотипов, обуславливающих склонность к неизбирательному скрещиванию. Такой отбор против гибридизации будет направленно создавать изолирующие механизмы и вместе с дивергентным отбором уменьшать совместимость. Правда, некоторые авторы, в том числе и Майр, считают отбор против гибридизации неэффективным, неспособным создавать изолирующие механизмы. Майр при этом ссылается на факт стабильности узких гибридных зон, в которых особи свободно скрещиваются, но отбор против гибридов настолько интенсивен, что обмена генами прак-

* Не следует смешивать таксономический вид в принятой здесь его трактовке с практическим видом систематика, т. е. с объемом вида в современных системах разных групп. Эти виды очень часто весьма несовершенны и с точки зрения биологического вида, и в практическом отношении.

тически не происходит. Отбор против гибридизации здесь действительно очень велик и совершенно неэффективен, однако делать отсюда вывод о неэффективности такого отбора в любых условиях несправедливо. Это справедливо лишь в том случае, когда встречаются две популяции, успевшие приобрести эффективную посткопуляционную изоляцию, но совершенно лишенные прекопуляционных изолирующих механизмов. Они размножаются приблизительно в одно и то же время и в одних и тех же условиях, различия в брачном поведении и в половом аппарате отсутствуют или не препятствуют скрещиванию, но гибридные генотипы нежизнеспособные (в первом или последующих поколениях). При этом невозможно расширение гибридной зоны — иммигранты, попадая в область другой популяции, скрещиваются с ее представителями и не оставляют потомства.

Поэтому гибридная зона остается узкой, а ее население ничтожным по сравнению с населением основной части каждой популяции. Неудивительно, что в таких условиях даже интенсивный отбор против гибридизации не способен преодолеть влияние интенсивного обмена генами между населением гибридной полосы и остальной популяцией. Если же хотя бы одна из популяций мала и лежит целиком или почти целиком в пределах гибридной зоны, то отбор против гибридизации будет вполне эффективным, как это описывает сам Майр для мелких периферических популяций. То же самое произойдет, если популяция в период их независимой (аллопатрической) эволюции приобрели хотя бы неполную прекопуляционную изоляцию. В этом случае иммигранты даже при их меньшинстве будут достаточно часто скрещиваться между собой и увеличивать свою численность. В результате гибридная зона расширится, сфера действия отбора против гибридизации увеличится, и отбор станет эффективным. Необычайно частая видоспецифичность приспособлений, так или иначе связанных с размножением, подтверждает широкое распространение описанных выше ситуаций. Маловероятно, чтобы все эти различия были побочным результатом приспособления к разным условиям; по крайней мере, часть из них должна быть обусловлена прямым отбором против гибридизации.

Итак, репродуктивная совместимость рассматриваемых популяций, помимо обмена генами и дивергентного отбора, зависит от отбора против гибридизации. Существует также фактор, действие которого противоположно действию отбора против гибридизации. В некоторых ситуациях неизбирательное скрещивание, несмотря на понижение выживаемости и плодовитости гибридов, оказывается выгоднее избирательного. При малой плотности популяций по сравнению с радиусом половой активности особей, когда вероятность встречи партнера для размножения значительно ниже единицы, неизбирательное скрещивание может сильно повысить эту вероятность за счет членов другой популяции. Если увеличение вероятности встречи партнеров перекрывает эффект снижения репродуктивного потенциала при гибридизации, отбор будет поддерживать неизбирательное скрещивание и действовать как отбор на гибридизацию.

Таким образом, совместимость неполностью изолированных репродуктивно контактирующих популяций находится под влиянием двух пар факторов — обмена генами и дивергентного отбора, с одной стороны, и отбора на гибридизацию и против нее — с другой. В свою очередь, все эти факторы зависят от совместимости: увеличение репродуктивной совместимости усиливает обмен генами, что ослабляет эффект дивергентного отбора и уменьшает снижение репродуктивного потенциала гибридизирующих особей. Это усиливает отбор на гибридизацию и ослабляет отбор против гибридизации. Уменьшение совместимости приводит к противоположному эффекту.

Следовательно, перечисленные факторы образуют систему двусторонних, или обратных, связей. Чтобы проанализировать действие этой системы, нужно исключить влияние внешних по отношению к ней факторов, т. е. таких, которые влияют на систему, но сами не зависят или почти не зависят от нее. Для этого нужно прежде всего расчленить понятие отбора. Эффект отбора зависит от двух групп факторов. Одни из них определяют интенсивность отбора, т. е. вероятность элиминации одних генотипов по отношению к другим (коэффициент селекции). От других факторов зависит, с какой скоростью будет изменяться генофонд популяции под действием отбора определенной интенсивности, т. е. какова эффективность отбора. К этой группе факторов относятся запас мутаций, частота появления нужных мутаций, т. е. ответственных за появление отбираемых признаков, совместимость этих мутаций с генофондом, лабильность генофонда и т. д. Если отбору подвергается лишь часть популяции, большое значение имеют, как мы уже убедились, относительная величина этой части и интенсивность обмена генами между ней и остальной популяцией.

Интенсивность дивергентного отбора и эффективность отбора на гибридизацию мало зависят от совместимости, отбора против гибридизации и обмена генами. Наоборот, эффективность дивергентного отбора и отбора против гибридизации в значительной мере определяется интенсивностью межпопуляционного обмена генами. Интенсивность отбора на гибридизацию и против нее определяется относительной адаптивностью неизбирательного скрещивания, т. е. зависит от репродуктивной совместимости популяций. Таким образом, непосредственно в систему обратных связей входят, помимо совместимости и обмена генами, эффективность дивергентного отбора, интенсивность отбора на гибридизацию и интенсивность и эффективность отбора против гибридизации.

Диаграмма непосредственных воздействий рассматриваемых факторов изображена на рисунке. На этой схеме стрелки, расширенные к вершине, означают положительные

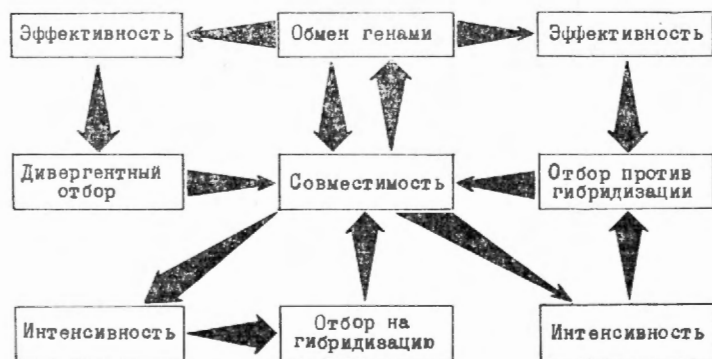


Диаграмма непосредственных воздействий между факторами, образующими систему с обратными связями. См. текст.

связи, при которых усиление действующего фактора приводит к усилению реагирующего, а ослабление — к ослаблению реагирующего. Отрицательные связи, вызывающие ослабление реагирующего фактора при усилении действующего, изображены стрелками, расширенными к основанию. Как и во всякой системе с обратными связями, стрелки образуют циклы, причем в каждом цикле число отрицательных связей четное (0 или 2). Поэтому все обратные связи положительные, так что изменение любого фактора в каком-то направлении вызывает такие изменения остальных факторов, которые приводят к дальнейшим изменениям первого в том же самом направлении. Действительно, увеличение совместимости уменьшает интенсивность отбора против гибридизации и усиливает обмен генами, который уменьшает эффективность обоих видов отбора. В результате дивергентный отбор и отбор против гибридизации ослабевают, что позволяет усилившемуся обмену генами еще более увеличивать репродуктивную совместимость популяций и тем самым, ослаблять дивергентный отбор и отбор против гибридизации и т. д. Такое направленное изменение с лавинообразным нарастанием скорости очень характерно для систем с положительными обратными связями, причем направление изменений в отсутствие внешних воздействий определяется исключительно начальным состоянием факторов, образующих систему. В нашей системе число факторов, а следовательно, и число начальных состояний довольно велико, однако изменение одного из факторов может компенсироваться соответствующим изменением другого. Поэтому исходные положения системы можно объединить в две группы в зависимости от того, вызывает ли результирующий эффект всех факторов в начальный момент уменьшение или увеличение совместимости.

В первом случае разрушение изолирующих механизмов в результате совместного действия обмена генами и отбора на гибридизацию (если он существует) происходит медленнее, чем они возникают под влиянием дивергентного отбора и отбора против гибридизации (опять-таки если последний действует). При этом общий уровень изоляции увеличивается, а обмен генами и совместимость уменьшаются. Это еще более повышает эффективность дивергентного отбора и интенсивность и эффективность отбора против гибридизации, что приводит к дальнейшему уменьшению совместимости и обмена генами, и т. д. до тех пор, пока обмен генами не прекратится и популяции не станут вполне несовместимыми. Таким образом, если в начальный момент суммарный эффект всех факторов вызывает уменьшение совместимости, популяции быстро изолируются и превращаются в настоящие виды.

В противоположном случае суммарный эффект факторов, разрушающих изолирующие механизмы (обмен генами и отбор на гибридизацию) сильнее эффекта дивергентного отбора и отбора против гибридизации, которые усиливают изоляцию. В таких условиях барьеры на пути обмена генами уменьшаются и репродуктивная совместимость увеличивается. Это еще более ослабляет влияние дивергентного отбора и отбора против гибридизации и увеличивает обмен генами и отбор на гибридизацию. В конце концов межпопуляционный обмен генами становится столь же свободным, как и внутривидовой, и популяции объединяются.

Возможен, конечно, и третий вариант, когда разрушение и возникновение изолирующих механизмов в начальный момент происходят с одной скоростью и взаимно уравновешиваются. Уровень изоляции и совместимость оказываются при этом неизменными, и система застывает в положении неустойчивого равновесия. Однако достаточно небольшого изменения внешних условий, которое даст хотя бы малейший перевес одной из двух тенденций, и система начнет быстро удаляться от положения неустойчивого равновесия.

Таким образом, система положительных обратных связей имеет всего два устойчивых положения — единая популяция или репродуктивно несовместимые популяции, т. е. разные виды.

Это, очевидно, и приводит к дискретности популяций, контактирующих в период размножения (дискретность непротяженного вида по терминологии Майра). Действие системы, направленное на видообразование, вызывает репродуктивную, внутренне обусловленную несовместимость, так что дивергенция оказывается необратимой. Поэтому система положительных обратных связей действует как механизм не только морфофункциональной (актуальной), но и эволюционной (потенциальной) дискретности видов.

Поле сил рассматриваемой системы организовано таким образом, что движение системы от одного устойчивого положения в другое, например строго симпатрическое видообразование, встречает интенсивное сопротивление. Поэтому видообразование за счет дизруптивного отбора (отбора крайних вариантов в пределах одной популяции) может осуществляться лишь при соблюдении ряда условий:

1. Интенсивность элиминации промежуточных генотипов должна быть настолько большой, чтобы ограничить обмен генами между крайними генотипами до значений, при которых дивергентный отбор и отбор против гибридизации эффективны (создают изоляцию быстрее, чем обмен генами ее разрушает).

2. Действие дизруптивного отбора должно быть достаточно длительным, чтобы к моменту его исчезновения или ослабления индуцированные им изолирующие механизмы развились настолько, что могли бы самостоятельно удерживать обмен генами на допустимом уровне. Однако и в таких условиях видообразование — далеко не единственный возможный результат.

Полное устранение промежуточных фенотипов, элиминируемых при дизруптивном отборе, может быть достигнуто не только в случае видообразования. Оно возникает при канализации онтогенеза по немногим направлениям, ведущим к крайним фенотипам без всякого уничтожения промежуточных генотипов (фенотипический модификационный полиморфизм), и в случае генотипического полиморфизма (блокирование кроссинговера и образование комплексов генов, рекомбинирующих как целое). Последние два варианта не связаны с уменьшением размеров популяции и со снижением репродуктивного потенциала при гибридизации. С точки зрения естественного отбора они более выгодны, чем разделение популяции, поэтому видообразование под влиянием дизруптивного отбора представляется сравнительно маловероятным, редким явлением в эволюции.

Видообразование за счет мутаций нескрещиваемости не встречает препятствий со стороны системы положительных обратных связей, так как мутант сразу «перескакивает» через неустойчивую область. Однако устойчивая популяция мутантов может возникнуть в таких условиях лишь в исключительных случаях. Способность к поиску строго определенных потенциальных партнеров и к избирательному скрещиванию с ними, как правило, является результатом длительного отбора, а не единичной мутации. Если же мутанты такой способностью не обладают, то, существуя среди гораздо более многочисленных нормальных особей, они будут скрещиваться преимущественно с ними. В результате средний репродуктивный потенциал мутантов будет крайне низким, а мутация нескрещиваемости фактически оказывается мутацией стерильности. Отбор будет удерживать ее частоту на том же уровне, что и летали, а эти частоты слишком малы для создания устойчивой популяции мутантов, способной выдержать конкуренцию со стороны материнской популяции. Поэтому строго симпатрическое видообразование за счет мутаций нескрещиваемости представляется крайне редким и маловероятным процессом. То же самое можно сказать о нескрещивающихся с нормой комбинациях генов.

Нормальный ход видообразования требует, вероятно, следующей последовательности событий: 1) изоляция частей популяции внешними факторами (географические или экологические барьеры, в том числе сезонные различия и т. д.); 2) дивергенция, сопровождающаяся постепенным усилением несовместимости; 3) разрушение внешних барьеров и завершение видообразования с помощью описанного выше механизма. Последний этап не обязателен, однако в его отсутствие завершение видообразования может потребовать чрезвычайно большого промежутка времени, а установить, что перед нами — виды или нет, можно только по аналогии.

Поступила в редакцию
20 мая 1971 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Завадский К. М., 1968. Вид и видообразование. М., «Наука».
Киселева К. В., Разумовский С. М., Расницын А. П., 1969. Границы растительных сообществ и динамика растительности. — «Ж. общ. биол.», 30, 2, с. 123—131.
Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир».