

SPECIES AND SPECIATION

Yu. P. ALTUKHOV

This is a review of the basic – typological and populational – views on the species and speciation problem. One must conclude that the modern evolutionary biology still has no complete theory of species. During last 15–20 years a numerous new facts were obtained which are in controversy with a common view on speciation as the stochastic process.

Статья представляет собой сжатый обзор основных – типологических и популяционных – представлений о виде и видообразовании. Делается вывод, что современная биология все еще не располагает завершенной концепцией вида, за последние 15–20 лет получено много новых фактов, противоречащих общепринятым представлениям о видообразовании как вероятностном процессе.

© Алтухов Ю.П., 1997

ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Ю. П. АЛТУХОВ

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

С момента возникновения научного интереса к проблеме биологического вида и вплоть до наших дней вся эта область исследования, равно как и проблема эволюции в целом, представляет собой поле непрекращающихся, подчас весьма драматических дискуссий. Стремясь к максимальной объективности, следует, по-видимому, признать, что мы еще не располагаем общепринятым определением вида и завершенной теорией видообразования. Одновременно с развитием цитологической, биохимической и молекулярной генетики накапливается все больше фактов, которые противоречат наиболее широко распространенной концепции, трактующей видообразование как вероятностный процесс, протекающий на популяционном уровне, и укрепляют типологические представления о сальтационной природе появления новых видов.

Попытаемся систематизировать в сжатой форме существующие дискуссионные моменты, уделив главное внимание самой сути взглядов на вид и видообразование, характерных для типологов и популяционистов.

* * *

Представление о виде как одном из иерархических уровней организации жизни, ее основной таксономической единице не вызывает возражений у большинства биологов. В логике виду (от εἶδος – греч., species – лат.) соответствует понятие, занимающее промежуточное положение между более общим понятием (род) и более частным (индивидуум). В этом смысле понятие вида может быть весьма условным и не соответствовать какой-либо объективно существующей категории. Однако уже в Древней Греции прослеживается стремление фиксировать понятие вида, придав ему онтологический смысл. Согласно концепции идей Платона, наблюдаемая изменчивость органического мира не более чем искажения неких постоянных, идеальных сущностей разнообразных форм жизни. Аристотель называл видом “то в каждом, что оно, собственно, и есть в первую сущность”. Это определение лежит в основе типологических представлений о биологическом виде, постулирующих существование истинных видовых признаков.

Английский ботаник Джон Рэй, вероятно, был первым, кто дал определение биологическому виду: “Видовое тождество быка и коровы, мужчины и женщины вытекает из того, что они происходят от одинаковых родителей, часто от одной и той же

матери; у растений точно так же самый верный признак принадлежности к одному виду есть происхождение от одного и того же растения. Формы, принадлежащие различным видам, сохраняют неизменный характер своего вида и никогда один вид не возникает из семян другого, и наоборот” (“*Histologia plantarum*”, 1686). 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. Рэя.

Карлом Линнеем соответствующий подход был положен в основание созданной им системы природы, построенной на бинарной номенклатуре, которая используется в систематике и сегодня. Наиболее сходные между собой виды (*species*) Линней объединял в роды (*genus*) и каждому виду давал двойное наименование.

Этот 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 суть потомки одной первоначально созданной пары и что после акта творения на Земле не появлялся ни один новый вид (“*tot numeramus species, quot ab initio creavit infinitum Ens*”).

В конце жизни К. Линней уже не был столь категоричен, допуская возможность возникновения новых видов, например путем гибридизации. Однако в биологии XVIII — первой половины XIX века идея неизменности видов все же была господствующей, чему в немалой степени способствовал авторитет Жоржа Кювье. Он связал идею постоянства вида с известным учением о геологических переворотах, имевших место в различные эпохи на Земле и приводивших к исчезновению ранее существовавших фаун и флор и замене их новыми, никак преемственно с ними не связанными. Для животного и растительного мира каждой геологической эпохи постулировался специальный акт творения новых видовых форм.

Между тем уже с конца XVIII столетия в биологии стала укрепляться эволюционная идея, получившая наиболее завершенное воплощение в материалистической теории происхождения видов путем естественного отбора, созданной Чарлзом Дарвином. С того времени типологическое представление о биологическом виде как неизменной таксономической единице постепенно вытесняется популяционным принципом, приведшим к возникновению так называемой синтетической теории эволюции (СТЭ), разделяемой сегодня многими учеными. СТЭ отражает своим названием тот синтез дарвино-

вой концепции естественного отбора и принципов популяционной генетики, который впервые обозначился в 1926 году в известной работе С.С. Четверикова и был завершен в 40-е годы текущего столетия (см., например, [1]). Главная черта СТЭ, иногда называемой неodarвинизмом, в том, что она представляет собой вероятностную концепцию, ибо и теория естественного отбора Ч. Дарвина, и наиболее успешные модели популяционной генетики основываются на *неопределенной* наследственной изменчивости. Но такая изменчивость, исследуемая как *состояние* или же как *процесс*, может быть выражена только в терминах теории вероятностей. Неудивительно, что свершившийся в свое время синтез был столь органичным. Эта замена типологического мышления популяционным, по мнению выдающегося американского биолога Эрнста Майра, “быть может, величайшая идейная революция в биологии”. Как отмечал Э. Майр [2, с. 20], “способы мышления популяционистов и типологов диаметрально противоположны. Популяционист подчеркивает неповторимость любого явления в мире живого. Как среди людей нет двух одинаковых индивидуумов, так нет их и среди других видов животных и растений. Все организмы и жизненные явления обладают индивидуальными особенностями и в совокупности могут быть описаны только в статистических терминах. Индивидуумы или любые другие единицы жизни образуют популяции, для которых мы можем определить арифметическое среднее и статистически оценить изменчивость. Средние цифры являются статистической абстракцией, реальны только индивидуумы, из которых состоит популяция. Конечные выводы типолога и популяциониста прямо противоположны друг другу. Для типолога тип (*eidos*) реален, а изменчивость — иллюзия, тогда как для популяциониста тип (среднее) — это абстракция и реальна только изменчивость. Трудно представить себе взгляды на природу, которые различались бы сильнее”.

Действительно, эти различия четко проявляются и в отношении к видовым критериям, и как следствие — к определениям вида, и к проблеме видообразования. Согласно типологической концепции, как уже указывалось, существуют *истинные видовые признаки, по которым особи одного и того же вида должны быть тождественны друг другу и в то же время отличаться от особей других видов*. Согласно популяционной концепции, инвариантных видовых признаков быть не может, ибо “разница между видом и разновидностью не в сущности, но в степени. Разновидность есть зарождающийся вид, а вид — резко выраженная разновидность”. В новой редакции Э. Майра [2, с. 270] этот дарвиновский тезис звучит так: “Все признаки, которые используются для разграничения видов, подвержены географической изменчивости”. Соответственно с позиций типологизма вид можно определить как “совокупность особей, тождественных по видовому признаку”,

тогда как с позиций популяционизма виды определяют как “группы действительно или потенциально скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких же групп” [3].

То же принципиальное различие характерно и для трактовки механизмов видообразования. Если не брать в расчет недоступное рациональному объяснению возникновение видов как творений некоего высшего разума, а оставаться в границах научного метода, то, с точки зрения типолога, видообразование должно быть по крайней мере процессом скачкообразным (скачкообразным), сопряженным с изменчивостью именно видовых признаков, приводящей к репродуктивной изоляции. С точки зрения популяциониста, видообразование может быть лишь градуальным (постепенным) процессом, основанным на явлении внутривидовой наследственной изменчивости, вызывающей небольшие, но накапливающиеся изменения фенотипа. В основе теории градуальной эволюции при оценке ею состояния среды, к которому должна адаптироваться популяция, лежит идущий от геолога Чарлза Лайеля так называемый *принцип актуализма*. Это соответствует утверждению, что те же самые медленные и незначительные естественные изменения, которые происходят в окружающей среде сегодня, действовали и многие тысячелетия назад, шаг за шагом вызывая дифференциацию разновидностей (популяций) вплоть до их полного видового обособления. В терминах генетики популяций видообразование есть длительный *адаптивный* процесс постепенных замещений аллельных генов, приводящий к темпоральной трансформации вида как целого (“анагенез”, “филетическая эволюция”) либо к расщеплению исходного вида на дочерние виды вследствие географической изоляции популяций (“кладогенез”, “истинное видообразование”). Очень наглядно процесс кладогенеза изображен на схеме (рис. 1), предложенной в свое время Ф.Г. Добржанским.

Таковы фундаментальные различия между двумя концепциями вида, пересекающимися лишь в одном пункте – в *признаки репродуктивной изоляции в качестве важнейшего видового критерия*. Но и здесь сходство только кажущееся: если в типологической концепции вида репродуктивная изоляция особей – первичное условие его возникновения, то в популяционной она рассматривается как побочный продукт далеко зашедшей адаптивной дивергенции пространственно изолированных популяций. Не случайно в течение долгих лет в рамках неodarвинизма была весьма популярна модель *аллопатрического* (географического) видообразования (см. рис. 1) и нередко исключалась возможность *симпатрического* видообразования, то есть видообразования без пространственного разделения исходной популяции, как это, например, бывает в случае полиплоидии. Но поскольку такой путь видообразования все же широко распространен в живой природе (например, у растений), было пред-

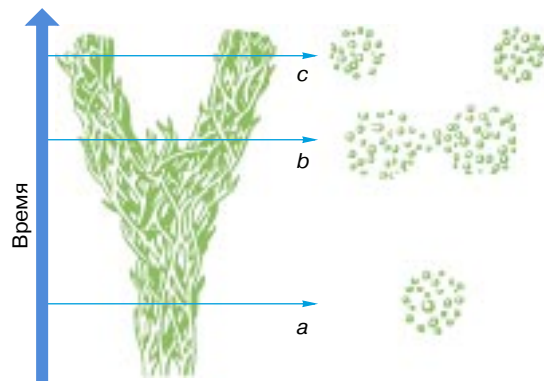


Рис. 1. Схематическое изображение расщепления исходного вида (a) на два (b и c) во времени (из: *Dobzhansky Th. Evolution, Genetics and Man. N.Y.: Wiley, 1955*). В большей или меньшей степени переплетающиеся ветви – отдельные популяции

принято немало усилий, чтобы обосновать качественное отличие механизмов видообразования у животных и растительных организмов. Например, утверждалось, что, хотя у животных – гермафродитов или размножающихся партеногенетически (дождевые черви, турбеллярии, долгоносики и др.) – полиплоидные ряды видов довольно обычны, такое скачкообразное видообразование исключается для подавляющего большинства животных, поскольку при этом нарушался бы хромосомный баланс в определении пола (Г. Меллер) и в потомстве полиплоида появлялось бы слишком много генетически несбалансированных и, стало быть, стерильных особей (если мать несет хромосомы XXXX, а отец – XXYY, то среди потомков будет много нежизнеспособных особей XXXY и такой вид просто не сможет существовать). Как указывал Э. Майр [2, с. 359]: “Даже если будет показано существование полиплоидии у некоторых из этих групп (то есть у ракообразных, чешуекрылых, рыб и др. – Ю.А.), все же можно утверждать, что у животных это явление исключительное в противоположность тому, что имеет место у растений. У нас нет доказательств в пользу того, что целые группы видов или роды обязаны своим происхождением полиплоидии, с чем мы постоянно сталкиваемся в растительном царстве”.

Именно поэтому в популяционной концепции видовая категория оказывается приложимой только к перекрестно размножающимся обоеполюым организмам. Существование в природе однополых форм создает для СТЭ непреодолимые трудности в смысле определения их видового ранга, поскольку такой критерий, как нескрещиваемость, к ним неприменим. Предлагалось даже использовать для таких форм какой-либо нейтральный термин, например “бином”, сохранив термин “вид” только для двуполых организмов.

Для типологической концепции проблема видовой идентификации решается однозначно независимо от того, имеет ли дело исследователь с одноили же с двуполоыми организмами. Для этого достаточно лишь опереться на приведенное выше типологическое определение вида и признать существование диагностических признаков, инвариантных (мономорфных) внутри вида, но вместе с тем дифференцирующих виды в пределах рода. Такой подход оказывается плодотворным при распознавании по ряду морфологических признаков “хороших видов”. Однако при изучении так называемых видов-близнецов, когда не удается найти заметных внешних (морфологических) различий, задача видовой идентификации кажется неразрешимой.

Тем не менее поиск межвидовых различий на других структурных уровнях организации, например на молекулярном или клеточном, рано или поздно позволяет отыскать такие признаки, которые дают возможность успешно решить проблему видовой идентификации. Хорошо известна, например, видовая специфичность кариотипов, составляющая основу кариосистематики. То же характерно для ряда мономорфных белковых систем как маркеров соответствующих структурных генов, что широко используется, к примеру, в биохимической систематике (рис. 2). Нередко удивительные примеры видовой специфичности и инвариантности внутри вида демонстрируют многие признаки, особенно связанные с репродуктивным поведением (структура муравейников, населенных различными видами, гнезд у некоторых видов пчел; различия в пении и сигнальных звуках и др.). Например, изучение световых вспышек светлячков рода *Photuris* Северной Америки привело к открытию многих новых видов вместо двух-трех описанных ранее (рис. 3). Исследование белков лягушек, относимых ранее к одному-единственному виду *Rana pipiens* или подвидов чак, объединяемых в комплексе *Larus argentatus*, вскрыло существование совокупности видов-близнецов. Число таких примеров легко умножить.

Приведенные выше и многие другие данные, полученные за последние 15–20 лет, в противоречии с распространенным мнением некоторых ученых не дают оснований считать, что популяционная (биологическая) концепция вида есть некая “истина в последней инстанции”, полностью вытеснившая типологизм. Популяционная концепция, бесспорно, внесла важный вклад в науку, защищая представления о реальности биологического вида как особого уровня организации жизни, привлекла внимание широкого круга исследователей к явлению внутривидовой (географической) наследственной изменчивости, обосновала представление о политипическом виде, подчеркнула значение и вскрыла разнообразие форм репродуктивной изоляции и т.д. Вместе с тем она усложнила работу систематиков в той мере, в какой вместо поиска истинных видовых признаков стала уделять чрезмерное внимание яв-

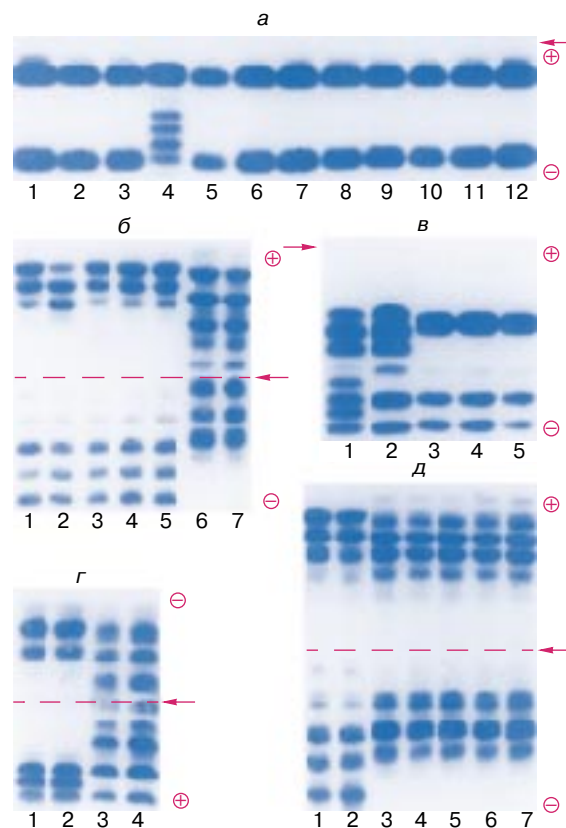


Рис. 2. Межвидовые и межродовые различия, обнаруживаемые при электрофоретическом исследовании множественных гемоглобинов рыб семейства лососевых (*Salmonidae*) (из [4]): а: 1–3 и 5–12 – кета, *Oncorhynchus keta*; 4 – кижуч, *O. kisutch* (электрофорез в агаровом геле); б: 1–5 – голец, *Salvelinus leucomaenis*; 6, 7 – горбуша, *Oncorhynchus gorbusha* (электрофорез в крахмальном геле); в: 1 – *O. gorbusha*; 2 – гибрид F_1 ; 3–5 – сима, *Oncorhynchus masu* (электрофорез в агаровом геле); г: 1, 2 – *O. keta*; 3, 4 – *O. gorbusha*; д: 1, 2 – *Salvelinus leucomaenis*; 3–7 – *O. keta* (электрофорез в крахмальном геле). Стрелка обозначает стартовую позицию, “+” и “–” – анод и катод соответственно. Хорошо видно, как при полном генотипическом тождестве особей внутри вида наблюдаются качественные межвидовые различия. Более детальную информацию о методе электрофоретического разделения генетически контролируемых вариантов белков см. в статье Ю.П. Алтухова “Генетика популяций и сохранение биоразнообразия” (СОЖ. 1995. № 1)

лению внутривидовой изменчивости. По сути общепринятая популяционная концепция опирается лишь на два критерия вида: морфологический и генетический. При таком подходе морфологическим критерием вида служит хиатус (пробел) в величине какого-либо изменчивого внешнего признака, и эта прерывистость обычно используется как доказательство принадлежности сравниваемых популяций к различным видам. Однако морфологический

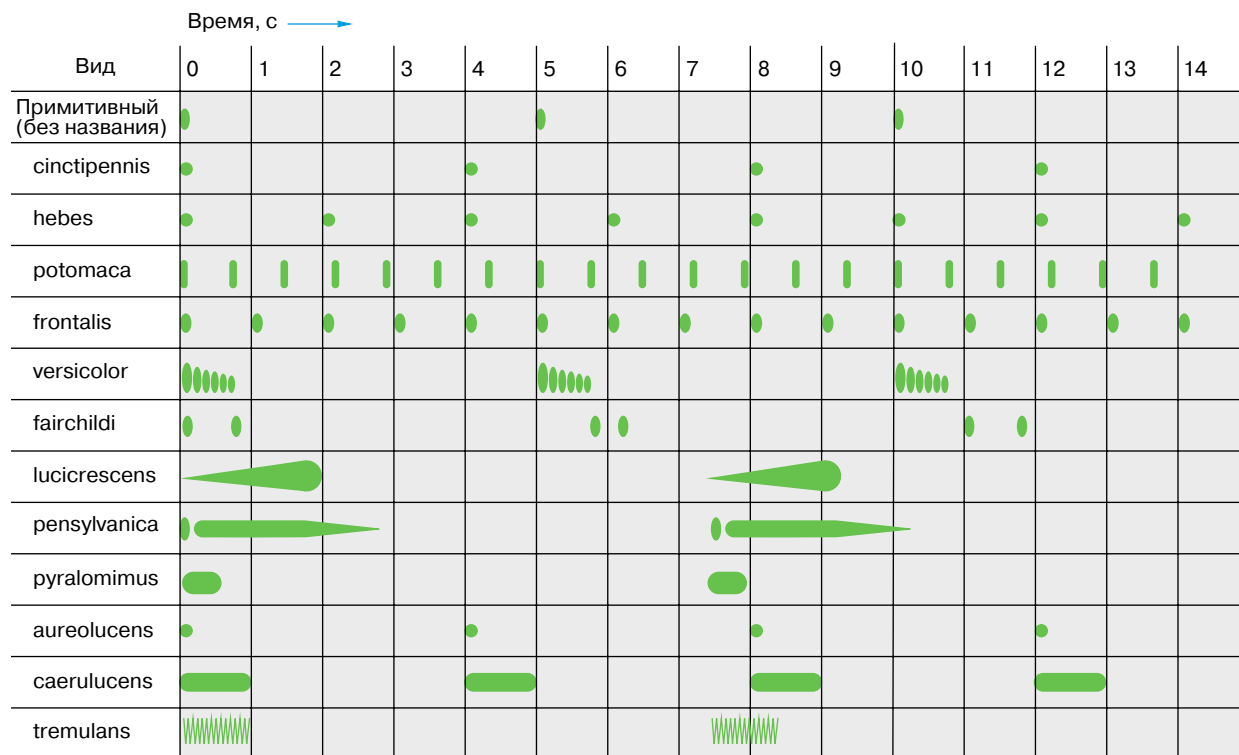


Рис. 3. Характер световых вспышек у разных видов североамериканских светляков рода *Photuris* (из [2]). Высота и длина отметок показывают интенсивность и характер вспышек

критерий вида не является универсальным, поскольку “для характеристики подвида, вида и рода используются совершенно одни и те же признаки. То, что в одной группе служит критерием рода или даже семейства, в другой представляет собой лишь критерий подвида или даже не имеет никакого систематического значения” [3, с. 187].

Генетический критерий вида, лежащий и в основе современной типологической концепции, указывает на нескрещиваемость видов при их совместном обитании в одном биотопе. Этот критерий может рассматриваться достаточно универсальным, поскольку он приложим к любым группам организмов (кроме однополых). Вместе с тем из-за разнообразия изолирующих механизмов такая универсальность имеет лишь чисто теоретический смысл и в подавляющем большинстве случаев не может быть использована на практике. Несмотря на то обстоятельство, что биологическая концепция вида получила широкое признание среди ученых и вызвала к жизни развитые статистические методы классификации, например нумерическую таксономию, она не внесла принципиальных перемен в практическую работу систематиков, которая до сих пор в основном базируется на типологических представлениях о виде.

Более того, за последние годы взгляды на вид и его эволюцию претерпели существенные измене-

ния. Наряду с градуализмом, принимающим лишь модель географического видообразования, все большее распространение стали получать представления о “квантовом” (сальтационном) видообразовании, осуществляющемся симпатрически. Наиболее распространенные механизмы такого происхождения видов – полиплоидия и различные типы хромосомных перестроек (перичентрические инверсии, реципрокные транслокации и др.). Вопреки прежним представлениям за последние годы обнаружено немало случаев полиплоидии у животных. Среди соответствующих работ особое место принадлежит исследованиям Сузуму Оно [5], представившим цитологические и биохимические доказательства того, что тетраплоидизация геномов играла важную интегрирующую роль в эволюции позвоночных, включая, по-видимому, и человека. Полиплоидные ряды видов (роды и даже целые семейства) обнаружены у рыб, амфибий и рептилий. Показано, что в эволюции этих групп тесно связаны межвидовая гибридизация, стадия бесполого размножения (партеногенез или гиногенез) и полиплоидия [6]. Такая эволюционная схема включает в себя следующие этапы.

1. При межвидовой гибридизации образуется диплоидная форма, переходящая к однополному размножению.

2. При скрещивании этих гибридных форм с одним из родительских (или близких к нему) бисексуальных видов образуется однополая триплоидная форма, размножающаяся гино- или партеногенетически.

3. Скрещивание триплоида с одним из близких бисексуальных диплоидных видов приводит к формированию тетраплоида, способного возвратиться к бисексуальному типу размножения (рис. 4).

Аллотетраплоидные виды могут возникать и минуя стадию триплоидии, когда гибридные формы производят нередуцированные гаметы, и при скрещивании аллотетраплоидных самцов с несбалансированным хромосомным набором ($X_1X_2X_2Y_2$) с самками X_1X_2 образуется потомство $X_1X_1X_2X_2$ (самки) и $X_1X_1X_2Y_2$ (самцы); скрещивание внутри этого потомства должно привести к формированию стабильного аллотетраплоидного вида.

Совокупность недавних открытий, сделанных в биохимической генетике популяций и сравнительной генетике вида, заставляет признать, что процесс видообразования, а тем более макроэволюции далеко не всегда сводится к простой замене аллелей уже существующих генных локусов и репродуктивная изоляция не есть побочный продукт длительного процесса дивергенции популяций. Напротив, репродуктивная изоляция — важнейшее первичное условие возникновения нового вида, как то уже давно очевидно из хорошо аргументированной роли некоторых хромосомных аберраций, не приводящих к внутривидовому полиморфизму, но вместе с тем маркирующих уровень вида. При этом принципиально важно следующее обстоятельство: *виды оказываются гомозиготами по соответствующей мутации, сильно снижающей фертильность ее носителей, когда она находится в гетерозиготном состоянии* (детали см. [4, 5]).

Возможность фиксации крупных аберраций хромосом наиболее велика при подразделенности

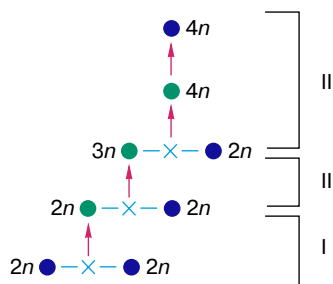


Рис. 4. Схема гибридогенного (сетчатого) видообразования (до стадии аллотетраплоидии) у позвоночных (по [6]): I–III – этапы последовательной гибридизации, приводящие к повышению степени плоидности гибридной формы. Фиолетовые кружки – бисексуальные виды, зеленые кружки – однополые гибридные виды

вида на небольшие колонии, лишь незначительно обменивающиеся друг с другом генетическим материалом. Как показал Сьюэлл Райт, в такой системе популяций резко возрастает вероятность того, что *две гетерозиготные по хромосомной мутации особи встретятся в каком-либо из периферических изолятов и дадут нормальных жизнеспособных гомозигот – новый вид, который фактически за два последовательных шага окажется репродуктивно изолированным от предкового вида.*

Обсуждая это обстоятельство в связи с бесспорно доказанной ролью перичентрических инверсий в видообразовании у приматов и обнаружением гомозиготности по соответствующей мутации у потомства от инцестного брака в современной человеческой популяции, Фогель и Мотульский замечают в своем капитальном труде [7, с. 15]: “Не происходит ли все человечество от одной-единственной предковой пары? Миф об Адаме и Еве как предках человеческого рода может, таким образом, даже иметь научную основу”.

С учетом всех этих новых фактов видообразование можно рассматривать как следствие крупных реорганизаций генома, непосредственно сопряженных с репродуктивной изоляцией, а обычную внутривидовую изменчивость (например, полиморфизм), на которой базируется СТЭ, трактовать лишь как адаптивную “стратегию природы”, поддерживающую устойчивость и целостность вида в условиях нормально колеблющейся среды. Такой взгляд на эволюцию, предполагающий чередование периодов видовой трансформации через качественные реорганизации геномов с фазами длительной стабильности видов, был выдвинут в начале 70-х годов в США и России (детали см. [4]). Он основан на явлении генетического мономорфизма видов и обнаружении роли системной организации популяций в длительном сохранении присущих им уровней генетического полиморфизма. Эта модель постулирует двойственность в структурно-функциональной организации генетического аппарата (то есть указывает на существование двух групп генов или признаков: жизненно важных – видовых и адаптивно менее значимых – популяционных) и перекликается с известными эволюционными представлениями генетиков Г. де Фриза, Р. Гольдшмидта и цитофизиолога Б.П. Ушакова, подчеркивавших качественное различие между собственно процессом видообразования и адаптивной внутривидовой дивергенцией. Близкие взгляды на видообразование развивает американский генетик Х. Карсон. По Карсону, у бисексуальных видов следует различать две системы генетической изменчивости: открытую и закрытую. Первая представлена свободно сегрегирующими локусами, не влияющими существенно на жизнеспособность (полиморфизм разных типов, подвидовая, клинальная изменчивость), вторая – внутренне сбалансированными, коадаптированными блоками генов (супергенов), настолько сильно влияющими на

приспособленность, что любая их реорганизация отмечается естественным отбором. Такие блоки, защищенные от кроссинговера инверсией или же просто сильными эпистатическими взаимодействиями генов, варьируют между видами, но не внутри вида. Видообразование осуществляется через реорганизацию закрытой системы генома, и новые виды берут свое начало от одной или немногих особей – основателей (рис. 5).

На рис. 6 показано, как варьирует размер генома среди представителей животного царства. Совершенно очевидно, что такого рода межвидовые различия не могут быть результатом замещений аллельных генов, а суть следствие крупных геномных реорганизаций, связанных прежде всего с тандемными дупликациями генов, межвидовой гибридизацией и полиплоидией. Заинтересованный читатель сможет найти более детальное освещение всех этих вопросов в монографиях [4, 5, 8, 9]. Оригинальные взгляды на видообразование через системные мутации развивают также известные российские генетики Л.И. Корочкин [10] и В.Н. Стегний [11].

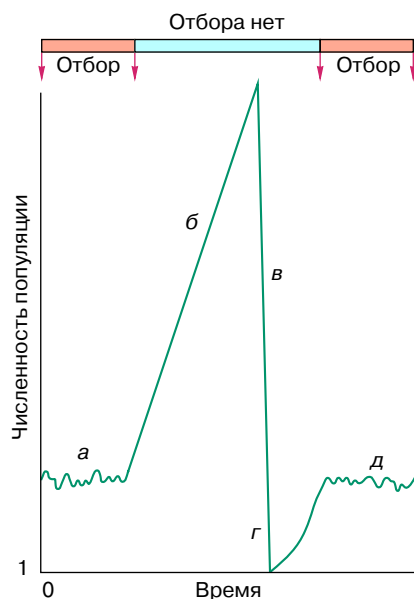


Рис. 5. Схема видообразования на основе реорганизации закрытой генетической системы (по: Carson H. The Genetics of Speciation at the Diploid Level // Amer. Natur. 1975. Vol. 109. P. 83–92). Популяция после фазы отбора (а) проходит стадии расцвета (б) и краха (в). Пережившие катастрофу особи – основатели (г) дают новую популяцию, снова стабилизируемую естественным отбором (д). Совместимые с онтогенезом реорганизации закрытой генетической системы вида возможны лишь при ослаблении отбора, когда один или несколько “дискордантных” индивидуумов могут выжить

* * *

Завершая статью, хотелось бы подчеркнуть то, с чего мы ее начали: эволюционная проблема в биологии все еще далека от своего разрешения. Как нам представляется, крайне необходимый шаг на этом пути – осознание невозможности объективно разобратся в центральной для всей эволюционной теории проблеме вида только с позиций популяционизма. Необходимо ослабить накал чисто теоретических споров, сосредоточить усилия на экспериментальной разработке вопроса. Ведь как это ни парадоксально, но до сих пор все еще нет даже надежной оценки общего числа видов, слагающих биосферу. На сегодняшний день более или менее детально описано лишь около 1,5 млн видов (табл. 1), тогда как предполагается, что всего их может быть больше 5 млн. Отсутствует и общепринятая классификация типов видов в природе, о чем свидетельствует многообразие употребляемых на этот счет терминов (например, “жорданон”, “линнеон”, “виды-двойники”, “первичные виды”, “вторичные виды”, “зарождающиеся виды”, “полувиды” и т.п.).

Таблица 1. Грубая оценка общего числа видов, описанных систематиками (по: May R.M. How Many Species are there on Earth? // Science. 1988. Vol. 241. P. 1441–1443)

Беспозвоночные		Позвоночные	
Protozoa	260 000	Pisces	19 000
Porifera	10 000	Amphibia	2 800
Coelenterata	10 000	Reptilia	6 000
Echinodermata	6 000	Aves	9 000
Nematoda	1 000 000 (?)	<i>Mammalia:</i>	4 500
Annelida	15 000	Monotremata	3
Brachiopoda	350	Marsupialia	266
Bryozoa	4 000	Insectivora	345
Entoproctra	150	Dermoptera	2
Mollusca	100 000	Chiroptera	951
Crustacea	39 000	Primates	181
Arachnida	63 000	Edentata	29
<i>Insecta:</i>	1 000 000 (?)	Pholidota	7
Coleoptera	300 000	Lagomorpha	58
Diptera	85 000	Rodentia	1 702
Lepidoptera	110 000	Cetacea	76
Hymenoptera	100 000	Carnivora	231
Hemiptera	40 000	Tubulidentata	1
		Proboscidea	2
		Hyracoidea	11
		Sirenia	4
		Perissodactyla	16
		Artiodactyla	187
		Pinnipedia	33

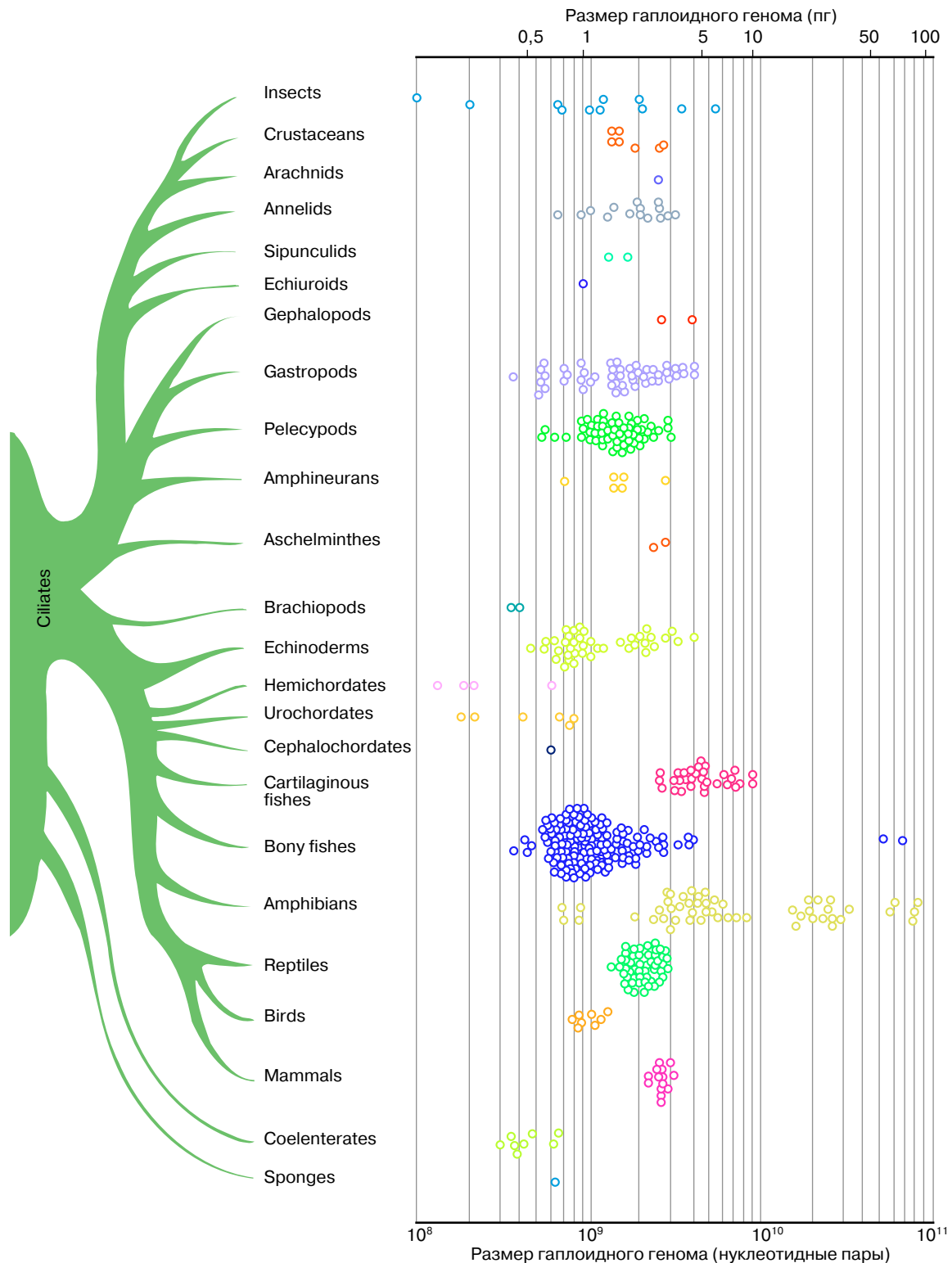


Рис. 6. Изменчивость размеров генома у различных таксономических групп животных (по: *Britten R., Davidson E.* Repetitive and Non-repetitive DNA Sequences and a Speculation on the Origin of Evolutionary Novelty // *Quart. Rev. Biol.* 1971. Vol. 46. P. 111–138). За годы, прошедшие после публикации этой важной работы, получены новые данные о размерах генома многих десятков видов, полностью подтверждающие обнаруженные закономерности

И тем не менее реальность биологического вида как особого уровня организации жизни сомнения у ученых не вызывает. Что же касается нашей практической деятельности, то она всецело строится на признании существования в природе многообразных и генетически стабильных видовых форм жизни. На этом бесспорном основании зиждутся все достижения человечества в области медицины, здравоохранения, сельского, лесного, охотничьего и рыбного хозяйства. Более того, без обитания на Земле множества разнообразных биологических видов, имеющих не только хозяйственную, но и, по-видимому, до сих пор до конца неосознанную экологическую и эстетическую ценность, само существование человечества стало бы просто невозможным. Этот вывод приобретает особое звучание в наши дни, когда антропогенное воздействие на живую природу достигло небывалого размаха. Дегра-ция среды обитания, нерациональное использование биологических ресурсов, насыщение биосферы мутагенами, бурное развитие сельского хозяйства и другие типы человеческой активности приближают нас к экологической катастрофе. Биосфера в настоящее время деградирует, и средний темп вымирания видов превышает все, что известно на этот счет из палеонтологической летописи. За какие-нибудь последние 100 лет человеческая деятельность привела к тому, что исчезновение угрожает или уже осуществилось для более чем 25 тыс. видов животных и 15 тыс. видов растений. По недавним оценкам известных специалистов, к 2010–2015 годам с лица Земли может исчезнуть до 15–20% населяющих ее видов.

В этой связи проблема сохранения видового разнообразия жизни становится поистине глобальной. С учетом современного состояния наших знаний ее решение возможно лишь на пути создания единой стратегии охраны природы и рационального использования природных ресурсов. В теоретическом плане в ближайшие годы следует ожидать значительного сближения взглядов типологов и популяционистов на ключевые аспекты проблемы вида и видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Воронцов Н.Н.* Теория эволюции: Истоки, постулаты и проблемы. М.: Знание, 1984. 64 с. (Биология; № 7).
2. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
3. *Майр Э.* Систематика и происхождение видов. М.: ИЛ, 1947. 334 с.
4. *Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
5. *Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.
6. *Боркин Л.Я., Даревский И.С.* Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 4. С. 485–506.
7. *Фогель Ф., Мотульски А.* Генетика человека: В 3 т. М.: Мир, 1990. Т. 3. 366 с.
8. *Кайданов Л.З.* Генетика популяций. М.: Высш. шк., 1996. 320 с.
9. *Татаринов Л.П.* Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с.
10. *Korochkin L.* Hopeful Monsters and Jumping Genes // *Evol. Biol.* 1993. Vol. 7. P. 153–172.
11. *Стегний В.Н.* Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Новосиб. ун-т, 1993. 110 с.

* * *

Юрий Петрович Алтухов, доктор биологических наук, член-корреспондент Российской Академии наук, директор Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, профессор Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Автор трех монографий и 250 статей, опубликованных в российских и международных журналах. Лауреат Государственной премии Российской Федерации, премии им. И.И. Шмальгаузена РАН. Основатель отечественной школы биохимической популяционной генетики.