

УДК 574 : 001.4

ПОПУЛЯЦИЯ, ВИД, ДЕМ И ДЕМОГЕНЕЗ

В. А. КРАСИЛОВ

*Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра АН СССР,
Владивосток*

Популяциями называют неравноценные в эволюционном плане группировки организмов, которые могут быть более точно описаны с помощью демовой номенклатуры. Неоднозначность понятия вид связана с различной ролью, которую оно играет в систематике, популяционной генетике и генетической экологии, с противоречиями между различными школами систематиков и разнообразием путей демогенеза, которых насчитывается по меньшей мере пять: симпатрический на основе экологической дифференциации, аллопатрический, по принципу основателя, краевой (с участием гомоселекции и структурной гомозиготизации при сохранении аллельного полиморфизма) и сальтационный. Одни из них ведут к адаптивной радиации, другие — к однонаправленному развитию или переходу в новую адаптивную зону.

Проблеме популяции и вида посвящена уже практически необозримая литература. Предлагая вниманию читателя еще одну работу на эту тему, автор исходит из того, что развитие эволюционной биологии требует периодической ревизии основных концепций.

ПОПУЛЯЦИЯ И ДЕМ

Обстоятельный анализ представлений о популяции содержится в недавно опубликованной работе Ионкерса (Jonckers, 1973). После длительного периода неформализованного употребления, близкого к этимологическому значению термина («народ», «население»), он был введен Иоганнсеном в популяционную генетику для обозначения сочетания генотипически различных организмов одного вида или расы. Уточненные определения были предложены Добжанским (репродуктивное сообщество с общим генофондом), Майром (группа гетеросексуальных организмов, в которой все скрещивания равновероятны) и другими авторами. Принадлежность одному таксономическому виду, территориальное и временное единство, фенетическая и генетическая гомогенность, общий генофонд и (для элементарных, или менделевских популяций) панмиксия в явной или неявной форме входят в большинство определений. В образовании естественных группировок животных принимают участие такие факторы, как пространственная дифференциация биотопов, энергетические ресурсы, спаривание, территориальность, социальное поведение и др. Соотношение этих факторов в каждом случае оказывается различным (Svendsen, 1974). Этим объясняется разнокачественность группировок, именуемых популяциями, и расплывчатость самого термина. В традиционных представлениях о популяции не учитываются такие системы скрещивания, как довольно обычное у растений сочетание однодомных и двудомных, гермафродитных и раздельнополых особей, гиногенез и андрогенез, участие в репродукции вида особей других таксономических видов (например, у тропических рыб *Poeciliopsis*: Cimino, 1972). Давно известно, что идеальный панмиксис существует скорее в теоретических моделях, чем в природных популяциях; в последнее время

была выявлена сложная структура многих популяций и оценена степень изоляции таких структурных элементов, как локальные стада лососей (Коновалов, 1974), субпопуляций дроздофилл с «эндемичными» хромосомными перестройками (Ayala et al., 1974) или демы амбарных мышей (Selander, 1970). Между этими демами, состоящими обычно из десяти особей, существует лишь ограниченный обмен самками. Здесь имеются междемовые отличия в энзимном полиморфизме. Любопытно, что вне построек жесткая демовая структура распадается (Myers, 1974). Это лишней раз демонстрирует зависимость структуры популяции от экологической ситуации, что подчеркнуто в работах М. С. Гилярова (1959), который определял популяцию как совокупность особей, входящих в определенный биоценоз, Н. П. Наумова (1963), А. А. Корчагина (1964), Т. А. Работнова (1968) и других авторов. Логично постулировать совпадение пространственных и временных границ популяций с соответствующими границами биогеоценозов. Однако такому решению вопроса о границах препятствует индивидуализм популяций (Gleason, 1926), их относительная независимость от структуры сообществ, в которые они входят. Проблема индивидуализма уже давно (и без заметного успеха) обсуждается в геоботанической литературе. Из немногих известных мне зоологических примеров приведу работы по популяционной экологии иксодовых клещей (Коренберг, 1974). В их распределении обнаружена мозаичность, которая, по одним авторам, полностью совпадает с мозаикой растительных микроассоциаций или ландшафтных флише, а по другим — не имеет с нею ничего общего. Одной из причин разногласий может быть несовершенство геоботанических классификаций, которые принимались в готовом виде, без критического анализа. Здесь обнаруживаются трудности комплексного биогеоэкологического и популяционно-генетического подхода, который не может ограничиваться механическим соединением данных, полученных различными специалистами.

Таким образом, вопрос о границах популяции остается открытым, и кажется целесообразным сохранить этот термин для обозначения группировок с более или менее произвольно выбранными территориальными границами (например, московская популяция). Разнокачественность естественных группировок может быть выявлена с помощью демовой терминологии (Gilmour, 1940; Jonkers, 1973). В соответствии с первоначальным замыслом, «дем» — это составная часть словообразований (гамодем, палеодем и т. д.), передающих основные особенности природных группировок или пути их формирования (демогенеза).

ДЕМОГЕНЕЗ

Многие исследователи пришли к выводу, что формообразовательные процессы разнообразны (Агаев, 1968). Райт (Wright, 1931) предложил две модели — дистанционную и островную. В первом случае ограничение скрещивания накладывается расстоянием между группировками, во втором — физическими барьерами. Эти модели охватывают практически все возможные варианты демогенеза, которые в то же время различаются по той роли, которую играет в них естественный отбор. Можно постулировать ситуации, в которых естественный отбор 1) способствует выработке изолирующих механизмов у локальных экологических группировок, 2) ведет к дивергенции по признакам, не связанным непосредственно с репродуктивной изоляцией (у аллопатрических группировок), 3) закрепляет генетические отличия, возникшие в результате утраты части исходного генофонда (у основателей новых группировок), 4) сокращает полиморфизм в связи с приспособлением к условиям стресса (у краевых группировок), 5) стабилизирует новые формы, возникшие первоначально без участия отбора (неотенически или гибридогенно). В связи с этим

представляется целесообразным различать следующие формообразовательные процессы.

1. Формообразование на основе экологической дифференциации с участием дизруптивного отбора. В генетических исследованиях долгое время недооценивалась экологическая дифференциация. Так, изменение частот генотипов у улиток *Сереа* сначала объясняли дрейфом генов. Затем была обнаружена визуальная селекция (выборочная элиминация наиболее заметных фенотипов), которой воздали должное все учебники по эволюционизму и генетике. И лишь недавно выяснилось, что частоты генотипов в большей степени зависят от температуры и влажности, чем от визуальной селекции (Arnold, 1969). В горах Югославии, где резкие микроклиматические различия обусловлены скоплением холодного воздуха во впадинах рельефа, частоты темно- и светлоокрашенных форм *Сереа vindobonensis* обнаруживают отчетливую корреляцию с температурой, что объясняется различным альбедо раковин (J. S. Jones, 1973). У *S. hortensis* в долинах Сомерсета установлены изменения частот генотипов в зависимости от высоты над уровнем моря (и соответственно температуры). На эту изменчивость, носящую мозаичный характер, накладывается клинальная изменчивость, связанная с градиентом влажности, возрастающей с приближением к морю (Vantock, Noble, 1973). Наконец, у более широко распространенной *S. nemoralis* был обнаружен так называемый географический эффект: различные экотипы одной области более сходны между собой по частотам аллелей, чем с соответствующими экотипами другой области. Были предложены различные объяснения: дрейф генов, принцип основателя и т. д. Однако отчетливая корреляция частот ряда аллелей со средней температурой лета (J. S. Jones, 1973) показывает, что и здесь мы имеем клину, наложенную на мозаику. Хорошие примеры сочетания мозаичной и клинальной изменчивости получены при экогенетическом изучении воров (Johnston, 1973), лягушек *Acris* (Nevo, 1973) и др. По-видимому, такая структура встречается очень часто. Покровительствуя генотипам, адаптированным к пятну мозаики или к одному из концов клины, дизруптивный отбор усиливает этологические различия, сопутствующие экологической дифференцировке. Примером быстрого роста эффективности этологической изоляции могут служить два симпатрических вида *Vibor americanus* и *V. woodhausii*, естественные популяции которых в 1941 г. содержали около 9,4% гибридов, а в 1972 г. — ни одного (J. M. Jones, 1973). У растений аналогичную роль играет специализация по опылителям разных видов или разных каст одного вида (например, у симпатрических *Pedicularis* с перекрывающимися сроками цветения рано цветущие нектароносные виды опыляются пчелиными матками, собирающими нектар для основания колоний, а поздно цветущие — рабочими пчелами, собирающими пыльцу; Масюг, 1973).

Работы по полиморфизму и дизруптивному отбору выявили значение симпатрического формообразования (Mather, 1955; Оленов, 1959; Milliscent, Thoday, 1960; Креславский, Соломатин, 1973, и др.), которое однако, до последнего времени отрицалось авторами, считавшими разделение потока генов необходимой предпосылкой дивергенции (Wallace, 1968; Мауг, 1970). Ситуация изменилась благодаря изучению инверсионного полиморфизма. Эволюционная роль инверсионного полиморфизма состоит главным образом в ограничении рекомбинаций у структурных гетерозигот, что ведет к независимому накоплению у них различных мутаций. На этой основе естественный отбор формирует адаптивные генетические комплексы, ассоциирующие с каждым из инверсионных типов (Dobzhansky, 1972). Хотя частота рекомбинаций в инвертированных участках нередко оказывается выше ожидаемой (Chovnick, 1973), есть основания полагать, что в супергенах консервируются как летальные и снижающие плодовитость аллели (Watanabe, Watanabe, 1973;

Oshima, Watanabe, 1973), так и мутации, создающие новые эволюционные потенции. Формообразовательное значение хромосомных перестроек убедительно продемонстрировано на дрозофиле, где большинство видов-двойников различаются по двум и более инверсиям, тогда как у морфогенетически дискретных видов, например *D. Willistoni* и *D. pseudoobscura*, принадлежащих одному подроду, гомологичные хромосомы настолько изменены инверсиями, что их почти невозможно распознать (Dobzhansky, 1972). На ранних этапах эволюции, вероятно, возникали сложные комплексы, инверсионных типов, из которых в дальнейшем сохранялись лишь немногие, давая начало изолированным мономорфным группировкам (Vicudo, 1973b).

Закономерности, выявленные на дрозофиле, нельзя механически переносить на другие группы организмов, так как у дрозофилы существуют специфические различия между полами в отношении рекомбинационной изменчивости. Тем не менее цитогенетический и хорологический анализ многих групп насекомых и позвоночных показывает, что в основе формообразования лежит экологическая дифференциация плюс хромосомные перестройки (Воронцов, и др., 1972; White, 1964; Wharman et al., 1969). Оказавшись более конкурентоспособными в определенных стациях, новые хромосомные расы вытесняют исходную форму. Сохраняющаяся в течение некоторого времени частичная симпатрия (как у видов-двойников обыкновенной полевки, один из которых населяет лесные, а другой — преимущественно степные стаии, хотя встречается и в лесу; Малыгин, 1974) постепенно переходит в парапатрию (Woodruff, 1973). Эта разновидность симпатрического формообразования, приводящая к образованию комплекса близких форм с непосредственно контактирующими, но не перекрывающимися ареалами, была названа стасипатрической (White, 1964).

Можно заключить, что симпатрическая диверсификация с участием хромосомных перестроек — важнейший способ формообразования у организмов с прерывистым распространением, ограниченной подвижностью и высоким репродуктивным потенциалом. В противоположность им подвижные организмы со сплошными, мало дифференцированными ареалами, поздним половым созреванием и небольшим потомством, например китообразные и ластоногие (Arnason, 1972; Анбиндер, 1971), характеризуются стабильностью кариотипа и преимущественно аллопатрическим формообразованием.

2. Аллопатрическое формообразование заключается в независимом накоплении мутаций у дивергирующих группировок и в этом отношении подобно описанному выше способу образования адаптивных генных сочетаний на основе хромосомного полиморфизма; однако разделение потока генов осуществляется географическими барьерами, без участия дизруптивного отбора. Ранее этот способ считали если не единственным, то во всяком случае основным (может быть, потому, что классические исследования по формообразованию были выполнены на островах), хотя дизъюнкция ареалов — явление относительно редкое (можно насчитать тысячи случаев дизъюнкции или географического विकариата, что все равно составит скромную цифру по сравнению с миллионами дискретных форм). К тому же репродуктивная изоляция между аллопатрическими популяциями возникает гораздо медленнее, чем между симпатрическими. Лишь на островах, в оазисах и лесных рефугиумах, разделенных ледниками, тундрой или корридорами саванны и периодически воссоединяющихся при амелиорации климата, физические барьеры играют заметную роль.

3. Формообразование по «принципу основателя», т. е. в результате колонизации изолированного биотопа немногими особями. Этот вариант отличается от предыдущего тем, что генетические особенности новой группировки, как полагают, предопределены геноти-

пом основателей, несущих часть исходного генофонда. Замечено, что островные популяции обычно сильно отличаются от континентальных. В некоторых случаях это объясняется сохранением на островах реликтовых форм (например, у растений по данным палеоботаники; Axelrod, 1960). Островные популяции дрозофил нередко сходны между собой и отличаются от континентальных такими особенностями хромосомного полиморфизма, которые цитогенетики считают примитивными (Prevosti et al., 1975). Сохранение на разных островах одних и тех же инверсионных типов, редких на континенте, показывает, что ни дрейф, ни принцип основателя не играли здесь существенной роли, так как маловероятно, чтобы основатели, представляющие случайную выборку из полиморфной континентальной популяции, во всех случаях оказались носителями одной и той же редкой последовательности. Возможно, что принцип основателя играл большую роль в диверсификации гавайских дрозофил (Carson, 1970, и др.). Однако и здесь на островах, имеющих различный геологический возраст, встречаются гомосеквентные (с одинаковой последовательностью генов) популяции. Еще более примечателен описанный Карсоном (Carson, 1969) параллелизм инверсионного полиморфизма у двойниковых гавайских видов.

Обстоятельное изучение междемических различий в аллозимном полиморфизме, которые обычно приписывают дрейфу, в большинстве случаев обнаруживает влияние отбора (Myers, 1974). Принцип основателя выдвигает обеднение генофонда в качестве основной предпосылки формообразования. В то же время у островных популяций не наблюдается заметного сокращения аллельного полиморфизма (Ayala et al., 1971; Sauga, Halkka et al., 1973, и др.). Одно из возможных объяснений заключается в регенерации исходного полиморфизма в результате гомологичного мутирования. Не исключено также, что даже небольшого притока иммигрантов достаточно для восстановления первоначально утраченных аллелей (Soulé, 1973). С этой же проблемой мы столкнемся при рассмотрении следующего способа формообразования.

4. **Формообразование в краевых популяциях.** Кажется бы, к краевым популяциям более всего подходит дистанционная модель Райта (см. выше) в сочетании с принципом основателя. Однако в понятие краевой популяции вкладывается экологический смысл: это популяция, находящаяся в условиях стресса. Если распространение вида ограничивается главным образом его толерантностью и напряженность факторов среды возрастает к периферии ареала, то периферийные популяции являются экологически краевыми. В других случаях популяции, находящиеся на краю географического ареала, могут не быть краевыми экологически. Краевыми можно считать небольшие выборки из исходной популяции, сохранившиеся после катастрофической элиминации или помещенные экспериментатором в необычные условия. В таком понимании краевые популяции играют важнейшую роль в эволюции, так как в них происходит изменение адаптивной нормы. Основные отличия краевых популяций от центральных заключаются в относительно небольшой плотности, ограничении потока генов и преобладании направленного отбора над стабилизирующим. Теоретически действие этих факторов должно привести к дрейфу генов, «генетической революции», связанной с обеднением генофонда (Maug, 1954), ограничению изменчивости. Ограничение морфологической изменчивости в краевых популяциях продемонстрировано на многих организмах (Майр, 1968). У видов-двойников *Aspis* с четырьмя морфами — серой, красной, зеленой и красно-зеленой — на периферии остается лишь одна серая, наиболее устойчивая к условиям недостаточного увлажнения. Аналогично сокращается хромосомный и белковый полиморфизм (Nevo, 1973). Детальные исследования, проведенные на различных видах дрозофил, выявили центробежное сокращение инверсионного полиморфизма (Dobzhansky, Ayala, 1973; Sperlich,

Feuerbach, 1966; Saura, Lakovaaga et al., 1973, и др.). Кариологический мономорфизм характерен также для краевых популяций позвоночных животных и человека (например, для изолированных популяций эвенков Средней Сибири, обитающих в экстремальных условиях; Таусик и др., 1974). Предложены различные объяснения этого феномена. Согласно гипотезе Людвиг (Ludwig, 1950), высокий инверсионный полиморфизм способствует адаптации к разнообразным условиям, характерным для центральных частей ареалов, тогда как сокращение биотопического разнообразия влечет за собой сокращение полиморфизма. Альтернативная гипотеза связывает мономорфизм краевых популяций с их молодостью (Soulé, 1973). Она согласуется с известным положением Н. И. Вавилова о наибольшем генетическом разнообразии в центрах происхождения. Карсон (Carson, 1958), выдвинувший гипотезу гомоселекции, полагает, что в оптимальных условиях (в центре ареала) структурные гетерозиготы получают преимущество благодаря гетерозису, тогда как в краевых популяциях направленный отбор покровительствует определенным последовательностям генов, вычлняя преадаптированные гомозиготы. Гомоселекция способствует увеличению частоты рекомбинаций и образованию новых, более ценных в краевых условиях сочетаний. Близкую гипотезу развивает Суле (Soulé, 1973). По его представлениям, быстрое приспособление к аномальным условиям осуществляется не за счет мутаций структурных генов, а главным образом благодаря незначительному изменению действия регуляторных генов при их перегруппировках. Следовательно, отбор экспериментирует главным образом с генными последовательностями, покровительствуя тем из них, которые дают оптимальный в данных условиях фенотип. Гипотеза Суле позволяет подойти к объяснению противоречия между данными по инверсионному и аллозимному полиморфизму. В ряде случаев наблюдается сокращение аллозимного полиморфизма в краевых популяциях, но оно далеко не всегда так отчетливо, как в случае хромосомного полиморфизма (Tigersstedt, 1973). Меньшие междемовые различия в аллозимном полиморфизме, чем в инверсионном, объясняются более эффективным отбором по супергенам, а также необратимостью инверсий в отличие от генных мутаций (Prevosti et al., 1975).

Особого внимания заслуживает отмеченная Н. И. Вавиловым (1930) концентрация рецессивных признаков в периферических популяциях. Возможно, что она связана с гомозиготизацией и выявлением скрытой изменчивости. Но существует и другое объяснение: периферические изоляты стабилизируются на относительно примитивном уровне, тогда как центральные популяции служат ареной прогрессивных изменений. Последний вариант называют центробежным отбором (Brown, 1957). Хотя эти механизмы противоположны друг другу (первый предполагает основные эволюционные изменения на периферии, а второй — в центре), оба они, вероятно, действуют в конкретных ситуациях. Так, периферическое формообразование в горных популяциях оленьего хомячка *Peromyscus* связывают с центробежным отбором (Bowers et al., 1973).

Близкие виды *Drosophila* обычно не имеют общих инверсий, что указывает на их происхождение от хромосомных изолятов (Ayala et al., 1970; Vock, 1971, и др.). Последние чаще всего формируются на периферии ареала в условиях стресса. Аналогичная ситуация возникает в центральных популяциях при резком изменении условий, когда выживает лишь небольшое число преадаптированных особей. Такое превращение исходной популяции в краевую названо катастрофическим отбором и лучше всего изучено на *Clarkia*, растущей в полупустыне с жестокими сезонными засухами (Lewis, 1961; Bartholomew et al., 1973). Во время засух размеры популяций резко сокращаются, выживает одно или немногие растения, причем отбор покровительствует наиболее устойчивым генотипам, которые затем дают начало новым популяциям

по принципу основателя. Если у основателей возникает хромосомная перестройка, то новая популяция оказывается изолированной от исходной. Она к тому же обладает повышенной засухоустойчивостью, что позволяет ей проникнуть в более аридные биотопы. Таким образом происходит наступление на пустыню, и дочерние формы существуют в более аридных условиях, чем их предки. Филогенез здесь приобретает однонаправленный (ортогенетический) характер и осуществляется путем мелких последовательных сдвигов. Принципиально иной путь эволюционного развития открывается формообразовательными процессами, которые можно назвать сальтационными.

5. Сальтационное формирование приблизительно соответствует макроквантовому видообразованию М. Г. Агаева (1968) и включает педогенез и гибридизацию. Известно, что Ч. Дарвин, А. Н. Северцов, Гарстанг, де Бир и ряд других авторов придавали исключительное значение неотении как основе мегаэволюционных преобразований. Неотеническое происхождение предполагается для мохообразных, цветковых в целом и однодольных в частности (Takhtajan, 1972), среди животных для сифонофор, гребневиков, копепод, насекомых, позвоночных в целом, двоякодышащих рыб, хвостатых амфибий, нелетающих птиц, однопроходных и др. (de Beer, 1940; Hardy, 1954). Одним из важнейших биологических факторов эволюции человека была фетализация (Hallowell, 1960). Теоретически неотения открывает возможности деспециализации, использования мультипотенциальности ранних стадий онтогенеза для морфологических преобразований и перехода в новую адаптивную зону с помощью ценогенетических адаптаций. В этой связи большой интерес представляет предпринятое недавно Уилбуром и Коллинсом (Wilbur, Collins, 1973) исследование экологических аспектов метаморфоза амфибий. В неустойчивой среде наблюдается значительно большая изменчивость размеров во время метаморфоза, чем в устойчивой. Неотения у амблостомы развивается в условиях водоемов, окруженных негостеприимной сушей, например в пустыне. Личинки остаются в воде, достигая размеров, при которых теряется чувствительность к тиреоидному гормону, вызывающему метаморфоз. Эти данные помогают понять причину широкого распространения неотении при аридизации климата, например у пермских амфибий типа *Dvinosaurus*.

Неотения — крайний случай нарушения аллометрических соотношений в онтогенезе. Менее очевидные изменения регуляторных механизмов также, вероятно, носят скачкообразный характер. Близкие морфологически и по аллозимным спектрам виды в ряде случаев резко различаются размерами геномов за счет амплификации повторяющихся последовательностей или их делеции. Такие скачкообразные сдвиги, по-видимому, предшествуют дивергенции структурных генов.

Роль гибридизации и геномных мутаций в эволюции растений очевидна. Полагают, что древесные цветковые с гаплоидным числом хромосом более 11 — полиплоидны. Таких в тропических флорах до 70% (Вава, 1973). Среди травянистых растений полиплоидов еще больше: многие доминирующие семейства здесь целиком перешли на полиплоидный уровень. Амфибии, лососевые рыбы и пчелы (около 65% полиплоидных видов по Kerr, Silveira, 1972) убедительно демонстрируют роль полиплоидии в животном мире. Эволюционное значение полиплоидии состоит в увеличении общей устойчивости генетической системы, способствующей экологической экспансии, сохранению морфологически мало специализированных форм и адаптации к пограничным условиям, т. е. возникновению биологических систем, совмещающих различные органы с аналогичными функциями и способных к переходу из одной среды в другую. Об этом косвенно свидетельствуют исключительно высокие цифры, характеризующие количество ДНК у двоякодышащих рыб и амфибий. Аллополиплоидия важна как средство объединения

различных геномов и возникновения новых генных сочетаний. Среди цветковых растений по новейшей сводке насчитывается 23 675 межвидовых и межродовых гибридов (Knobloch, 1972). Некоторые авторы считают гибридизацию ответственной за возникновение высших таксонов (например, цветковых растений; Попов, 1954). Недооценка сальтационного формообразования связана с широко распространенным мнением, что фетализация, геномные мутации и гибридизация нарушают хорошо интегрированные генетические системы и дают формы с пониженной жизнеспособностью и (или) конкурентоспособностью. Это мнение вполне справедливо для статичных ситуаций, чаще встречающихся в упрощенных построениях эволюционистов, чем в природе. Периодические изменения среды, фиксированные геологической летописью, создают ситуации, при которых «сальтанты» оказываются более жизнеспособными или обретают новую экологическую нишу. Поэтому на определенных геологических рубежах мы видим взрывы формообразования. Микроэволюция здесь переходит в мегаэволюцию.

В эволюционном плане различные способы формообразования не равноценны: первый ведет к адаптивной радиации, второй и третий — к увеличению морфологического разнообразия без предшествующей экологической дифференциации, четвертый — к однонаправленному развитию, пятый — к мегаэволюционным сдвигам. Им соответствуют различные изменения генетической системы. Репродуктивная изоляция возникает с различной скоростью и полнотой, на основе различных изолирующих механизмов. В каждом случае преобладает та или иная форма естественного отбора. Хотя предложенная выше классификация во многом условна (как и другие аналогичные классификации; Агаев, 1968; Dobzhansky, 1972), необходимость дифференцированного подхода к формообразовательным процессам и их продуктам не вызывает сомнений.

ВИД

Более ста лет назад Ч. Дарвин призывал покончить с затянувшейся дискуссией о виде, которая, однако, длится и по сей день. Вероятно, есть целый ряд обстоятельств, которые делают проблему вида практически неразрешимой. Вот некоторые из них.

1. «Вид» разделил судьбу многих долгоживущих понятий, смысл которых с течением времени неоднократно изменялся. Даже такие гораздо позднее появившиеся понятия, как ген и мутация, теперь уже трудно точно определить, так как, перейдя из классической генетики в молекулярную, они изменили свое первоначальное значение.

2. Многие авторы (в том числе Майр, 1971; Dobzhansky, 1972) видят существенные различия между видом систематика и видом как биологическое явление. По словам Добжанского, «многих недоразумений удастся избежать, если дуализм концепции вида будет полностью осознан» (Dobzhansky, 1972, стр. 664). Раздельнополые организмы распознают потенциальных брачных партнеров по определенным признакам. Если систематик руководствуется теми же признаками, то выделенные им виды действительно отвечают естественным репродуктивным свойствам. Однако из-за несовпадения «точек зрения» систематика и классифицируемых объектов такое соответствие превращается в практически недостижимый идеал, не говоря уже о необходимости классифицировать агамные и гермафродитные организмы. Далее, трудно преодолеть противоречие между жесткой дискретностью статичной классификационной системы и подвижностью границ эволюционирующих биологических систем. Нередко считают, что плавные переходы между видами — это специфически палеонтологическая проблема, так как виды одного филума постепенно превращаются друг в друга. Мне, однако, не известно ни одного достоверного примера постепенного эволюционного перехода одного палеонтологического вида в другой. Что же касается

ныне живущих видов, то здесь действительно можно наблюдать различные степени дискретности, оправдывающие позицию и видообъединителей (ламперов), и видодробителей (сплиттеров).

3. Отношение систематики к проблеме вида во многом определяется его принадлежностью к одному из трех основных направлений современной систематики — фенетическому, филогенетическому или эволюционному. Напомню, что сторонники фенетической школы строят классификацию по невзвешенным или взвешенным только в отношении информационной ценности признакам. Филогенетическая школа Хеннига считает идеалом системы родословное древо и ориентируется на хронологическую последовательность ветвлений, отраженную соотношением филогенетически взвешенных плезиоморфных и апоморфных признаков. Эволюционная школа Симпсона—Майра придает основное значение не столько последовательности ветвления, сколько скорости дивергенции, от которой зависит генетическая дистанция между группами. В соответствии с этими установками фенетики считают видом гомогенную группировку, которая может служить основной операционной единицей классификации. Фенетическая гомогенность нередко служит доказательством генетической общности. Большинство систематиков отвергают конвергенцию на видовом уровне, хотя, например, виды древесных лягушек, заведомо принадлежащих к различным эволюционным линиям (они независимо возникли в старом и новом свете) даже опытному систематику не всегда удается разграничить (Махон, Wilson, 1974). Филогенетическая школа считает основным критерием вида репродуктивную изоляцию. В то же время показано, что генетические дистанции (по числу электрофоретически выявленных мутаций на 100 локусов) между подвидами (нет репродуктивной изоляции) и между полувидами (неполная изоляция) практически одинаковы (Ayala, Tracey, 1973; Ayala et al., 1974). Иначе говоря, возникновение репродуктивной изоляции не связано с существенным изменением генетической системы (Dobzhansky, 1974; Avise, Smith, 1974). Исходя из этого, сторонники эволюционной школы отвергают репродуктивную изоляцию как основной критерий вида. Они считают ее одним из признаков вида, нередко весьма изменчивым (эффективность многих изолирующих механизмов зависит от экологической ситуации) и менее ценным для разграничения видов, чем кариологические и генетические дистанции (Vicudo, 1973a, b; Zougos, 1973, и др.).

4. Биологические группировки, называемые видами, неравноценны в силу их различного происхождения (см. предыдущий раздел).

Таким образом, неоднозначность термина «вид» не вызывает сомнений. Следует ли сохранить эту неоднозначность, примирившись с тем, что само понятие не поддается определению (Завадский, 1968)? Часть систематиков (Simpson, 1943; Ravin, 1963; Mayr, 1969; Dobzhansky, 1972) предлагают отделить таксономический вид (*taxospecies*) от биологического (*biospecies*). Необходимость разграничения диктуется хотя бы тем, что любой организм может одновременно входить в несколько биологических группировок, но по правилам номенклатуры не может быть членом сразу двух таксономических видов. В широко известных работах Лотси, Турессона, Штреземана, Ренша, Майра, Добжанского, Равина и других авторов предприняты попытки дальнейшей дифференциации биологических видов в соответствии со степенью их генетической общности (*genospecies*, *syngameon*, *coenospecies*, *Formenkreis*), степенью обособленности (*superspecies*, *semispecies*, *Rasenkreis*), происхождением (*ecospecies*, *neospecies* и др.). Отечественные авторы ответственны за термины *exconspecies* (Степанян, 1970) и *carospecies* (Тумаджанов, Беридзе, 1969). Некоторые термины довольно прочно вошли в литературу, но в целом они непопулярны из-за неоднозначного употребления и смысловых перекрытий. Для упорядочения номенклатуры

следует, очевидно, ограничить применение термина «вид» систематикой, используя для обозначения биологических группировок исключительно демовую терминологию. Так, совокупность организмов с общим генофондом именуют гамодемом, территориальную группировку — топодемом, панмиктическую — пангамодемом, ископаемую — палеодемом (Gilmour, 1940; Briggs, Walter, 1969; Jonkers, 1973). Понадобится еще ряд терминов для обозначения группировок апомиктических и автогамных организмов (аподем, автогамодем), морфологически сходных организмов (морфодем, близкий классическому виду систематика), экологических группировок (экодем, соответствующий экотипу Турессона), аллопатрических популяций (аллодем), популяций, сменяющих друг друга во времени (хронодем), краевых популяций (экстремодем), колониальных, образованных немногими основателями (неодем), изолятов, возникших в результате хромосомных перестроек (кариодем) или гибридизации (миксодем) и т. д. Демы одной категории можно группировать в гипердемы и делить на гемидемы.

Демовая терминология сделает биологический язык более кратким и выразительным без чрезмерного усложнения, так как смысл новых терминов общедоступен. Некоторые демы (эйдодемы) совпадают с видами систематика, но в целом пестрая и непрерывно меняющаяся мозаика разнообразных демов не может быть зафиксирована классификационной системой, и таксономическая процедура видообразования не может быть отождествлена с демогенезом*.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаев М. Г. 1968. Ботан. ж., 53, № 1, 23—30.
 Анбиндер Е. М. 1971. Цитология, 13, № 3, 341—347.
 Вавилов Н. И. 1930. Линнеевский вид как система. Докл. V Междунар. ботан. конгр., Кембридж. 2-е изд. 1967, Л., «Наука», 60—84.
 Воронцов Н. Н., Коробицына К. В., Надлер Ч. Ф., Хоффман Р., Сапожников Г. Н., Горелов Ю. К., 1972. Зоол. ж., 51, 1109—1122.
 Гилларов М. С. 1959. Успехи соврем. биол., 48, № 3, 267—278.
 Заводский К. М. 1968. Вид и видообразование, Л., «Наука», 1—404.
 Коновалов С. М. 1974. Ж. общ. биол., 35, № 6, 819—838.
 Коренберг Э. И. 1974. Зоол. ж., 53, № 2, 165—178.
 Корчагин А. А. 1964. Полевая геоботаника, вып. 3, М., «Наука».
 Креславский А. Г., Соломатин В. М. 1973. Экология, 1, 87—90.
 Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1—597.— 1971. Принципы зоологической систематики. М., «Мир», 1—454.
 Малыгин В. М. 1974. Экология, № 1, 89—90.
 Наумов Н. П. 1963. Экология животных. М., «Наука».
 Оленов Ю. М. 1959. Успехи соврем. биол., 48, № 3, 329—342.
 Попов М. Г. 1954. Ботан. ж., 39, № 6, 867—881.
 Работнов Т. А. 1968. Бюл. МОИП. Отд. биол., 74, № 1, 141—149.
 Степанян Л. С. 1970. Зоол. ж., 49, № 5, 653—660.
 Таусик Н. Е., Таусик Т. Н., Гиндилис В. М., Рычков Ю. Г. 1974. Генетика, 10, № 2, 151—161.
 Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К. 1969. Ботан. ж., 54, № 11, 1647—1661.
 Arnason U. 1972. Hereditas, 70, 113—118.
 Arhold R. 1969. Evolution, 23, No. 3, 370—378.
 Avise J. C., Smith M. H. 1974. Amer. Naturalist, 108, No. 962, 458—472.
 Axelrod D. I. 1960. In: S. Tax (ed.) Evolution after Darwin, I, Univ. Chicago Press, 227—305.
 Ayala F. J., Mourao C. A., Perez-Salas S., Richmond R., Dobzhansky Th. 1970. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 67, 225—232.
 Ayala F. J., Powell I. R., Dobzhansky Th. 1971. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 68, 2480—2483.
 Ayala F. J., Tracey M. L. 1973. Heredity, 64, No 3, 120—124.
 Ayala F. J., Tracey M. L., Barr L. G., McDonald J. F., Perez-Salas S. 1974. Genetics, 77, No. 2, 343—384.
 Bantock C. R., Noble K. 1973. Zool. J. Linn. Soc., 53, 237—252.
 Bartholomew B., Eaton L. C., Raven P. H. 1973. Evolution, 27, 505—577.
 Bawa K. S. 1973. J. Arnold Arbor., 54, 422—434.

* Пока настоящая статья находилась на рецензировании, были опубликованы работы Sokal (1974), Scudder (1974), близкие по ряду положений.

- Bicudo H. E. M. C. de. 1973a. *Genetica*, 44, 313—329.—1973b. *Genética*, 44, 520—552.
- Bock J. R. 1971. *Chromosoma*, 34, 206—209.
- Bowers J. H., Baker R. J., Smith M. H. 1973. *Evolution*, 27, No. 3, 377—386.
- Briggs D., Walter M. 1969. *Plant variation and evolution*. London, Weidenfeld and Nicolson, 256 p.
- Brown W. L. Jr. 1957. *Quart. Rev. Biol.*, 32, 247—277.
- Carson H. L. 1958. In: *Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol.*, 23, 291—305.—1969. *Amer. Naturalist*, 103, No 932, 323—329.—1970. *Science*, 168, 1414.
- Chovnick A. 1973. *Genetics*, 75, 123—131.
- Cimino M. C. 1972. *Evolution*, 26, 294—306.
- De Beer G. R. 1940. *Embryos and ancestors*. Oxford Univ. Press.
- Dobzhansky Th. 1972. *Science*, 177, 664—669.—1974. *Hereditas*, 77, 81—88.
- Dobzhansky Th., Ayala F. J. 1973. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 70, 680—683.
- Gilmour J. S. L. 1940. In: J. Huxley (ed.) *New systematics*. Oxford.
- Gleason H. A. 1926. *Amer. Midl. Natur.*, 21, 92—110.
- Hallowell A. I. 1960. In: *Evolution after Darwin*. S. Tax; ed.), 2. *The Evolution of Man*. Univ. Chicago Press, 309—371.
- Hardy O. C. 1954. In: J. Huxley et al. (eds.), *Evolution as a process*, London, 123—142.
- Johnston R. F. 1973. *Syst. Zool.*, 22, 219—229.
- Jones J. M. 1973. *Evolution*, 27, 435—438.
- Jones J. S. 1973. *Science*, 182, 546—552.
- Jonkers L. H. M. 1973. *Acta biotheor.*, 22, 78—108.
- Kerr W. E., Viana da Silveira Z. 1972. *Evolution*, 26, 197—202.
- Knobloch I. W. 1972. *Taxon*, 21, 97—103.
- Lewis H. 1961. *Amer. Naturalist*, 95, 155—168.
- Ludwig W. 1950. *Neue Ergeb. Probl. Zool.*, 516—537.
- Macior L. W. 1973. *Amer. J. Bot.*, 60, 863—871.
- Mather K. 1955. *Evolution*, 9, 52—61.
- Maxon L. R., Wilson A. C. 1974. *Science*, 185, 4145, 66—68.
- Millicent E., Thoday J. M. 1960. *Science*, 131, 1311—1312.
- Mayr E. 1954. In: *Evolution as a process*, London, 157—180.—1969. *Biol. J., Linn. Soc.*, 1, No 3, 311—320.—1970. *Population, species, and evolution*. Harvard Univ. Press. Cambridge, 1—453.
- Myers J. H. 1974. *Ecology*, 55, 747—759.
- Nevo E. 1973. *Evolution*, 23, 353—367.
- Oshima Ch., Watanabe T. K. 1973. *Genetics*, 74, 351—361.
- Preosti A., Ocana J., Alonso G. 1975. *Theor. and Applied. Genet.*, 45, 231—241.
- Ravin A. W. 1963. *Amer. Naturalist*, 97, 307—318.
- Saura A., Halkka O., Lokki J. 1973. *Genetica*, 44, 459—573.
- Saura A., Lakovaara S., Lokki J., Lankinen P. 1973. *Hereditas*, 75, 33—46.
- Scudder G. G. E. 1974. *Canad. J. Zool.*, 52, 1121—1134.
- Selander R. K. 1970. *Amer. Zool.*, 10, 53—56.
- Simpson G. G. 1943. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 44, No 2, 145—178.
- Sokal R. R. 1974. *Syst. Zool.*, 22, No 4, 360—374.
- Soulé M. 1973. In: *Annual Rev. of ecol. and syst.*, 4, Palo Alto, 165—187.
- Sperlich D., Feuerbach H. 1966. *Zeit. Vererbungsl.*, 95, 73—81.
- Svendsen G. E. 1974. *Ecology*, 55, 760—771.
- Takhtajan A. 1972. *Phytomorphology*, 22, 164—171.
- Tigerstedt P. M. A. 1973. *Hereditas*, 75, 47—60.
- Wahrman J., Goitein R., Nevo F. 1969. *Kromosomo*, 75, 2442—2443.
- Wallace B. 1968. *Topics in population genetics*. New York, 1—481.
- Watanabe T. K., Watanabe T. W. 1973. *Evolution*, 27, 468—475.
- White M. J. D. 1964. In: *Genetics today*, 391—397.
- Wilbur H. M., Collins J. P. 1973. *Science*, 182, 1305—1313.
- Woodruff D. S. 1973. *Syst. Zool.*, 22, 213—218.
- Wright S. 1931. *Genetics*, 16, 97—159.
- Zouros E. 1973. *Evolution* 27, 601—621.

Статья поступила в редакцию
1.VII.1974

POPULATION, SPECIES, DEME AND DEMOGENESE

V. A. KRASSILOV

Institute of Biology and Pedology, The Far-East Research Centre, Vladivostok

Summary

The term population embraces various groups of organisms of different evolutionary potentials. The deme nomenclature is recommended for adequate definition of these groups.