

ВАВИЛОВСКИЙ ВИД КАК СИСТЕМА

В. А. КРАСИЛОВ

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, г. Владивосток

Проблема вида всегда была одной из сложнейших, и в последние годы споры вокруг нее разгорелись с новой силой в связи с теорией прерывистого видообразования (прерывистого равновесия видов). Последнее слово в отношении таких понятий, как вид, стоящих на грани естествознания и философии, *изверное*, не будет сказано никогда или по крайней мере до тех пор, пока продолжается развитие естествознания и философии. Тем не менее многие поддавались соблазну решить проблему вида раз и *извсегда*, не обращая внимания на аналогичные попытки, не раз предпринимавшиеся в прошлом.

Плохо не то, что спорам о *виде не видно конца*, а то, что в этих спорах забывается уже *сделанное*, и вместо продвижения вперед получается топтание на месте. Например, в нескольких десятках статей о виде, опубликованных за последние 10—15 лет, почти нет упоминаний о Н. И. Вавилове, хотя его работу «Линнеевский вид как система», доложенную *V Международному ботаническому конгрессу* в Кембридже в 1930 г. и опубликованную в 1931 г., можно с полным правом отнести к *основополагающим* наряду с «Происхождением видов» Ч. Дарвина (1859 г.), «Генетикой и происхождением видов» Ф. Добжанского (1937 г.), «Систематикой и происхождением видов» Э. Майра (1942 г.). *Значительно* уступая этим последним по объему, она опирается на *несколько* не меньший фактический материал и опыт конкретных исследований и, что тоже отличает ее от множества заурядных публикаций о виде, рассматривает проблему целиком, во всех ее разнообразных аспектах, поднимает вопросы, вполне актуальные и сегодня. Предлагаемый вниманию читателя анализ работы Вавилова в контексте современных дискуссий о природе вида и видообразования имеет целью не только восстановить историческую справедливость в отношении научного наследия этого замечательного исследователя, но и способствовать реализации намеченной им программы изучения вида.

Определение вида

Цитируя определение В. Л. Комарова — морфологическая система, помноженная на географическую определенность,— Н. И. Вавилов затем развивает его, напоминая об относительности морфологических различий (приводит, в одних случаях достаточные для разграничения видов, в других сочетаются у одного вида), значения физиологической, экологической и репродуктивной обособленности, исторических факторов, и приводит к такой формулировке: «Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании — обособленная сложная подвижная морфо-физиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом» (цит. по: Вавилов, 1967. С. 79).

Вообще определения вида можно разделить на философские, выражающие сущность этого понятия, и операциональные, содержащие критерии его практического распознания в природе. Определение Вавилова, в котором не упоминаются ни степень морфологической обособленности, ни репродуктивная изоляция, несомненно, относится к первой категории и может быть признано одним из лучших в своем жанре. Оно включает три самых общих свойства вида: динамичность, системность, историчность.

Как автор нескольких определений вида (Красилов, 1977, 1986), я знаю по собственному опыту, насколько трудно дать формулировку, которая была бы достаточно общей, лаконичной, прочитываемой на одном дыхании и в то же время способной обрести самостоятельную жизнь вне авторского текста. Кажется, это не вполне удалось и Вавилову, поскольку по крайней мере два ключевых понятия — «линнеевский вид» и «морфо-физиологическая система» — нуждаются в пояснении.

Многообразие видов

Определяя не вид вообще, а линнеевский вид, Вавилов дает понять, что виды неравнозначны. Представление о разнокачественности видов восходит к Ч. Дарвину, который писал об отчетливо обособленных видах и таких, которые мало отличаются от разновидностей, и в сущности вытекает из его теории. Вавилов использует термины «линнеон» и «жорданон», предложенные Я. Лотси в 1916 г. для обозначения морфологических генетически неоднородных подразделений традиционной классификации и более узких генетически относительно гомогенных группировок. Вавилов упоминает также *Formenkreis* (впоследствии — надвиды) и ценоспециес Г. Турессона — обособленные, но способные скрещиваться группировки. Однако все это частные случаи. Полностью осознать неравнозначность видов как соподчиненных единиц сложных иерархических систем мог лишь Вавилов, располагавший обширнейшими материалами по структуре сотен тщательно проанализированных видов растений. Если разнокачественность — существование различных видов — станет общим положением систематики, то его можно будет по праву связать с именем Вавилова.

Должно было пройти почти полвека, прежде чем идея разнокачественности видов возродилась в яркой статье Ф. Добжанского «Виды дрозофилы» с примечательным подзаголовком «Сюда волнение в старой области» (Dobzhansky, 1972). Обсуждая результаты обширных исследований формообразовательных процессов у дрозофилы в природе и лаборатории, и в особенности работы Г. Л. Карсона по скачкообразному видообразованию у гавайских дрозофил, связанному с эффектом основателя, Добжанский заключает: «В современной ситуации, какой она нам представляется, есть одно положение, которое едва ли изменится в дальнейшем: существует не один, а несколько типов видов и несколько способов видообразования у *Drosophila* и, разумеется, еще больше во всем живом мире» (Dobzhansky, 1972: Р. 669). Но разве не уместно было бы в этой связи вспомнить о Вавилове?

В промежутке между публикациями Вавилова и Добжанского было еще несколько исследований многообразия видов (Huxley, 1942; Агаев, 1968), не вызвавших большого волнения. Среди них наибольшего внимания, на мой взгляд, заслуживает подробная классификация элементарных природных группировок — демов, предназначенная для изучения микроэволюционных процессов, но имеющая прямое отношение к видообразованию (Gilmour, Gregor, 1939; Gilmour, Heslop-Harrison, 1954). Демы различаются как морфологические (фено-

демы), экологические (экодемы), географические (топодемы), генетические (генодемы), репродуктивные (гамодемы) и других типов группировки, отражающие многообразие форм взаимодействия между организмами и их взаимоотношений со средой. Я уже писал о значении анализа демовой структуры для понимания природы видов (Красилов, 1977). У разных организмов и в различных ситуациях доминируют те или иные формы дифференциации и соответственно те или иные категории демов. Преобладающая категория демов обычно и воспринимается как естественный вид. Так, у птиц, кажется, лучше всего выражены гамодемы. Орнитолог соответственно считает их видами и склонен думать, что других видов и не может быть (не должно быть) в природе. Однако среди растений в большинстве случаев гораздо отчетливее распознаются экодемы. Если ботаник подходит к своему материалу с орнитологической меркой, он рискует выделить виды, которые не отвечают основной форме дифференциации природных группировок и поэтому не оставляют впечатления естественности (а ведь сколько ботаников попадает под влияние авторитетных эйдологов, чей профессиональный опыт ограничивается орнитологией или энтомологией). Разумеется, различные демовые категории нередко совмещаются в геногамодемах или экофеногамодемах. Это как раз те случаи, когда виды кажутся наиболее естественными.

Предваряя последующий разговор об условности вида, хочу сразу же отметить, что природные группировки организмов существуют независимо от нас, но они чрезвычайно разнообразны и, безусловно, не все подходят на роль основной единицы классификации, какой является вид систематика. Выделение тех или иных природных группировок в качестве видов зависит от систематика, его способности распознавать и оценивать эти группировки, в свою очередь определяемой его подготовкой, эйдологической парадигмой, на которую он ориентируется, его технической оснащенностью, опытом, идиосинкрезиями. Виды, конечно, объективны, но одни из них более объективны, чем другие.

Относительность системных признаков

Из признания многообразия и разнокачественности видов следует, что ни один признак, используемый систематиком в конкретных ситуациях, не имеет универсального значения. Этот вывод сформулирован Н. И. Вавиловым как «общее правило относительности систематических признаков», предполагающее возможность перехода от одних категорий дифференсирующих признаков к другим в зависимости от обстоятельств. Он отмечает, что морфологическая дифференциация не всегда достаточна для разграничения видов. Физиологические и биохимические признаки в ряде случаев оказываются более специфичными. Кроме того, альтернативные состояния признака, имеющие в одних группах диагностическое значение, в других совершенно теряют его на фоне высокого полиморфизма. У кунжута, например, сочетаются супротивные и очередные листья, одиночные цветки и соцветия, одногнездные и многогнездные завязи — признаки высокого ранга во многих семействах цветковых растений.

Относительность значения морфологических признаков, как и генетической дифференциации, для ботаника особенно очевидна в силу относительно меньшей, чем у животных, цельности организма растения и его незащищенности от экзогенной генетической информации (это не означает, что правило относительности признаков действительно лишь для растений: различие только в степени). Меристемы, дающие начало органам, в известной мере автономны, в них могут накапливаться различные мутации, вследствие чего передки генетические

различия между органами. При свойственной цветковым и некоторым голосеменным гистологической дифференциации апекса на корпус и тунику инициали органов, закладывающиеся в корпус или одном из слоев туники, могут иметь генетические различия (Klekowskⁱ et al, 1985). Сравнение популяций по белковому полиморфизму, вероятно, имеет смысл лишь в том случае, если проводится по гомологичным структурам.

Едва ли нужно подробно писать о значении гибридизации у растений — способа изменения видов, который признавал даже Линней. Гибридизации подвержены не только «хорошие» линнеевские виды, но и роды (межродовая гибридизация обычно описывается как исключительное явление, хотя представители родов древнего семейства таксодиевых, например, легко скрещиваются, несмотря на географическую изоляцию в течение многих миллионов лет). Поэтому относительность критерия нескрещиваемости здесь очевидна.

Все более очевидной становится также роль вирусной, бактериальной, грибной трансдукции генов как фактора формообразования. Вавилов упоминает о случаях мимикрии среди неродственных видов одних и тех же местообитаний — явлении, давшем впоследствии Е. Венту (Went, 1971) основание говорить о географическом параллелизме, а также, вслед за Е. Н. Синской, о «синтиках уподобления», которые лишь в немногих случаях удается связать с односторонним отбором. Например, сходство семян чечевицы и сорной вики — классический пример мимикрии, — может быть, объясняется бессознательным искусственным отбором с помощью сортировальных машин, но кто отбирал формы рыжика с растрескивающимися, как у льна-прыгунца, плодом, засоряющие посевы льна?

Хотя причины относительности систематических признаков сложны и нуждаются в дальнейшем изучении, само правило Вавилова, открывающее дорогу систематике, столь же гибкой и разнообразной в своих подходах к природной дифференциации организмов, как сама природа в процессах формообразования, имеет исключительно важное и все еще новаторское значение, особенно в сопоставлении с морфологической типологией Линнея и многих поколений его последователей, как и с не менее догматичными установками сторонников биологического вида, абсолютизирующих критерий репродуктивной изоляции.

Система вида

Богатый опыт исследования структуры видов позволил Н. И. Вавилову выдвинуть следующий тезис: монотипных видов не существует. Несколько сотен изученных им видов, в том числе считавшихся однородными, выявили свою морфологическую и генетическую гетерогенность. Оценивая эту ситуацию, Вавилов пришел к выводу, что традиционная видовая систематика, опирающаяся на описание «типичных» форм, улавливает лишь фрагменты видовой структуры и в сущности не дает полноценного представления о виде. В системной характеристике вида важны не только «типичные» формы, но и все отклонения от них, не только обычные признаки, но и редкие, в том числе отмечаемые типологом как уродства.

Своим интересом к единичным явлениям Вавилов, как мне представляется, далеко опередил современную науку, оперирующую массовым, повторяющимися, как и современную философию науки, утверждающую, что только такой и должна быть наука. Но не будем углубляться в эту тему, уводящую нас от эйдологии, которую этот исследователь обогатил политипической концепцией вида, изложенной им, в отличие от предшествующих исследователей, в развернутом и логически завершенном виде задолго до Э. Майра (40—60-е годы).

В то же время политическая концепция Вавилова имеет ряд несомненных преимуществ перед последующими версиями.

Во-первых, признание разнокачественности видов, использование жорданонов наряду с линнеонами позволяло более гибко отразить структуру вида в классификации (примером могут служить три линнеона пшеницы — *Triticum vulgare*, *T. durum* и *T. tuncosissimum*, каждый из которых содержит от двух до семи жорданонов, в свою очередь распадающихся на подвиды и множество разновидностей), избегая безудержного видеообъединительства, которое в конечном счете привело к вырождению политической концепции и отказу от нее многих исследователей.

Во-вторых, и это, наверное, самое важное, Вавилов не ограничился констатацией политипичности и декларированием системности вида, но и показал, что такая системность, наметив широкую программу изучения видов как систем.

Понятие системы неоднозначно и нередко используется в неопределенном смысле. Система, уточняет Н. И. Вавилов (1967. С. 60), — это целое, состоящее из связанных друг с другом частей, в котором целое и части взаимно проникают друг в друга. Так, жорданоны, разы, формы, составляющие линнеон, связаны генетически, взаимодействуют в использовании экологических и репродуктивных ресурсов и, следовательно, могут рассматриваться как части системы, а не механического скопления.

Эти определения, приведенные в начале статьи, еще не полностью раскрывают вавиловское понимание системы как структурированного множества. Сущность его проясняется лишь после изложения схемы гомологических рядов, ибо виды, по Вавилову, — это системы, структурированные гомологической изменчивостью. Закон гомологических рядов, выдвинутый Вавиловым в 1920 г., стимулировал исследования, цель которых, по-видимому, состояла главным образом в подтверждении этого закона с помощью различных примеров. В эволюционирующих системах ни один закон не имеет универсального значения, и закон гомологических рядов, по-видимому, не исключение. Конкретные формы его проявления в разных группах организмов представляют самостоятельный интерес. Однако Вавилов, как следует из его более поздней работы о виде, считал гомологическую изменчивость не просто достойным констатации явлением природы, а той путеводной нитью, с помощью которой можно понять (в какой-то мере предсказать) структуру вида. В этом отношении намеченная им эйдологическая программа практически еще совершенно не реализована.

Видеообразование

Пожалуй, наиболее примечательны сейчас представления Вавилова о процессах видеообразования, к сожалению не получившие развития ни в отечественной, ни в зарубежной эйдологии. Исследования, которым он отдал большую часть своей жизни, заключались в поисках географических центров исходного полиморфизма (это обозначение, кажется, наиболее точно передает общий смысл встречающихся у Вавилова выражений «основная база вида», «область основной, первичной эволюции вида», «где данный вид находится в его основном потенциале в смысле системы разнообразия», «где концентрируется вид в его разнообразии форм»). В центре полиморфизма (например, *Avena strigosa* в отрогах Пиренеев) сосредоточены все дискретные формы, встречающиеся в разных частях ареала, а также не встречающиеся в других местах. Уровень полиморфизма в таких центрах может быть чрезвычайно высоким. В Абиссинии Вавилов выявил тысячи «разновидностей и рас» вида твердых пшениц *Triticum durum*.

Важнейшее свойство центров исходного полиморфизма заключается в том, что здесь сосредоточены по преимуществу доминантные состояния признаков (фены). Вавилов отмечает редкие случаи возникновения доминантных фенов по периферии видовых ареалов, где гораздо чаще происходит обособление рецессивных форм. Здесь же говорится о чрезвычайном обилии рецессивных фенов — явлении, которое много лет спустя было продемонстрировано методом электрофореза на белковых системах и породило теорию нейтрализма (Kitamura, 1968; King, Jukes, 1969), вокруг которой в конце 60-х — начале 70-х годов шли оживленные дебаты.

Таким образом, географический анализ полиморфизма дает основание говорить о двух типах потенциального видеообразования: центрическом (центробежном, радиальном) — путем расщепления высокополиморфных систем в центрах исходного полиморфизма и периферическом — на основе обособления краевых концентраций рецессивных форм.

В последующие годы наибольшее внимание привлекла модель периферического видеообразования, но исходные посылки были иными, чем у Вавилова. Математическое моделирование эволюционных процессов испытывало серьезные затруднения в связи с первоначальной фиксацией нового аллеля (которая была камнем преткновения и для Дарвина; вопреки широко распространенному мнению, «кошмар Дженикина» отнюдь не рассеялся под солнцем генетики). Лидер этого направления С. Райт частично преодолел их введением дополнительного естественному отбору фактора — дрейфа генов, связанного с колебаниями численности (которые, таким образом, стали необходимым условием видеообразования).

Логично предположить, что наиболее резкие колебания численности происходят в периферических частях ареалов, где условия обитания далеки от оптимальных. Как вариант того же явления рассматривается случайное проникновение небольшого числа особей (в крайнем случае одной особи) в новое местообитание за пределами ареала, где они становятся основателями новой популяции. Этот вариант известен под названием эффекта основателя. Э. Майр предположил, что потеря основателями части генофонда исходной популяции может привести к скачкообразному изменению — «генетической революции» (Maug, 1954).

Модель основателя долгое время оставалась (и в значительной мере остается по сей день) чисто умозрительной. Считается, что детальные исследования Г. Карсона (Carson, 1969, 1975), проведенные на гавайских видах дрозофилы, подтверждают и конкретизируют ее. В действительности Карсон принял модель основателя для объяснения видового разнообразия, возможно имеющего совсем иную природу. Гавайские острова, по одной из тектонических гипотез, возникали в определенной хронологической последовательности, с северо-запада на юго-восток. В модели Карсона популяции более старого острова служили донорами основателей для вновь возникающих островов. Но определения возраста относятся к распространенным на островах вулканическим породам и могут не совпадать с возрастом самих островов как участков суши, датируя лишь волну вулканизма, распространявшуюся вдоль крупного разлома океанской коры. Может быть, как и в случае исключительного разнообразия дарвиновских выюрков на Галапагосских островах, решающую роль сыграло обилие свободных потенциальных экологических ниш, а не генотипическое своеобразие основателей. Ведь при случайному заносе среди основателей должны преобладать носители самых распространенных аллелей исходной популяции.

В отличие от эффекта основателя, вавиловская модель периферической концентрации рецессивных форм опирается на совершенно

конкретные наблюдения. Мне представляется, что она прекрасно объясняет и возникновение Formenkreis как кольца периферических дериватов, которые больше сходны между собой, чем с родительским центральным видом (в частности, в случае циркумполярных или высокогорных Formenkreis условия по всей окружности видового ареала более или менее сходны, поэтому в разных пунктах периферии сегрегируются близкие генотипы).

Решающую роль в окраинной концентрации рецессивов — явлении, не получившем удовлетворительного объяснения в работах Вавилова, — по-видимому, играет уменьшение конкурентного давления и отбора, раскрепощающее скрытую изменчивость. Если вернуться к основателям, то скачкообразное формообразование, скорее всего, происходит по той же причине: отсутствие конкуренции в новом местообитании дает возможность раскрыться всему спектру рецессивных аллелей и способствует фиксации новых мутаций.

Теория периферического формообразования временно вытеснила представление о средоточиях полиморфизма внутри ареала как центрах происхождения видов. Между тем ряд примеров, в том числе палеонтологических, подтверждает возможность происхождения форм, которые могут быть расценены как самостоятельные виды, путем расщепления сбалансированных, сохраняющихся многие тысячелетия полиморфных систем при изменении условий. Так, в юрских—раннемеловых отложениях Буреинского бассейна на Дальнем Востоке встречается ископаемый папоротник *Dicksonia concinna*, у которого я описал редкую форму с разросшимся индузием, выходящим за пределы листовой пластинки. Более поздних отложениях появляется *D. arctica*, для которой характерны подобные индузии. На геологической границе, где, как можно предположить, произошло выщепление этого прежде очень редкого фена, условия резко изменились, о чем свидетельствует, в частности, смена преобладающих аркозовых пород ургальской свиты полиморфными чегдомынской и чеччукинской свит. В тех же отложениях я описал смену полиморфной хронопопуляции *Pseudotorellia angustifolia*, содержащей узколистные и широколистные формы, мономорфной узколистной, эта смена тоже связана с изменением условий (Красилов, 1972; Krassilov, 1978). Хороший пример приводит Н. И. Блохина (1985), обнаружившая у олигоценовых и миоценовых лиственниц полиморфизм по признакам, характеризующим два современных вида — *Larix sibirica* и *L. gmelinii* (сибирской и даурской). Обособление этих видов произошло в конце плиоцена — начале плейстоцена в связи с прогрессирующими изменениями климата Северной Азии в сторону похолодания и континентализации.

После краткого периода мономорфизма новые популяции обычно дают широкий спектр разнообразных форм. В цагаянской флоре Амурской области, существовавшей около 65—63 млн. лет назад, на рубеже мелового и палеогенового периодов, судя по резко обедненному видовому составу, в стрессовых условиях доминирующий вид *Trochodendroides arctica* характеризуется исключительно высоким полиморфизмом листовых признаков, во которых прежде выделяли десятки видов и даже родов. Есть основания думать, что этот макрополиморфный вид лежит в основе адаптивной радиации, давшей различные формы порядка гаммаэлидовых (Красилов, 1976).

Изучение ранней эволюции цветковых растений показало, что во второй половине раннемеловой эпохи существовало по крайней мере два центра интенсивного формообразования. Один из них был приурочен к рифтовым долинам Восточного Забайкалья и Монголии, в озерных отложениях которых встречено множество своеобразных проангiosпермов (Krassilov, 1984), другой — к сбросовым окраинам Центральной Атлантики и Средиземного моря, где впервые появля-

ются пыльцевые зерна цветковых — сначала одного типа (анасулькатные), а затем в стремительной последовательности различных типов (Doyle, 1978). В том и другом районе интенсивно проявились тектонические процессы середины раннемеловой эпохи, вызвавшие изменение климата, рельефа и характера растительности. В таких неустойчивых условиях, по-видимому, и происходит распад равновесных полиморфных популяций, быстрое обособление новых форм (замечу, что фактором нестабильности могут быть не только геологические и связанные с ними климатические события; определенные вирусные инфекции имеют мутаторный эффект, давая вспышки полиморфизма).

В подобных случаях, по-видимому, нет оснований говорить о первичных и вторичных центрах: пучки форм возникают более или менее одновременно в двух и более центрах, давая начало расходящимся адаптивным линиям.

Я привожу лучше известные мне палеоботанические примеры, хотя, наверное, более убедительные данные можно почерпнуть в микропалеонтологических работах, посвященных фораминиферам и другим широко распространенным планктонным группам. Например, появление килевых фенотипов в популяциях раннемиоценового вида *Globorotalia miozea*, резкое увеличение их частоты и обособление вида *G. conoidea*, развитие гомологического у нескольких видов полиморфизма конусовидных и куполовидных раковин и последующая дифференциация этих форм как самостоятельных видов происходили практически одновременно по всему обширному ареалу исходного вида от Новой Зеландии до Южной Атлантики (Scott, 1982—1983).

Таким образом, в географическом аспекте намечается несколько вариантов видообразования: 1) диффузный эвритопный — новый вид дифференцируется в результате резкого изменения частоты определенных фенов по всему обширному ареалу исходного вида (как в случае планктонных фораминифер); 2) центрический монотопный и политопный — пучки новых форм возникают в одном или нескольких районах, обычно характеризующихся неустойчивыми условиями, нарушающими равновесие полиморфных популяций; 3) периферический монотопный и политопный — концентрация рецессивных форм в периферических частях ареала и их обособление в одном или нескольких пунктах; если условия по периферии однородны, то в последнем случае могут возникнуть политопные кольцевые виды.

В каждом из этих вариантов степень обособленности новых форм и скорость формообразования колеблются в широких пределах, отражаясь в наших представлениях о естественности видов.

Прерывистое равновесие и условность вида

В начале 70-х годов волнение среди эйдологов вызывали не только возрожденные идеи разнокачественности видов, о которых писал Т. Добжанский (Dobzhansky, 1972), но и гораздо большей степени новая (строго говоря, тоже возрожденная) модель прерывистого равновесия, выдвинутая Н. Элдриджем и С. Гулдом (Eldredge, Gould, 1972). Эти американские исследователи, анализируя палеонтологические данные в свете диалектического материализма, пришли к выводу, что история видов представляет собой длительные периоды устойчивости (популяционного равновесия), прерываемые краткими эпизодами скачкообразного видообразования. Со времени выхода их основной работы появились десятки публикаций как за, так и против, причем авторы первых склонны рассматривать модель прерывистого равновесия как ядро новой теории эволюции.

Однако насколько нова идея прерывистости эволюционных процессов и в чем, собственно говоря, ее значение для теории эволюции

и эйдологии? Если воспомнить, как часто на протяжении более 100 лет повторялась на все лады расхожая мысль о том, что не будь проблем в палеонтологической летописи, виды были бы непрерывны во времени и их вообще нельзя было бы разделить, то выступление Элдриджа и Гулда покажется дуновением свежего ветра, всколыхнувшим застойные воды эволюционного догматизма. Однако в отношении механизма прерывистости эти палеонтологи следуют Э. Майру с его теорией периферических изолятов и основателей, о которой мы уже говорили, причем никаких дополнительных палеонтологических подтверждений эффекта основателя, разумеется, не существует. Давно уже получило всеобщее признание скачкообразное видообразование посредством аллополиплоидии. В вышеупомянутых работах Карсона и Добжанского рассматривается два варианта видообразования: 1) репродуктивная изоляция возникает как побочный продукт генетических изменений, постепенно накапливающихся в географически изолированных популяциях под действием естественного отбора и 2) репродуктивная изоляция предваряет адаптивную дивергенцию уже с самого начала обособленных генофондов. Что же касается более общего теоретического значения прерывистости, то следует подчеркнуть ее непосредственную связь с проблемой реальности (условности) вида.

Классическая линнеевская систематика считала виды изначально жестко разграниченными, рассматривая переходные формы как незаслуживающие внимания уродства. В противовес этому последователи Лейбница, развившего аристотелевский тезис «природа не делает скачков» в форме закона непрерывности, настаивали на переходах и между видами, и между классами организмов, подчас без особой скрупулезности указывая *мнимые связующие звенья* (из-за этого сторонник непрерывности Жоффруа Сент-Илер в свое время потерпел поражение от Кювье). Эволюционизм возник как комментарий к аристотелевской лестнице природы и закону непрерывности. Раньше эволюционисты, естественно, акцентировали внимание на переходах, в силу чего возникло *впечатление*, что они вообще не признавали никаких естественных границ, в частности, между видами. Дарвин, однако, писал, что *периоды*, в течение которых виды изменяются, коротки по сравнению с теми, в течение которых они остаются неизменными (Darwin, 1859. P. 384). Это в сущности и есть модель прерывистого равновесия.

В отношении *взглядов* Дарвина на природу вида существует путаница, с которой следовало бы покончить. Говоря об условности видов, он имел в виду не категорию как таковую, а ее ранг, в частности возможность возведения разновидности в ранг вида. Эта точка зрения не имеет ничего общего с номинализмом, отрицающим реальность (объективное существование в природе) универсалий (т. е., как Диоген, признающим только единичную лошадь, но не лошадь вообще). В то же время выделение вида в качестве категории, которая существует реально в абсолютных границах, тогда как все остальные внутри- и надвидовые уровни, скорее всего представляет собой пережиток типологического мышления. Эволюционист признает реальность сложной иерархической системы группировок организмов в природе (это и есть предмет его специального исследования; не будь реальных видов, кого бы интересовало их происхождение?), что не мешает ему видеть размытость границ и условность определения ранга отдельной группировки.

Н. И. Вавилов посвятил этой проблеме специальный раздел «Условность в понимании вида». Отмечая, что вид нужен не для удобства классификации, а для понимания сущности эволюционного процесса, он видит эту сущность в диалектическом единстве непрерывности и дискретности. Виды трактуются как «узловые моменты в эволюционной цепи» (1967. С. 79).

Хотя в общей форме здесь сказано почти все, что можно сказать о реальности вида, природа «эволюционных узлов» все же не может быть полностью раскрыта в рамках эйдологии, изучающей лишь один аспект эволюционного процесса. Автор этих строк (Красилов, 1986) пытался показать, что прерывистость видеообразования и эволюционная реальность вида связаны с периодичностью исторического развития биосфера как системы, взаимодействующей с другими планетарными системами и получающей от этого взаимодействия эволюционные импульсы, которые распространяются от высших системных уровней к низшим, включая вид. Формы видеообразования закономерно определяются чередованием когерентных и некогерентных периодов в эволюции биосферы. В период когерентного развития экосистем по пути наиболее полного использования энергетических ресурсов происходит все более дробное деление экологического пространства, формируются сложные иерархические системы линнеонов и подчиненных им единиц. Некогерентные эпизоды характеризуются распадом этих систем, высвобождением потенциальной изменчивости и образованием макрополиморфных популяций, впоследствии дающих начало различным линиям адаптивной радиации.

Самая общая причина дискретности группировок организмов в пространстве и времени состоит в том, что земная поверхность не однородна и по своим физическим свойствам, и по количеству получаемой солнечной энергии, причем то и другое изменяется с определенной периодичностью, отражающей как геологические, так и космические воздействия. Реальность видов — это в первую очередь реальность экологической дифференциации, составляющей сущность (смысл) морфо-физиологического и репродуктивного обособления (эйдогенеза), тогда как наше меняющееся со временем понимание этой сущности вносит в классификацию неустранимый элемент субъективности.

Заключение

В статье «Линнеевский вид как система» (1931 г.) Н. И. Вавилов сформулировал представление о многообразии видов и разнокачественности процессов видеообразования, правило относительности систематических признаков, заложил основы теории политипического вида как системы, структурированной гомологической изменчивостью, в общих чертах решил проблему реальности—условности видов как дискретных звеньев в цепи эволюционных изменений. Его теория лишина ряда недостатков, отягощающих более поздние варианты политипической концепции вида и прерывистой эволюции.

Задачи эйдологии, вытекающие из вавиловской теории вида, заключаются в дальнейшей разработке классификации группировок видового уровня, способной более гибко отразить их многообразие, внедрении в таксономическую практику линнеонов и жорданонов (*L*-видов и *J*-видов), исследовании процессов центрического, периферического и диффузного формообразования, анализе видовых систем с позиций гомологической изменчивости и демовой структуры, выделении ведущих факторов дифференциации и соответствующих им систематических признаков, изучении зависимости эйдогенных событий от общей направленности эволюции экологических систем.

Литература

- Агаев М. Г. О многообразии видеообразовательных процессов//Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 23—33.
Блохина Н. И. Новый вид ископаемой лиственницы (по древесине) и проблема происхождения сибирской и даурской листвениц// Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. Вып. 32. С. 3—13.

- Бавилов Н. И. Линнеевский вид как система//Докл. 5 Междунар. конгр. Кембридж, 1930. Л.: Наука, 1967. С. 60—84.
- Красилов В. А. Мезозойская флора р. Буреи. М.: Наука, 1972. 150 с.
- Красилов В. А. Шагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.
- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. 138 с.
- Carson H. L. Parallel polymorphisms in different species of Hawaiian Drosophila //Amer. Natur. 1969. V. 103. P. 323—329.
- Carson H. L. The genetics of speciation at the diploid level//Amer. Natur. 1975. V. 109. P. 83—92.
- Darwin C. R. The origin of species. 6th ed. 1872. 592 p. (Reprinted in World Classics. Oxford Univ. Press, 1956).
- Dobzhansky Th. Species of Drosophila. New excitement in an old field//Science. 1972. V. 177. P. 664—669.
- Doyle J. A. Origin of angiosperms//Ann. Rev. Ecol. Syst. 1978. V. 9. P. 365—392.
- Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism//Models in Paleobiology/Ed. Schopf T. M. San Francisco, 1972. P. 82—115.
- Gilmour J. S. L., Gregor J. W. Demes: a suggested new terminology//Nature. 1939. V. 144. P. 333—334.
- Gilmour J. S. L., Heslop-Harrison J. The deme terminology and the units of microevolutionary changes//Genetics. 1954. V. 27. P. 147—161.
- Huxley J. Evolution. The modern synthesis. L. 1942. 645 p.
- Kimura M. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles//Genet. Res. 1968. V. 11. P. 246—269.
- King J. L., Jukes Th. H. Non-Darwinian evolution//Science. 1969. V. 169. P. 788—798.
- Klekowski E. J., Jr., Kazarinova-Fukshansky N., Mohr H. Shoot apical meristems and mutation: stratified meristems and angiosperm evolution//Amer. J. Bot. 1985. V. 72, N 11. P. 1788—1800.
- Krassilov V. A. (Красилов В. А.). Mesozoic lycopods and ferns from the Bureja Basin//Palaeontographica. 1978. V. 166. P. 16—29.
- Krassilov V. A. (Красилов В. А.). New palaeobotanical data on origin and early evolution of angiospermy//Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. V. 71, N 2. P. 577—592.
- Mayr E. Change of genetic environment and evolution//Evolution as a process/Eds J. Huxley et al. L. 1954. P. 157—180.
- Scott G. H. Biostratigraphy and histories of Upper Miocene—Pliocene Globorotalia, South Atlantic and South-West Pacific//Marine Micropaleont. 1982—1983. V. 7. P. 369—383.
- Went E. W. Parallel evolution//Taxon. 1971. V. 20, N 213. P. 197—226.

575.8

Э 15

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

USSR ACADEMY OF SCIENCES
FAR-EASTERN BRANCH
INSTITUTE OF BIOLOGY AND PEDOLOGY

**EVOLUTIONARY STUDIES
VAVILOV'S THEMES**

COLLECTION OF SCIENTIFIC PAPERS

**VLADIVOSTOK
1988**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ВАВИЛОВСКИЕ ТЕМЫ

Сборник научных трудов

274581

ВЛАДИВОСТОК
1988

3



УДК 575.8

Э15
Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток:
ДВО АН СССР. 1988. 136 с.+вкл.

Сборник научных статей, посвященных 100-летию со дня рождения академика Н. И. Вавилова, содержит работы по проблемам, занимающим заметное место в его научном наследии. Это проблемы упорядоченности полиморфизма, системности биологического вида, многообразия форм естественного отбора, эволюции организмов и сообществ в условиях хозяйственной деятельности человека. Рассматривается гомологический полиморфизм у водорослей и грызунов на морфологическом и молекуляриом уровнях, состояние учения о виде в свете вавиловских идей, обсуждаются особенности видеообразования у паразитических организмов, роль группового отбора и взаимопомощи в макроэволюции, формирование синантронных сообществ птиц.

Книга представляет интерес для биологов широкого профиля.

Ответственный редактор

д-р геол.-минер. наук, проф. В. А. Красилов

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. О. Г. Кусакин,

д-р геол.-минер. наук Ю. Д. Захаров

Издание по решению

Редакционно-издательского совета
Дальневосточного отделения АН СССР

Evolutionary studies. Vavilov's themes. Vladivostok: Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences. 1988. 136 p.

Collection devoted to the centennial jubilee of academician N. I. Vavilov comprises papers which have some bearing on the major problems of his scientific writings, particularly, the ordered polymorphism, species as a system, multiformity of natural selection, evolution of organisms and communities under anthropogenic impact. Papers are on the morphological and genetic polymorphisms in algae and rodents, speciation, notably in parasitic organisms, group selection and altruism in macroevolution, synanthropic bird communities.

Editor V. A. Krassilov

© ДВО АН СССР, 1988 г.