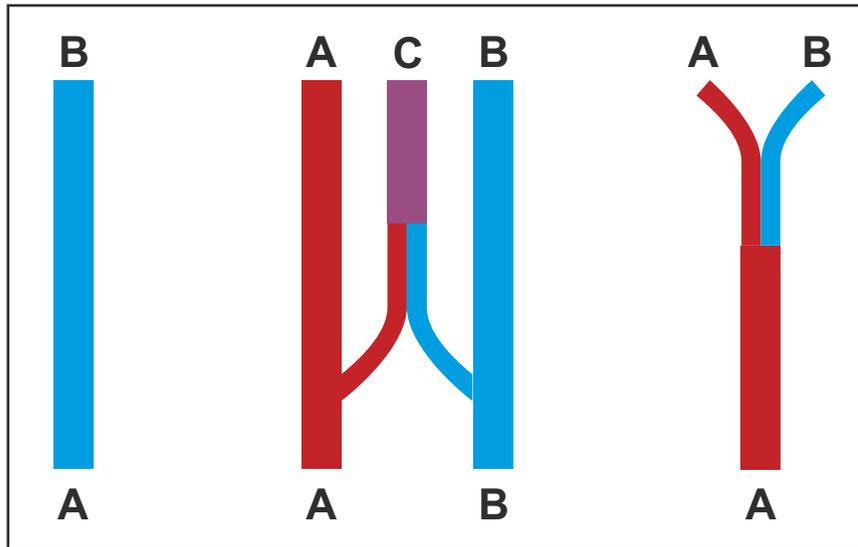


Пути видообразования

Очевидно, что все ныне существующие и вымершие виды имели предков, которые дали им начало. Процесс образования новых видов из предковых называется видообразованием. В узком смысле этого слова термин «видообразование» означает увеличение числа видов.



Пути видообразования

Выделяют три основных пути, ведущих к появлению новых видов: Слева направо – филетическое видообразование; гибридогенное происхождение вида С; дивергентное видообразование.

Первый из них — преобразование существующих видов. В ходе длительной эволюции вид **A** меняется и превращается в вид **B**. Такой процесс называется филетическим видообразованием и не предполагает изменения числа видов: $A \rightarrow B$.

Второй путь связан со слиянием двух существующих видов **A** и **B** и образованием нового вида **C**. При этом говорят о гибридогенном происхождении видов: $A + B \rightarrow C$ или $A + B \rightarrow (A + B) + C$. Гибридогенное видообразование обычно происходит внезапно, спонтанно.

Третий путь видообразования обусловлен дивергенцией (разделением) одного предкового вида на несколько независимо эволюционирующих видов: $A \rightarrow A + B$. Именно по этому пути и шла в основном эволюция биоразнообразия на Земле. Предполагается, что скорость изменения количественных морфологических признаков при дивергентном видообразовании в ряду поколений составляет 1—5 % за млн. лет.

Теории видообразования

Основные теории видообразования. Видообразование — процесс возникновения одного или нескольких новых видов на основе существовавшего ранее за счет географической, экологической или генетической их изоляции. Существуют разнообразные теории, объясняющие механизмы видообразования, ни одна из которых не считается общепризнанной и полностью доказанной. Одна из причин этого — невозможность проверить теории эмпирически из-за долговременности изучаемого процесса.

Общепринятые модели видообразования

Модели видообразования	Новый вид возникает:	Схема
Аллопатрическое	из географически изолированных популяций	
Перипатрическое	из небольшой периферической локальной популяции	
Парапатрическое	на границе экологической зоны	
Симпатрическое	внутри исходной популяции	

Наиболее часто обсуждаемые и общепринятые способы видообразования сводятся к двум основным формам:

- 1) постепенное видообразование, включающее три основных модели:
 - географическое (аллопатрическое),
 - экологическое (симпатрическое),
 - на границах экологической зоны (парапатрическое).
- 2) квантовое видообразование, в основе которого лежит быстрое формирование изолирующих механизмов, главным образом благодаря хромосомным перестройкам или, если это касается растений, полиплоидии

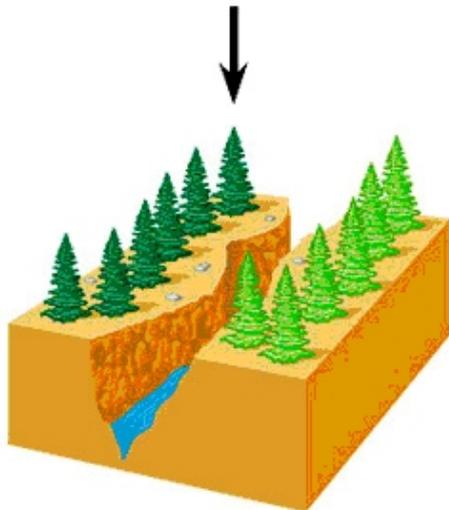
Основа видообразования – наследственная изменчивость организмов, а ведущий фактор видообразования – естественный отбор.

Аллопатрическое (географическое) видообразование

Теория географического видообразования создана К. Джорданом, Б. Реншем, Ф. Добжанским, Э. Майром. Это видообразование есть результат пространственной изоляции, значение которой первым подчеркнул М. Вагнер. Новые виды могут появляться в условиях пространственной изоляции популяций, т. е. из популяций, занимающих разные географические ареалы. Пространственная изоляция может возникать в ходе распространения вида по ареалу. На пике численности обычно усиливается миграция особей, и ареал вида расширяется.

постоянная связь популяций

эпизодическая связь популяций



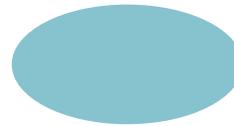
Исходная популяция

Начало видообразования

Возникновение репродуктивной изоляции

Завершение видообразования

Аллопатрическое видообразование



Формирование барьера



В географической изоляции



Согласно наиболее распространенным представлениям, новые виды могут появляться в условиях пространственной изоляции популяций, т. е. из популяций, занимающих разные географические ареалы. Такое видообразование называют аллопатрическим (греч. *alios* — разный, *patria* — родина) или географическим.

Фрагментация ареалов

Глобальные изменения климата, наступление ледников или пустынь, дрейф материков, горообразование, изменение русел рек – все эти события также могут приводить к фрагментации ареалов. В историческое время фрагментация ареалов многих животных и растений была обусловлена деятельностью человека. Вырубка лесов, распашка полей, прокладка железных и шоссейных дорог, газо- и нефтепроводов привели к тому, что многие популяции оказались отрезанными друг от друга, их численность снизилась, и обмен мигрантами между ними резко сократился. Популяции одного вида, обитающие на разных краях его ареала, могут отличаться друг от друга по морфологии, физиологии, поведению столь же значительно, как и разные родственные виды. Связь популяций может быть постоянной или эпизодической.

В настоящее время учеными выделены 3 подвида сосны обыкновенной: Сибирские корабельные сосны *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv. высотой до 42 м; *Pinus sylvestris* var. *hamata* Steven., произрастающая на Балканском полуострове, в северной Турции и Закавказье, на высоте 500 – 2 600 м над уровнем моря; *Pinus sylvestris* var. *lapponica* растёт в Норвегии, Швеции, Финляндии и примыкающих территориях России севернее 65° северной широты (север Карелии и Мурманская область). На Соловецких островах в Белом море её рост составляет до 30 м. Хвоя более короткая и жёсткая. Нередко образует кустарниковую стелющуюся форму.



Pinus sylvestris var. *hamata* Steven.
<http://www.bedfordaudubon.org/>



Pinus sylvestris var. *lapponica*.
<http://wapedia.mobi/>



Pinus sylvestris var. *mongolica* Litv.
<http://botany.cz/en/pinus-sylvestris/>

Разнообразие популяций

В результате длительного разобщения популяций между ними может возникнуть генетическая изоляция, сохраняющаяся даже в том случае, если они впоследствии окажутся вместе. Подобным образом при изменении растительного покрова в четвертичном периоде ареал ландыша майского был разорван ледниками на несколько самостоятельных, географически изолированных частей, находящихся на значительном расстоянии друг от друга, в которых сформировались европейская, закавказская, дальневосточная, и североамериканская расы, различающиеся по ряду существенных признаков. Позднее они выделились в самостоятельные виды. Сохранившийся на юге Европы ландыш майский (европейская раса) вторично расселился по всей Европе.

Ландыш майский — *Convallaria majalis* L. широко распространен в умеренной зоне Северного полушария. Цветонос безлистный до 30 см высотой. Соцветие — односторонняя, редкая кисть. Цветки поникающие, на длинных изогнутых цветоножках с пленчатыми прицветниками, с сильным приятным ароматом. Околоцветник белый, шаровидный, колокольчатый с шестью отогнутыми зубчиками, белый или светло-розовый.

Ландыш закавказский — *Convallaria transcaucasica* Utkin обитает в лесах Кавказа, поднимаясь до среднегорного пояса. Более редкий эндемичный вид. Отличается от *C. majalis* крупными (около 1 см длиной) ширококолокольчатыми цветками.

Ландыш Кейске — *Convallaria keiskei* Miq. Произрастает в лесах Дальнего Востока, от Забайкалья до Сахалина и Курильских островов, п-ова Корея, Северного Китая и Японии. Отличается от *C. majalis* прицветниками, более или менее равными по длине цветоножкам, более крупными (0.6 – 0.8 см длиной) ширококолокольчатыми цветками и более поздними сроками цветения.

Ландыш горный — *Convallaria montana* Raf. растет в лесах среднегорного пояса юго-востока США. Отличается от *C. majalis* более крупными листьями (15 – 30 см длиной), линейно-ланцетными прицветниками, равными по длине цветоножкам или более длинными (0.8 – 1.8 см), и ширококолокольчатыми цветками 0.6 – 0.8 см длиной.



<http://flower.onego.ru>



<http://aquiya.skr.jp/>

Convallaria majalis L. var. *transcaucasica* (Utkin ex Grossh.) Knorring

Convallaria majalis L. var. *keiskei* (Miq.) Makino



<http://www.srgc.org.uk>

Convallaria majalis L. – европейская раса



<http://www.scottbrothersnursery>

Convallaria majalis L. var. *montana* (Raf.) H.E.Ahles

Парапатрическое видообразование

Парапатрическое видообразование – постепенное видообразование, в процессе географически ограниченного контакта, при котором новый вид образуется из популяций, сохраняющих узкую полосу перекрытия зон обитания (зоны гибридизации). Образование новых видов происходит при попадании популяции в условия среды отличные от ареала родительской формы. Парапатрическое видообразование может происходить относительно часто у организмов с низкой подвижностью (слабой способностью к расселению), таких, как растения. Парапатрия, в сущности, представляет собой одну из форм аллопатрии.



Stephanomeria exigua ssp. coronaria

<http://www.researchlearningcenter>



Stephanomeria malheurensis

<http://www.oregon.gov/>

Примером парапатрического видообразования у растений служит пара очень близко родственных видов сложноцветных *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* и *Stephanomeria malheurensis* усиленно изучавшаяся американским эволюционистом Лесли Готтлибом (Leslie Gottlieb). Их видообразование происходило без гибридизации и полиплоидизации. *S. malheurensis* произрастает только в одной местности в западной части штата Орегон, где в 1973 г. он был представлен менее чем 250 особями. Этот вид отличается, хотя и очень незначительно, от своего предка *S. exigua* ssp. *coronaria* по пяти морфологическим признакам. Кроме того, примерно у 98% растений *S. exigua* ssp. *coronaria* цветки розовые, а у 2% цветки белые, тогда как у *S. malheurensis* 80% растений имеют розовые, а 20% — белые цветки. Между этими двумя видами существуют некоторые физиологические различия в скорости роста и условиях, необходимых для прорастания, но не ясно, имеют ли эти различия какое-нибудь значение, однако указанные виды репродуктивно изолированы. Для *S. malheurensis* характерна высокая степень самоопыления, а это означает, что обмен пыльцой между ним и генетически самонесовместимым и перекрестноопыляющимся *S. exigua* ssp. *coronaria* резко ограничен. Кроме того, когда растение одного вида опыляется пыльцой другого вида, оно производит только половину нормального количества семян. Среди различий, существующих между этими видами по структуре хромосом, есть одна реципрокная транслокация. Все эти данные указывают на то, что процесс видообразования в двух рассмотренных случаях протекает очень сходно. По краям ареала распространения вида, но не в изоляции, появляются особи, обладающие как новыми физиологическими признаками, которые впоследствии дают им возможность занять новую экологическую нишу, так и известной степенью репродуктивной изоляции. Во всяком случае, репродуктивная изоляция была в дальнейшем усилена отбором (цит. по Солбриг О. и Солбриг Д., 1982)

Симпатрическое (экологическое) видообразование

При экологическом видообразовании изолирующим фактором являются естественный отбор (особая его форма – дизруптивный или раздробляющий отбор) в сочетании с неоднородностью среды обитания. Репродуктивная изоляция может возникнуть из-за генотипических или фенотипических различий между особями. Многие зоологи не слишком-то жалуют симпатрическое видообразование, хотя в ботанике известно немало примеров, его подтверждающих.



Примером симпатрического видообразования путем возникновения новых форм в результате сезонной изоляции может служить образование сезонных рас погремка большого *Rhinanthus major*. На не скашиваемых лугах в природе погремки цветет все лето. Но когда регулярно начали косить траву в середине лета, погремки, цветущие в это время, не смогли давать семена. Вследствие естественного отбора, связанного с деятельностью человека, сохранились и оставляли семена только те растения, которые цветут либо до, либо после скашивания. Так возникли подвиды большого погремка, изолированные по срокам цветения.

Фото с сайта: <http://herba.msu.ru/>

Симпатрические популяции

Видообразование растений по симпатрическому типу в природе должно быть существенно более распространенным явлением, чем предполагали ранее, просто в каждом конкретном случае очень трудно доказать, что в прошлом два данных вида никогда не были пространственно разобщены. Для симпатрического видообразования необходимо разнообразие условий среды и организация оперативного реагирования при выборе себе подобных. Вспомним факт, хорошо известный палеонтологам: чаще всего виды образуются в каком-то одном месте, в центре разнообразия, целыми «букетами», а не последовательными цепочками или точечно в разных местах. Симпатрические популяции могут считаться популяциями разных видов, если они неспособны скрещиваться между собой с образованием жизнеспособного и плодовитого потомства, то есть различаются по физиолого-репродуктивному критерию. Таким образом, репродуктивная изоляция может возникнуть не только из-за фенотипических различий между особями, но и генотипических. По всем этим показателям автополиплоидию и спонтанную гибридизацию формально можно считать способами симпатрического видообразования.

*В журнале Nature недавно опубликована статья о практически бесспорном случае видообразования по симпатрическому типу у растений. Речь в ней идет о двух видах пальм эндемичного рода *Howea*, произрастающих на одном единственном крошечном (менее 12 км²) вулканическом островке Лорд-Хау (Lord Howe Island) в 580 км от восточного побережья Австралии. Остров образовался 6,4–6,9 млн. лет назад. Если не считать торчащего из моря в 23 км к юго-востоку обрывистого утеса, почти лишенного растительности, ближайшей к острову сушей является Австралия. Остров Лорд-Хау — идеальное место для изучения симпатрического видообразования, поскольку он возник сравнительно недавно, полностью изолирован и явно слишком мал для того, чтобы в его пределах виды могли образовываться по аллопатрическому сценарию (т. е. за счет физико-географических барьеров). Пальмы *Howea belmoreana* и *Howea forsteriana*, растут по всему острову в весьма большом количестве. Пальмы настолько четко отличаются друг от друга, что никаких сомнений в их принадлежности к двум разным видам у ботаников никогда не было. Оба вида — эндемики. В ходе тщательного научного изучения были обнаружены только 5 растений с промежуточной морфологией, что говорит о почти полном отсутствии гибридизации. Весь комплекс собранных научных данных свидетельствует о следующей последовательности событий. Предок пальм рода *Howea* попал на остров из Австралии 4,5–5,5 млн. лет назад. Позднее на острове распространился новый тип более щелочных почв. Пальмы, приспособившиеся к этим почвам, обособились в отдельный вид *Howea forsteriana*. Время появления щелочных калькаренитовых почв (средний плейстоцен) в целом совпадает со временем расхождения двух видов пальм, определенным по «молекулярным часам». Возможно, изменение времени цветения у *Howea forsteriana* первоначально возникло как физиологическая реакция на новый тип почвы. Но это изменение оказалось полезным, поскольку помогло избежать гибридизации с исходным видом; впоследствии оно закрепилось генетически и, возможно, усилилось.*

Пример видообразования без географических барьеров

Крайне маловероятно, что два вида пальм когда-либо были пространственно разобщены, поскольку остров очень маленький, предпочитаемые ими типы почв встречаются повсеместно и вперемешку, к тому же оба вида — ветроопыляемые.



а) 70% острова Лорд-Хау (самого южного в мире кораллового рифа) и окружающие его воды являются заповедным морским парком. На острове живут приблизительно 300 жителей, и лишь 20 % растительности были нарушены.

б) у пальмы *Howea forsteriana* множественные шипы в каждом соцветии и прямые листья со свисающими вниз листовыми пластинками.

в) другой вид – вьющаяся пальма *H. belmoreana*, имеет единственный шип в каждом соцветии и свисающие листья с торчащими вверх листовыми пластинками.

(*Vincent Savolainen, Marie-Charlotte Anstett, Christian Lexer, Ian Hutton, James J. Clarkson, Maria V. Norup, Martyn P. Powell, David Springate, Nicolas Salamin and William J. Baker. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // Nature advance online publication; published online 8 February 2006 | doi:10.1038/nature04566.*)

Квантовое (скачкообразное) видообразование у растений. Согласно группе эволюционных теорий, видообразование может происходить очень быстро — в течение нескольких поколений. Процесс связан с появлением новых особей, сильно отличающихся и репродуктивно изолированных от представителей родительского вида поколений в результате резких изменений в геноме. При этом не предполагается деление ареала на части и поэтому формально такая модель является симпатрической. Перипатрическое видообразование, полиплоидию и спонтанную гибридизацию нередко можно встретить у растений.

Перипатрическое видообразование – образование небольшой локальной популяции на границе с большой популяцией, как правило, сформированной несколькими особями-основателями. Репродуктивная изоляция возникает в результате закрепления аллелей в процессе генетического дрейфа. Изолированные популяции могут возникать двумя путями: либо при появлении каких-либо географических барьеров, разделяющих прежний ареал вида, либо при активном расселении вида на новые территории за пределы занимаемого им ареала. В этом случае относительно небольшие популяции, укоренившиеся в новых районах, могут с самого момента своего возникновения стать территориально обособленными (периферические изоляты). Этот последний случай особенно интересен тем, что периферические изоляты могут сразу подвергнуться действию условий, существенно отличающихся от таковых в пределах ареала вида. Этот процесс впервые описан Майром (Mayr, 1954). Термин «квантовое видообразование» предложил для обозначения этого процесса Грант (Grant, 1963). Сам Майр (Mayr, 1954) пользовался термином «видообразование путем генетической революции»; есть и другие синонимы: видообразование в результате катастрофического отбора (Lewis, 1963), видообразование в результате чередования подъемов и спадов численности популяций (Carson, 1971). Позднее Майр (Mayr, 1982) предложил ещё один синоним — перипатрическое видообразование. Перипатрическое видообразование начинается в больших популяциях, размножающихся половым путем. По причине пространственной изоляции происходит образование маленькой дочерней колонии, особи которой, оказавшись в обособленных условиях, приобретают заметные различия от исходной родительской. Эти различия быстро усиливаются вследствие дрейфа генов и более сильного направленного отбора, действующего на особей в новых условиях, что приводит к стремительному (в исторических масштабах) образованию нового вида.

Пример перипатрического видообразования

Когда большая предковая популяция основывает многочисленные дочерние колонии, в разные периоды времени и в разных участках близ границы вида один или несколько раз всё же могут возникнуть генотипы и фенотипы, обладающие адаптивной ценностью. Нет никаких гарантий, что новый фенотип, появившийся в дочерней колонии, будь то простой гомозиготный выщепенец или фенотоклонение, будет обладать адаптивной ценностью в новой среде, в которой оказалась эта колония. Если он такой ценностью не обладает, то колония вскоре вымрет. Ценные же в адаптивном отношении генотипы, когда они возникают, быстро закрепляются в дочерней колонии в результате совместного действия инбридинга, дрейфа и отбора. После возвращения условий к норме численность популяции восстанавливается, но ее генофонд после действия катастрофического отбора должен существенно отличаться от исходного.



<http://home.inreach.com/>

Clarkia biloba (Durand) A.Nels. & J.F.Macbr.



<http://calphotos.berkeley.edu/>

Clarkia lingulata H. F. Lewis & M. E. Lewis

Хорошим примером служит пара видов, *Clarkia biloba* и *C. lingulata* (Onagraceae), — однолетние травы, произрастающие в горах Сьерра-Невада (Калифорния). Совершенно ясно, что широко распространенный *C. biloba* ($2n=16$), судя по его хромосомам и экологии, является предковым, а узкоэндемичный *C. lingulata* ($2n = 18$), распространенный по южной границе ареала *C. biloba*, столь же несомненно — производная форма. Указанные два вида различаются кариотипически по двум независимым транслокациям, инверсии и по основному числу хромосом. Эти различия создают между ними преграду хромосомной стерильности. Одна из транслокаций связана с дополнительной девятой хромосомой у *C. lingulata*. Отличительные признаки цветка *C. lingulata* также связаны с этой девятой хромосомой. Происхождение *C. lingulata* лучше всего объяснить как результат перипатрического видообразования. В полиморфной по хромосомным перестройкам популяции *C. biloba*, находящейся на южном краю видового ареала, могли возникнуть изменения, которые закрепились благодаря дрейфу генов и отбору, дав начало новому отклоняющемуся виду *C. lingulata*.

Автополиплоидия

Автополиплоидия — наследственное изменение, кратное увеличение числа наборов хромосом в клетках организма одного и того же биологического вида. Полиплоидный организм не способен давать плодовитое потомство при скрещивании с членами диплоидной предковой популяции. Таким образом, этот организм сразу становится репродуктивно изолированным, а если он окажется способным размножаться и найдет такую экологическую нишу, которую он может использовать, то можно сказать, что возник новый вид. Ранее считали, что автополиплоидия широко распространена у растений в природе. Критическая переоценка фактических данных, предпринятая Клаузенем, Кеком и Хиси, заставила изменить это заключение. Автополиплоидия в природе — явление необычное у высших растений, однако оно встречается в ряде групп.



Photo - ILRI ©

Medicago sativa L. sensu stricto
(в узком смысле).
<http://tolweb.org/>

К наиболее хорошо документированным примерам природной автополиплоидии у растений можно отнести люцерну посевную *Medicago sativa*, $2n=16$ и 32 . Диплоидная форма *M. sativa* (= *M. coerulea*) — дикорастущее растение, распространенное от Турции до Ирана и Каспийского моря. Тетраплоидная форма (*M. sativa sensu stricto*) — культурное растение, возникшее, по-видимому, спонтанно в области распространения диплоида, а впоследствии распространившееся в качестве культурной формы в Европе. *Galax aphylla* (*Diapensiaceae*), $2n=12$ и 24 . Единственный таксономический вид монотипического рода, распространенный в юго-восточной части США. Во многих местах по всему ареалу этого таксономического вида можно встретить растущие рядом диплоидные и тетраплоидные индивидуумы. Такая картина сильно склоняет к предположению об автотетраплоидии цит. по В. Гранту (1984).



Galax aphylla L.
<http://faculty.etsu.edu/>

Кроме того, из немногочисленных твердо установленных природных автополиплоидов по крайней мере некоторые представляют собой межрасовых автоплоидов, как, например, *Biscutella laevigata* и *Solanum tuberosum*. Таким образом, полиплоидии у растений тем или иным способом бывает обычно замешана гибридизация.

Гибридное видообразование

Гибридогенное видообразование. При перекрывании географических ареалов (для аллопатрических популяций) или экологических ниш (для симпатрических популяций) возможно образование гибридных зон. Гибридная зона – часть эколого-географического пространства, в которой возможно образование межвидовых гибридов, например: Рябинокизильник Позднякова - *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*.



Фото: http://flower.onego.ru/kustar/ena_9756.jpg

Рябинокизильник Позднякова – гибридный род, образовавшийся в природных условиях в результате скрещивания сибирской рябины и черноплодного кизильника. Представлен единственным видом. Занесен в Красную книгу России. Это кустарник 2-3 м высотой, с тонкими стволиками имеет очень ограниченный природный ареал в Восточной Сибири на р. Алдан. Эндем. Растет на каменисто-щебнистых склонах в составе подлеска. Плоды шаровидные, до 10 мм в диаметре, с ароматом и вкусом рябины, но без горечи, созревают в июле.

Гибридизация (от греч. *hibris* – помесь) – процесс скрещивания особей, относящихся к различным линиям, сортам, видам, родам растений. Обычно гибридизация сопровождается явлением гетерозиса. Различают естественно происходящую в природе спонтанную гибридизацию и искусственную гибридизацию, которую применяют для получения хозяйственных ценных форм растений.

Основные типы гибридизации

В природе у высших растений гибридизация происходит довольно часто. Следуя за Эрнстом Майром, мы различаем пять основных типов гибридизации. Следует, однако, помнить, что между этими типами нет резких границ, и что существуют промежуточные ситуации:

1. происходящие время от времени скрещивания между патрическими видами, приводящие к появлению гибридных особей, которые нежизнеспособны или стерильны, что исключает возможность возвратных скрещиваний с родительскими видами;
2. интрогрессивная гибридизация при которой возможно появление более или менее жизнеспособных гибридов между симпатрическими видами, причем отдельные такие гибриды способны к возвратным скрещиваниям с одним или с обоими родительскими видами;
3. образование вторичной зоны контакта и частичного скрещивания между двумя прежде изолированными популяциями, которые не достигли полной репродуктивной изоляции в течение предшествовавшего периода географической изоляции;
4. полное локальное нарушение репродуктивной изоляции между двумя симпатрическими видами, приводящее к образованию скоплений гибридов, в которых может быть представлен весь диапазон изменчивости родительских видов;
5. образование нового вида в результате гибридизации и последующего удвоения хромосом (аллополиплоидия).

Первая из этих ситуаций не имеет серьезных последствий, поскольку гибриды будут элиминированы естественным отбором, а в четвертом из описанных случаев происходит полное растворение родительских типов, поскольку возникают все промежуточные комбинации родительских типов.

Интрогрессивная гибридизация

Эволюционная роль гибридизации не обязательно зависит от частоты образования гибридов, а определяется влиянием гибридизации на генетический состав родительских популяций. Иначе говоря, в большинстве случаев эволюционное значение имеют не сами гибриды, а продукты возвратных скрещиваний гибридов с родительскими формами. Этот процесс называют интрогрессивной гибридизацией. В результате интрогрессивной гибридизации гены одного вида могут вводиться в популяции другого вида. Хорошим примером интрогрессивной гибридизации могут стать шалфей медоносный *Salvia mellifera* и шалфей белый *S. ariana* в Калифорнии, имеющие зону перекрывания ареалов.

Salvia mellifera и *S. ariana* относятся к отдельным симпатрическим видам, обитающим в южной части Калифорнии и произрастающие совместно на многих тысячах квадратных километров. В их способности сохранять свои отличительные признаки в областях сосуществования главную роль играет механическая изоляция. Эти два вида очень сильно различаются по строению цветков, приспособленных к опылению разными пчелами: цветки *S. mellifera* опыляют виды имеющие средние размеры, а цветки *S. ariana* опыляют крупные пчелы-каменщицы. *Salvia mellifera* цветет ранней весной, в период пика активности своих опылителей, а *S. ariana* — в конце весны и в начале лета, в период вылета пчел-каменщиц. Наконец, некоторые данные указывают на существование между этими видами барьера частичной несовместимости, которая может быть также связана с различиями в строении их цветков. Но в местах нарушенных человеком экосистем обнаруживаются межвидовые гибриды, которые часто совершенно не производят жизнеспособных семян, но дают некоторое количество фертильной пыльцы, которая может оплодотворять особей родительских видов. В других случаях гибриды плодovиты, но они плохо адаптированы.

Таким образом, целостность вида поддерживается отбором. Но если численность гибридов сильно увеличится — например, при разрушении их местообитаний в результате деятельности человека, — вероятность опыления растений родительских видов пыльцой гибридов повышается, и, в конце концов, большинство, а может быть, и все растения могут оказаться гибридами или беккроссами. Таким образом, судьба двух видов, между которыми происходит гибридизация, частично зависит от интенсивности гибридизации между ними и от уровня генетической и экологической стерильности гибридов и беккроссов.



Salvia mellifera Greene

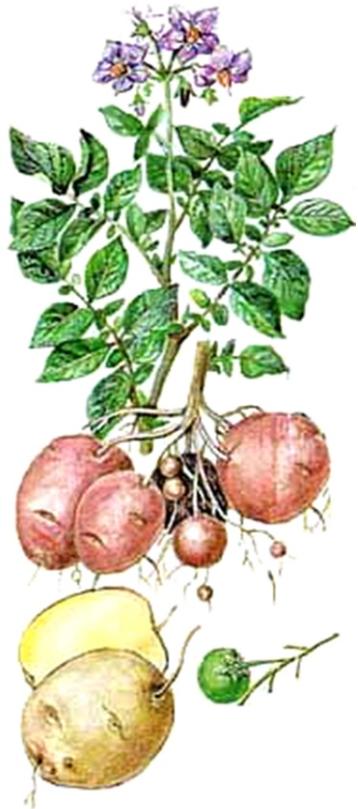


Salvia ariana Jeps

Аллополиплоидия

Аллополиплоидия — кратное увеличение количества хромосом у гибридных организмов. Возникает при межвидовой и межродовой гибридизации. Амфиплоидия встречается гораздо чаще и распространена гораздо шире у растений, чем автополиплоидия. Таким образом, аллополиплоиды (амфиплоиды), представляют собой новый константный вид, возникший в результате удвоения числа хромосом у гибридной особи. Вероятность возникновения аллополиплоидов выше потому, что у гибрида могут оказаться новые признаки, которые позволят ему использовать местообитания, не доступные ни для одной из родительских особей. Поэтому полиплоидию можно рассматривать как один из случаев симпатрического видообразования. У цветковых растений почти 40% всех видов, по-видимому, являются аллополиплоидами, так что полиплоидия, в самом деле, представляет собой очень важное явление. Существующие в природе естественные ряды гибридных видов растений возникли, вероятно, именно таким путем. Так, известны виды пшеницы с 14, 28 и 42 хромосомами, виды роз с 14, 28, 42 и 56 хромосомами и виды фиалок с числом хромосом, кратным 6 в интервале от 12 до 54 и т.д.

Фото: <http://www.darwin.museum.ru/expos/floor2/kartof.htm>



картофель

Например, у растений новые виды достаточно легко могут образовываться с помощью мутации удвоения хромосом (полиплоидии). Возникшая таким образом новая форма будет репродуктивно изолирована от родительского вида, но благодаря самооплодотворению сможет оставить потомство. Для животных такой способ видообразования неосуществим, так как они не способны к самооплодотворению.

Среди растений есть немало примеров близкородственных видов, отличающихся друг от друга кратным числом хромосом, что указывает на их происхождение путем аллополиплоидии. Так, у картофеля, есть виды с числом хромосом, равным 12, 24, 48 и 72, у пшениц – с 14, 28 и 42 хромосомами.



пшеница

Экспериментальные амфиплоиды

Некоторым исследователям удалось экспериментально создать существующие в природе амфиплоидные виды *Raphanobrassica*, *Galeopsis tetrahit* и других растений. Таким образом, амфиплоидия — это способ видообразования, связанный с однонаправленным увеличением числа хромосомных наборов, тогда как эволюция многих видов растений происходила, очевидно, на диплоидном уровне. Подробнее о других механизмах гибридизации, достигающих того же конечного результата без изменения числа хромосомных наборов, см. в Грант (1984).



Фото: Карпеченко, 1929 г.

<i>Raphanus</i> редис	X	<i>Brassica</i> капуста	=	<i>Raphanobrassica</i> рафанобрассика
(2n = 18)		(2n = 18)		(2n = 18)

RRRRRRRRR
RRRRRRRRR
фертильный

CCCCCCCCC
CCCCCCCCC
фертильный

RRRRRRRRR
CCCCCCCCC
стерильный
гибрид

Diploid (2n) Rabbage → Tetraploid (4n) Rabbage

colchicine
КОЛХИЦИН

RRRRRRRRR
CCCCCCCCC

RRRRRRRRR CCCCCCCCC
RRRRRRRRR CCCCCCCCC

Формирование фертильного тетраплоида рафанобрассики

R = хромосомы редиса

C = хромосомы капусты

Впервые *Raphanobrassica* или «rabbage», аллополиплоид от скрещивания редиса (*Raphanus sativus*) и капусты (*Brassica oleracea*), был получен советским агрономом Георгием Дмитриевичем Карпеченко в 1928 году. С гастрономической точки зрения это растение вызывает разочарование, поскольку все гибриды от скрещивания имеют листья редьки и корни капусты – две несъедобные части его предков. Для биологов, однако, *Raphanobrassica* является чрезвычайно интересным растением, потому что, несмотря на межродовой гибридный характер, получена не стерильная форма. Это привело ботаников к предположению, что случайное опыление цветка пыльцой другого вида в природе может быть механизмом видообразования, общепринятого у высших растений.

Видообразование при направленном воздействии человека

Направленное воздействие человека существенно меняет природные процессы и поэтому вопрос о видообразовании у культурных растений, а также у сорняков приходится обсуждать отдельно. Воздействие человека, в частности его сельскохозяйственная и селекционная деятельность, ведет к четырем основным результатам:

- 1. Постепенная замена естественного отбора на искусственный.** Искусственный отбор обладает движущим действием (в сторону выработки свойств полезных для человека, или в сторону выработки свойств сорняков, позволяющих им примениться к агротехническим приемам) и стабилизирующим действием (с целью сохранения сортовых качеств), но не обладает дизруптивным действием.
- 2. Ограничение панмиксии (свободного скрещивания) у растений.** Даже на обширных полях, засеянных культурными растениями, панмиксия осуществляется только внутри того сорта, которым засеяно поле. При селекции панмиксия вообще сведена к нулю и опыление осуществляется только по намеченному селекционерами плану.
- 3. Постепенная замена случайных процессов целенаправленными.** Уже само ограничение панмиксии, а также искусственный отбор являются целенаправленными действиями и ограничивают элемент случайности. Еще более ограничивают случайные процессы методы селекции, основанные на современной генетике.
- 4. Видообразование идет не в связи с эволюцией природных экосистем, а в связи с совершенствованием сложной системы: человек – культурные растения – условия их существования (как абиотические, так и биотические).** Применительно к сельскохозяйственным растениям часть этой системы называют обычно агробиоценозом. Поскольку эта система находится в состоянии постоянного совершенствования, процессы ее пополнения видами в некоторой степени аналогичны диверсификационным процессам в природных экосистемах, что вместе с тремя перечисленными выше особенностями значительно увеличивает скорость эволюции.

Таким образом, целенаправленная деятельность человека существенно меняет процессы видообразования у организмов, культивируемых им или вредящих его культурам. Эти процессы сохраняют некоторую аналогию с природными, но идут значительно быстрее.