

## НАСЛЕДИЕ ДАРВИНА: БЕСКОНЕЧНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КОНЦЕПЦИИ ВИДА

© 2019 г. И. Ю. Баклушинская\*

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия*

\*e-mail: [i.bakloushinskaya@idbras.ru](mailto:i.bakloushinskaya@idbras.ru)

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.

После доработки 12.07.2019 г.

Принята к публикации 18.07.2019 г.

160 лет, прошедшие со дня выхода первого издания гениального труда Ч. Дарвина “Происхождение видов путем естественного отбора” были чрезвычайно плодотворны для биологии, в первую очередь для становления теории эволюции и развития концепции вида. Несмотря на это, практически все вопросы, сформулированные Ч. Дарвиным, по-прежнему актуальны, в том числе проблема вида и значение гибридизации в эволюции.

*Ключевые слова:* вид, гибридизация, филогенетические реконструкции

DOI: 10.1134/S0475145019060028

### ВВЕДЕНИЕ

Современная биология, как и другие науки, и некоторые сферы современной обыденной жизни, оказалась под прессом больших массивов данных, “big data”. Геномика и протеомика проходят описательный этап, такой этап для морфологических исследований длится уже не первое столетие. Осмысление и сравнительный анализ полученных в новых областях данных возможны лишь при формировании соответствующих теоретических построений (Porper, 1959; Winkler, 2016), которые, вне всяких сомнений, на современном этапе будут основаны на эволюционном мировоззрении, начало формирования которого было положено трудами предшественников, в первую очередь, Ч. Дарвина. “Происхождение видов” (Darwin, 1859) имеет непреходящую ценность благодаря формулированию, как минимум, четырех основополагающих понятий: естественный отбор, популяционное мышление, оценка роли случайности и времени в эволюции, концепция общего предка. Зрелость осмысления идеи эволюции отражена в структуре “Происхождения видов”, логичной и тщательно выверенной, названия глав книги соответствуют направлениям эволюционной биологии, актуальным и по сей день. С этой точки зрения значение работ Ч. Дарвина невозможно переоценить.

### КОНЦЕПЦИЯ ВИДА В СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

Спустя более полутора сотен лет после выхода свет первого издания великого труда Ч. Дарвина

(Darwin, 1859) не разработано общепринятое определение вида. Основа для такого отложенного старта была заложена, фактически, самим Ч. Дарвиным. Одной из предпосылок последовавших затруднений оказалась неопределенность терминологии. Главы I, II и V “Происхождения видов” посвящены анализу вариаций при доместикации, в природе и формулированию законов вариаций. Термин “variety” использовался Ч. Дарвиным в разных смыслах, в том числе для обозначения географических рас (подвидов) и для, как мы сейчас бы назвали, внутривидовой изменчивости. Одним из наиболее известных научных “прорывов” Ч. Дарвина был вывод о том, что разновидности могут изменяться постепенно, пока не достигнут статуса вида. С этим тезисом связано также положение о том, что природа не делает скачков. Постулат о постепенном характере эволюции превалировал долгие годы, пока не был обоснованно подвергнут сомнению в революционных концепциях “многообещающих монстров” Р. Гольдшмидта (1940) и “прерывистого равновесия” Н. Элдриджа и С. Гулда (Eldredge, Gould, 1972).

В современной биологии определение вида и теоретическое обоснование способов видообразования остаются в центре внимания (Mallet, 1995). По мнению И.Я. Павлинова трудности решения этих вопросов объективны, поскольку “основное содержание современной проблемы вида в биологии составляет противоречие между необходимостью общего понятия вида, наделенного единым смыслом в разных биологических

дисциплинах, и невозможностью достижения этого” (Павлинов, 2009, с. 250). Э. Майр, долго и плодотворно разрабатывавший биологическую концепцию вида (Biological Species Concept, BSC), подчеркивал, что, предлагая очередную концепцию вида, исследователи зачастую не отдают себе отчета в том, что при этом они должны решить две разные проблемы, поскольку двойственность природы вида ведет к необходимости различения вида как категории (“определение вида”) и вида как таксона (“определение границ вида”). Нередко суть концепции сводится именно к определению границ вида, т.е. разработке критериев вида (Mayr, 1987, 1996). Именно такой подход характерен для различных филогенетических концепций вида, “наследниц” генетической концепции Ф. Добржанского, определившего вид как защищенный генофонд (Dobzhansky, 1937). Положение усугубляется возрастанием массы противоречий между устаревающей теорией (классический дарвинизм, синтетическая теория эволюции) и фактами, полученными благодаря новым методам, таким как молекулярно-генетический и цитогенетический анализы. В итоге, в наиболее полной современной сводке, посвященной проблеме вида, описаны более 30 концепций вида (Zachos, 2016), и этот процесс представляется бесконечным. Подтверждение тому – новые концепции, появление которых связано с переосмыслением эволюции генома в целом (Campbell et al., 2018). Так, известно, что митохондриальные геномы эволюционируют быстрее ядерных вследствие того, что подвержены более высокой частоте мутаций и не рекомбинируют. В связи с этим логично предположить, что коадаптация ядерного и митохондриального геномов сохраняется лишь благодаря коэволюции генов ядерного и митохондриального геномов. Коэволюция приводит к расхождениям в коадаптированных наборах митонуклеарных генов всякий раз, когда происходит нарушение потока генов между популяциями. В результате, пониженная приспособленность гибридов из-за митонуклеарной несовместимости прерывает обмен генами и эффективно изолирует популяции особей с общими коадаптированными генотипами. Понимание этой проблемы привело к возникновению концепций вида, резко отличных от всех существовавших ранее, таких как концепция митонуклеарной совместимости (mitonuclear compatibility species concept (MCSC) (Hill, 2019).

В эволюции понятия вида своего рода естественный отбор ведет к смещению акцента с анализа приспособленности фенотипа к анализу приспособленности генома. В концепции “конфликтного видообразования” в качестве основного объекта естественного отбора рассматривается геном, при этом формирование репродуктивной изоляции оказывается побочным продуктом

действия отбора (Shapiro, 2005; Maheshwari, Barbash, 2011; Crespi, Nosil, 2013; Presgraves, 2013).

## ГИБРИДИЗАЦИЯ И ЕЕ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ

Одним из самых удивительных прозрений Ч. Дарвина были его предположения о наследовании признаков. Современным биологам трудно представить, как можно было рассуждать о гибридизации (hybridism), не обладая знанием об основах наследственности. Тем не менее, в “Происхождении видов” гибридизации посвящена отдельная глава (Глава VIII). На современном уровне знаний мы можем утверждать, что постепенность эволюционных изменений нарушается при гибридизации, но видообразование не прерывается, напротив, лишь в случае гибридизации возможно возникновение нового вида уже во втором поколении. Для растений гибридизация, несомненно, является одним из основных механизмов эволюции. Для высших позвоночных животных, таких как птицы и млекопитающие, подобных примеров известно немного, но характерно, что именно для галапагосских вьюрков, объекта, наблюдения за которым позволили Ч. Дарвину сделать обобщения, составившие основу “Происхождения видов”, было показано быстрое возникновение нового вида во втором поколении в результате гибридизации (Grant, Grant, 2017; Lamichhaney et al., 2018). Гибридизация может вести к реорганизации адаптивных систем (Anderson, Stebbins 1954; Rieseberg et al., 1995; Schumer et al., 2018), изменению хромосомных наборов и последующему их закреплению с помощью мейотического драйва (de Villena, 2001; Tambovtseva et al., 2019), т.е. формированию разобщенных геномов, что равнозначно образованию новых видов (Taylor, Larson, 2019). Д. Шапиро уже почти двадцать лет развивает концепцию интергеномного взаимодействия как важной составляющей адаптивного эволюционного изменения, по крайней мере для мира бактерий и архей (Shapiro, 2002, 2019). С увеличением данных для высших позвоночных обоснование возможности быстрого возникновения новых видов путем гибридизации становится все более весомым (Mallet, 2007; Abbott et al., 2013). Вместе с тем, в данном случае еще более актуальной становится разработка адекватной концепции вида. События отдаленной гибридизации осложняют реконструкцию филогенетических отношений, как при использовании морфологических признаков, так и при включении в анализ данных полных геномов (Li et al., 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Парадоксально, но популярно мнение о том, что Ч. Дарвин во время своего 5-летнего путеше-

ствия лишь собирал всевозможные данные, которые затем, по двадцатилетнем осмыслении, оказались фундаментом для революционной концепции естественного отбора. Это представление, по свидетельству самого Ч. Дарвина, не соответствует действительности, гипотеза о постепенном изменении видов (т.е. эволюции) формировалась на протяжении многих лет, он описывает это в своей автобиографии: “Очевидно, что такие факты, как эти, равно как и многие другие, могут быть объяснены лишь если предположить, что виды изменяются постепенно; и этот вопрос преследовал меня” (Darwin, 1958, p. 119). “Происхождение видов”, великий труд Ч. Дарвина, претерпел собственную эволюцию, каждое последующее издание существенно корректировалось автором, особенно показательно изменение названия. Первое издание (Darwin, 1859) называлось: “К вопросу о происхождении видов...” [“On the Origin of Species...”], затем название становится немного короче “Происхождение видов” [“The Origin of Species...”] и существенно более акцентированным на основной рассматриваемой проблеме — как возникают виды. Несомненно, такое изменение названия свидетельствовало о возросшей уверенности автора в том, что его работа будет принята научным сообществом.

Юбилей Чарльза Дарвина — возможность отдать дань уважения выдающемуся мыслителю, чьи работы изменили мировоззрение и положили начало научному анализу естественной истории. Колоссальное количество статей и книг по проблемам вида, видообразования, естественного и искусственного отбора и другим сопряженным вопросам было опубликовано за 160 лет со времени выход в свет первого издания “Происхождения видов”. Но, несмотря на это, нет оснований утверждать, что механизмы эволюции расшифрованы, равно как далеко не на все вопросы, что были поставлены Ч. Дарвиным найдены ответы, более того, возникли новые проблемы. В этом, вероятно, и состоит непреходящая ценность гениального “Происхождения видов”, последняя фраза которого начинается словами: “В этом взгляде на жизнь есть величие...” [“There is grandeur in this view of life...” (Darwin, 1959, p. 490)].

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии — еще один взгляд // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. 2009. С. 250–271.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. Hybridization and speciation // *J. evolutionary biology*. 2013. V. 26(2). P. 229–246.
- Anderson E., Stebbins G.L.J. Hybridization as an evolutionary stimulus // *Evolution* 1954. V. 8. P. 378–388.
- Barlow N., Ed. The autobiography of Charles Darwin 1809–1882. With the original omissions restored. Edited and with appendix and notes by his grand-daughter Nora Barlow. London: Collins, 1958. 253 p.
- Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism / In: *Models in Paleobiology*, ed. by Schopf T.J.M. San Francisco: Freeman, Cooper & Co. P. 82–115.
- Campbell C.R., Poelstra J.W., Yoder A.D. What is speciation genomics? The roles of ecology, gene flow, and genomic architecture in the formation of species // *Biological J. the Linnean Society*. 2018. V. 124(4). P. 561–583.
- Crespi B., Nosil P. Conflictual speciation: species formation via genomic conflict. *Trends in ecology & evolution*, 2013. V. 28(1). P. 48–57.
- Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: J. Murray, 1859. 502 p.
- de Villena F.P., Sapienza C. Female meiosis drives karyotypic evolution in mammals // *Genetics*. 2001. V. 159. P. 1179–1189.
- Dobzhansky Th. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Goldschmidt R. *The Material Basis of Evolution*. New Haven: Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
- Grant B.R., Grant P.R. Watching speciation in action // *Science*. 2017. V. 355(6328). P. 910–911.
- Hill G.E. *Mitochondrial ecology*. Oxford University Press, 2019.
- Lamichhane S., Han F., Webster M.T. et al. Rapid hybrid speciation in Darwin’s finches // *Science*. 2018. V. 359(6372). P. 224–228.
- Li G., Figueiró H.V., Eizirik E., Murphy W.J. Recombination-aware phylogenomics reveals the structured genomic landscape of hybridizing cat species. *Molecular biology and evolution*. 2019. msz139. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz139>
- Mallet J. A species definition for the Modern Synthesis // *Trends Ecol. Evol.* 1995. V. 10. P. 294–299.
- Mallet J. Hybrid speciation // *Nature*. 2007. V. 446(7133). P. 279–283.
- Mayr E. 1987. The ontological status of species: scientific progress and philosophical; terminology // *Biology and Philosophy*. V. 2. P. 145–166.
- Mayr E. 1996. What is a Species, and What is Not? // *Philosophy of Science*. V. 63. P. 262–277.
- Popper K.R. 1959. *The Logic of Scientific Discovery*. Oxford, UK: Basic Books.
- Rieseberg L.H., Van Fossen C., Desrochers A.M. Hybrid speciation accompanied by genomic reorganization in wild sunflowers // *Nature*. 1995. 375: 313–316.
- Schumer M., Rosenthal G.G., Andolfatto P. What do we mean when we talk about hybrid speciation? // *Heredity*. 2018. V. 120. № 4. P. 379–382.
- Shapiro J.A. 2002. Genome organization and reorganization in evolution: formatting for computation and function // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 981. P. 111–134.
- Shapiro J.A. No genome is an island: toward a 21st century agenda for evolution // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2019. <https://doi.org/10.1111/nyas.14044>
- Tambovtseva V.G., Matveevsky S.N., Kashintsova A.A. et al. A meiotic mystery in experimental hybrids of the eastern

- mole vole (*Ellobius tancrei*, Mammalia, Rodentia) // Vavilov J. Genetics and Breeding. 2019. V. 23(2). P. 239–243.
- Taylor S.A., Larson E.L. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // Nature ecology & evolution. 2019. V. 3(2). P. 170–177.
- Winkler R. Popper and the Omics // Frontiers in Plant Science. 2016. V. 7. 195.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00195>
- Zachos F.E. Species concepts in biology. Historical Development, Theoretical Foundations and Practical Relevance. Cham, Switzerland: Springer. 2016. 227 p.

## Darwin's Heritage: Endless Evolution of a Species Concept

I. Yu. Bakloushinskaya\*

*Koltzov Institute of Developmental Biology, RAS, Moscow, Russia*

\*e-mail: [i.bakloushinskaya@idbras.ru](mailto:i.bakloushinskaya@idbras.ru)

Received May 31, 2019; revised July 12, 2019; accepted July 18, 2019

160 years that have passed since the release of the first edition of the brilliant work of Charles Darwin “The Origin of Species through Natural Selection” were extremely fruitful for biology, primarily for the development of the theory of evolution and the development of the concept of the species. Despite this, almost all the questions formulated by C. Darwin are still relevant, including the problem of the species and input of hybridization in evolution.

*Keywords:* species, hybridization, phylogenetic reconstruction