

Эволюция	Беркут	21	Вип. 1-2	2012	127 - 182
----------	--------	----	----------	------	-----------

## ТРУДНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ВИДА И ПУТИ ИХ ПРЕОДОЛЕНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ПТИЦ)

В.С. Фридман

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т, лаб. экологии и охраны природы; Ленинские горы, 1, стр. 12, г. Москва, ГСП-2, 119992, Россия*

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Lab. of Ecology and Nature Conservation; Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119992, Russia*

✉ wolf17@list.ru

**Hardship of the biological species concept and ways of its overcoming (on example of birds). - V.S. Friedmann. - Berkut. 21 (1-2). 2012.** - This paper seeks to rehabilitate the biological species concept viewed in a new perspective. It shows that the species may be more effectively defined as a population system, on the one hand maintaining isolation from population systems of related forms, and, on the other hand, preserving internal integrity. The former proves crucial in population systems coming into secondary contact involving hybridization, while the latter is of importance wherever environmental instability causes local population decline and range fragmentation. Importantly, the same communication mechanisms of conspecific recognition are involved in both maintaining the population system's isolation and in preserving its internal integrity. The idea of life's discrete structure was suggested by Nikolay Timofeeff-Ressovsky as the defining element of the biological view of the world. Biological forms do not grade into each other but are rather organized into units of which the species is the lowest one. The biological species concept assumes that membership in such units is important for the individuals that make up the unit. Since individuals cannot realize their reproductive potential on their own, but rather only as members of populations and communities, hence, assuming a sufficient level of divergence between the two population systems (higher-level populations of Short 1972), neither hybridization within the contact area nor even the fertility of the hybrids will be fatal to the isolation of the two biological forms. Though natural selection in most cases does not favour isolating mechanisms, conspecific recognition systems will (assuming they have sufficiently diverged while separated) keep the two forms separate during secondary contact and hybridization, even if mating is not assortative. Acceptance of conspecifics and rejection of heterospecifics plays out when hybrids and back-crosses attempt to integrate into population groups formed by phenotypically pure individuals inside the hybrid zone. Thus, the two forms remain distinct even when their genetic pools are almost united, because consistent differences in the organization of population systems and consistent differences in phenotypes (and morphology in general) are maintained beyond the hybrid zone. This happens despite a constant gene and phene flow across the hybrid zone which by themselves would be quite sufficient to form a hybrid phenotype within the larger part of the species range. Furthermore, the hybrid phenotype proves to be unstable in space and time even within the hybrid zone, where all individuals are of hybrid origin. Hybrids fail to form their own network of stable settlements even where hybrids outnumber non-hybrids. This paper shows ornithological evidences. **1.** The unpopularity of the biological species concept at the end of the XX century owes to an incorrect definition of the traits responsible for the isolation of species-level forms. The authors and proponents of the biological species concept believed these to be traits that prevent mating between different forms and lower the survival rate among hybrids. In other words, conspecific recognition was believed to occur on the level of individuals forming mating couples and reproducing. Therefore, the biological species concept lost its appeal once it was shown through numerous detailed studies of hybrid zones in birds that recognition errors on this level occur very often, that hybrids and back-crosses can be fertile to such an extent that their presence would be expected to promote ever greater hybridization, and that the ecological and demographical situation at the species range boundary is particularly conducive to recognition errors that produce hybrids. **2.** The biological species concept can be rehabilitated with new research evidence that shows that conspecific recognition plays out not on the level of individuals, for these commonly make recognition mistakes, but on the level of population systems, for the capability of individuals to integrate into such associations will depend on the individual's phenotype. Pure phenotypes easily integrate into settlements of their own form, while hybrids and back-crosses integrate with all the more difficulty, the more intermediate and mixed their phenotype. In this case, separate forms are efficiently differentiated on the levels of ecology and morphology (and the achieved level of differentiation is maintained) despite a consistent and vast gene flow across the hybrid zone and even in cases of a practically common gene pool. **3.** The historical dynamics of species ranges constantly creates natural experiments that can evaluate whether given forms have reached the species status. The first kind of experiment occurs in long-term disjunctions of species ranges, where the population system is tested for integrity. The second test occurs in zones of secondary contact accompanied by hybridization, where the level of isolation of



the population system (in a situation of inflow of 'foreign' genes and phenes) is tested. This paper analyzes how studies of population-level isolation can be applied to both situations (which present difficulties for the biological species concept). It is shown that the same mechanisms are used to maintain the integrity of the population system both during disjunction inside the species range and during contact with a related form at the species range boundary. [Russian].

**Key words:** speciation, species limits, conspecific recognition, population, hybridization, hybrid zone, phylogeography.

Проблема вида, как ее уже более 100 лет обсуждают зоологи, складывается из двух аспектов. С одной стороны, есть объективное противоречие, своего рода зазор, между видами, как они реально существуют в природе, и «видами классификатора», которые выделяет систематик-специалист по группе, с другой – естественное стремление всех выделять виды природосообразно, чтобы этот зазор направленно уменьшать, в идеале – и ликвидировать вовсе (Haffer, 1992; Фридман, 1996, 2007; Beurton, 2002; Newton, 2003; Mallet, 2007; Price, 2008). Не зря один из создателей синтетической теории эволюции (СТЭ) Н.В. Тимофеев-Ресовский важнейшей частью биологического мышления считал представление о «некисельности жизни», то есть дробности и дискретности структуры биоразнообразия. Иными словами, биологические формы не переливаются друг в друга плавно и постепенно, как разные цвета спектра, а разделены на единицы, частью четко дискретные, частью связанные переходами – те, что разделились не полностью.

Если за систему координат брать морфологию (существующее разнообразие живого, относя сюда не только строение тела, но и поведение, образ жизни и прочую естественную историю) элементарными сущностями, на которые членится биоразнообразие, будут виды; прочие таксоны получают их классифицированием, распределением по категориям и т.д. Если за систему координат брать топологию, пространство и время существования живой оболочки планеты – биосферы, соответствующие единицы будут биомами, биогеоценозами и другими отдельными мозаиками лоскутного одеяла сообществ, покрывающего Землю.

В обоих случаях включенность в такие сущности – и в виды, и в сообщества – важна для особей, их составляющих; так часть включается в системное целое. Важна даже более, чем собственное выживание и размножение индивида, в первую очередь потому, что повысить собственную приспособленность нельзя в одиночку, только в объединении с другими в рамках видоспецифического паттерна отношений (к территории, социальных, биотопических и иных) в надындивидуальной системе-популяции (Щипанов, 2000, 2003; Северцов, 2003; Фридман, 2011). Для этого особи, конкурируя друг с другом за территорию и брачного партнера, «инвестируют» собственную активность в долговременное воспроизводство видового паттерна пространственно-этологической структуры популяции и одновременно пытаются занять наилучшую «позицию» в структуре отношений, воспроизводимых их собственной активностью в одной из группировок. Это может быть доминантный статус в сообществе, структурированном иерархией, основанной на агонистическом доминировании, занятие лучших участков у территориальных видов, где их «качество» задано позицией в анизотропном пространстве группировки и более ранним сроком приобретения, привлечение большего числа партнеров лучшего «качества» и пр. (Щипанов, 2003; Щипанов, Купцов, 2004; Goltsman, 2005; Фридман, Ерёмкин, 2009).

Так или иначе, достижение собственного превосходства над другими *через конкурентное социальное общение* (распределение в пространстве, в мозаике местообитаний и другие гомологичные процессы) *в рамках видоспецифических отношений* позволяет данному индивиду



использовать последние для эффективной эксплуатации других как ресурс для обретения еще большего превосходства и/или максимизации собственной итоговой приспособленности.

Последнюю можно понимать как преимущество (по сравнению с другими особями, выбравшими альтернативные стратегии) тиражирование собственных потомков или генов. В любом случае связанность специфическими отношениями с другими в рамках надындивидуальной системы-популяции и большая эффективность в поддержании этих отношений критически важны для успеха индивида в борьбе за существование (Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2011). А, значит, для распространения жизненных стратегий, носителем которых делаются «успешные» индивиды. Пока еще лишь начинает складываться это «морфологическое» понимание популяции как целостной системы, характеризующейся паттерном отношений, устойчиво воспроизводимых в череде поколений в стохастике столкновений и взаимодействий особей (Фридман, 2011).

Соответственно, отдельные индивиды с их активностью, приспособленностью и судьбой выступают лишь средством выявления наиболее эффективного набора жизненных стратегий и конфигурирования паттерна пространственно-этологической структуры системы в сторону наиболее устойчивого – или долговременного – воспроизводства при данных локальных особенностях «возмущений» экологической среды извне или демографических «напряжений» внутри системы.

Мы упоминаем его по двум причинам. Во-первых, оно удивительно гармонирует с вавилонским пониманием вида как системы (популяций, взаимодействующих в рамках определенного ареала, в том числе регулирующих перераспределение особей в мозаике местообитаний для поддержания целостности внутри системы и максимизации репродуктивного выхода последней

вопреки демографической случайности и средовой нестабильности), входящим необходимой частью в биологическую концепцию вида.

Во-вторых, отсюда следует, что ключевой момент элементарного эволюционного явления – единичного процесса селективных изменений биологической формы, из которых складывается все, в том числе и видообразование – не победа *данного индивида* над другими в борьбе за существование как таковая. Нет, это его включение (или невключение, непрочное, неустойчивое включение, либо включенность на «худшую позицию») в специфичную для *вида* пространственно-этологическую структуру *популяции*. Только это открывает возможность особям максимизировать приспособленность, конкурируя друг с другом, но лишь за улучшение собственной «позиции» в системе относительно «позиций» других и в рамках процессов социальной коммуникации, структурированных в соответствии с видовыми «правилами игры», где «ошибки» или «обман» исключают особей из системы (Керимов, Иванкина, 2005; Фридман, Ерёмкин, 2009).

Это значит, что распознавание «своих» и «чужих» в рамках соответствующих взаимодействий, и особенно при включении индивида в системы отношений видовой популяции, существенны для поддержания целостности внутри вида («вида Вавилова», наиболее соответствующего «виду в природе», когда мы придерживаемся популяционного подхода против типологического). Подробная специальная аргументация, какие способы внутрисистемной регуляции задействуются для выполнения данной задачи, будет представлена ниже, здесь отметим, что это же распознавание «своих» и «чужих» естественным образом будет поддерживать обособленность вида там, где природа «испытывает» ее на прочность. Например, в зонах вторичного контакта с гибридизацией, когда изолирующие механизмы еще не выработаны (Price, Bouvier,



2002) и/или существующие препятствия к скрещиванию недостаточны, но не совершенствуются отбором (Servedio, Noor, 2003; Gourbière, Mallet, 2010). Обособленность форм, тем не менее, сохраняется без «размывания» (Абрамсон, 2007; Edwards et al., 2007; Price, 2008; Kraus et al., 2012).

### Популяция как система и «проблема вида»

Отсюда следует наша гипотеза, что целостность популяционных подразделений внутри вида и его обособленность от близких форм вовне поддерживается общим механизмом внутрисистемной регуляции, связанным с направленной сортировкой особей между группировками по потенциям развития определенного поведения, или выбора одной из альтернативных стратегий в определенной среде. Поскольку автор орнитолог, примеры и аргументация берутся главным образом из орнитологического материала, но такие и так, чтобы могли стать основой теоретических суждений общего характера. Тем более что существенное отличие птиц от других макротаксонов состоит в том, что описание его структуры биоразнообразия (в смысле А.А. Назаренко, 2001) в целом завершено (Jorpa et al., 2011; Mora et al., 2011). Уже сейчас происходящие изменения числа видов птиц связаны скорее со сменой преобладающих концепций вида и/или представлений о видообразовании в научном сообществе, нежели с открытием новых форм (Martin, 1996; Agapow et al., 2004; Zink, 2004; Абрамсон, 2007).

Направленные переселения нерезидентных особей между группировками, которые связывают в целостную сеть поселения, разрозненные или изолированные друг от друга на «островах» местообитаний, были описаны недавно и только лишь начинают изучаться (Goltsman, 2005; Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2011). В том числе ясна их способность к направленному перераспределению особей из

«резерва»<sup>1</sup> для восстановления видового населения, локально уменьшившегося из-за депрессии внутреннего характера, истребления или природной катастрофы. Причем восстановление точного как в отношении уровня численности, соотношенного с емкостью «освободившихся» местообитаний, так и пространственно-этологической структуры новосозданных поселений, соотношенных с видоспецифическими «идеальными образцами» последней. Наиболее важны здесь работы Н.А. Щипанова (2000, 2003; Щипанов, Купцов, 2004) по функциональной структуре популяций мелких млекопитающих и Ю.П. Алтухова (2003) по внутри- и межпопуляционной регуляции оптимального уровня генных частот через дифференцированное расселение разных генотипов.

С другой стороны, было показано (преимущественно для птиц и млекопитающих, но также для молоди пресноводных рыб – Павлов и др., 2007), что потоки расселения особей внутри популяции, будь то дисперсия молодняка, либо переселения взрослых:

а) не случайны, а направлены;

б) преддетерминированы не столько «направляющими линиями» экологического или ландшафтного характера, или градиентами изменения местообитаний внутри ареала, сколько анизотропностью

<sup>1</sup> Состав последнего исключительно гетерогенен (см., например, Щипанов, Купцов, 2004). С одной стороны, это разного рода «проигравшие» в конкурентной борьбе, потерявшие территорию и/или партнера из-за неэффективности поведения, неверного выбора жизненной стратегии и пр., или нетерриториальные бродячие особи, досель не имевшие того и другого. С другой – это выселенцы из местностей, где видовой биотоп уничтожен локальной катастрофой, вроде пожара, наводнения, вырубки и пр. С третьей – это, напротив, «лучшие» особи, победители в конкурентной борьбе в собственной группировке, переселяющиеся в другую, «лучшую» для максимизации репродуктивного успеха (об этих направленных переселениях см. Фридман, Ерёмкин, 2009).



положения разных группировок в «сети» поселений вида в соответствующей местности, наличием «лучших» (устойчивых многочисленных) и «худших» (неустойчивых, более временных и малочисленных) группировок, между которыми движутся потоки переселенцев. Из первых во вторые выселяются преимущественно неуспешные особи, вытесненные из «лучших» поселений, характеризующихся большей плотностью и большим напряжением конкуренции за территорию и/или партнера, в противоположную сторону – их антагонисты, увеличивающие переселением свой репродуктивный успех (Kharitonov, 1998; McDonald, 2003; Goltsman, 2005);

в) устойчивое воспроизводство популяций разного ранга, от местных поселений (демов) до географических популяций, (а скорее всего и подвидов), больше зависит от постоянства притока вселенцев со стороны, чем от эффективности размножения резидентов (Шилова, 1993; Фридман, Ерёмкин, 2009). Во всяком случае, для разных видов показано, что ослабление первого с сохранением среднего (а то и высококого) уровня успешности второго вызывает направленное сокращение популяций и неизменно ведет к вымиранию раньше или позже, если только соответствующий подток не восстановится. Поэтому виды так уязвимы к фрагментации природных ландшафтов, к изоляции поселений на возникающих «островах» (Шилова, 1993; Щипанов, 2000; Хански, 2010). И особенно те, у которых слаборазвита «восстанавливающая» подсистема популяционной системы, «резерв» нерезидентных особей мал и малоподвижен, а резиденты придерживаются К-стратегии, строго привязаны к социальным партнерам, территориям и/или биотопу (Щипанов, 2000; Фридман, Ерёмкин, 2009).

Иными словами, для жизнеспособности популяций связность территориальных подразделений «внутри» системы, ее способность «управлять» перемещениями и взаимодействиями индивидов в

масштабе ареала важнее эффективности размножения в местных группировках. Поэтому факторы, процессы и механизмы, совершенствующие внутрисистемную регуляцию, увеличивающие устойчивость и направленность переселений особей между группировками, «с точки зрения» естественного отбора имеют преимущество перед локальными адаптациями;

г) расселение особей внутри ареала отнюдь не нивелирует морфобиологические различия между популяциями, не приводит их к некому общему знаменателю. Напротив, *она усиливает их*, ибо происходит асимметрично и включает в себя «сортировку» особей по потенциам развития разных поведенческих/жизненных стратегий, существующих внутри ареала (Goltsman, 2005; Фридман, в печати).

Поэтому довольно обычные ситуации, когда более чем существенная дифференциация внутривидовых форм (исходя лишь из степени морфоэкологической дивергенции их можно считать отдельными видами) достигается не за счет изоляции, но при сохранении устойчивого обмена особями с остальным населением вида. Такова, например, оседлая эндемичная форма клеста Альбионских гор на юге штата Айдахо, коэволюционировавшая вместе с сосной скрученной (*Pinus contorta lafifolia*). Анализ полиморфизма длины амплифицированных фрагментов (метод AFLP) показал дивергенцию около 5% локусов, несмотря на наличие устойчивого генного потока с другими формами этого вида. Авторы даже выделили этого «клеста Южных Холмов» (South Hills Crossbill) в отдельный вид *Loxia sinesciurus* sp. nov. Благодаря отсутствию белок *Tamiasciurus hudsonicus* его морфоэкологические адаптации особенно глубоки и устойчивы (в других частях Северной Америки именно наличие белок препятствует выделению форм, глубоко приспособленных к потреблению семян какого-то отдельного вида хвойных) (Benkman et al., 2006).

Нам это решение кажется сомнитель-



ным, ведь точно так же дифференцируются все прочие девять форм клестов-еловиков *Loxia curvirostra* complex Северной Америки (Parchman et al., 2006). Каждая форма состоит не из территориальных популяций, а из кочевых стай, постоянно перемещающихся между местами богатого урожая. Пары образуются внутри стаи. Найдя место хорошего урожая, стая оседает на гнездование, практически не распадаясь (территориальности у этого вида нет). Стаи не представляют собой демографически изолированные единицы – так же как между оседлыми популяциями, между ними есть переток особей, до 10–15%, это пришельцы со стороны, пытающиеся закрепиться в данной стае.

Контактные позывки клестов «пип-пип-пип» и ряд других вокализаций (включая щебетание в песнях) в разных стаях существенно различаются по звучанию, как вследствие дифференциации диалектов, так и из-за того, что голоса птиц в одной стае конвергируют к некому общему «образцу» для каждого из типов сигналов. Прибывшие в стаю пришельцы существенно отличаются по звучанию тех же типов сигналов. В вольерных опытах К. Сьюэлл (Sewall, 2009, 2011; Sewall, Hahn, 2009) было показано, что если они относятся к той же форме, то «подгоняют» собственные сигналы к звучанию, доминирующему в новой группе. И наоборот – птицы другого подвида, попав в группу с иным звучанием сигналов, модифицируют вокализации так, чтобы максимально отличаться от группы.

Примеры подобного можно множить (Galligan, 2011 и др.).

Сейчас уже ясно, что морфоэкологическая и генетическая дивергенция внутривидовых форм, в том числе достигающая уровня «хороших видов», не требует обязательной изоляции и дизъюнкции ареала, но достижима и при наличии связующего генного потока. Задающие его перемещения особей являются не гомогенизирующими, а дифференцирующими для подразделений популяционной системы (Goltsman, 2005; Фридман, в печати).

Не случайно значения генетических дистанций между формами разного ранга (отдельные популяции, «хорошо дифференцированные подвиды», криптические виды, «хорошие виды») достаточно широко перекрываются. Особенно сильно перекрывание в трех последних категориях; и лишь с уровня 6–8% эти различия интерпретируются как строго межвидовые (Avisé, Walker, 1998); очень может быть, что этот порог несколько поднимется и далее. Такое же перекрывание показано для других классов позвоночных, причем птицы отличаются от остальных изученных макротаксонов тем, что практически вся наблюдаемая дифференциация здесь связана именно с кладогенезом, а не с филетической эволюцией (Боркин, Литвинчук, 2010).

Вышесказанное означает, что анагенетический компонент дивергенции близких видов был создан дифференциацией вышеописанного типа в период, когда они еще были отдельными популяциями или подвидами, существуя в рамках единой системы обмена особями внутри видового ареала, которая и обеспечивает внутривидовую регуляцию. Действительно, чем сильнее дивергировали географические популяции, тем больше генетическая дистанция между ними, причем возрастание последней отнюдь не ограничено уровнем «средней дистанции между хорошими видами» в данном макротаксоне, а может увеличиваться и дальше (Avisé, 2000; Price, 2008; Боркин, Литвинчук, 2010).

Выводы **а-г** приводят нас к системам распознавания «своих» и «чужих» как пути к ренессансу биологической концепции вида. Исходя из системного понимания популяции из «морфологического подхода» к популяционной структуре и динамике, можно исправить главный недостаток использования биологической концепции вида на пике ее популярности у зоологов в 1960-1970-е гг., связанный с непоследовательностью в проведении ее главного принципа – «*виды отличаются не различиями [в признаках], а обособленностью [популяционных систем разных форм друг*



от друга]» (см. Майр, 1968, 1974; Расницын, 1975; Колчинский, 2006).

Тем более что «по поводу понимания того, что есть “популяция”, среди биологов, по крайней мере среди эволюционистов, нет как известно, никаких разночтений. В эволюционной биологии популяция – единственный субъект эволюции, а ее особи – реальные носители как программ “стандартного развития”, так и эволюционных инноваций» (Назаренко, 2001: с. 181). При нынешней разногласии представлений о том, что такое вид (даже в теории), это единообразие в отношении популяционного подхода может быть общим основанием для определения «видов в природе» и направленного движения к ним, отправляясь от «видов классификатора».

К сожалению, рутинизация при практическом применении концепции привела к тому, что искомую «обособленность» поняли именно и только как репродуктивную дискретность форм – стерильность или иную неполноценность гибридов по плодовитости/выживаемости, вызывающую к жизни «отбор против гибридов». Если в начале гибридизации таковые отсутствуют, отбор, направленный на сохранение локально коадаптированных генных комплексов, «совершенствует» изолирующие механизмы, что способствует становлению искомой дискретности (Майр, 1968, 1974; Расницын, 1975; Панов, 1989). Дальше увидим, что и «сохранение», и «совершенствование» нужно взять под сомнение.

#### **«Расщепление» популяционных систем как «зародыш» видообразования**

Фиксация исследователей лишь на одном из возможных проявлений обособленности (вместо поиска наиболее универсальной формы последнего), и особенно практических систематиков, лишила их возможности объяснить ряд наиболее сложных и интересных случаев.

Во-первых, это случаи долговременно-го, направленного, вероятно необратимого

«расщепления» популяционных систем, со значительной морфоэкологической дивергенцией особей в обеих частях, но без генетической дифференциации, иногда даже при сохранении устойчивого потока генов между ними из-за широкой гибридизации в зонах вторичного контакта. Формы эти могут быть очень разного ранга и древности разделения, от «городских» черных дроздов (*Turdus merula*), отпочковавшихся от «лесных» максимум 200 лет назад, до серой (*Corvus (corone?) cornix*) и черной (*C. corone*) ворон, дифференцировавшихся существенно раньше (Крюков и др., 2007; Evans et al., 2009). Так или иначе, они составляют не очень большую, но значимую часть исследованных случаев направленной дифференциации внутривидовых форм, дивергировавших морфоэкологически и проявляющих обособленность при вторичном контакте с исходной формой или друг с другом (Edwards et al., 2007; Price, 2008).

Во-вторых, это случаи «расщепления» исходно единой популяции, которое поддерживается и усиливается, способствуя дальнейшему делению системы на две еще более независимые, именно за счет распознавания «своих» и «чужих». Так разделились центральноевропейские популяции славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) и тайфунника Кука (*Pterodroma cooki*) в связи с появлением новых зимовок, что поддерживается и усиливается положительной ассортативностью, связанной с разными сроками образования пар (Bearhop et al., 2005; Rayner et al., 2011). Другие аналогичные случаи у птиц см. Grant, Grant, 1996; Newton, 2003; Edwards et al., 2007; Price, 2008.

Соответствующий процесс может происходить очень быстро, причем генетическая дифференциация отстает от морфоэкологической. Так, у славки-черноголовки между «разделившимися» симпатрическими формами она превышает таковую между аллопатрическими популяциями, удаленными примерно на 800 км, но все



равно существенно ниже дифференциации по характеру миграционного беспокойства, срокам размножения и другим признакам. Последние «тянут» за собой физиолого-биохимические, а далее и морфологические изменения (Partecke et al., 2006; Evans et al., 2009; Rolshausen et al., 2009).

Генетическая дифференциация, достигнутая примерно за 30 поколений, здесь накапливается скорее в соответствии с эффектом Болдуина, чем с отбором в пользу генетической подосновы тех самых приспособлений (скажем, иных сроков и направлений миграционной активности), на основе которых произошло «расщепление» (Rolshausen et al., 2009). В других случаях явное разделение форм и демографическая замкнутость «разделившихся» популяционных систем не сопровождаются генетическими различиями, фактически их генные пулы однотипны (Evans et al., 2009).

Ряд филогеографических исследований показывает, что это состояние однородности генных пулов не только сохраняется после исходного «расщепления» популяционных систем, начинающего процесс достижения обособленности видового уровня, но и часто восстанавливается после него – за счет интрогрессивной гибридации, притом что морфоэкологическая обособленность сохраняется. Таковы данные по ткачикам *Foudia*, эндемичным для островов западной части Индийского океана. Эндемики каждого острова представлены монофилетической линией, для которой видообразование можно считать завершенным. Исключения из этого правила – несоответствия между морфологической дифференциацией, ядерной и мтДНК – объясняются раундами интрогрессивной гибридации, связанной с завозом человеком, а не неполнотой разделения линий (Warren et al., 2012). Интрогрессия чужой мтДНК в результате гибридации – одна из основных причин парафилии или полифилии, обнаруженной у 23% птиц при анализе 2319 филогенетических деревьев отдельных видов (Funk, Omland 2003, цит. по: Абрамсон, 2007).

Вышеописанные «расщепления» в равной мере бывают сим- и аллопатрическими. Последующий анализ что процессов исходной дивергенции, что форм обособленности при вторичном контакте, говорит о неважности противопоставления сим- и аллопатрического видообразования, как только речь идет о механизмах поддержания обособленности, а не векторах дивергенции по признакам.

Естественно видеть «зародыши» видообразования во всяком направленном, долговременном расщеплении популяционных систем, влекущим за собой аналогичное же усиление изолированности их представителей, в том числе если впоследствии особи обеих «разошедшихся» популяций вновь более-менее регулярно начнут практиковать размножение на одной территории в перекрывающиеся сроки. По аналогии с более широким понятием «элементарного эволюционного явления» (всякий направленный долговременный сдвиг адаптивной нормы внутри популяции вроде вызванных урбанизацией «диких» видов или непреднамеренным отбором в разводимых сортах и культурах) это можно назвать **«элементарным видообразовательным явлением»**.

Возникшая так потенция видообразования превратится в реальность, когда каждая из разделившихся популяционных систем выработает (или случайно обретет) собственные механизмы обособленности, и проявит их действенность в двух типах «естественных экспериментов», которые, на счастье систематиков-эволюционистов, повторяются снова и снова.

#### **«Натурные эксперименты» на завершенность видообразования**

Во-первых, это разномасштабные дизъюнкции ареалов, связанные с депрессией численности, антропогенными, климатическими и иными изменениями среды, в диапазоне от кратких до охватывающих исторические масштабы времени. С другой, это гибридация в зонах вторичного





контакта с близкими формами, достаточно долговременная и регулярная, чтобы там возникали популяции, полностью гибридогенные или включающие заметную долю гибридов. Изменения населения вида в ответ на первое показывает целостность и связность территориальных элементов его популяционной системы, на второе – ее обособленность от популяционных систем других форм, с которыми гибридизирует данная. Фактически «обособленность», о которой говорит Эрнст Майр, есть один из аспектов современных представлений о популяции, как о «хорошо выделенной» системе, характеризующейся специфическим паттерном структуры и способностью устойчиво воспроизводить видоспецифический морфотип и паттерн пространственно-этологической структуры видовых популяций вопреки разного рода «напряжениям» изнутри и «возмущениям» извне. В том числе и столь мощному, как устойчивый, долговременный поток генов через гибридную зону, тем более что в случаях незавершенного видообразования именно это «возмущение» наиболее критично.

Поэтому «морфологический подход» столь же продуктивен применительно к популяционной системе вида, как и к видовому морфотипу. Исходя из него, обособленность видового уровня понимается как способность популяционной системы<sup>1</sup> устойчиво воспроизводить специфику видового типа (включающего не только собственно биологию, но любой специфический паттерн экологических,

поведенческих и т.п. черт), и специфику популяционной структуры вопреки двум главным видам «возмущений», названным выше. Тогда результаты обоих «естественных экспериментов» дают объективный и полноценный тест для оценки «видовости» данной формы в ряду близких ей форм одного подрода, надвида и иных надтаксонов, выделение которых отражает группирование форм внутри рода.

Отсюда следует, что природосообразная концепция вида, направленная на выделение «видов в природе», должна «следовать» за событиями и ситуациями, в которых особи двух разных форм (относительно которых систематик имеет сомнения, достигли они видового уровня дивергенции или нет? вид это или подвид?) «манифестируют» собственную видовую обособленность, отделяя себя от «чужих». Или, напротив, «опровергают» ее, сливаясь с ними в одно целое или формируя ряд переходных форм. Речь, естественно, идет не о редких событиях и индивидуальных «ошибках», а о массовых популяционных процессах, направленно развертывающихся перед исследователем.

На счастье, естественные процессы динамики ареалов – экологические, демографические и всякие прочие – постоянно создают оба типа «тестовых ситуаций». Их и нужно использовать для проверки и совершенствования применяемых нами концепций вида, также как для опровержения гипотезы о статусе данных форм (вид-подвид? ибо всякие суждения систематика суть гипотезы, Павлинов, 2009).

<sup>1</sup> Вместо прежнего понимания ее как выборки (Северцов, 2003). Это изменение понимания популяции хорошо отражает переход от первого смысла слова *population* – «население» ко второму «народ». Применительно к биологическим видам это означает переход от анализа выборки особей, обитающих в некоторой местности, и характеризуемой среднестатистическими значениями разных характеристик, к структуре отношений – социальных, территориальных, биотопических и иных. Вне их устойчивого

воспроизводства особи не могут жить и размножаться, ибо реализация итоговой приспособленности немыслима в одиночку и вне специфических отношений с другими в рамках популяционной системы. Отношения реализуются на определенной площади («характерная площадь выявления» группировки), размер которой специфически связан как с конструкцией отношений в популяционной системе, так и с той нестабильностью среды, при которой «конструкция» воспроизводится в данной местности.



Во-вторых, это часть результатов обоих «естественных экспериментов», которые биологическая концепция вида так и не смогла объяснить.

1. Сохранение обособленности форм при наличии давнего и устойчивого потока генов между ними, так что генные пулы смешались давно и прочно. При том, что совершенствования изолирующих механизмов отбором также не наблюдается, гибридизация в зонах контакта идет беспрепятственно, без ассортативного скрещивания вовсе или с недостаточным и константным уровнем ассортативности (Randler, 2002; Newton, 2003; Price, 2008). Это классические примеры зон вторичного контакта с гибридизацией серых и черных ворон в Европе и Азии, трех форм золотых дятлов в Северной Америке (*Colaptes (auratus?) auratus*, *C. cafer* и *C. chrysoides*) и пр. (Фридман, 2007). Собственно, именно эти случаи и преобладают, тогда как постулированное теорией «усиление» (дискриминации форм в зоне контакта, *reinforcement*) и «смещение признаков» (*character displacement*) приходится выискивать чуть ли не с лупой (Servedio, Noor, 2003; Price, 2008; Warren et al., 2012), причем обычно альтернативное объяснение их убедительнее.

2. Неопределимость статуса вид-подвид хорошо дифференцированных форм из аллопатрических изолятов разной степени давности, созданных разномасштабными дизъюнкциями ареала. Классический пример – пиренейские (2) и дальневосточные (6) подвиды голубой сороки (*Cyanopica cyanus*) (на основании филогенетической концепции вида первые выделяются в отдельный вид *C. cooki*) и другие случаи того же рода (Крюков и др., 2005).

Увы, биологическая концепция вида в форме, возобладавшей в 1950–1970-х гг., не столько пробовала разрешить эти «трудные случаи», сколько открепивалась от них, пытаясь свести к другим или не обращать внимания (Северцов, 1988, 2005; Фридман, 1993, 1996). То и другое особенно распространилось среди сторонников био-

логической концепции вида, когда к 1980-м гг. стало окончательно ясно, что изолирующие механизмы не «совершенствуются» отбором, по крайней мере в специально изучавшихся на сей счет зонах вторичного контакта и гибридизации «хорошо дифференцированных подвидов» и других форм у птиц (Панов, 1989; Рубцов, 1996) и ряда других позвоночных (Мина, 2010). Некоторые из них утверждали, что биологическая концепция вида прямо неприменима к обоим случаям (особенно, конечно, ко второму, Васильева, 2002).

Неработоспособность концепции, претендующей на универсальность, в случаях, которые, согласно ее собственным постулатам, входят в «область определения» и «область значений», сильно способствовала тому, что она оказалась «в забвении» и вытесненной конкурентами. Среди них на Западе возобладали филогенетическая и эволюционная концепции вида (с рядом других, акцентирующих разные частные случаи этих двух: Крюков, 2003; Mallet, 2007; Павлинов, 2009), в нашей стране – морфологическая (типологическая) концепция (Северцов, 1988; Фридман, 1996).

Также вытеснению биологической концепции вида из систематики способствовала «кладистическая революция», произошедшая в конце 1970-х – начале 1980-х гг. По иронии судьбы пропагандируемый Хеннигом подход имел черты додарвиновской систематики, так как апоморфия каждого клада соответствует признаку, используемому в логических делениях при построении классификаций нисходящего ряда. И поскольку строить классификации легче и «технологичней» создания качественных реконструкций филогении, та же рутинизация делала превращение первого во второе с возрождением типологических представлений лишь вопросом времени. Чему немало способствовали не только новые цитогенетические и молекулярные методы выявления родственных линий внутри популяций и на уровне видов, но и смена поколений в систематике (Колчин-



ский, 2006). Далее в 1988–1998 гг. торжество кладистской идеологии наложилось на сокрушительную победу молекулярных филогений, что дало безусловное преимущество филогенетической концепции вида, вытесняющей все остальные (Абрамсон, 2009).

С другой стороны, это дискредитировало идею самой возможности выработки универсальной концепции вида; появилась идея ее замены **конвенцией вида**, создаваемой из соображений обозримости, практичности и удобства, после чего вместо «бесплодных теоретических споров» предлагалось углубиться в анализ «интересных частных случаев», которых у тех же птиц обнаруживаются с завидной регулярностью (Назаренко, 2001).

Надо прямо сказать – это плохо, как плохо всякая рутинизация теории. Собственно, самая прагматичная конвенция вида – установить критический «порог видовости» в 15% генетических различий, уже давно предложена молекулярными систематиками и даже имеет некое содержательное обоснование (Avice, 2000). Абсурдность этой идеи очевидна именно для сторонников вышеизложенной конвенциональности, так как подобный «технологический подход» делает содержательное исследование «интересных частных случаев» просто ненужным (Martin, 1996).

Поэтому ситуация должна быть исправлена, и отстаиваемый ренессанс биологической концепции представляется важным способом исправления. В чем оно может состоять? Прежде всего, в понимании, что противоречие между универсальностью вида как категории и спецификой представлений о виде в разных группах биоты (вызванных уникальной традицией выделения видов в каждой из них) лишь кажущееся.

Как только мы предположим вслед за Э. Майром, что «виды различаются не признаками, а обособленностью», все встает на свои места. В основу выделения видов во всех группах биоты кладется один и тот же *принцип* (обособленность популяционных

систем, образующих как бы «природное тело» вида, от аналогичных систем, образующих другие формы того же ранга). Да, этот принцип в разных группах биоты систематики реализуют по-разному, опираясь на разные признаки, доказательно связанные с обособленностью именно у данной группы, привлекают неформальное и личностное знание, но в той мере, в какой они руководствуются именно им, они выделяют как «виды» универсалии, сравнимые на одном основании.

Другое дело, что во многих группах вследствие их малой изученности, сугубой незавершенности даже обычной инвентаризации форм эти принципы до сих пор нельзя применить, там популяционные исследования близких форм просто не начались или исключительно тяжелы. Поэтому, скажем, в исследованных макрогруппах биоты кумулята числа описанных родов, семейств и других таксонов в конце XX в. вышла на плато, тогда как числа видов – нет, *за исключением птиц* (Jorpa et al., 2011; Moga et al., 2011). Кстати, отсюда следует, что именно орнитологический материал наиболее релевантен для обсуждения концепции вида и, шире, «проблемы вида» как таковой.

Так или иначе, *принцип* выделения видов остается один, он универсален и, как покажем далее, может быть последовательно проведен везде, включая сложные случаи, во времена Майра бывшие биологической концепции «не по зубам». Соответственно «виды в природе» – это «виды Вавилова», популяционные системы, эффективно поддерживающие в своем специфическом ареале целостность «внутри себя» и обособленность «вовне».

Если бы биологическая концепция точно следовала своим принципам, она бы выделяла виды именно по этому подержанию, то есть естественным образом; причем есть серьезные основания полагать, что целостность внутри и обособленность вовне поддерживаются одним и тем же регуляторным механизмом. Противостоящий



ей ворох «морфологических» концепций, выделяющих виды по признакам (будь то видовой морфотип, отделенный хиатусом от аналогичных морфотипов других видов или синапоморфии, маркирующие отдельные «ветви» в филогенетических древах, выстроенных соответствующими алгоритмами), плох уже тем, что этого универсального принципа не позволяет ни выдвинуть, ни провести. Поэтому виды, выделяемые по признакам (рис. 1), представляют собой первое несовершенное приближение к «видам в природе», иногда и вовсе неточное.

**Биологическая концепция  
vs «типологические»:  
взаимная альтернативность  
и преимущество первой**

Содержательное понятие о виде в природе немислимо вне представлений об эволюции а, значит, происхождении новых видов из старых во времени. Поэтому новый вид появляется в момент «перехода границы» между сетчатыми взаимодействиями популяций, свойственными внутривидовому уровню, и дивергенцией разделившихся «стволов» на надвидовом уровне (стрелка на рис. 1). Причем перехода с невозможностью (или маловероятностью) возврата, то есть видообразование (также как эволюция вообще) – необратимый процесс: слияние новообразованных видов возможно вследствие внешних воздействий вроде гибридизации и пр., но не путем инволюции, обратного развития в прежнюю форму по внутренним причинам.

Этим процессы формообразования – обособления видов и даже подвидов, – отличаются от элементарных эволюционных явлений, связанных с формированием адаптаций. Последние в той или иной степени обратимы при обратном развитии изменений среды, вызывавших соответствующее изменение признаков, например, обратное появление бронирования у трехиглых колюшек (*Gasterosteus aculeatus*) после

успешной очистки Великих озер, когда уменьшилась мутность, и точные атаки хищных рыб снова стали для них проблемой (Leinonen et al., 2011).

Иными словами, наиболее естественный критерий «видовости» – выход отношений анализируемых форм за пределы сетчатой эволюции, присущей подвидовому уровню, и переход к дивергентной<sup>1</sup>. Это показывает рисунок 1. Единая сеть популяций, связанных в одно целое переселением особей между группировками, постепенно «расплетается» и «переплетается» в два разных ствола, в каждом из которых формируется собственная сеть популяций, частично производная от прежней сети. Причем мы определяем вид или отличаем вид от подвида на каком-то временном срезе: если он прошел далеко выше точки дивергенции, это «хороший вид» (рис. 1, С), если примерно совпал – сложный случай вида *in statu nascendi* (В), если значительно ниже – это подвид (А).

Следовательно, концепция вида лишь тогда отвечает своей задаче, если, пытаясь все точнее дифференцировать формы, она тем не менее «тормозит» последовательное увеличение дробности рассмотрения структуры биоразнообразия точно на уровне качественного перехода В рисунка 1. Легко показать, что концепции, выделяющие виды по признакам (морфологическая, филогенетическая, эволюционная и др.)

<sup>1</sup> Понятно, что систематик – специалист по группе – сперва выделяет формы, используя достаточно общие для всех нас типологические процедуры (частично актуальные не только для биологии, но для всех других дисциплин, где используется классифицирование) и только потом анализирует их взаимоотношения в эволюционном процессе (Любарский, 1996). Уровень дивергенции сравниваемых форм (достигли они видового уровня или нет, и относятся к одной из меньших единиц – подвид, «раса» и пр.), также как отношения по типу предок-потомок, следуют именно из второго. В том числе в случае, когда выделение форм пересматривается и корректируется по данным эволюционного сценария.



под действием рутины систематической процедуры гарантированно «промахиваются» мимо него, опускаясь «ниже», на уровень А. А там выделение видов по признакам невозможно, ибо отношения форм представляют собой сеть, а не древо.

Направленное уменьшение масштаба рассмотрения от целых «стволов» к мелким «веточкам» рисунка 1 хорошо описано А.А. Назаренко (2001: 182): «в так называемом “пространстве признаков” структура биоразнообразия может быть уподоблена некой географической карте, где каждой изогипсе соответствует свой признак. Изогипсы низких уровней – это общие, так называемые плезiomорфные признаки, а хребты и вершины образованы изогипсами – апоморфиями (“продвинутыми”, уникальными признаками). Так, сойки *Garrulus* на этой таксономической карте будут выглядеть в виде двух одиноких и уединенных вершин – *G. lanceolatus* и *G. lidhti* и целой “грозди” вершин и плосковерхих хребтов (клины), но опять-таки с разной степенью сгущения – это популяции обыкновенной сойки».

Легко видеть, что отмеченный А.А. На-

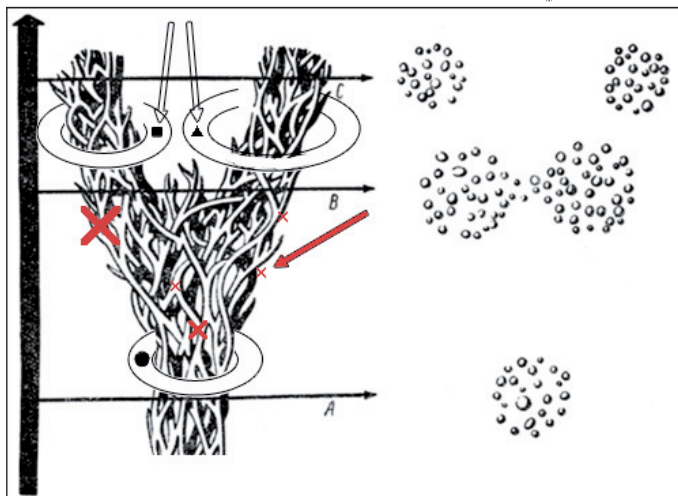


Рис. 1. Видообразование как направленный переход от сетчатой эволюции к дивергентной.

(Рисунок из известной статьи Ф. Добржанского, по: Майр, 1974 с нашими изменениями).

Обозначения. А-С – «временные срезы», на которых рассматривается процесс; соответствуют разной степени обособленности форм и разным соотношениям первоначально выделенных единиц – популяций, признаками которых дифференцируют как крупные ветви, так и «сучки» дерева на рисунке. С – формы, представленные расходящимися «стволами», достигли видового уровня обособленности (что подтверждается в том числе данными по зонам вторичного контакта и гибридизации, см. текст). В – момент видообразования, переход от сетчатой эволюции к дивергентной, формы представляют собой виды *in statu nascendi*, А – сетчатая эволюция на внутривидовом уровне, морфоэкологическая дивергенция популяций происходит при устойчивости направленных потоков переселенцев между ними, а не благодаря их пресечению изоляцией, неважно, сим- или аллопатрической природы. Поэтому одновременно А-С – это уровни различия, заданные соответствующими признаками при грубой (С) и более тонкой (В, А) дифференциации форм. Кольцо – признаки «обруча», определяющие целостность и слитность «ствола», стрелки – признаки, выступающие как синапоморфии «веточек».

Fig. 1. Speciation as a directional shift from reticulate to divergent evolution.

Notation. C-A – «time slices» at which the process is analyzed, correspond to different degrees of isolation of forms and to different relationships between the initially distinguished units – populations, whose characters are the grounds for differentiation of both large branches and «knots» of the tree in the picture. C – the forms presented by divergent «trunks» have reached the species level of isolation (which is confirmed among other things by the data on the zones of secondary contact and hybridization, see the text). B – the time of speciation, the transition of the reticulate evolution to the divergent, the forms are species *in statu nascendi*. A – reticulate evolution at the intraspecific level, morpho-ecological divergence of populations happens with the aid of stability of directional flows of migrants between them, and not because of their cessation of isolation, whether of sympatric or allopatric nature. Therefore, at the same time the C-A are levels of distinction, defined by the appropriate features in a rough (C) and more subtle (B, A) differentiation of forms. The ring is signs of «hoop» that determine the integrity and unity of the «trunk», the arrows are signs that act as synapomorphies of the «branches».



заренко «ландшафт» есть не более чем проекция дерева рисунка 1, если убрать ось времени, оставив лишь «плоскость» признакового пространства (и/или ареала), в которой идет дифференциация форм, от «веточек» до целых «ветвей». Поэтому всякое увеличение дробности рассмотрения форм, следующее из введения в обиход новых признаков, означает все меньший «масштаб рассмотрения биоразнообразия» данной группы. Если по умолчанию считать все эти признаки равноценными, просто дифференцирующими «пики разной высоты» в упомянутом «ландшафте биоразнообразия», мы «просмотрим» постепенное изменение характера процессов при движении от уровня С к А. А это постепенно смещает анализ «от стволов к веточкам» рисунка 1, то есть туда, где выделение видов вообще невозможно (рис. 1А), ибо используемые признаки маркируют «узлы» сети, а не «ветви» филогенетического дерева.

Из рисунка 1 также ясно, что при всем многообразии концепций вида возможны лишь два принципиально разных подхода к их выделению. Представим изображенную Добржанским сеть популяций как веник – «ствол», сплетенный из «прутиков» (географических популяций) и удерживаемый «обручами» (потоками переселенцев, соединяющих популяции в одно целое, при том что каждая из них накапливает локальные адаптации а, значит, дифференцируется от остальных). Можно выделять виды *по признакам, относящимся к «обручу»* = включенным в процесс поддержания целостности популяционной системы вида внутри себя и ее обособленности от аналогичных систем вовне, как до, так и после дивергенции «стволов». Они отражают обособленность единиц, именуемых «видами», на данные признаки ориентируется биологическая концепция. А можно выделять *по признакам, маркирующим отдельные «стволы»*, отличающим их друг от друга, как делают филогенетическая концепция вида, эволюционная,

морфологическая и др. Последовательное проведение такого подхода приводит к тому, что видовой статус рано или поздно получит всякая ветвь (и даже «веточка») признакового дерева, маркируемая уникальным сочетанием характеристик, морфологических или молекулярных. Этим фактически устраняется категория подвида, географической расы (табл.) и круг замыкается: со становления политипической концепции вида (в орнитологии!) началось проникновение эволюционных воззрений в систематику; изменчивость, фиксируемая на музейных экземплярах, смогла быть проинтерпретирована как отражение реальных видообразовательных процессов. Сейчас можно встретить 300-страничную книгу «Филогенетика», целиком заполненную построением деревьев, за которыми никакой эволюции не обсуждается.

Отсюда следует *противоположность* биологической концепции, опирающейся на признаки «обручей», скрепляющих «ствол» (-ы) рисунка 1, прочим, которые можно назвать типологическими<sup>1</sup>. Как пишет создатель филогенетической концепции вида J. Cracraft (1983), «*species is the smallest diagnosable cluster of individual organisms within where is a parental pattern of ancestry and descent*». Разница между первыми и вторыми состоит в том, что первые реконструируют процесс (видообразования, определяя по «натурным экспериментам», завершено оно у данных форм или нет), и при природосообразных

<sup>1</sup> Поскольку они опираются на уникальные сочетания признаков, отличающие одну «ветвь» от другой, при побочности или даже ненужности содержательных интерпретаций. Взамен популяционного мышления в практику систематики внедрилось мышление «дендрограммное», где любые таксоны воспринимаются не как реальные природные объекты (группы популяций), а как минимальные единицы филогенеза. То есть непонятное объясняется через неизвестное, ведь суждение о том, что филогенез шел именно так, есть гипотеза, которую еще надо доказать (см. табл.).



представлениях о факторах и механизмах процесса могут «попасть в цель». Вторые же описывают паттерн («облака» в правой части схемы Добржанского), и в стремлении описать его как можно точнее неизменно будут «промахиваться».

Ведь исходно мы не знаем, где ствол, а где «ветви»: «дерево» дано не во времени, а на одномоментном срезе. Поэтому соединения «веточек», отражающие их «не-обособленность» друг от друга, их соединенность в общую популяционную систему вида систематик, смотрящий «срез на плоскости», воспринимает как «нечеткость картины». Он старается эту нечеткость убрать, как бы «навести на резкость» использованием новых методов различения форм, вводом в оборот новых признаков, все тоньше и тоньше дифференцирующих «стволь» друг от друга. Беда в том, что в этом процессе обязателен переход *от «стволов» к «стволикам*»: поскольку уровень вида априори не задан, направленный рост тонкости дифференциации форм гарантирует спуск до уровня сетчатой эволюции географических популяций и подвидов, где дерево уже не построишь.

Следовательно, чем точнее мы диагностируем формы, тем выше вероятность, что диагностируемый объект будет не «веточкой», а «узлом сети». Далее, через исследования процессов и механизмов, определяющих целостность популяционной системы вида «внутри» и ее обособленность от аналогичных систем других видов вовне (также как становления «собственных» тех и других у нововозникших форм в процессе видообразования) биологическая концепция вида открывает путь к объективному установлению грани рисунка 1. Напротив, концепции, выделяющие вид по устойчивому различию в признаках, ведут в «дурную бесконечность»: чем более подробно мы выделяем виды по признакам, тем труднее нам оказывается эти самые виды определить, в смысле задать признаками непротиворечиво (в общем случае, а не для конкретной группы).

В самом деле, описанная А.К. Тимониным (1998) «дробительская тенденция» (введение в оборот новых признаков для все более тонкой дифференциации форм и более «мелкомасштабного» рассмотрения «ландшафтов», отражающих структуру биоразнообразия) помимо отмеченной им «инфляции рангов» ведет и к другому важному для нас следствию. Она смещает «масштаб рассмотрения» структуры биоразнообразия от С рис. 1 к А, когда признаки, используемые для дискриминации, выделяют «узлы» сети популяций в популяционной системе *одного* вида, но не ветви филогенетического дерева, разделяющего *разные* виды. И действительно, филогенетическая концепция вида, сейчас наиболее ярко представляющая эту тенденцию, неоправданно увеличивает число форм, выделенных как «виды», и одновременно «смазывает», упрощает схему дифференциации подвидового уровня, «не видя» значимых и устойчивых различий (Агаров et al., 2004; Zink, 2004).

Другой недостаток описанной ситуации – игнорируется популяционный подход и распространяется типологический в форме «дендрограммного мышления», где любые таксоны воспринимаются не как реальные природные объекты (группы популяций), а как «минимальные единицы филогенеза» (Колчинский, 2006). Указание на последний вполне ритуально, так как соответствующие гипотезы не проверяются *в тех же работах, в которых высказаны*. Фактически «филогенез» здесь не более чем формальный способ «свернуть» описание определенного аспекта фенетической дифференциации форм, соотношение же последнего с реальной эволюционной историей группы – предмет отдельного исследования, обычно даже не предполагаемого.

Фактически это означает, что анализ, руководимый «признаковыми» концепциями вида, тем чаще дает нам неверный ответ, чем больше использует признаков и тоньше дифференцирует формы. В них самих не



Сравнение биологической концепции вида с филогенетической (наиболее популярной ныне из «признаковых»). По А.А. Назаренко (2001), с изменениями

Comparison of the biological species concept with the phylogenetic one (currently the most popular of the «character»-based concepts). According to A.A. Nazarenko (2001) with changes

А. БКВ, традиционное понимание	Б. ФКВ	В. БКВ, наше понимание
1	2	3
<b>1. Теоретическое содержание (идеология)</b>		
<p><b>Популяционный подход вместо типологического.</b> Вид – популяционная система, обособленная от других популяционных систем в той же степени, в какой она целостна и интегрирована внутри себя.</p>	<p><b>Типологический подход при игнорировании популяционного в форме «дендрограммного мышления».</b></p>	<p><b>Популяционный подход вместо типологического.</b> Вид – популяционная система, обособленная от других популяционных систем в той же степени, в какой она целостна и интегрирована внутри себя.</p>
<p><b>Виды определяются не различиями, а обособленностью.</b> Виды реально существуют в природе и выделяются по этой последней, ее отсутствие заставляет считать форму подвидом, как бы сильно она не дивергировала от исходной.</p>	<p><b>Данный параметр вообще не входит в онтологическую характеристику вида.</b> Вид – это популяция, характеризующаяся уникальным сочетанием признаков и отличная от другой такой же формы сколь угодно незначительными признаками и их сочетанием.</p>	<p><b>Виды определяются не различиями, а обособленностью.</b> Виды реально существуют в природе и выделяются по этой последней, ее отсутствие заставляет считать форму подвидом, как бы сильно она не дивергировала от исходной.</p>
<b>2. Предлагаемые формы его воплощения в реальности (онтология)</b>		
<p>Сведение обособленности к нескрещиваемости, вид – это популяция с замкнутым геномом. Нескрещиваемость обусловлена низкой частотой «ошибок распознавания» на уровне выбора особями половых партнеров и спаривания с ними. Ее снижение обычно связано с неэффективностью таких спариваний, прекращающихся отбором из-за полной или частичной стерильности (часто в сочетании со сниженной жизнеспособностью) гибридов, но может возникать и при полной плодовитости/жизнеспособности последних. Тогда отбор совершенствует изолирующие механизмы, вырабатывает препопуляционные препятствия к скрещиванию <i>de novo</i> ради сохранения коадаптированных генных комплексов от разрушающего воздействия гибридизации.</p>	<p>Современное доминирование кладистических методов ведет к возрождению типологии, так как апоморфия каждого клада соответствует признаку, используемому в логических делениях при построении классификаций нисходящего ряда.</p>	<p>В зоне вторичного контакта и гибридизации – обособленность видового уровня задана эффективным распознаванием «своих» и «чужих» в момент включения особой разного фенотипа в пространственно-этологическую структуру популяций той или иной формы. Для аллопатрических изолятов обособленность видового уровня задана сравнением степени дивергенции ДНК-родословных между популяциями изолятов, в сравнении со степенью дивергенции аналогичных родословных близких форм с тем же типом ареала, однако сохранивших промежуточные популяции, исчезнувшие между рассматриваемыми изолятами</p>





Окончание таблицы

End of the Table

1	2	3
<b>3. Приложение к реальным популяциям</b>		
<p>Степень сходства-различия между популяциями не имеет решающего значения.</p> <p>Существенное значение для доказательства видового статуса имеют случаи «усиления признаков» (<i>reinforcement</i>) и смещения признаков (<i>character displacement</i>)</p> <p>Вид может быть моно-, пара- и полифилетическим, т.е. состоять из многих неидентичных популяций (политипический вид). Вид полиморфен и политипичен в той степени, в которой это необходимо для выживания в колеблющихся условиях среды, он всегда готов отпочковать популяцию, «нащупывающую» новые ниши.</p> <p>Допускаются таксономические «полутона»: подвид, полувид и т.п. «Эволюционное событие» и видообразование разнесены во времени: «видообразование» – это момент приобретения популяцией механизмов репродуктивной изоляции.</p> <p>Вторичные контакты и гибридные зоны между ними как мощный инструмент оценки таксономического ранга этих популяций.</p>	<p>Вид – это только монофилетическая популяция (монотипический вид). Для категории «подвид» принципиально нет места.</p> <p>«Эволюционное событие» и видообразование – одновременны.</p> <p>Феномен зон вторичного контакта и гибридизации полностью лишен какой-либо эвристической значимости, поскольку генетический обмен между неидентичными популяциями есть, по определению, межвидовая гибридизация.</p>	<p>Популяция – не выборка, а система, обладающая гетерофобией, структура которой подлечит «морфологическому методу» анализа.</p> <p>Одни и те же регуляторные механизмы <i>поддерживают целостность</i> популяционной системы вида «изнутри» и <i>ее обособленность «вовне»</i>, при вторичном контакте с другой формой.</p> <p>Расселение особей ведет к дифференциации популяций, а не к «смазыванию различий», поскольку происходит сортировка особей по поведенческим потенциям.</p> <p>Распознавание «своих», отвержение «чужих» идет не столько на уровне брачных взаимодействий особей, сколько при включении потомков от первых в популяционную структуру.</p> <p>Особи сплошь и рядом «ошибаются», плодя гибридов и бэккроссов. Будут они агентами углубления гибридизации или нет, сохраняется обособленность форм или нет, определяется повышенным невключением их, по сравнению с «чистыми» особями, в популяционную систему обоих форм.</p> <p>Даже при интрогрессивной гибридизации популяционные системы форм существенно избирательны к притоку чужих генов и фенотипов, из-за чего гибридный фенотип «собирается» только в гибридной зоне.</p> <p>Как присутствие в кармане валюты чужой страны не делает нас ближе к психологическому складу ее жителей, так и приток чужеродных генов в популяционную систему в принципе не угрожает ее обособленности и видовому статусу формы. Если только «граница» остается полупроницаемой, сохраняется гетерофобия, а система успешно селектирует и фильтрует генный поток, то есть он взят под надежный контроль.</p> <p>Вторичные контакты и гибридные зоны между ними как мощный инструмент оценки таксономического ранга этих популяций. Также как разрывы и дизъюнкции ареалов разных форм – это натурные эксперименты по проверке «видовости».</p>

содержится ничего, заставляющего «остановиться» на уровне различия **В**, выделяющем именно вид, но присутствует много причин, заставляющих двигаться «ниже», в

область ошибки. Поэтому соответствующие концепции контрпродуктивны для задачи природосообразного разделения мозаики биоразнообразия на обособленные едини-



цы – виды. Даже если лежащие в их основе принципы, прежде всего сравнительный метод и типологический подход, вполне применимы и даже единственно возможны на предшествующей стадии выделения форм (Северцов, 1988; Любарский, 1996).

Нагляднее всего это проявилось в 1990-е гг., когда триумф молекулярной систематики сделал массовым выделение новых «видов» птиц раздроблением старых, когда (на основе филогенетической концепции) «видом» считали всякую ветвь молекулярного «дерева» (Martin, 1996). Для постройки последнего чаще всего использовали «текст» мт-ДНК, много реже – ядерных генов и лишь в одном случае для трех видов *Piophila* пытались совместить друг с другом деревья, построенные по 30 разным ядерным генам (но неудачно: Edwards et al., 2007).

Вообще, использование в выделении *видов* молекулярных маркеров, отражающих генеалогию локальных *популяций*, гарантированно ведет к тем ошибкам, что описаны выше. Слишком часто морфологически хорошо дифференцированные подвиды (характеризующиеся четкой морфоэкологической спецификой, иногда даже отличимые от других по одному экземпляру, не только в сериях) возникают и обособляются в «месте встречи» двух разнонаправленных потоков расселения особей. То есть представляют собой те самые «узлы сети», а не «ветви дерева». В самой же методологии анализа наличной совокупности особей с их ДНК и морфологическими признаками нет ничего, что бы позволило первое от второго отличить – но многое, наоборот, способствует смешиванию (Абрамсон, 2007, 2009).

Многие из «хорошо дифференцированных подвидов» и полувидов неоднородны по составу мт-ДНК. Так, материковая популяция лазоревки (*Parus caeruleus*) содержит 2 варианта мт-ДНК, при генетической дистанции между ними в 1,23%. Популяция сибирской теньковки (*Phylloscopus collybita tristis*) также гибридогенна, причем моле-

кулярные маркеры (мт-ДНК наследуется только по женской линии) показали, что «евами» были самки из группы европейских «зеленых» теньковок, а «адамами» – самцы из группы ближневосточных «оливковых» теньковок. Генетическая дистанция между теми и другими составляет 3,9–4,0%, в рамках филогенетической концепции это разные виды (Taberlet et al., 1992; Helbig et al., 1996; Kvist, 2003).

Примеры подобного можно множить. Несоответствие между морфоэкологической дивергенцией внутривидовых форм и дифференциацией форм, выявляемой методами филогеографии, на орнитологическом материале скорее правило, чем исключение (Wirtz, 1999). Иными словами, названные *популяции высоких рангов* (термин L.L. Short, 1972), с одной стороны, с точки зрения «признаковых концепций» вполне «оформлены» как таксоны: присутствуют четкая морфологическая дифференциация, достаточная дивергенция от других форм по экологии, поведению и т.д. Иногда они до некоторой (обычно небольшой) степени и репродуктивно изолированы. Однако в плане генеалогии они являются отнюдь не отдельной кладой, но продуктом гибридизации других популяций *того же ранга* или генетически неотличимы от других столь же дифференцированных форм (обзор см. Avise, 2000; Edwards et al., 2007; Price, 2008).

Так, транспалеарктический ареал ворон Евразии распадается на три формы, существенно дифференцированные морфоэкологически: западную черную (*Corvus corone corone*), восточную черную (*C. c. orientalis*) и серую (*C. cornix*) вороны. Ареал последней разделяет распространение первых двух. Схема дифференциации по мт-ДНК принципиально иная: к одной кладе относятся популяции черной вороны южнее Амура, к другой – все прочие евразийские, в том числе морфологически однотипные птицы Северного Приамурья (Крюков и др., 2007; Haring et al., 2007; Крюков et al., 2010). Это деление не имеет ни морфологических синапоморфий, ни



внятного филогенетического обоснования.

Для молекулярной систематики подвидового уровня такое – скорее правило, чем исключение. Даже на видовом уровне невязки между дифференциацией форм «по морфологии» и «по ДНК» (преимущественно митохондриальной, ибо ядерные гены – более консервативный маркер) встречаются слишком часто, чтобы на них можно было не обращать внимания (Avice, 2000; Edwards et al., 2007). Так, анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов ND3 и цитохрома b желтой (*Motacilla flava*) и желтоголовой (*M. citreola*) трясогузок «разорвал» традиционно распознаваемые виды.

Для первого было показано наличие трех филумов, соответствующих населению Западной Палеарктики, северо-востока Евразии и Юго-восточной Азии. Однако здесь нет хороших морфологических синапоморфий и они не являются монофилетической группой. Эти линии на филогенетическом дереве разделены линиями желтоголовой, горной (*M. cinerea*) и белой (*M. alba*) трясогузок, так что в рамках филогенетической концепции это – отдельные виды. Западный и восточный филумы также найдены «в» *M. citreola*, им тоже присваивается видовой статус. На дереве, построенном по нуклеотидным последовательностям, сестринскими группами являются а) северо-восточная линия желтой и восточная линия желтоголовой трясогузок, б) юго-восточная линия желтой и западная линия желтоголовой трясогузок. Вместе эти 4 линии образуют монофилетическую группу, сестринскую по отношению к западной линии желтой трясогузки, а между линиями присутствует ограниченный обмен генов с изоляцией расстоянием (Pavlova et al., 2003).

Неслучайно вышеизложенному сопутствуют другие методические огрехи. «По мере того как время после интродукции возрастает, те варианты гаплотипов, которые сохранились в популяции после

интродукции в результате пересортировки линий, с большей вероятностью займут базальное положение и могут уже не проявлять никакой географической ассоциации с популяцией, от которой они происходят. В таком случае отличить полифилию, возникшую вследствие интродукции гаплотипа близкого вида, от полифилии вследствие сохранения предкового полиморфизма и неполного расхождения линий, очень сложно. Последнее явление представляет собой самую общую причину полифилии и в той или иной мере затрагивает практически любое исследование, основанное на анализе изменчивости одного локуса у любого таксона...

Сталкиваясь с полифилетическими генными деревьями, более чем половина авторов относит это за счет ошибочной таксономии и не пытается обсуждать иные возможные причины. Интродуктивную гибридизацию в качестве причины рассматривает не более 32% авторов (Funk, Omland, 2003), а неполную сортировку линий – не более 30%. Несоответствие молекулярного маркера таксономическому уровню исследования (слабый филогенетический сигнал) обсуждалось в единичных работах. Построение генеалогических деревьев – основной результат всех филогеографических исследований. Именно на них, в конечном итоге, основываются все эволюционные и таксономические выводы. Поэтому ошибка на этой стадии особенно опасна и компрометирует как метод, так и методологию филогеографии» (Абрамсон, 2007).

Понятно, что вышеперечисленное делает филогенетическую концепцию вида (не «молекулярные деревья», всего лишь использующие один из признаков) плохим «руководящим началом» как в исследованиях внутривидовой дивергенции (обособления географических рас в нынешнем ареале), так и в вопросе, можно ли считать сильно дивергировавшие формы А и Б разными видами или нет? Орнитологи, первыми хлебнувшие лиха в связи с попытками так строить околотовидовую систематику,



первыми же стали противостоять доминированию что филогенетической концепции, что «дендрограммного мышления» (Martin, 1996; Johnson et al., 1998; Winker, 2010).

Тем более что оба они ведут к порочно-му кругу. Чем более утонченные и мелкие признаки мы используем для разделения конкретных форм околотовидового ранга в каждом отдельном «сложном случае», тем выше вероятность получить *более расплывчатые* и нечеткие границы таксонов при попытке всеобщего применения критериев, основанных на таких «новых признаках» (см., например, обсуждение взаимоотношений 3 форм в австралийском роде *Poephila*, единственной группе птиц, где сделана (неудачная) попытка «взаимного наложения» деревьев, выстроенных по 30 независимым ядерным генам, для получения непротиворечивого дерева филогении форм: Edwards et al., 2007).

Вызвано это тем, что на уровне А, где взаимоотношения анализируемых единиц (форм, популяций высоких рангов и пр.) не дивергентны, а сетчатые, отсутствуют «ветви дерева», которые можно единообразно разделить данными признаками. Когда речь идет об «узлах сети», признаки, хорошо разделяющие их в каком-то конкретном частном случае, дают противоречивое и нечеткое разрешение однотипных «узлов» в случае повсеместного применения. Это толкает систематиков вводить в анализ новые признаки, чем еще больше уменьшится «масштаб рассмотрения» структуры био-разнообразия группы и пр.

Круг замыкается, приводя к тому, что в орнитологии по мере торжества филогенетической концепции вида исчезает такая важная таксономическая категория как «подвид». Тем самым теряется возможность отразить постепенность процесса дифференциации видов, плюс возникают противоречия в классификации, вызванные значительной независимостью эволюции на уровне генов и форм. Да и «вид» делается совершенно неопределенным, завися от вкуса с традицией конкретной систематической школы. Так, «видом»

могут объявить «веточки», выделенные только по мт-ДНК и не имеющие *ни одной морфологической синаноморфии* (Agarow et al., 2004; Zink, 2004).

Прогресс этой тенденции явно ведет к тому, что из выделения видов выхолащивается какое-либо эволюционное (или даже просто биологическое) содержание, он превращается в чисто формальную процедуру построения признакового дерева, дальше интерпретируемого как филогенетическое. О чем уже в середине 1990-х гг. известный орнитолог Грэм Мартин (Martin, 1996) написал статью в «Nature» с характерным названием «Птицы под двойной угрозой».

Иными словами, как только мы опускаемся на уровень ниже В рисунка 1, непротиворечивое выделение вида «по признакам» невозможно, но использование «признаковых» концепций этот «спуск» гарантирует. Отсюда подход, основанный на филогенетической, эволюционной, морфологической и т.п. «признаковых» концепциях, просто неадекватен задаче. Если он проведен последовательно, единицы, выделенные в его рамках, *гарантированно не будут видами*, какое представление о виде ни возьми. Даже исходное дарвиновское об условности выделения видов, о том что подвиды – зарождающиеся виды, и в каждой группе между первыми и вторыми есть полный континуум, так что значительная часть форм представляет собой промежуточные случаи видов *in statu nascendi*, которые нельзя точно определить как вид это или подвид (Мина, 2010).

И когда один из непримиримых критиков биологической концепции вида в пользу филогенетической, Роберт Цинк (Zink, 1998), пишет, что начатая Вили Хеннигом революция в систематике, затормозилась на виде уровне, и это препятствие, которое надо преодолеть, то в действительности дело обстоит прямо наоборот. Это достоинство, которое следует сохранить, а использование филогенетической концепции вида для «преодоления» указывает на ее неадекватность задаче природосообразного выделения видов. Хорошим примером яв-



ляется случай взаимоотношений двух форм черных казарок в северо-западной Якутии (*Branta bernicla bernicla* и *B. b. nigricans*), где сторонники филогенетической концепции «ради» ее принципов закрывают глаза на хорошо установленный факт интерградации (Syroechkovski et al., 1998).

Действительно, выделение видов с помощью «признаковых» концепций, как всякое статистическое оценивание, сопровождается ошибками первого и второго рода, и в силу специфики способа оценки, описанной выше, тех и других будет существенно больше, чем реальных промежуточных случаев, отражающих незавершенность видообразования.

**Ошибка первого рода** – отвержение нулевой гипотезы там, где она должна быть принята. В нашем случае это обнаружение значимых различий между формами, там, где их нет или они неустойчивы во времени/в пространстве, с последующим отнесением форм к разным видам, без исследования их реальной обособленности в периодически повторяющихся – или уже произошедших – случаях вторичного контакта и гибридизации. Именно их анализ дает окончательные заключения о границе видов в группе близкородственных форм, в ходе адаптации к разным нишам и/или территориям, накопившим морфоэкологические различия, достаточные для того, чтобы «броситься в глаза» систематику, но способные к интрогрессии (Grant, Grant, 2009; Rheindt, Edwards, 2011).

Тем более что природная и антропогенная динамика местообитаний близких форм вновь и вновь создает условия, при которых они входят во вторичный контакт и могут формировать гибридные зоны, как бы помогая нам оценить, достигли формы видового уровня обособленности, или нет. Вторая особенно важна в последние 100–150 лет, когда деятельностью человека создана мелкая мозаика фрагментированных местообитаний на месте четкой границы альтернативных природных зон типа «лес – степь», «тропический лес – саванна» и пр. В последние 20 лет в ту же сторону

«действуют» изменения климата, еще более изменяющие границы ареалов. Точно так же, как распадение вида на мозаику изолятов (рефугиальная стадия) и воссоединение бывших изолятов с гибридизацией их населения, достаточно дивергировавшего в рефугиальный период, может происходить не только из-за изменений среды, но и по чисто внутренним причинам, связанным с долговременной депрессией численности, периодически сменяющейся ростом.

Вернемся к зонам вторичного контакта и гибридизации близких форм. Если они достаточно четко очерчены в пространстве и стабильны во времени, чтобы сойти за отдельную популяцию, в которой преобладают особи промежуточного фенотипа, по происхождению «продукты гибридизации» разного уровня (это примерно 2/5 случаев гибридизации у птиц), легко прийти к выводу, что гибридизация ликвидирует морфологические отличия форм, существовавших до изоляции, «сливает» их. Возникает соблазн считать их одним видом, особенно если в плане жизнеспособности и плодовитости особи-«продукты гибридизации» сравнимы с «чистыми». Тем более что это часто встречающаяся ситуация, правило, а не исключение для долговременно существующих и стабильных в пространстве гибридных зон у птиц (Панов, 1989; Price, 2008; Rheindt, Edwards, 2011). Тогда зону контакта популяционных систем, достигших видового уровня обособленности, но с несформированными изолирующими механизмами в «майровском» смысле, ошибочно смешивают с зонами интерградации между подвидами, которые тоже довольно узки в сравнении с ареалом последних.

Это **ошибка второго рода** – принятие нулевой гипотезы там, где ее надо отвергнуть; риск не увидеть реально существующей обособленности форм просто потому, что она поддерживается иным способом, чем те, что рассматриваются в современных концепциях вида, именно – распознаванием «своих» и «чужих» в момент встраивания «чистых» и «гибридогенных» индивидов в популяционную структуру той и другой



формы. Как увидим ниже, он не требует ни быстрого ограничения гибридизации, идущей здесь и сейчас, ни отбора против гибридов, снижающего их плодовитость и/или жизнеспособность, хотя в долговременной перспективе эффективно способствует и тому, и другому (Фридман, 2007).

Поэтому естественный вопрос – какое разделение на «виды» выбрать, если, руководствуясь разными признаками, мы приходим к взаимно несовместимым схемам, и как обосновать выбор? – ставит сторонников «признаковых» концепций вида в тупик, ибо используемая ими *теория* не дает здесь ответа. Поэтому они в основном его обходят молчанием или решают по наитию, следуя за авторитетами. Соответственно, содержательная конкуренция теорий подменяется конкуренцией личных влияний авторитетов и стоящих за ними школ и учеников, что выводит вопрос за грань научного обсуждения. А стоило бы вернуться обратно.

Вышесказанное означает насущность ренессанса биологической концепции вида, как единственно выделяющей «виды в природе» последовательным движением к ним от исходных «видов классификатора», а не просто одной из 23 (Крюков, 2003) или 30, существующих на сегодня (Mallet, 2007). Возможно, концепции вида «продолжат размножаться» и дальше, но и тогда их многообразие будет четко разделено на две группы, противоположные по принципу классифицирования и поэтому несводимые между собой. Их авторы не смогли ни уйти от майровской альтернативности «признаков» и «обособленности», ни совместить то и другое *в одной схеме*.

Тогда множество существующих концепций вида делится на две противоположные категории, биологическая концепция  $\frac{1}{2}$  разные варианты типологической, выделяющие виды «по обособленности» или «по признакам» (Фридман, 1996), и вторые контрпродуктивны для нашей задачи. Среди прочего, взаимная противоречивость единиц, выделенных по разным

признакам, делает неустойчивыми или непрагматичными те *конвенции вида*, о которых пишет А.А. Назаренко (2001). Так или иначе, содержательное обсуждение «проблемы вида» конвенциональным решением не заменить, и природосообразную концепцию искать придется. Отстаиваемая здесь биологическая концепция имеет тот плюс, что снимает данное несоответствие: все перечисленные случаи перестают быть проблемой, как только мы вместо признаков фиксируемся на обособленности популяционных систем.

Поэтому выделение видов требует именно и только признаков, специфически маркирующих переход от сетчатой эволюции к дивергентной, то есть связанных с обособленностью и используемых биологической концепцией. В статье показывается, что искомые признаки связаны с распознаванием «своих» и «чужих» в зоне контакта данной популяционной системы с другой «вовне» или в связи с разрывом ареала «внутри».

### **Необходимость ренессанса биологической концепции вида и причины ее упадка**

Сейчас, когда недостатки возобладавших подходов выявились в полной мере, необходим ренессанс биологической концепции вида, невозможный без устранения двух ее главных трудностей 1950–1970-х гг.:

1) она объявляла популяционный подход вместо типологического – но популяция понималась не как система, а как выборка особей;

2) майровская «обособленность», задающая вид, была понята именно и только как нескрещиваемость, стерильность и/или селективная неполноценность гибридов.

Это суженное понимание делает концепцию неприменимой в двух сложных случаях, которые можно было бы предвидеть заранее. Первый: две хорошо дифференцированные формы *между собой* сохраняют обособленность «видового



уровня» вопреки давно сложившемуся и устойчивому потоку генов между ними в зонах вторичного контакта. Второй: вид сохраняет целостность *внутри себя* вопреки давней устойчивой дизъюнкции ареала, вызвавшей сильную дифференциацию форм в этих аллопатрических изолятах.

Поэтому более чем насущно совершенствование биологической концепции вида на основании новых данных, позволяющее ее применить в тех двух случаях, в которых она традиционно считалась неприменимой или применимой плохо, «конвенционально», а не «концептуально». Это ситуации а) аллопатрических изолятов, связанных с давними дизъюнкциями ареала и б) вторичных зон контакта с гибридизацией, когда изолирующие механизмы или не находятся вовсе, или существующие препятствия к скрещиванию сугубо недостаточны для сдерживания интрогрессии. Причем в б) формы остаются обособленными, несмотря на устойчивый поток генов между ними, при том, что изолирующие механизмы исходно отсутствуют и не совершенствуются отбором для уменьшения потока. Либо же существующие препятствия к скрещиванию невелики и остаются недостаточными по той же причине (Randler, 2002, 2006; Newton, 2003; Фридман, 2007).

Примеры а) общеизвестны и представляют собой давнюю трудность для систематиков, примеры б) суммированы в ряде обзоров (Панов, 1989; Haffer, 1989; Price, 2008; Rheindt, Edwards, 2011). То и другое до сих пор было гордиевым узлом для биологической концепции вида, наше теоретическое развитие последней дает шанс его разрубить.

### Пути преодоления внутренних противоречий биологической концепции

Биологическая концепция вида выросла из политипического подхода к описанию видов немецких орнитологов Хартерта – Штреземанна (Eck, 2004; Колчинский,

2006). Согласно ему, важной считалась изменчивость особей внутри ареала, выделение хорошо дифференцированных географических рас с их таксономическим обозначением как «подвидов» и пр. Отсюда разные виды определялись по одному экземпляру, подвиды – лишь в сериях и, поскольку морфологические признаки «были задействованы» на анализ внутривидовой изменчивости и/или выделение внутривидовых форм, главным критерием вида оказывалась репродуктивная обособленность данного «круга рас» от других кругов, с которым его можно спутать.

Всякая обособленность означает **гетерофилию** (термин Г.А. Заварзина, 2001) – способность тем или иным способом распознавать «своих» и «чужих», и размножаться только со «своими», не «делая ошибок». Или, если ошибка уж сделана, эффективное исправление ее – недопущение, чтобы «продукты гибридизации», особи гибридного происхождения и фенотипа, могли стать агентами ее углубления, если вдруг будут жизнеспособными и плодовитыми. Что тоже требует распознавания, только в другой момент жизненного цикла – при включении/невключении особей в состав агрегаций – популяционных группировок с их специфической территориальной/социальной структурой (токов, колоний, поселений и иных единиц) вместо встречи партнеров и начала ухаживания.

Отсюда главные особенности биологической концепции вида, как они дошли до нас в русских переводах Майра (1947, 1968, 1974 и др.).

**1. Популяционный подход вместо типологического.** Ответ на вопрос, достигли формы видовой уровня дивергенции или нет, требует анализа взаимодействия их популяций в природе (скажем, динамики разных фенотипов в зоне вторичного контакта и гибридизации), а не сравнений хиатусов по признакам на музейных экземплярах. До некоторой степени это утрирование, но без существенной потери смысла: вместо «морфологии» могут быть



любые иные признаки, скажем, генетические дистанции.

Как в анализе любых популяционных процессов и следующих из них элементарных эволюционных явлений, тут не обойтись без исследования селективных давлений и процессов отбора. Последние в общем случае могут быть как «за», так и «против» углубления начавшейся гибридизации (Пасницын, 1975; Северцов, 1988; Servedio, Noor, 2003; Edwards et al., 2007; Rheindt, Edwards, 2011).

**2. Виды определяются не различиями, а обособленностью.** «Различия» понимались как устойчивый hiatus в признаках, «обособленность» – как нескрещиваемость с близкой формой в зоне вторичного контакта. «Вид – это популяция с замкнутым геномом» (табл.), «защищенным» от проникновения чужих генов и фенотипов через гибридизацию вследствие способности особей в зоне вторичного контакта «не ошибаться» слишком часто, производя гибридов и бэккроссов. Или же, если «ошибки» случаются, продукты гибридизации демонстрируют значительное снижение жизнеспособности и/или плодовитости, вплоть до полной стерильности.

Поэтому в структуре концепции важная роль отводится «изолирующим механизмам», обеспечивающим ее. Они или формируются в период раздельного обитания форм, а в зоне вторичного контакта с гибридизацией лишь проявляются для ее пресечения (если последнее сразу не получается, они усиливаются отбором до необходимого уровня: Newton, 2003; Servedio, Noor, 2003; Edwards et al., 2007). Или они отсутствуют до контакта, и создаются отбором (в первую очередь половым, изменяющим песню, брачные демонстрации и т.п. признаки, направляющие образование пар) «из ничего прямо в гибридной зоне» (табл., А). Поэтому так важны для нее идеи «совершенствования изолирующих механизмов отбором» и «усиления признаков» (*reinforcement + character displacement*) как «следов» эффективного «совершенствования».

Сейчас уже ясно, что вышесказанное неверно – обособленность форм сохраняется и при полной «незащищенности» генома контактирующих форм от гибридизации в зоне вторичного контакта (Rheindt, Edwards, 2011), да и сама «защита» в виде «совершенствования» изолирующих механизмов встречается в природе гораздо реже предсказаний теории, да и тогда представляет собой побочное следствие становления обособленности популяционных систем, а не ее предпосылку (см. ниже).

Выше я так усердно доказывал преимущества биологической концепции вида над ее оппонентами, что самое время спросить: почему же тогда она с 1980–1990-х гг. оказалась в забвении, а филогенетическая торжествует? Почему популяционные исследования обособленности форм в природе сменились «техникой» различения филоклад? (Абрамсон, 2009). Думаю, это прямое следствие того, что биологическая концепция вида, когда стала популярной среди массы натуралистов-полевиков в 1960–1970-х гг., подверглась существенному упрощению, рутинизации. Рутинизация – это деградация понятия до наиболее очевидной иллюстрации к нему, происходит из принципа экономии в той форме, в какой его невозможно одобрить – стремления к экономии умственных усилий (Любищев, 1982).

Увы, натуралисту всегда «интересней наблюдать, чем думать», а специальных теоретиков в биологии нет, в противоположность физике, так что такой перекокс – наш профессиональный риск. Рутинизация позволяет полевикам исследовать все новые и новые ситуации, не тратя время ни на обсуждение самого сложного – «области определений» и «области значений» концепции. И понимание биологической концепции вида, установившееся на пике ее популярности в 1950–1970-х гг., немало тому способствовало.

**Во-первых**, под «популяцией» вида исследователи *без какого-то обсуждения* стали понимать «не народ, а население», не систему отношений, специфический





паттерн структуры которой нужно реконструировать, дедуцируя его сравнением собственных исследований с другими работами по данному виду, а просто особей, попавших «в рамку» исследования здесь и сейчас. Как пишет R.L. Smith (1990, цит. по Щипанов, 2003) «*Большинство популяций не имеют границ, кроме тех, которые провели для них сами экологи*». Или: «*На практике представление о популяции как о неструктурированной внутри себя совокупности особей сводится к молчаливому отождествлению популяции с репрезентативной выборкой из населения вида. Состав выборки может быть любым – от изменения плотности населения при маршрутном учете до частот аллелей при аллозимном анализе*» (Северцов, 2003: 437).

Сейчас же мы знаем, что популяция структурируется видоспецифическим образом даже в однородной среде; даже там разные популяции показывают наличие границ, связанных именно с внутренней «конструкцией» системы (Щипанов, 2003; Goltsman, 2005). Естественно, подобные «популяции» как мгновенные «кадры» реальной структуры расселения видов, разного качества и детальности, будут несравнимы у разных авторов, работавших в связи с разными задачами. Отсюда важнейшими характеристиками популяций оказывается их естественная структурированность (включая структурированность генофондов, Алтухов, 2003) и устойчивость реализации специфического паттерна структуры, в том числе вопреки средовым «шумам» или в однородной среде (Северцов, 2003; Щипанов, 2003). Последнее включает в себя регулирование существующих потоков генов со стороны системного целого так, чтобы максимизировать устойчивость существующей многоуровневой структуры системы (Алтухов, 2003).

**Во-вторых**, «обособленность» форм *опять же без обсуждения* начали понимать как нескрещиваемость *на уровне особей*: они «не ошибаются» и не дают гибридов либо гибриды полностью/частично сте-

рильны, что предполагает «отбор против гибридов» с уменьшением их «производства». Это упоминается как общее место у разных авторов, с разных позиций исследовавших проблему таксономического статуса гибридирующих и гибридогенных форм у птиц (Ford, 1987; Северцов, 1988; Панов, 1989; Haffer, 1992; Крюков, 2003; Newton, 2003; Price, 2008).

Иными словами, происходило сужение первоначального смысла концепции с выхолащиванием исходного теоретического содержания, во многом оставшееся незамеченным. Это отмечал P. Beurton (2002) в работе об эволюции биологической концепции вида; Майр, откликаясь на нее, в целом с ним соглашался (Maug, 2002). Плюс решение еще одного трудного вопроса – с определением статуса аллопатрических изолятов – было просто отложено. Этим поддерживалось ложное мнение противников биологической концепции вида, что последняя вообще не имеет средств, чтобы к нему подступить (Северцов, 1988; Назаренко, 2001; Васильева, 2002).

Таким образом, именно «внутренняя» деформация биологической концепции вида создала ей «трудные места», с которыми она далее не могла справиться, при том что в принципе они вполне разрешимы. Во-первых, сразу затруднилось ее практическое применение, ибо появились вопросы:

а) какой минимальный процент гибридов в зоне вторичного контакта двух форм еще говорит о сохранении их обособленности, а какой – уже нет, и как нам этот порог определить биологически содержательно?

б) что делать с аллопатрическими изолятами – насколько они должны дивергировать, чтобы их можно было считать «обособленными»? Особенно в условиях, когда у птиц и в других классах позвоночных нет строгого соответствия между рангами – подвид, вид, подрод, род, семейство и пр. – и уровнями дивергенции, морфологической или генетической (см. Short, 1972;



Haffer, 1992; Фридман, 1993; Martin, 1996; Woodruff, 2004).

**В-третьих**, в рутинизированной форме биологическая концепция вида не могла адекватно интерпретировать целый ряд эмпирических данных, из-за чего последние представлялись «возражениями» против нее. Наиболее важные среди них таковы.

1. Особи очень «часто ошибаются», плодя гибридов, и именно в ситуации зоны вторичного контакта близких форм такие «ошибки» – не редкое событие, а закономерное явление (отмечены между 850 видами, это 10% мировой авифауны). Они как минимум зависят от тех же факторов, что и «точное» распознавание видов при образовании пар, а значит, в известных условиях могут накапливаться и направлены учащаться (Randler, 2002, 2006).

2. Специфические обстоятельства «встречи» обеих форм на краю ареалов скорее *способствуют гибридизации*, чем препятствуют ей. В первую очередь это снижение на 1–2 порядка численности обеих форм в зоне контакта, по сравнению с уровнем в аналогичных местообитаниях сплошного ареала неподалеку. Во вторую – нехватка партнеров своего вида и следующая отсюда депривация, увеличивающая мотивированность самцов (в меньшей степени самок) к спариванию со всем, что хоть как-то похоже на «законные» объекты ухаживания и пр. (Панов, 1989; Фридман, 1993; Price, 2008; Rheindt, Edwards, 2011).

### **Факторы межвидовой гибридизации у птиц**

Что вышеописанное представляет собой общее правило, показывают обзоры Кристофера Рэндлера (Randler, 2002, 2006) по случаям межвидовой гибридизации и гибридным зонам у птиц с проверкой теорий о возможных причинах «ошибок распознавания». Плюс специфические условия края ареала (и/или депрессии численности, ведущей к особенной редкости одного из видов, вызывающей нехватку партнеров,

чаще случающийся «нетипичный» ход весны (со сдвигом фенодат) и прочие «возмущения» среды, более обычные там, чем в центре ареала) существенно увеличивают частоту «ошибок» индивидов даже при наличии презиготической изоляции в нормальных условиях.

Так, в Западной Европе для охотничьих целей выпускали десятки тысяч одомашненных японских (немых) перепелов (*Coturnix (coturnix?) japonica*), отличающихся от обыкновенного перепела (*C. coturnix*) брачным криком, и их гибридов. Все выпущенные сполна поучаствовали в гибридизации, чем сильно навредили обыкновенному перепелу, которому приходится и так несладко из-за интенсификации сельского хозяйства (самая угрожаемая куриная птица ЕЭС). Гибриды между формами жизнеспособны и плодовиты, постзиготические изолирующие механизмы отсутствовали до массового выпуска и не появились за многие годы после него.

В работе S. Deregnacourt и J.-Ch. Guyotmarc'h (2003) исследовали избирательность реагирования самок обыкновенного и японского перепелов на брачные вокализации обеих форм и гибридов. Реакцию оценивали количеством специфических криков, которыми самка отвечает самцу, показывая свою готовность к сближению. Обыкновенные перепелки были вполне избирательны: сильнее всего реагировали на «бой» самцов своего вида, куда слабее – на «шепот» японских перепелов, реакция на гибридов промежуточна.

А вот японские перепелки в Европе показывали неизбирательность, на все три типа брачных криков они реагировали одинаково. Причем реактивность в ответ на стимуляцию любым перепелиным брачным криком у них была *выше*: процент самок, вообще не отреагировавших на стимуляцию, у *C. coturnix* был значительно большим, чем у *C. (coturnix?) japonica*. То есть неизбирательность реагирования в Европе – следствие низкой численности вида в местах спорадических выпусков; там, где



птиц мало, а их поселения неустойчивы, сексуальная депривация должна увеличивать неразборчивость и одновременно реактивность (Панов, 1989), что и происходит в действительности. На Дальнем Востоке, в условиях жизнеспособных и устойчивых популяций, японские перепелки разборчивы не меньше своих европейских товаров.

Следовательно, особи «не знают», что относятся к разным видам, поэтому сплошь и рядом скрещиваются с близкородственными формами, чему сильно способствуют движения ареала в пространстве и численности во времени. Возможные объяснения механизмов таких «ошибок», совершаемых в том числе вопреки достаточно развитым и разнообразным препятствиям к скрещиванию, распадаются на две категории.

### 1. Социобиологические объяснения.

Скрещивание с другим видом происходит, потому что это как-то увеличивает итоговую приспособленность индивида, то есть от гибридизации есть некая польза, не только «ошибка». С точки зрения социобиологов, выгодно дать своим генам «жить» в следующем поколении особей, пусть даже в ином генном пуле, чем отказаться от размножения вообще. Поэтому, мол, отбор и не совершенствует изолирующие механизмы до конца. Или, если часть самок оказывается не в парах, скажем, из-за редкости самцов соответствующего вида, им выгодно спариться с самцами близкой формы, но не в противоположном направлении. Такова гипотеза П. Вирца: «*The hybrid mating are usually between the females of a rare species and the males of a common species but not vice versa*» (I, Wirtz, 1999).

Если этот фактор вообще значим, он должен особенно сильно действовать у птиц, где

1) самки обычно выбирают «лучших» самцов независимо друг от друга или кооперативным образом (*mate choice copying* самок у видов, спаривающихся на токах);

2) самцы же конкурируют за доступ к репродуктивным ресурсам, которые могут

монополизовать при помощи территориальности, систем доминирования и пр. (Randler, 2002, 2006).

При этих условиях инвестиции в потомство «средней» самки много больше, чем у «среднего» самца и она сильно проигрывает, если не размножится в каждом данном сезоне; выбирая самца другой формы, она как бы делает «*best of a bad job*». Скажем, в зоне гибридизации серой и черной ворон низкоранговые индивиды могут выбирать особей другого вида, если конспецифичные партнеры оказываются недоступными. Аналогичная ситуация описана для самок в зоне гибридизации индиговой (*Passerina cyanea*) и лазурной (*P. amoena*) овсянок. Самки этих двух видов значительно различаются внешне, и эти различительные признаки оказываются существенными для выбора самцов, так что межвидовая гибридизация есть следствие инициативы со стороны самок (Randler, 2002, 2006).

Отсюда следствия гипотезы Вирца:

– среди смешанных пар, не распавшихся, но успешно дошедших до копуляции, самки принадлежат к более редкому виду (*Ia*);

– попытки ухаживания за «чужаками» с образованием смешанных пар предпринимают преимущественно самцы, однако они в основном отвергаются «чужими» самками – за исключением особых обстоятельств, описанных выше (*Ib*);

– виды-интродуценты на данной территории в гибридизации участвуют, как правило, с материнской стороны (*Ic*);

– если самки образуют смешанные пары с особями другого вида, они предпочитают наиболее крупных самцов. Соответственно, гибридизация сильно облегчается, когда скрещивающиеся формы существенно отличаются по размерам (*Id*).

**2. Объяснения второй категории – гибридизация это чистые «ошибки в распознавании».** Готовность особей к совершению ошибок усугубляется «отчаянным положением» с потенциальными партнерами на краю ареала, особенно у самцов. Соответственно орнитологи давно



сформулировали эмпирическое правило – межвидовая гибридизация усиливается в районе, где один из видов редок, особенно если это периферия ареала для одной или обеих форм (2 – «принцип Хабба», Hubb, 1955, цит. по Randler, 2002);

Эти гипотезы были проверены в серии исследований К. Рэндлера (2002, 2006). Им составлена сводка 210 случаев межвидовой гибридизации у птиц, для которых проводились поведенческие исследования, позволяющие более-менее ясно понять, как именно образуются смешанные пары, почему (в большинстве случаев) они распадаются, а в каких случаях нет, жизнеспособность гибридного потомства, брачная активность гибридогенных особей и тому подобные вещи, существенные для данной темы.

Результаты проверки гипотез 1–2 оказались следующими.

1. Гипотеза 2 подтверждается очень хорошо.

2. Гипотеза Вирца подтверждается с точностью до наоборот, то есть в смешанных парах (нераспавшихся и успешно размножившихся) более редкий вид несколько чаще представлен самцами, а не самками. Это с точки зрения социобиологии нонсенс и среди прочего поддерживает начавшийся пересмотр традиционной модели полового отбора, основывающейся на резкой асимметрии инвестиций полов в потомство, в сторону равных вкладов и равной конкуренции самцов и самок (Clutton-Brock, 2007). Однако при этом верна идея, лежащая в основе гипотезы Вирца – особи могут через процессы гибридизации «заимствовать» гены другой формы для собственного приспособления и выживания, что ничуть не угрожает видовой обособленности, пока «заимствование» находится под контролем контактирующих популяционных систем соответствующих форм (Rheindt, Edwards, 2011; Shamoni, Barbash, 2011).

Так, бабочки рода *Heliconius* несут на крыльях черно-красный узор, разнящийся от вида к виду и указывающий на их ядовитость. При этом эффективность разных

типов узора как отпугивающей окраски неодинакова и, чтобы повысить ее, особи из одних форм скрещиваются с другими. Благодаря этому виды с повторяющимися мотивами окраски крыльев имеют гомологичные гены, ответственные за распределение пигмента. Дальнейший анализ показал своего рода «межвидовой промискуитет», когда через межвидовую гибридизацию с последующим поглотительным скрещиванием с родительскими формами несколько близких видов обмениваются генами, связанными с эффектной предостерегающей окраской (The Heliconius Genome Consortium, 2012).

3. Гипотеза 1а отвергается полностью, даже на незначительной выборке из 15 хорошо исследованных межвидовых копуляций.

4. Редкий вид значимо чаще представлен самцами в той выборке ситуаций, где гибридный статус потомства смешанной пары предположился, но не был доказан строго. Следовательно, для известной части смешанных пар самец (другого вида) не является отцом выкармливаемых им птенцов, те появляются от внебрачных копуляций с соседями, а своего вида или чужого – зависит от ситуации.

5. Подтверждается гипотеза о большей доле самцов среди демонстрировавших, но отвергнутых особей, пытавшихся образовать смешанные пары. Но эта большая доля самцов наблюдается в любых условиях, в том числе постулированных гипотезой Вирца, что согласуется с идеей «ошибок распознавания».

6. Для проверки гипотезы 1с не хватает данных, но единичные примеры межвидовой гибридизации с участием видов-интродуцентов (из гусеобразных) ее не подтверждают, она может быть отвергнута в будущих исследованиях, а гипотеза 1d отвергается совсем.

Далее К. Рэндлер (2002, 2006) выдвинул следующие объяснения полученных результатов.

**1. Модифицированный вариант гипотезы Вирца.** Если конспецифичных



партнеров не хватает, самцы и самки снижают селективность выбора партнера, и тем более, чем дольше не могли образовать пару (особенно при низком социальном статусе, или позднем прибытии на места гнездования). Поэтому они так или иначе спариваются с неконспецификами, то есть шанс образования смешанных пар сильно повышен у птиц, не сумевших образовать нормальную пару в первые дни после прилета, или в сроки, когда это делает большинство популяции. Это особенно верно в случаях, когда срок размножения близких видов в данной местности различается в среднем именно на те N дней, которые отделяют репродукцию «лучших» и «худших» особей одной формы (см. данные для красноголовой (*Aythya ferina*) и хохлатой (*A. fuligula*) чернетей под Мюнхеном: Bezzel, 1960, цит. по Randler, 2002).

**2. Модифицированный вариант идеи «ошибок распознавания»** – формы гибридизируют тогда, когда самка «ошибается» в выборе партнера. Здесь высок шанс того, что партнером окажется «чужой» вид, ведь самцы доминируют среди делающих такие попытки особей. Ситуация усугубляется, если сезон образования пар сжат, и у самок нет «лишнего» времени на ожидание «правильного» самца, либо они интенсивно конкурируют за самцов (Clutton-Brock, 2007). «Ошибки» в распознавании самок, ведущие к образованию смешанных пар, многократно описаны, хотя, согласно социобиологическим моделям, должны быть исключительно редки (Randler, 2002, 2006).

Эта гипотеза хорошо объясняет гибридизацию близких видов у певчих птиц, где все самцы в гибридной зоне часто выучивают песню всех трех форм (А, В, и гибридов), все их имеют в репертуаре, или поют одну смешанную песню. Если для образования пары существенна именно структура песни (больше, чем, скажем, визуальные демонстрации), то гибридизация неизбежна даже при резких различиях в окраске (синицы *Parus ater* и *P. melanophilus*). Другой пример – два вида

бюльбюлей на Тайване, местный эндемик *Pycnonotus taivanus* и подвид широко распространенного на материке *P. sinensis formosa*. Их самцы не способны отличить конспецифичных самок от гетероспецифичных, что могло бы стать поводом для гибридизации в обоих направлениях. Однако она идет только между самцами *sinensis* и самками *taivanus*, поскольку взрослые (но не молодые!) самцы этих видов отличаются окраской темени, так что самки *sinensis* принимают взрослого самца *taivanus* за полувзрослых самцов своей формы и отвергают их (Randler, 2002, 2006).

Другая причина широкой межвидовой гибридизации – сильное сходство ухаживательных демонстраций близких форм, вплоть до полного совпадения. Визуальные демонстрации, даже ухаживательные, дивергируют гораздо медленнее вокализации (особенно песни), так что у тех видов птиц, где для образования пары существенны именно они, вторичный контакт близких форм обычно ведет к массовой гибридизации. Скажем, всесветное распространение кряквы (*Anas platyrhynchos*) вызвало ее поглотительное скрещивание с близкими «куроперыми» формами – черной уткой (*A. rubripes*) в Канаде и США, острохвостой уткой (*A. superciliosa*) в Австралии и Новой Зеландии, мексиканской уткой (*A. diazi*) и т.д. Причина в идентичности ритуалов ухаживания селезня за уткой на воде (Фридман, 1993).

**3. Самки спариваются с самцами более редких видов, если они при ухаживании демонстрируют некие сверхстимулы** – более сложную песню, более сложные демонстрации, имеют повышенный социальный статус, большие брачные украшения и т.п.

Так или иначе, ведущей оказывается идея «ошибок распознавания» в условиях депривации и других средовых помех, блокирующих обычную работу тех механизмов распознавания партнера, которые у каждого вида задействованы в образовании конспецифических пар и которые естественным



образом прилагаются к ситуации межвидового распознавания – других-то попросту нет. Это ставит крест на идее совершенствования изолирующих механизмов в условиях уже начавшейся гибридизации для защиты от разрушения коадаптированных генных комплексов обеих форм. Видимо, существуют только препятствия к скрещиванию, представляющие собой побочный продукт отдельного развития форм на стадии изолятов, полнота сформированности которых лишь проявляется в зоне вторичного контакта. Так же, как и бесплодие при гибридизации, степень которого за время отдельного развития форм нарастает по параболе в соответствии с моделью Добржанского – Меллера (Matute et al., 2010).

#### Генетические механизмы гибридной несовместимости

Можно выделить следующие основные факторы гибридной несовместимости, обусловленные достижением видового уровня:

1) классическая модель Добржанского-Меллера;

2) хромосомные перестройки, роль которых сейчас уменьшается и пересматривается (см. обзор Brown, O'Neill, 2010, также Бородин, 1998);

3) транспозиция гена с последующим нарушением сегрегации (может быть результатом дупликации с последующей потерей функции в разных видах разными копиями);

4) нарушение спаривания при мейозе в результате дивергенции первичной последовательности ДНК и нарушение расхождения гомологов (см. обзор Ferree, Prasad, 2012);

5) транспозоны и системы типа гибридного дисгенеза;

6) дисбаланс доз генов, особенно при разной ploidy видов (Shamoni, Garbash, 2011).

Конечный пункт эволюции генетической несовместимости – это, видимо, становление генетического мономорфиз-

ма видов, открытого и исследованного Ю.П. Алтуховым (2003): наличие «константной» части генома, аллели которой позволяют определить вид по одной особи, а у гибридов показывают гибридное происхождение. Но, согласно нашей модели, это все достигается значительно позже обособленности популяционных систем, по которой с точки зрения биологической концепции вида, и следует проводить черту достижения видового уровня дифференциации форм.

#### Отбор не совершенствует изолирующие механизмы

«На заре юности» биологической концепции вида многие думали, что в ответ на вторичный контакт и гибридизацию отбор в самой популяции станет совершенствовать изолирующие механизмы, «охраняя» обособленность видов от интрогрессии. Соответственно, ожидали широкого распространения т.н. «усиления признаков» (*reinforcement + character displacement*), когда близкие формы довольно похожи друг на друга в зоне аллопатрии, а в зоне контакта и перекрытия ареалов становятся тем более непохожими поведенчески, морфологически, окрасочно и пр., чем дольше контактируют.

Исходно «смещение признаков», как приспособительный процесс, специально направленный на охрану обособленности вида в условиях гибридизации с близкой формой, считали включающим три селективных процесса:

1) отбор против гибридов, снижающий плодовитость и/или выживаемость последних, «работает» на выработку постзиготической изоляции;

2) отбор, увеличивающий презиготические и прекопуляторные препятствия к скрещиванию; совершенствует «взаимное распознавание» видов, в том числе путем «расхождения» ответственных за него признаков, чем снижает вероятность «ошибок», ведущих к гибридизации;



3) направленное создание отбором изолирующих механизмов *de novo* при их первоначальном отсутствии и гибридизации, предотвращающих разрушения локально коадаптированных генных комплексов, существенное для обеих форм.

Важно, что Майр и первая генерация исследователей «нового синтеза» важнейшим считала случай 3), ибо его обнаружение в природе позволило бы счесть обособленность видового уровня частным случаем адаптации, вырабатываемой принципиально так же, как другие полезные приспособления вида к среде обитания. Далее почти 50 лет все эти три ситуации исследователи упорно искали в природе, тем более что предполагалось, что они будут встречаться часто.

Увы! Они не только попадают редко, а у «попавшихся» убедительней оказываются иные объяснения, чем Добржанского – Майра (тогда как должны преобладать во всех «сложных случаях» незавершенного видообразования, вторичного контакта с гибридизацией близких форм и пр.).

Намного (на 2–3 порядка) чаще встречается пара случаев, не предусмотренных теорией и даже прямо противоречащих ей:

а) контактирующие формы за время изоляции накопили значительную несовместимость, так что гибриды оказываются полностью или частично стерильными, иногда также со сниженной жизнеспособностью;

б) гибриды жизнеспособны и плодовиты не менее родительских особей, гибридная зона существует уже давно. Однако формы остаются обособленными, гибридная зона узкой, гибридный фенотип реализуется именно и только в ней, хотя, судя по степени смешения генофондов за счет давней гибридизации, иногда 100%-ной, в ареале каждой из форм вполне достаточно «чужих» генов, чтобы он в значительной доле реализовался и там. Последнего, однако, не происходит (Randler, 2002; Price, 2008; Rheindt, Edwards, 2011).

Далее, в случаях а) и б) продукция гибридов в зоне контакта продолжается,

и ожидаемого «затыкания течи» не происходит – ни за счет «усиления», ни за счет «смещения признаков». Тем более, как назло, они не наблюдаются в ситуациях, когда генный поток между формами действительно стоит перекрывать, исходя из соображений Добржанского. А вот в случаях, когда и «усиление», и «смещение признаков» достоверно присутствуют (Servedio, Noor, 2003; Edwards et al., 2007), ни разу не показано эффективное уменьшение интенсивности гибридизации во времени – скажем, на протяжении такого числа поколений, которое достаточно для элементарного эволюционного явления. Они просто есть, а прекращение гибридизации близких форм, «вспыхивающей» на передовой расселения одной из них в ареал другой, прекращается иными путями, за счет распознавания «своих» и «чужих» популяционными системами обеих.

Иными словами, сейчас можно прямо сказать, что ожидания классиков не подтвердились, и обособленность видового уровня поддерживается иначе. Важно, что именно проблемы с поиском «совершенствования изолирующих механизмов» в природе способствовали утрате интереса к биологической концепции вида уже в начале 1980-х гг. (что маркировал сборник Гриценко и др., 1983). То есть спад интереса начался еще до подъема филогеографии, «дендрограммного мышления» и филогенетической концепции вида, которым обычно объясняют его (Абрамсон, 2007, 2009).

Ситуации 1) и 2), предусмотренные моделью Добржанского, в природе бывают, но: а) значительно реже, чем предполагает теория, б) для известных случаев «усиления» и «смещения признаков» объяснения, связанные с «совершенствованием изолирующих механизмов», менее убедительны, чем альтернативные им, не предполагающие такого усиления. И действительно, большинство случаев «усиления» из обзоров Servedio, Noor, 2003; Edwards et al., 2007 и др., гораздо лучше объясняются не «моделью Добржанского», а двумя другими способами.



Первый из них: наблюдаемое «усиление» и/или смещение признаков в зоне контакта есть продолжение и следствие трендов изменчивости, связанных с приспособлением каждой из форм к условиям обитания своего основного ареала (скажем, климатическим градиентам, изменению структуры растительности в заселяемых местообитаниях и пр.). Просто эти тренды противоположны друг другу, в том числе потому, что «отщепление» дочерних форм от исходной часто связано с приспособлением к территориям, по условиям обитания альтернативным таковым в историческом центре ареала. Поскольку обе формы до момента вторичного контакта распространялись из рефугиумов навстречу друг другу, то понятно, что именно там связанная с ними разница в морфологии, поведении или чем-то еще будет наибольшей, но к «совершенствованию изолирующих механизмов это не относится». Поэтому «усиление» часто бывает асимметричным, проявляется лишь у одной из форм, или у одной сильнее, чем у другой.

Так, один из «парадных примеров» смещения признаков с «усилением» взаимной дискриминации близких форм в обзоре Servedio и Noog (2003) – это взаимоотношения мухоловок пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и белошейки (*F. albicollis*). Они гибридизировали друг с другом издавна, при том, что достаточно далеки одна от другой, и гибридные самки стерильны. В последние десятилетия второй вид увеличивает численность с расширением ареала внутри ареала первого, с соответствующим увеличением случаев гибридизации. Самцы белошейки мономорфны, яркие черно-белые. Самцы же пеструшки полиморфны и делятся на 6 фенотипических классов, отражающих континуум изменения типа окраски от ярких черно-белых птиц, аналогичных самцам белошейки, до светло-серых «куроперых» самцов, сходных по окраске с самками (у обоих видов окрашенных скромно).

Для пеструшки показано, что яркие черно-белые и «куроперые» самцы де-

монстрируют противоположные стратегии ухаживания и в целом представляют собой альтернативные жизненные стратегии, которые можно обозначить как конкурентную и пациентную. Первая приспособлена преимущественно к социальному стрессу, высокой плотности населения и предполагает значительное репродуктивное усилие, вторая – к энvironmentальному стрессу, низкой и нестабильной плотности поселения, низкой интенсивности конкуренции между самцами и пр. (Иванкина и др., 1996; см. также Фридман, Ерёмкин, 2009).

Среди ряда авторов, исследовавших зону контакта этих двух видов в Европе, распространилось мнение, что там, куда распространяется белошейка, и где происходит гибридизация, у пеструшек получают преобладание светлые самцы, и это, мол, следствие «усиления». В обзоре Servedio и Noog (2003) цитируются именно и только сторонники этой гипотезы. А альтернативное объяснение, что изменения соотношения фенотипических классов в популяциях пеструшки вполне независимы от гибридизации с белошейкой, а являются следствием изменения структуры лесонасаждений, климатических изменений, сдвигов плотности поселений и прочих характеристик, значимых для дифференциального размножения носителей разных жизненных стратегий у этого вида, – игнорируется.

И действительно, исследования полового отбора в популяции пеструшек в Томской области, где белошейки нет и не было, отвергают гипотезу «усиления дискриминации» форм. Для объяснения происходящего сдвига соотношения разных фенотипических классов (в том числе наиболее интересной пропорции «ярких» и «куроперых» самцов) вполне достаточно внутривидовых селективных давлений. Было показано, что окраска брачного наряда самца не оказывает влияния на сроки его гнездования, т.е. не связана с темпами приобретения брачного партнера. Далее, эксперименты с изъятием показали, что способность самца привлечь самку положительно связана с предшествующим





опытом его гнездования на исследуемой территории, а ранние сроки размножения определялись бóльшим возрастом особей.

Однако окраска брачного наряда самца не была связана с показателями его успеха размножения. Прямое тестирование самок в вольерах не выявило у них какого-либо предпочтения к окраске брачного наряда самца. Таким образом, авторами было показано, что распространение и закрепление «куроперого» фенотипа самцов мухоловки-пеструшки может происходить в популяциях, значительно удаленных от зоны симпатрии с белошейкой, вне возможной дискриминации самцов обеих форм и чисто по внутренним причинам (Гриньков и др., 2006).

Второй способ состоит в следующем. То, что представляется «совершенствованием изолирующих механизмов» наблюдателю, ищущему подтверждений этой идее (по причине наличия «усиления»/«смещения признаков» и дефектных гибридов между парой форм), на деле является закреплением начавшегося «расщепления» популяционных систем за счет механизма распознавания «своих» и «чужих». Поэтому гибридизация так и не прекращается, «течь» остается не заткнутой, и тем не менее «цена элиминации» неполноценных гибридов оказывается «выносимой» для обеих форм, «репродуктивного самоуничтожения» не случается. Хороший пример здесь – отношения бентической и лимнической форм трехиглой колюшки в послеледниковых озерах Северной Америки, описанные в работе Servedio и Noor, 2003, так же как вышеназванные «расщепления» популяционных систем у птиц.

Следовательно, 50 лет исследований видообразования в природе показали, что дивергенция форм (в том числе в момент, когда это еще отдельные популяции внутри материнского вида) и формирование обособленности видового уровня – это процессы, происходящие в разные моменты, «охраняемые» разными механизмами и пр. Соответственно, искомое «усиление» на деле бывает редко и почти всегда объ-

яснимо иначе. А вот «совершенствования изолирующих механизмов» не бывает совсем.

Иными словами, обзор современных данных по этой проблеме подтверждает старую мысль Дарвина (1939, цит. по Панов, 1989), что нескрещиваемость форм (также как бесплодие при гибридизации) не является селективным преимуществом и не накапливается отбором напрямую. Последнее происходит косвенно, в период изоляции разделившихся форм (Servedio, Noor, 2003; Shamoni, Barbash, 2011). Следовательно, обособление видов – нелинейная функция времени пребывания в изоляции.

Примеров тому множество: скажем, видообразование у евразийских пеночек родов *Phylloscopus* и *Seicercus* (Price, 2010), есть и другие (Price, Bouvier, 2002; Lijmaer et al., 2003; Warren et al., 2012 и др.). Далее, на выборке из 418 видов птиц Нового Света, филогенетические отношения и время дивергенции которых определили молекулярными методами, было показано, что половой отбор и развитость «брачных украшений» не ускоряют видообразование, в т.ч. в условиях симпатрии. Более того, время, необходимое для достижения обособленности видового уровня, направленно меняется от умеренной зоны к экватору, т.е. показывает значимый климатический/биотопический градиент, что еще больше укрепляет объяснение известных случаев «усиления» внутренними процессами в популяционных системах обеих форм, «нужным образом» накладывающихся чисто случайно. Поэтому, собственно говоря, подобные ситуации и редки (Mogtow et al., 2003).

Например, в зоне гибридизации американской черноголовой (*Parus atricapillus*) и каролинской (*P. carolinensis*) гаичек изучены факторы, ответственные за структуру гибридной зоны и ее стабильность во времени (Bronson et al., 2003). Теоретически это может быть экстремальность среды, когда зона контакта располагается по границе климатических зон или типов расти-



тельности, ограничивая распространения обеих форм, «каждой со своей стороны». Тогда средовой барьер «гнетет всех» – и «чистых особей», и гибридов, так что уровень воспроизводства всех трех категорий не дотягивает до нужного для устойчивой популяции. Либо гибриды вдруг получают преимущество в местообитаниях гибридной зоны по сравнению с исходными формами. Последнее встречается исключительно редко: при тщательном поиске среди высших позвоночных и насекомых нашлось всего 3–4 случая. Из них к птицам относится только один – это гибридизация серокрылой (*Larus glaucescens*) и западной (*L. occidentalis*) чаек (Good et al., 2000).

Так, исследования Ch. Randler (2002) кормового поведения самцов-гибридов кряквы и красноногого нырка (*Netta rufina*) показали, что по характеру исполнения использованных ими способов кормодобывания они промежуточны между родительскими видами. По частоте использования и форме одних видов кормового маневра они приближались к крякве, по частоте и форме других – к нырку. И это работало им во вред: за счет этого они тратили на кормежку больше времени, чем родители, почему «экономили на поведении», почти не ухаживая за самками. Подобных примеров множество, не только у птиц (Северцов, 1988; Grant, Grant, 1996; Servodio, Noor, 2003), но объяснять их лучше иначе.

Тот факт, что при промежуточности форм поведения гибридов им достаются «корешки, а не верхки» от соответствующих форм поведения родителей, легко объясним. Если брать специализированные методы кормодобывания как наиболее эффективные, то их добычливость прямо пропорциональна стереотипности исполнения и готовности тратить достаточно много времени на подготовительные действия, не ведущие непосредственно к овладению добычей (что и показывает степень специализации кормового метода). У гибридов в их промежуточных действиях ослабляется и первое и второе. Хотя теоретически мыслимо и наоборот, когда гибридные особи за

счет промежуточности в биологии имеют преимущество перед родителями.

Так, в центре гибридной зоны серокрылой и западной чаек репродуктивный успех самок обеих форм, образовавших пару с гибридными самцами, был выше, чем в конспецифических. Дело в том, что самцы западных чаек занимают гнездовые участки на песчаных пляжах с высоким уровнем хищничества, а гибриды – в местах, поросших растительностью. В северной части гибридной зоны репродуктивный успех самок обеих форм, образовавших пару с гибридными самцами, выше, чем у спарившихся с самцами серокрылой чайки. Если гибриды больше добывают рыбы, доставляя птенцам более полноценную пищу, то серокрылые чайки больше кормятся на литорали (Good et al., 2000). То есть в этом (единственном!) случае от родительских форм гибриды получают «вершки, а не корешки» в плане специфики кормодобывания и гнездовых биотопов.

Второй логически возможный тип «препятствий к скрещиванию» – эндогенной природы, связанный со сниженной способностью к размножению и/или значительной генетической несовместимостью форм. В работе С.Н. Bronson с соавторами (2003) исследовали, какой из двух вариантов препятствий к скрещиванию более вероятен для двух видов гаичек. Для этого на 35 небольших (2,16–5,87 га) изолированных участках леса среди агроландшафта в штате Огайо поселяли пары двух видов гаичек и их гибридов. Размеры кладок значимо не отличались во всех трех случаях, но вот вылупившихся птенцов и особенно слетков гибридные пары продуцировали значимо меньше, чем «чистые» обеих форм. Регрессионный анализ показывает, что независимо от лесного участка «чистые» пары на попытку размножиться производят в 1,91–2,48 раз больше слетков, чем гибридные или с участием гибридов. Это говорит, что в данном случае действует второй, а не первый тип препятствий к скрещиванию.

Далее, гибридная зона гаичек является древней, долгое время сохраняет стабиль-



ность. Однако отбор не совершенствует изолирующие механизмы, вопреки явной дефектности гибридов и, соответственно, значительным потерям воспроизводительного потенциала обеих форм – тому, что Л.С. Степанян (1983) удачно назвал репродуктивным самоуничтожением.

Огромное значение книги Е.Н. Панова (1989) «Гибридизация и этологическая изоляция у птиц» – как и последующих Ю. Хаффера (Haffer, 1989), Дж. Форда (Ford, 1987), Ф.Б. Гилла (Gill, 1998), Е. МакКарти (McCarthy, 2006) и Т. Прайса (Price, 2008) состоит в демонстрации вышесказанного на обширном фактическом материале. Хотя книга Е.Н. Панова не свободна от недостатков, связанных с «убеждениями чувств»<sup>1</sup>, оба названных тезиса, идущие вразрез с традиционным пониманием биологической концепции вида, были доказаны. Как минимум для птиц и с учетом возможности «усиления признаков» действием внешнего биоценотического агента на особей данных форм (см. ниже).

Куда лучше, чем с идеей «усиления признаков», все вышесказанное согласуется **а)** с моделью формирования гибридной несовместимости Добржанского – Мел-

лера и **б)** с нашей моделью поддержания обособленности видового уровня, согласно которому главное препятствие к скрещиванию воздвигается не в момент образования смешанных пар и производства гибридов, но при «встраивании» гибридов и бэккроссов в популяционные группировки форм **А** и **Б** (Фридман, 2007)

Подчеркну: **б)** замечательным образом содействует **а)** и наоборот. Согласно модели Добржанского – Меллера, постепенное накопление инноваций в генах «своей» формы потому дает побочный эффект в виде возрастающей по параболе репродуктивной несовместимости с «чужими» формами того же ряда, что отбор не может «проверить» их на совместимость с инновациями, накапливающимися в гомологичных генах «чужого» генофонда. Поэтому **б)** обязательно приведет к тому, что при формальном наличии интенсивной гибридизации «чистые» особи обеих форм живут и размножаются в основном в окружении таких же «чистых», которые и формируют группировки.

Гибриды же, даже численно преобладающие в гибридной зоне, собственных группировок *не формируют, но примыкают поодиночке* к поселениям той или иной формы, или размножаются вне поселений – с предсказуемо низким результатом. Благодаря этому возможность проверки новых мутаций «на совместимость» с аналогичными инновациями в генофонде другой формы резко падает еще *до сколько-нибудь значимого прекращения гибридизации*, генетическая несовместимость форм увеличивается, что (при продолжающемся продуцировании гибридов и бэккроссов) увеличивает дестабилизированность их поведения и их неспособность создать собственные устойчивые группировки даже при численном преобладании. Круг замыкается.

Следовательно, при верности **б)** есть существенный синергизм между поведенческими (или экологическими) механизмами поддержания обособленности и гене-

<sup>1</sup> Автор отстаивал мнение, что межвидовая гибридизация у птиц – важный путь образования новых форм видового и околотовидового ранга. И в приложенный к книге перечень ситуаций гибридизации он включал все, что межвидовую гибридизацию напоминало, даже случаи, о которых он не мог не знать, что они таковой не являются. Скажем, он считал гибридом черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*) и буроголовой чайки (*L. brunnicephalus*) одну тушку, добытую в 1929 г. в Европе и хранящуюся в Берлинском музее, хотя точно известно, что это был экземпляр нового вида – реликтовой чайки (*L. relictus*), открытой лишь в 1969 г. в Казахстане и тогда неизвестной зоологам. Или еще более курьезная интерпретация того же рода – гибридом (связи (*Anas penelope*) и пеганки (*Tadorna tadorna*)) в его перечне названа хохлатая пеганка (*T. cristata*), хотя точка зрения, что это не отдельный вид, а продукт гибридизации, была опровергнута еще в начале XX в.



тической несовместимостью обеих форм, благодаря которому случаи контакта или «сливаются» популяционные системы в одно целое, или позволяют сохранять обособленность неограниченно долго, «подтверждая» достижение видового уровня. Но если верна «традиционная форма» биологической концепции вида, в рамках которой главный момент распознавания «своих» и «чужих» – образуются смешанные пары или нет, то такой синергизм наблюдаться не будет. Если так, то две стороны общего процесса видообразования – прекопулятивные и постзиготические механизмы изоляции (*species recognition* и *hybrids incompatibility*) будут *взаимоисключающими*, а не связанными положительной корреляцией.

Это следствие вполне проверяемо. Действительно, среди тех же птиц наблюдаются:

– или (у самых молодых видов) обособленность, созданная механизмами типа **б**) и устойчивая дифференциация форм при отсутствии генетической несовместимости, а часто и при полностью общем генофонде, «перемешиваемом» интрогрессивной гибридизацией;

– или (у «хороших» видов) положительная корреляция между степенью *species recognition* и *hybrids incompatibility* в ряду форм, первое отражает развитость пре-, второе – посткопулятивных препятствий к скрещиванию (Price, Bovier, 2002; Newton, 2003; Edwards et al., 2007; Rheindt, Edwards, 2011).

Традиционный же взгляд на видообразование предполагает *обратное развитие процесса* – сначала накопление генетических изменений, ведущих к несовместимости, в период независимого развития. Затем, при вторичном контакте с гибридизацией – быстрая выработка поведенческих и морфологических приспособлений вроде брачных «украшений» в рамках совершенствования изолирующих механизмов (Майр, 1974; Расницын, 1975; Edwards et al., 2007).

Реально у птиц и других позвоночных мы наблюдаем обратное – дифференциация форм видового уровня часто начинается и

заканчивается до обретения нескрещиваемости, она возможна при полностью общем генофонде. И наоборот, эффективное обособление популяционных систем двух форм по механизму **б**) ускоряет медленное и постепенное развитие нескрещиваемости, очень отстающее от темпов видообразования (Price, Bouvier, 2002; Morrow et al., 2003).

Иными словами, обособление популяционных систем близких форм за счет распознавания «своих» и «чужих», управляемое эколого-поведенческими механизмами структурирования сети группировок обеих в полосе вторичного контакта, выступает кнутом, подстегивающим накопление генетической несовместимости по модели Добржанского – Меллера, и наоборот.

Действительно, в случаях реального «усиления признаков» отбор против гибридов или к лучшему распознаванию при образовании пар, увеличивающий изолированность контактирующих форм друг от друга, производит внешний биоценотический агент. Это могут быть насекомые-опылители с их разной реакцией на цветы разной окраски, разные виды-модели для имитации, которым начинают подражать разделяющиеся формы мимикрирующих видов, хищные летучие мыши, ловящие древесных лягушек, ориентируясь на брачные крики самцов и пр. (см. Servedio, Noor, 2003; Gourbière, Mallet, 2010; Matute et al., 2010).

А ведь в общем случае биоценотического агента может не оказаться, и скорее всего не окажется; большинство хищников, опылителей и пр. не настолько специализированно, чтобы уловить различия в сигналах зарождающихся видов. В то же время процесс видообразования во всех концепциях вида, в том числе и в исходном понимании Дарвина (Мина, 2010) мыслится как протекающий самопроизвольно, под действием только внутренних сил. То есть разделение исходной формы на дочерние виды или их отделение в общем случае не требует направленного распознавания биоценотическими партнерами, достаточно общего для всех «давления» факторов среды, разного в разных частях ареала.



Наконец, обзор Shamonі и Barbash (2011) показывает, что гибридные зоны – не преграда, а канал для распространения генов другой формы в популяциях данной, и такие факторы, как половой отбор, скорее не закрывают «течь», а способствуют интрогрессии – правда, асимметричной (см. данные по *Cyanoliseus patagonus* (Masello et al., 2011), *Manacus vitellinus* (Uy, Stein, 2007), ткачику *Foudia* (Warren et al., 2012) и др.). Далее, время становления нескрещиваемости для «среднего» вида птиц существенно превышает время видообразования (Price, Bouvier, 2002).

Следовательно, в значительной части случаев дифференциация на уровне форм начинается фактически при общем генофонде и доходит до конца (появления обособленности видового уровня) без разделения последнего и без дивергенции разделившихся частей, второе скорее – одно из последствий становления обособленности, и наступающее небыстро. Наконец, дифференциация на уровне форм появляется раньше, чем на уровне генов (Price, Bouvier, 2002; Mогtow et al., 2003), и она сохраняет устойчивость даже после того, как вторичный контакт с гибридизацией вновь объединит генные пулы.

Другое дело, если соответствующие формы достигли видового уровня обособленности, они «умеют» этот поток регулировать, чтобы не нарушить целостность внутри себя и обособленность изнутри. Сформированность данного регуляторного механизма, полнота его проявлений на разных уровнях – популяционном, морфологическом, молекулярно-генетическом – и есть маркер достижения формами видового уровня дивергенции. Последнее проявляется в «натурных экспериментах», упомянутых выше.

Действительно, если исходить только из генетико-демографических процессов, популяционные системы всех соответствующих форм давно уже бы слились воедино, их специфические морфотипы связались бы переходами (скажем, в признаковом пространстве). Однако этого не случается,

и даже в отсутствии изолирующих механизмов, коль скоро формы достигли видового уровня обособленности, они «умеют» возникающими генными потоками управлять. В таком случае, присутствие чужих генов – или фенов – в части популяций не более дискредитирует «видовость» их обеих, чем наличие иностранной валюты в кармане кого-то из нас вызывает сомнения в индивидуальности, или национальной идентичности. Если только они «умеют» исключить появление чужих – или гибридных – фенотипов наряду со своими собственными, допуская следы гибридизации лишь в виде примеси чужих фенов.

Вот если «не умеют», тогда плохо дело. Гибридные и «чужие» фенотипы воспроизводятся наряду с фенотипами данной формы, гибридная зона «расплывается» и ее население делается еще одним подвидом в ряду прочих.

А коль скоро этого не происходит, есть некий эволюционный механизм, работающий «против» подобного рода энтропии, причем он не связан ни с поведением особей (не работает препятствие к скрещиванию, связанное со *species recognition*, особи постоянно «ошибаются» или вообще неразборчивы в выборе партнера), ни с дефектностью гибридов (*hybrids incompatibility* опять же отсутствует).

Моя идея состоит в том, что искомый механизм «работает» на уровне популяционной системы в целом, в момент, когда «плоды» верного или неверного выбора партнера – гибриды, бэккроссы и фенотипически «чистые» особи – «встраиваются» в пространственно-этологическую структуру группировок обеих форм. Соответственно, сформированность механизма (экологического, поведенческого, физиологического – не суть важно), благодаря которому в зоне вторичного контакта и интерградации в группировки формы *A* с наибольшей вероятностью «принимаются» особи с фенотипом *A*, исключаются – с фенотипом *B*, вероятность приема/исключения особей промежуточного фенотипа, то есть явно несущих на себе следы гиб-



ридизации, прямо пропорциональна их гибриднему индексу, то есть близости к *A* и дальности от *B* по соответствующим признакам (для группировок формы *B*, соответственно, наоборот).

А поскольку в гибридной зоне постоянные поселения образуют только «чистые» особи формы *A* или формы *B*, гибриды и бэккроссы лишь к ним присоединяются, и не образуют «своих» популяционных единиц, пониженная вероятность включения особей, несущих на себе следы гибридизации и/или признаки другой формы, в группировки данной (и наоборот) естественным образом «исправляет ошибки распознавания» на уровне особей.

В таком случае гибриды и бэккроссы вполне продуцируются, они жизнеспособны и плодовиты, однако лишаются «прав» стать агентами углубления гибридизации. А все многообразие их фенотипов в гибридной зоне направленно сортируется между поселениями формы *A* и поселениями формы *B* + одновременно фенотипы проходят отбор (стабилизирующий) на соответствие морфологической, биотопической, поведенческой и т.д. норме той или другой формы. Иначе им в группировку не встроиться, или, встроившись, они не смогут устойчиво «сохраняться» в составе поселений на всем протяжении жизненного цикла, который у высших позвоночных предполагает не только резидентное существование, но и направленное переселение между группировками, или дисперсию, с перемещением в другой район, где снова нужно встраиваться в ту же сеть и т.д.

Хороший пример здесь дают усачи эфиопского оз. Тана, резко дифференцированные морфотипы которых сначала рассматривались в составе полиморфного вида *Barbus intermedius*, а в последнее время считаются репродуктивно изолированными и описываются как виды. Из 15 таких форм у трех (где это специально проверялось), разные морфотипы образуют на нерестилищах в притоке оз. Тана общие нерестовые группы, в которых не избежать скрещивания самцов одного морфотипа с

самками другого (Держинский и др., 2007, цит. по Мина, 2010). Далее, эксперименты не выявили различий по проценту оплодотворения икры и выживания молоди между гомономными и гетерономными скрещиваниями, то есть между морфотипами нет посткопуляционной изоляции. Результаты анализа мт-ДНК также показывают отсутствие репродуктивной изоляции.

Тем не менее, соответствующие морфотипы (те, для которых это исследовали) в небольшой степени, но демонстрируют обособленность в смысле распознавания «своих» и «чужих» в моменты «включения» особей в популяционную систему. Рыбы не выбирают партнеров «своего» морфотипа, но стаи, нагуливающиеся перед нерестом в самом озере, состояются преимущественно рыбами одного морфотипа (и размера). Эти скопления образуют стаи, перемещающиеся к местам нереста, не смешиваясь с особями других морфотипов (Мина, 2010). По-видимому, чем выше численность форм и подобная структура популяции, тем более обособленными они будут за счет нашего механизма, хотя уровень обособленности невелик.

Особь, в силу гибридного происхождения устойчиво отклоняющиеся от видового стереотипа экологических предпочтений, территориальных связей или миграционного поведения, при участии во внутривидовой сортировке особей по поведенческим потенциалам будут значимо чаще «промахиваться мимо цели», чем «чистые» – так же как те, у которых данные стереотипы дестабилизированы по той же причине (Фридман, 2007).

Лучшую иллюстрацию к модели поддержания обособленности за счет гетерофилии популяционных систем двух форм, взаимодействующих в зоне вторичного контакта и гибридизации, дает известный опыт с двумя видами губок, различающихся формой сифона. Их растерли до отдельных клеток и клеточную кашицу смешали. Через некоторое время клетки каждого вида реассоциировались друг с другом и восстановили сифоны каждый своего вида, только



поменьше. Соответственно, ключевой этап в сохранении или несохранении обособленности – не образование чистых/смешанных пар и не их размножение, а включение потомков чистого и гибридного фенотипа в популяционные системы обеих форм, существующие в гибридной зоне.

Как только этот (коммуникативный!) механизм формируется, популяционная система может сохранять обособленность от «чужих» (популяционных систем близких форм) *даже при наличии гибридации* и даже в том случае, если каждая из контактирующих систем включает в себя несколько морфологически хорошо дифференцированных географических популяций (интерпретируемых как подвиды, или географические расы), а вся череда подвидов или географических рас форм **A** и **B** в соответствующем географическом ряду описывается общими тенденциями изменчивости, вроде изменения размеров, меланизации, посветления, усиления/редукции разных структурных элементов окраски и пр. Поэтому его формирование и есть достижение видового уровня дивергенции формами, которые сравнивает систематик, пытаясь ответить на вопрос – вид или подвид? И наоборот – несформированность распознавания «своих» и «чужих» на уровне популяционных систем означает недостижение «видовости», как бы сильно ни дивергировали формы друг от друга морфологически или по молекулярно-генетическим признакам.

Гипотеза о ведущей роли механизмов распознавания «своих» и «чужих» в процессах видообразования, становлении и поддержании обособленности видового уровня ранее выдвигалась А.В. Марковым и А.М. Куликовым (2006). Однако они считают, что данные механизмы возникли на основе систем иммунологического тестирования брачных партнеров и работают непосредственно при образовании пар, то есть в процессе распознавания индивидами оптимальных социальных компаньонов.

По моему представлению, системы распознавания «свой – чужой», поддерживаю-

щие обособленность взаимодействующих популяций, формируются как часть *обычных механизмов* внутривидовой коммуникации. Последние обеспечивают формирование скоплений особей, дифференциацию стратегий особей внутри скоплений (появление пространственной, социальной и пр. структур) и направленный обмен особей между группировками, интегрирующий последние в системное целое – в популяцию. В этом случае отторжение «чужого» социального или брачного партнера – побочное следствие привлечения и удержания «своего», а система распознавания в равной мере способна работать и на поддержание целостности вида, на восстановление нормальной популяционной структуры после разрывов ареала, на поддержание обособленности в зонах контакта и гибридации. Иными словами, целостность популяционной системы вида «внутри» и ее обособленность от аналогичных систем близких форм «вовне» есть разные аспекты (или режимы) работы одних и тех же механизмов внутрисистемной регуляции.

#### **«Ренессанс» биологической концепции вида: возможные подходы**

Апеллируя к этим данным как к возражениям, сторонники «признаковых» концепций вида, прежде всего типологической, филогенетической и эволюционной, к началу 2000-х гг. фактически вывели биологическую концепцию из числа обсуждаемых (Zink, 1998, 2004; Agapow et al., 2004; Абрамсон, 2009; Gourbière, Mallet, 2010).

Однако очевидные минусы концепций, альтернативных биологической, требуют восстановления последней «на повышенном основании», позволяющем инкорпорировать возражения и использовать их для развития данной концепции. Можно выдвинуть следующие **тезисы для ее восстановления**, предлагая вернуться к исходному пониманию двух ключевых моментов, связанных с популяционным подходом и обособленностью как критерием видового уровня дифференциации форм.



1. Популяция – не выборка, а система, обладающая гетерофобией, структура которой подлежит «морфологическому методу» анализа.

2. Одни и те же регуляторные механизмы поддерживают целостность популяционной системы вида «изнутри» и ее обособленность «вовне», при вторичном контакте с другой формой.

3. Расселение особей ведет к дифференциации популяций, а не к «смазыванию различий», поскольку происходит сортировка особей по поведенческим потенциям.

4. Распознавание «своих», отвержение «чужих» идет не столько на уровне брачных взаимодействий особей, сколько при включении потомков от первых в популяционную структуру.

5. Особи сплошь и рядом «ошибаются», плодя гибридов и бэкриссов. Будут они агентами углубления гибридизации или нет, сохранится обособленность форм или нет, определяется повышенным невключением их, по сравнению с «чистыми» особями, в популяционную систему обеих форм.

6. Даже при интрогрессивной гибридизации популяционные системы форм существенно избирательны к притоку чужих генов и фенотипов, из-за чего гибридный фенотип «собирается» только в гибридной зоне.

Как присутствие в кармане валюты чужой страны не делает нас ближе к психологическому складу ее жителей, так и приток чужеродных генов в популяционную систему в принципе не угрожает ее обособленности и видовому статусу формы. Если только «граница» остается полупроницаемой, сохраняется гетерофобия, а система успешно селектирует и фильтрует генный поток, то есть он взят под надежный контроль. В целом современные данные подтверждают вывод Е.Н. Панова (1989) о творческой роли процессов гибридизации в зонах вторичного контакта «разошедшихся» исходно аллопатрических видов, правда, в совершенно иной форме, чем им предполагалось. Они не «создают» новые гибридогенные формы, способные

существовать наряду с родительскими, а дают обеим родительским «нужные» гены и фены для адаптации к местообитаниям гибридной зоны или к условиям другой части ареала, причем не нарушая исходной обособленности обеих (Rheindt, Edwards, 2011).

Так, по мт-ДНК обыкновенная и черная (*Anas poecilorhyncha*) кряквы оказываются «как вороны» (Куликова, Журавлев, 2009); генные пулы объединились, а формы остаются обособленными. В отличие от гибридизации кряквы с черной уткой в США, где наблюдается классическое майровское «слияние форм» (Майр, 1968). Аналогичный результат был получен для шести симпатричных видов уток: кряква, серая утка (*Anas strepera*), шилохвость (*A. acuta*), свиязь, чирок-свистунок (*A. crecca*) и хохлатая чернеть, при том что последние три вида достаточно далеки от первых трех. Обмен генами через гибридизацию (при сохраненной плодовитости и жизнеспособности гибридов) между этими видами оказался настолько велик, что авторы сравнивают его с «горизонтальным переносом» генов у бактерий. Однако «размывания» видовых границ и тут не произошло (Klaus et al., 2012).

Интересный момент состоит в том, что в отличие от кряквы такие формы, как *Anas zonorhyncha* и *A. rubripes* «куроперы» и не имеют ярких самцов, значительно отличающихся от самок окраской, «косицами» украшающих перьев и пр. Далее, во всех опытах с предпочтением разных самцов самками «куроперых» форм красочный, тяжелый и сильный селезень кряквы неизменно вне конкуренции – самки предпочитают его, отвергая «скромных» конспецифических самцов.

Поэтому считали, что в природе гибридизация всегда асимметрична: самцы кряквы скрещиваются с самками мономорфных видов. Однако в природе присутствует столь же значительный поток генов, связанный с гибридизацией противоположной направленности, что легко обнаруживается





доминированием в гибридной популяции гаплотипов не мономорфных видов, а кряквы (Куликова, Журавлев, 2009). При существующих предпочтениях и при наличии селезней второй формы этого вроде бы быть не должно, но, однако, происходит достаточно часто. Видимо, это следствие взаимодействий, относящихся к «теневой стороне» социальности вида, вроде насильственных копуляций уже после образования пары.

Суммируя, предлагаемые усовершенствования биологической концепции вида можно проиллюстрировать добавлением третьего столбца к таблице, противопоставляющей биологическую концепцию вида (традиционного понимания) филогенетической. Действительно, главное, что прочно подтверждено из исходной концепции – это дискретность видов и их реальность в природе. В том числе в ситуациях вторичного контакта форм гибридная зона или ограничивается узкими рамками и постоянно во времени вопреки давней гибридизации (однако не сокращается, т.к. «совершенствования изолирующих» механизмов не происходит). Здесь формы останутся обособленными, несмотря на поток генов между ними.

Или же, если они не достигли видового уровня, интрогрессия между ними в гибридной зоне углубляется, последняя «расплывается». В конце концов возникает новая гибридогенная популяция, соединяющая прежде независимые формы *A* и *B* в единую популяционную систему, фактически еще один подвид в ряду подвидов, с восстановлением трендов изменчивости до плавной клины. Такова, скажем, ситуация в зоне контакта европейской и сибирской теньковок *Phylloscopos collybita abietinus* и *Ph. s. tristis* в Предуралье и на Урале. В результате беспрепятственного углубления гибридизации зона контакта «расплылась» на обширную территорию, занятую гибридогенной формой *fulvescens*, фактически еще одним подвидом в ряду других. Этот «натурный эксперимент» показывает, что обе теньковки, как бы сильно ни разошлись,

до уровня видов еще не дотягивают: их вторичный контакт восстановил единство популяционной системы (Марова и др., 2009).

Представление о распознавании «своих» и «чужих» при включении особей разного фенотипа («чистых» или продуктов «ошибок распознавания») в пространственно-этологическую структуру популяций обеих форм может объяснить феномен сохранения обособленности между ними при отсутствии сколько-нибудь выраженных «препятствий к скрещиванию», ранее объяснения не находивший. Выше речь шла о ситуации **b** (рис. 1) или сходной с ней, когда формы достаточно близки, чтобы гибриды были сравнимы по способности к размножению и/или по выживаемости с родительскими особями. В ситуации **c** (рис. 1) первое и/или второе существенно снижено, гибридогенной популяции не возникает, все ограничивается более-менее частыми случаями гибридизации. Последняя или медленно прекращается, если «заработают» препятствия к скрещиванию, сложившиеся в период независимого существования, или «производство гибридов» слабо тлеет на уровне, недостаточном для поддержания популяции.

Если там и есть гибридная зона, она, узка, стабильна, в ней преобладают «чистые» особи обеих форм над гибридами и т.д. Хороший пример – быстрое расселение сирийского дятла (*Dendrocopos syriacus*) в ареал очень похожего на него большого пестрого (*D. major*). Исходно первый вид обитал лишь на Балканах и в Малой Азии. С 1930-х гг. он быстро расселяется на север и восток; в 1944 г. впервые отмечен в Ужгороде, в последующие 50 лет заселил всю Украину, в 1990-е гг. дошел до Воронежской и Волгоградской областей, а в Предкавказье «замкнул кольцо», соединившись с кавказским подвидом. В первые годы на вновь колонизируемых территориях отмечалась вспышка гибридизации, было много сообщений о гибридах, смешанных парах (я сам уже в 1990-е гг. наблюдал их на востоке Украины), а затем гибридизация прекращалась (Бутьев, Фридман, 2005).



Причин этому было множество. Во-первых, установление аллобиотопии: сирийский дятел заселял в первую очередь фруктовые сады и городские парки, вытесняя ранее обитавших там больших пестрых в крупные лесные массивы за городом, а сам тяготел к «клочкам» озеленения внутри и вокруг населенных пунктов. Во-вторых, и общая дестабилизация поведения гибридов, вполне плодовитых, но «затрудняющихся» при образовании пары и приобретении территории вследствие дестабилизации поведенческих стереотипов, использующихся в первом и втором случае. По сравнению с «чистыми» особями реакция гибридов на специфические стимулы от территориального конкурента или потенциального партнера была даже более сильной (в том числе из-за влияния депривации), но менее устойчивой и менее специфической. Поэтому они образовывали пары позже/занимали территории хуже, чем «чистые» особи, при повышенной вероятности беспричинного оставления территории/партнера с дальними перемещениями (Фридман, 1993; Бутьев, Фридман, 2005).

Другой пример – сообитание большой (*Parus major*) и белобрюхой (*P. minor*) синиц в зоне контакта в Среднем Приамурье. Оно устанавливается «на переднем крае» расселения *major* по населенным пунктам, и наряду со значительной (поначалу) гибридизацией ведет к вытеснению из них *minor*. Дальше гибридизация прекратится или прекращается, «оставляя за собой» значительную интрогрессию обеих форм. При этом обе они в зоне контакта сохраняют свою морфологическую специфику без какого-либо совершенствования изолирующих механизмов в том смысле, как это понимали в 1960-1970-е гг. (Федоров, 2005; Федоров и др., 2009).

Общая протяженность зоны перекрытия составляет около 250 км. Типичные местообитания *P. major* здесь – населенные пункты, *P. minor* – вторичные широколиственные леса вокруг них. Наиболее устойчивое состояние популяций *major* и *minor* при взаимодействии – их сообитание

в окружении населенных пунктов с ограниченной гибридизацией в узкой полосе контакта поселений, что наблюдается в центральной части зоны контакта. На востоке зоны, где обе формы обитают в городах и поселках, существуют смешанные поселения и идет интенсивная гибридизация с тенденцией к вытеснению формы *minor* из урболандшафта (г. Биробиджан). Обе синицы пришли в контакт около 100 лет назад в результате встречного расселения, спровоцированного трансформацией природной среды региона хозяйственной деятельностью русских колонистов (Федоров, 2005; Федоров и др., 2009).

На Среднем Амуре (с. Пашково Еврейской АО) большая и белобрюхая синицы гибридизируют с частотой около 10% смешанных пар (от числа всех гнездовых пар, образованных при участии фенотипических *major*). Несмотря на такой уровень гибридизации, обе формы сохраняют высокий уровень дискретности и специфические характеристики на протяжении многих поколений. Вопреки исходному предположению о возможной аккумуляции генов *minor* среди синиц формы *major*, перелетная популяция *minor* оказалась подвержена значимо большей интрогрессии, чем оседлые группировки *major*.

Доля носителей гетероспецифичных аллелей среди фенотипических *major* значительно превосходит долю фенотипических гибридов. В популяциях фенотипических *major* уровень интрогрессии по я-ДНК превышает выявленный по маркерам мт-ДНК, различие достигает максимума на востоке зоны симпатрии. Напротив, фенотипические *minor* демонстрируют сходство в уровне интрогрессии по разным маркерам. (Федоров, 2005; Федоров и др., 2009).

Еще пример – эволюционная история двух видов бурундуков севера Скалистых гор, *Tamias ruficaudus* и *T. amoenus*. Они различаются по морфологии бакулюма (по прежним представлениям, так далеко разошедшиеся виды гибридизировать не должны, и вообще, изменчивость бакулюма считалась гарантией отсутствия



гибридизации). Однако найдены многочисленные примеры интрогрессии чужой мт-ДНК в истории этих несестринских видов. Три эволюционных события скорее всего связаны с недавней асимметричной интрогрессией мт-ДНК в морфологически различаемых вторичных контактных зонах. Найдены также доказательства древней гибридизации, приводящей к фиксации чужеродной мт-ДНК в некоторых кладах при сохранении «своего» общего фенотипа и «своей» ядерной ДНК (Good et al., 2003).

Хорошо известно, что при межвидовой гибридизации у птиц, если сигнальные репертуары обеих контактирующих форм достаточно различны, большинство образующихся смешанных пар вскоре распадается, «прожив» от нескольких часов до нескольких дней. Но вот оставшиеся (доля которых тем выше, чем меньше различие репертуаров) уже не распадаются и верны друг другу как минимум один сезон, а то и несколько лет, даже если размножение неудачно – скажем, яйца оказываются неоплодотворенными (Панов, 1989; Фридман, 1993, 2011). Например, в узкой зоне контакта жуланов обыкновенного (*Lanius collurio*) и сибирского (*L. cristatus*) в Западной Сибири иногда образуются смешанные пары. Подавляющее большинство из них распадается, прожив от двух дней до нескольких часов, в силу значимого различия репертуаров. Сохранившиеся же далее не распадаются и производят потомство вполне жизнеспособное и плодовитое (Крюков, Гуреев, 1997).

Важно, что в таких ситуациях *одни* сигналы обеспечивают «распознавание» чужих и быстрый распад соответственной части смешанных пар после первоначального сближения возбужденных особей, а *другие* сигналы (или другой режим сигнализации) поддерживают устойчивость «выживающих» пар. Обычно именно они у близких форм не дивергируют или минимально дивергируют, что вполне ожидаемо. Так, две горлицы – винная (*Streptopelia vinacea*) и южноафриканская (*S. capensis*), образуют узкую, долговременно-устойчивую

зону гибридизации в Уганде, где гибриды жизнеспособны и плодовиты. Обе имеют гомологичные сигналы – «воркование на насесте» и «воркование в поклоне», стереотипное исполнение которых важно для охраны территории и привлечения туда потенциальных партнеров; тесное сближение и ухаживание за ними обеспечивают уже другие сигналы. У обеих первый сигнал дивергировал много сильнее второго, который практически идентичен. И вполне предсказуемо, что в ответ на первое «воркование», но не второе, обе горлицы демонстрировали предпочтение «своих» и отвержение «чужих» в *аллопатрических популяциях, но не в гибридной зоне* (de Kort et al., 2002a, 2002b; den Hartog et al., 2007).

Соответственно, первый крик обеспечивает гетерофобию популяционных систем обеих форм, а второй консолидирует пары из особей, «отфильтрованных» при участии первого. У гибридов оба крика дестабилизированы, их акустическая структура сильно варьирует от вариантов, близких к крику винной горлицы до сходных с южноафриканской, хотя обычно более или менее промежуточна. В отличие от родительских форм гибриды не различают «своих» и «чужих», то есть не реагируют сильнее на «воркование на насесте» той из двух форм, крик которой ближе к структуре их собственного сигнала, а на все – примерно «одинаково средне». Соответственно, приобретение территорий и привлечение самок у гибридов происходит менее эффективно, а его результаты менее устойчивы, чем у «чистых» особей каждой формы (de Kort et al., 2002a, 2002b; den Hartog et al., 2007).

Еще интересная деталь: реакция птиц на «воркование на насесте» асимметрична даже при тестировании в аллопатрических популяциях, винная горлица сильнее реагирует на крики южноафриканской, чем наоборот. Это же в полной мере сохраняется у гибридов, так что гибридизация асимметрична. При относительно постоянной (по ширине) зоне гибридизации южноафриканская горлица потихоньку расширяет свой ареал в сторону винной, но



не наоборот. То есть обе формы остаются по-прежнему обособленными, но гены винной горлицы добавляются в генный пул южноафриканской (и, тем не менее, вне зоны гибридизации ни разу не уклоняют ее морфологию или поведение от видовой нормы, de Kort et al., 2002a, 2002b; den Hartog et al., 2007).

Далее, классики (и особенно Майр) в инвективах «за популяционный подход против типологического» не проработали момент, в 1970–1980-х гг. ставший миной под возведенное концептуальное здание. Ведь формы, для которых в природе оценивается, достигли они видового уровня дифференциации или нет, сначала должны быть выделены, а здесь типологического подхода не избежать (Любарский, 1996). Тогда типологические процедуры надо *обговаривать и брать под контроль*, чтобы они служили популяционизму, а не обходить умолчанием.

И здесь «естественной типологией» популяционных систем будет представленный выше «морфологический подход» к их структуре и динамике. Он позволяет реконструировать последнюю как *естественное образование* с внутренними регуляторами, поддерживающими «свою» популяционно-этологическую структуру вопреки средовой нестабильности вовне и демографической стохастичности внутри системы, а не просто население особей в мозаике местообитаний (Фридман, в печати). Если «идеология» какой-то концепции исключает или обходит молчанием методы, без которых нельзя обойтись, они все равно «пробьют себе дорогу», только в «стихийной», «дикой» форме. Последняя опирается не на теорию, которая допускает содержательное обсуждение, а на интуицию или авторитет разных выдающихся исследователей, чью точку зрения можно только принять или отвергнуть, как и всякое мнение (в отличие от концепции).

Действительно, последовательное проведение *такой* типологии применительно к анализу внутривидовой изменчивости и межвидовых хиатусов позволило бы убрать

одно из самых «трудных мест», на которых «споткнулась» биологическая концепция вида. Это гибридные зоны двух форм, узкие и стабильные во времени и в пространстве, несмотря на сугубую древность гибридизации (сотни – первые тысячи лет), неизбирательность скрещивания, и неуменьшенную жизнеспособность/плодовитости гибридов в сравнении с исходными формами (Панов, 1989; Gill, 1998; Price, 2008).

Часто таких форм больше, чем две. В общем ареале соответствующего «круга рас» они располагаются друг за другом, как бусы на нитке, и гибридизируют либо попарно, в зонах контактов, или все вместе, в месте схождения «круга». Первый случай – это, например, формы золотого дятла (*Colaptes auratus* s.l.) – *auratus* s. str., *cafer* и *chrysoides* в Северной Америке (Short, 1965; Moore, 1987; Moore et al., 1991). Второй – формы черной каменки (*Oenanthe picata*) – *picata*, *capistrata* и *opistoleuca* (Панов, 1999). Да и классический случай узких и стабильных гибридных зон между серой и черной воронами относится к той же категории.

Во всех таких случаях (а их множество, обзоры см. Lijtmaer et al., 2003; Newton, 2003; Woodruff, 2004 и др.) за счет долговременной гибридизации формы фактически создали общий генный пул и смешали фенонд. С одной стороны, это доказывается молекулярно-генетическими исследованиями (Haring et al., 2007; Kryukov et al., 2010): так, у ворон по избранным маркерам различия соседних группировок в гибридной зоне сопоставимы с различиями между черными воронами из Западной и Восточной Сибири, или серыми и черными воронами. С другой – «дальним проникновением» фенотипа **Б** в глубину ареала формы **А** (фактически на всю его глубину, до области интерградации с третьей формой), где они появляются в виде примеси к «типичному» фенотипу **А** (см. рис. 81 из Панов, 1999).

Здесь-то и начинается самое интересное. Общность генных пулов и давняя гибридизация делает теоретически возможным присутствие в *ареале формы А*



с некоторой заметной частотой (5–15%) гибридного фенотипа  $AB$ , составленного из многих признаков  $X_B Y_B Z_B \dots$  (состояния которых противоположны у  $A$  и  $B$ , у гибридов промежуточные, так что приняв для простоты аддитивную схему, можно по этим признакам построить гибридный индекс, оценивающий морфотипы особей). Но нет, нет и нет! Этот гибридный фенотип, требующий «соединения» всех перечисленных фенотипов у одного индивида, встречается *только в гибридной зоне*.

Вдали от нее, в собственно ареалах форм  $A$  и  $B$ , эти «чужие» фены присутствуют, но почему-то встречаются *только «поодиночке»*, в виде примеси одного-двух «чужих» фенотипов к «типичному» фенотипу  $A$  или  $B$ . Хотя, повторюсь, концентрация «чужих» генов и фенотипов в «собственном» ареале каждой из двух форм такова, что специфический гибридный фенотип должен достаточно часто появляться и там. Тем более что он специфичен настолько, что в эпоху «дробительства» в начале XX в. гибридов описывали как отдельные виды (Панов, 1989).

Действительно, у тех же золотых дятлов гибридный фенотип  $AB$  вновь «всплывает» в зоне гибридизации с третьей формой  $B$ , и встречается там наряду с гибридным фенотипом  $AB$  (Short, 1965; Moore, 1987; Moore et al., 1991). Это значит, что признаки формы  $B$  успешно «пересекли» ареал  $A$  на всю его глубину, но «сложиться» даже в специфический фенотип гибрида (а не то чтобы «чистых»  $B$ ) они «могут» лишь в следующей гибридной зоне. В самом ареале  $A$  они встречаются «не вместе, но лишь по отдельности», как примесь к чистому фенотипу  $A$ . Хотя если исходить *только* из генетико-автоматических процессов при многократно показанном несовершенствовании изолирующих механизмов в гибридной зоне отбором, такого быть не должно.

Следовательно, есть некий неучтенный фактор отбора «своих» фенотипов с выбраковыванием «чужих» в процессе онтогенеза. На основной территории видовой ареала, где

популяционная система вида устойчива и эффективно осуществляет присущую ей саморегуляцию, с «сортировкой» особей по поведенческим потенциям, нормальный онтогенез строится так, что из него «исключаются чужеродные фены». Или, по крайней мере, они не включаются в конечный видовой морфотип все вместе, а лишь по отдельности.

Так сказать, онтогенез особей, включенных в жизнеспособную популяционную систему, в основном ареале вида «распознает своих и чужих» при включении/невключении разных фенотипов в состав морфотипа. В гибридной же зоне, где устойчивость популяционной системы снижена, а реализация специфического паттерна ее пространственно-этологической структуры нарушена – нет (Фридман, 2007). Поэтому в гибридной зоне «чужие» фены из фенотипа вновь могут «собраться» в гибридный морфотип, и это естественно связать с пониженной устойчивостью популяционных систем обеих форм в гибридной зоне, нарушенной структурой отношений и т.д.

Не зря в большинстве случаев численность контактирующих форм *в тех же местообитаниях* гибридной зоны оказывается на *1–2 порядка ниже*, чем в ближайших к ней областях аллопатрии. То есть снижение связывается не с экстремальностью среды, не с некачественностью местообитаний, а с тем, что соответствующая местность еще не «покрыта» устойчивой сетью группировок, связанных между собой направленным обменом особями, который, собственно, и интегрирует их в популяционную систему. На краю ареалов системных связей, обеспечивающих кооперативное поведение индивидов в составе популяции, еще нет, или они сильно дестабилизированы (Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, в печати). Способность же ко включению «своих», отторжению «чужих», на уровне популяционной системы много выше, чем на уровне индивида, будь то поведение, поддерживающее специфические отношения в системе, или онтогенез, «строящий» (видо) специфический морфотип.



То есть обе контактирующие формы каким-то образом «умеют» сохранять обособленность друг от друга – по морфологии, с которой сплетены поведенческие особенности, экологические предпочтения, биотопическая специализация и т.д. – даже вопреки давней и интрогрессивной гибридизации. Действительно, современные исследования потока генов через гибридную зону показывают, что, при формально полной свободе гибридизации обе формы *крайне избирательны* к тому, какие элементы генома второй формы и в какой степени пускать в свой генофонд: чем легче пускают, тем дальше от зоны интерградации в ареал второй формы проходит соответствующий элемент генома (см. обзоры Rheindt, Edwards, 2011; Shamoni, Barbash, 2011).

Например, в зоне гибридизации американской черноголовой и каролинской гаичек, исследованной на двух трансектах через нее в Аппалачах, по генетическим данным 58% птиц в центре трансект были смешанного происхождения и среди них доминировали рекомбинированные генотипы. То есть реальная интрогрессия много больше видимой по морфологическим признакам (по ним переходных особей меньше и они концентрируются, образуя «зону», лишь на одной из трансект). Генетическая интрогрессия гаичек прослеживается далеко за пределами узкой зоны контакта, но в разной степени по разным локусам: по одному из аутосомных локусов она оказалась выше, чем по мт-ДНК и по 2-м маркерам, сцепленным с полом. Иными словами, гибридная зона была каналом обмена лишь отдельными генами, для других это скорее барьер; в любом случае видна популяционная проницаемость «границы» контактирующих популяционных систем (Sattler, Braun, 2000).

Другое исследование гибридной зоны между серокрылой и западной чайками также показывает, что первая частично образует барьер для потока генов, а частично «фильтрует» его (Bell, 1996; изучено 706 чаек из 303 колоний). При том, что этот поток между популяционными системами

составляет примерно 2,8 особей/поколение, популяции не панмиктичны; между формами нет различий по фиксированным аллелям (изучено 32 локуса, 25 из них полиморфных), генные частоты показывают достоверную географическую изменчивость вдоль тихоокеанского побережья от Аляски до Калифорнии а, значит, видоспецифическую привязанность. Иными словами, при высоком уровне интрогрессии обе формы охраняют обособленность как популяционных систем, так и морфологии – в том смысле, в каком это обсуждается для золотых дятлов и черных каменок.

Гибридизация обеих асимметрична, гибриды ближе к серокрылой чайке, чем к западной; при этом первый вид вполне сохраняет свою генетическую идентичность. Другая работа показывает, что репродуктивный успех серокрылой чайки постоянен и устойчиво ниже, чем у западной и смешанных пар. У последних двух он еще и меняется по годам. Были обследованы 2 «чистые» колонии и 8 колоний смешанного состава; данные по гибридным индексам их обитателей, вычисленным как сумма баллов по 8 окрасочным признакам, показывают, что доля гибридов в центре трансекты достигает 50% (Bell, 1997).

Лучше всего, как известно, интегрируется в геном другого вида мт-ДНК. В группах, где типична гетерогаметность мужских особей, это может быть связано с правилом Холдейна – мт-ДНК передается в женской линии, для которой характерна большая фертильность. Но интересно, что мт-ДНК нередко ведет себя таким же образом и у птиц, для которых гетерогаметен женский пол. В ряде случаев она даже может полностью замещать «собственную» мт-ДНК, как при поглотительной гибридизации сосновой червеедки (*Vermivora pinus*) со златокрылой (*V. chrysoptera*) в Пенсильвании (Gill, 1998). Однако проникновение «чужой» мт-ДНК в подавляющем большинстве случаев асимметрично, подтверждая способность популяционных систем «фильтровать» поток генов через гибридную зону. Обзор более 80 случаев



гибридизации показал, что в 50 из них интрогрессия мт-ДНК строго асимметрична (Wirtz, 1999).

Так, в ходе длительной послеледниковой гибридизации мт-ДНК желтоголовой древесницы (*Dendroica occidentalis*) вытеснила древесницу Таунсенда (*D. townsendi*) в северной части ареала вдоль тихоокеанского побережья Канады. Фенотипически здесь «чистые» древесницы Таунсенда, но их генофонд насыщен митотипами первого вида. Даже на юге Аляски (окрестности г. Валдес, побережье залива Принс-Вильям), в 2000 км к северу от современной границы желтоголовой древесницы (национальный парк «Олимпик», штат Вашингтон), 78% древесниц Таунсенда имели чужеродные митотипы. Две выборки этого вида с о-ва Грейам и о-ва Принца Уэльского состояли только из носителей митотипа желтоголовой древесницы (Rohwer et al., 2001, цит. по Федоров, 2005). В обзоре Т. Price (2008) привел ряд форм, сильно дифференцированных морфологически, однако показывающих нулевую генетическую дистанцию по мт-ДНК вследствие ее асимметричной интрогрессии при раундах гибридизации. Это красногрудый и красношапочный дятлы-сосуны (*Sphyrapicus (varius?) ruber* и *nuchalis*), желто- и краснохвостый золотые дятлы (*C. (a.?) auratus u cafer*), вороны черная и серая, вороны-свистуны черная и белоспинная (*Gymnorhina tibicen* и *G. hypoleuca*), синицы чернохохлая и американская хохлатая (*Parus atricristatus u P. bicolor*), славка Одюбона и миртовый певун (*Dendroica auduboni* и *D. coronata*).

Еще один пример избирательной «филтрации» потока генов через гибридную зону представляет собой парадокс Хьюитта, когда часть популяций одного вида имеет мт-ДНК другого, близкого, вследствие древней гибридизации с ним «на передовой расселения», нисколько не снижающей обособленности обеих форм. «Парадокс» состоит в том, почему в том же раунде гибридизации не заимствуется ядерная ДНК «чужой» формы? Возможный ответ состоит в изменении вектора отбора, «пово-

рачивающегося» против ее носителей, как только область гибридизации перестанет быть краем ареала расселяющейся формы (Формозов, 2007).

Что касается хромосомной ДНК, обычно в генофонд другого вида «проходят» фрагменты из тех областей генома, которые отличаются высокой частотой рекомбинации. Часто они невелики по размеру – именно в силу высокой частоты рекомбинации. Это хорошо согласуется с гипотезой Добржанского – Меллера: согласно ей несовместимость геномов обычно связана с отдельными генами, которые могут быть отделены рекомбинацией от генов, по какой-то причине дающих носителям адаптивное преимущество и поэтому проходящих в генофонд родственного вида. В то же время участки с низкой частотой рекомбинации, в особенности прицентромерный гетерохроматин, «заимствуются» редко, хотя для этих участков и связанных с ними белков характерна достаточно высокая скорость эволюции (Shamoni, Barbash, 2011).

Далее, именно с прицентромерным гетерохроматином и взаимодействующими с ним белками оказался связанным ряд хорошо изученных и генетически картированных систем межвидовой несовместимости. В этом плане следовало бы вновь ввести в научный оборот и подвергнуть дополнительному исследованию понятие «таксонопринт» Б.М. Медникова, сделавшего интересную попытку разграничить формы разного таксономического статуса за счет сателлитных фракций генома (часть которых, безусловно, принадлежала к прицентромерному гетерохроматину).

Им изучена фракция многократно повторяющихся последовательностей ДНК близких форм. Набор таких повторов специфичен для формы и образует таксонопринт. Обнаружено, что у форм, достигших обособленности видового уровня, таксонопринты резко различны (например, симпатрические виды гольцов из озера Эльдэгытгын на Чукотке). У аллопатрических изолятов, не достигших видового уровня



обособленности, таксонопринты идентичны – пиренейская и дальневосточная популяции голубой сороки (*Cyanopica cyanus*), зубр (*Bos bonasus*) и бизон (*B. americana*) (Фридман, 2007).

Соответствующие маркеры сейчас оказываются не самыми удобными для диагностики обособленности видового уровня близких форм, но по-прежнему вполне надежными. Остается пожелать, чтобы были разработаны новые, более современные методики оценки интегральных различий видов по геномным повторам, поскольку сейчас преобладают методы, предполагающие использование как маркеров лишь отдельных повторяющихся последовательностей.

В соответствии с гипотезой Б.М. Медникова с соавт. (2001, цит. по Фридман, 2007), расхождение всех перечисленных механизмов регуляции формообразования в онтогенезе отражает степень обособленности близких форм как таковую, и не связана с дивергенцией по признакам. Надо полагать, именно соответствующие механизмы регулируют индивидуальное развитие у форм, подвергающихся воздействию мощного потока генов «чужого» вида через гибридную зону. Все они избирательно облегчают реализацию в онтогенезе фенотипов обеих «чистых» форм, каждой в своем ареале, и определяют невозможность реализации полноценного гибридного фенотипа в ареале обеих «чистых» форм за пределами узкой полосы гибридной зоны. Следовательно, сепарируя «нормальные» и «гибридные» онтогенезы в популяциях, они могут эффективно исключать формирование гибридных фенотипов обеих форм за пределами гибридной зоны (Фридман, 2007).

Тогда в ареале обеих форм «чужие» фены будут реализовываться лишь в виде «примеси» к «нормальному» фенотипу, но не «складываться» в полноценный гибридный фенотип. Даже если интрогрессия форм зашла так далеко, что частота и разнообразие «чужих» фенов в ареале обеих «чистых» форм достаточно велики для ре-

ализации гибридных фенотипов с заметной частотой. Одна из возможных причин, по которым гибридная особь будет восприниматься популяционными системами обеих форм как подлежащий отсеvu абберант даже в случае небольших фенотипических различий между ними, состоит в следующем. Регуляторные системы, обеспечивающие одинаковый пространственно-временной паттерн экспрессии гена, могут по-разному функционировать у близких видов и не давать адекватной экспрессии, например, при трансформации (Ludwig et al., 2000).

### Проблема аллопатрических изолятов

Теперь разберем самый трудный случай – как с точки зрения биологической концепции вида определить, достигли ли данные аллопатрические изоляты видового уровня дивергенции или нет? Ведь какой-то уровень дивергенции между ними есть всегда, и у «хорошо дифференцированных подвидов» он сильно перекрывается с дивергенцией между «хорошими» видами.

Однако решение находится удивительно легко, исходя из «морфологического подхода» к популяционным системам, предложенного во введении. Следуя ему, мы имеем:

– биологический вид (= вид по Вавилону) – это система популяций, взаимодействующих между собой внутри видового ареала и дифференцирующихся друг от друга на градиенте «центр – периферия ареала» за счет общего потока нерезидентов и переселенцев между ними;

– собственно, вид сохраняет целостность внутри себя, пока разные видовые популяции устойчиво «подключены» к соответствующей сети обмена особями и объединены ею. Этот обмен не «смазывает» различия между местными и географическими популяциями, но, напротив, способствует дифференциации, поскольку в нем производится «сортировка» индивидов по поведенческим (и следующим из них морфофизиологическим) потенциям





(Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, в печати). Устойчивое снижение численности вида и/или экологические пертурбации, фрагментирующие ареал, ведут к «отделению» некоторой части популяций (обычно периферийных) от соответствующей сети, после чего в них начинается процесс возрастания обособленности, вплоть до видового уровня. Вопрос в том, как это оценить, если ареальный разрыв сохраняется и «естественный эксперимент» с зоной вторичного контакта с гибридизацией невозможен?

– еще до отделения «крайних популяций» в изолят, внутри ареала вида фиксируется градиент «центр – периферия», вдоль которого и происходит главный процесс сортировки особей, дифференцирующий местные популяции на этом градиенте настолько, что они даже становятся подвидами. От центра к периферии популяции падает уровень социального стресса (значит, конкурентность в условиях повышенной плотности делается менее значимой для итоговой приспособленности особей), но растет уровень энвиронментального стресса (и терпимость к нему дает все больший вклад в приспособленность). Соответственно, особи, придерживающиеся более конкурентной жизненной стратегии, при перемещениях и переселениях «отсортировываются» в более центральные популяции, придерживающиеся более патиентной – в более периферийные.

Этот механизм работает, способствуя все большей дифференциации между смежными популяциями на градиенте *не вопреки, а благодаря* устойчивому обмену особями между ними, и в том случае, если в каждой из местных популяций степень патиентности-конкурентности жизненных стратегий распределена колоколообразно соответственно местным условиям (рис. 2, А–Б).

Далее, работа Dias et al. (1998) показывает, что представление популяционной динамики вида «источниковыми» и «стоковыми» популяциями, связанными асимметричным переселением, для ряда видов

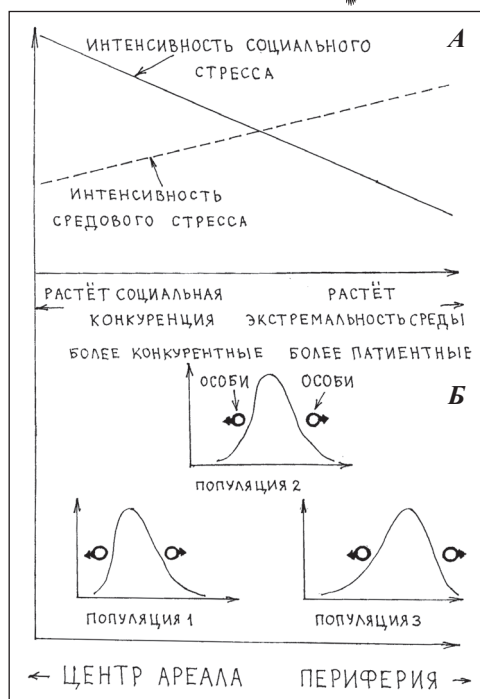


Рис. 2. Популяционная система вида согласно «морфологическому подходу»: градиенты «центр – периферия» ареала (А) с сортировкой особей по потенциям (степень развития конкурентной и патиентной стратегий) вдоль них (Б).

Fig. 2. Population system of the form according to the «morphological approach» gradients «center – periphery» of the range (top), sorted by species potencies (degree of competition and patience strategies) along these lines (bottom).

уже подкреплено эмпирически. Переселения особей и воспроизводство локальных группировок здесь организовано так, что максимизируется устойчивость и репродуктивный выход системы в целом, а не какой-либо из категорий индивидов («лучших»). И наоборот – жизнеспособность локальных поселений и устойчивость воспроизводства в условиях непрерывного выбытия особей в силу смертей и/или переселений больше зависит от устойчивости подтока переселенцев со стороны, занимающих эти



вакансии, нежели от успеха размножения местных птиц, связанного с «качеством»/выработанностью локальных адаптаций.

Иными словами, воспроизводство специфического паттерна системной структуры оказывается *управляющим* фактором, перемещения и взаимодействия индивидов в рамках популяционной системы – *управляемым* откликом. Впрочем, авторы не доходят до системоцентрического взгляда на популяционную динамику, а честно фиксируют несоответствие «морфологического подхода» к популяционной системе (частью которого являются успешно развивающиеся сейчас модели типа «источник – сток») традиционному взгляду, что дисперсия особей препятствует видообразованию (Winker, 2000). Изменение представлений о популяции в сторону системоцентризма позволяет снять это противоречие: не препятствует, а *способствует*, так же, как межпопуляционной дифференциации.

Поэтому ключевой момент нашего рассуждения – тезис, что вся или почти вся морфоэкологическая дифференциация, какая сейчас наблюдается между изолятами, возникла *еще во время их пребывания в популяционной системе прежде единого вида*. В период же изолированного существования *растет только обособленность* (включая рост гибридной несовместимости).

Отсюда понятно, как «тестировать на видовость» аллопатрические изоляты вроде пиренейских-дальневосточных форм у той же голубой сороки. Надо сравнить степень дивергенции между ними (именно молекулярно-генетической дивергенции, сильно отражающей генеалогию и слабо – средовую дифференциацию форм) с дифференциацией между аналогичными расами у близких, но транспалеарктических видов врановых, которые имеют сходный тип ареала, сходное расчленение на подвиды – но сохранили связанность, не разделились на изоляты.

На счастье, такой близкий вид есть – обыкновенная сорока (*Pica pica*), у которой также выделяются европейская, «срединная» и дальневосточная расы. Плюс и

пара видов врановых со сходным типом ареала, но находящихся в более отдаленном родстве с голубой сорокой – грач (*Corvus frugilegus*) с хорошо дифференцированной дальневосточной формой *pastinator* и галка (*C. monedula*) с даурской галкой (*C. (monedula?) dauricus*), которую часто считают отдельным видом (Крюков и др., 2007; Haring et al., 2007; Кгуков et al., 2010). И рассмотрение работ А.П. Крюкова с соавторами по филогеографии транспалеарктических видов врановых, в том числе этих и некоторых других – ворона (*C. corax*), кукши (*Perisoreus infaustus*), кедровки (*Nucifraga caryocatactes*), серой и черной ворон, позволяет аргументировано решить вопрос с таксономическим статусом изолятов голубой сороки. Та же самая логика применима и к другим аналогичным случаям.

Цитированные выше работы показывают, что врановые Палеарктики четко делятся на 2 группы. В первой (ворон, кукша, кедровка – «таежные виды») нет разделения на восточную и западную ветви популяций, а сама межпопуляционная дифференциация неглубока. Во второй (все прочие) четко выделены «западная» и «восточная» группы популяций, причем у ворон она радикально не совпадает с морфологическим разделением форм, а у галок, сорок и грача соответствует. Глубина разделения «западной» и «восточной» ветвей максимальна у обыкновенной и голубой сорок, *будучи примерно равной друг другу*, значимо меньше у галок и грача. Иными словами, западный и восточный изоляты голубой сороки не стоит считать отдельными видами, коль степень генетической дифференциации между ними сравнима с таковой между соответствующими элементами популяционной системы близкого вида – обыкновенной сороки, *сохранившей непрерывный ареал*.

### Заключение

Биологическая концепция вида, собственно, потому и называется биологичес-



кой, что с нею мы медленно, постепенно, но приближаемся к тому делению биоразнообразия на элементарные единицы – виды (в онтологическом отношении представляющие собой индивиды, а не классы (Поздняков, 1994; Ghiselin, 2004)), которое реально существует в природе. Так шаг за шагом мы очерчиваем те наиндивидуальные системы в диапазоне от отдельных популяций до вида в целом, которые «умеют» поддерживать целостность внутри себя и обособленность от аналогичных систем вовне, «управляя» своими элементами, будь то генный пул, перемещения и взаимодействия особей, индивидуальные онтогенезы, в которых воспроизводится видовой морфотип и пр. (см., например, Артамонова, Махров, 2008). Примерно так реставратор восстанавливает исходный узор первоначального письма, снимая слои краски, нанесенные из соображений «подновить», сделать «привлекательней» и «поярче».

Отсюда понятно, что в «расщеплении» популяционных систем, ведущем к видообразованию, участвуют *те же* популяционные механизмы, какие в иной ситуации работают на поддержание целостности вида и на объединение россыпи популяционных группировок направленными потоками переселенцев в саморегулирующееся целое, способное направленно «перебрасывать» особей из «резерва» для заселения вновь возникших островов местообитаний, компенсации местных спадов численности, движения ареала вслед за средовыми изменениями и пр. Этот механизм популяционной саморегуляции, включая и сортировку особей по потенциям на градиенте центр-периферия ареала, показывает нам, как именно выполняется представление Майра, что «вид полиморфен и политипичен в той степени, в которой это необходимо для выживания в колеблющихся условиях среды, он всегда готов отпочковать популяцию, “нащупывающую” новые ниши» (цит. по Колчинский, 2006).

А вот виды, выделенные в рамках «морфологических» концепций, несравнимы друг с другом по общему основанию,

как биологические виды по названной «обособленности», ибо «род определяет признаки», а не иначе. В каждой группе традиция выделения признаков своя и зависит больше от плана строения «рода», чем от объективных биологических свойств единиц, по этим признакам выделенных и названных видами. То есть биологические виды можно приблизить к реальным единицам индивидного уровня, существующим в природе, углублением соответствующих исследований. Отсюда потенциально естественные таксоны, тогда как типологические (морфологические, филогенетические, «эволюционные») виды – чисто единицы классифицирования, навсегда остающиеся категориями, если вдруг только не повезет и случайно не окажется, что именно эти признаки в данной группе существенны для становления и последующего поддержания обособленности популяционных систем.

Наконец, последняя трудность – последняя по перечислению, но не по значимости. Ведь виды должны быть выделены во всех группах, но реально на хорошем уровне это можно сделать в немногих хорошо изученных группах (птицы, бабочки, некоторые высшие растения и т.п.). Просто потому, что для огромного большинства видов в других группах мы сказать о популяциях не можем вообще ничего – они известны по одной-двум находкам, а о биологии можно только гадать.

Соответственно, практическая необходимость толкает нас при выделении видов – элементарных единиц, на которые подразделяется биоразнообразие – ориентироваться на наличие четкого хиатуса, то есть на морфологические концепции вида и типологический подход. Это четко, практично, удобно, но мы никогда не знаем, будет ли обнаруженный нами хиатус устойчивым – и введение новых признаков, и вышеописанные изменения среды, могут разом разрушить все построенное нами разделение рода на виды. То есть оно неожиданно может вдруг оказаться искусственным, и работу придется выполнять заново, а нам хотелось бы, чтобы



в основу деления были положены признаки, хоть в какой-то степени имеющие отношение к естественному расчленению рода на виды, – чтобы затем, «наращивая естественность классификации», довести ее до возможного максимума. В этом случае среди существующих признаков надо выделить те, которые покажут нам, будет ли существующий хиатус (и основанная на нем схема разделения форм) устойчив в случае внутренних разрывов ареалов или в противоположном случае вторичных контактов с гибридизацией.

То есть выделить систему «распознавательных признаков», специфичных для представителей каждой из обособленных популяционных систем, «работа» которых заключалась бы в том, что при взаимодействии «своих» особей они интегрировали их в существующую популяционную систему, а при взаимодействии с «чужими» или «промежуточными» элиминировали бы их из системы. Если все взаимодействия между особями внутри рода (подрода, иной группы близких форм примерно видового уровня, наиболее удачный термин здесь «круг рас» Кляйншмидта – *Rassenkreis*) распадаются на *N* локальных общностей, интегрированных своей системой распознавательных признаков каждая, как бочка стягивается обручами, то в системе присутствует *N* видов.

В этом случае мы используем биологическую концепцию вида и популяционный подход. Да, это долго, тяжело, в ряде случаев непонятно, как это исследовать, но таков единственный способ наполнить выделение видов биологическим содержанием и связать видообразовательный процесс с той динамикой населения вида в ареале, которую изучают этологи, экологи и популяционисты. Классифицирование, основанное на «признаковых» концепциях, в общем, не содержит ничего биологического, так же можно классифицировать разнообразие вещей, окружающих человека.

Собственно, при выделении видов всегда приходится выбирать между практичностью первого способа и биологической

содержательностью второго. Точнее, искать оптимальный компромисс между двумя полюсами выделение по хиатусу в признаках /типологический подход – выделение по обособленности популяционных систем/ популяционистский подход. Первый полюс символизируется морфологической концепцией вида, второй – биологической. Всего разных концепций вида насчитывается более двух десятков, но все остальные концепции отличаются характером предлагаемого компромисса между этими двумя альтернативами и не оригинальны в содержательном плане.

А проблема вида состоит в том, что искать этот компромисс всегда тяжело, так как ничем не хочется жертвовать, и хочется внести что-то новое в существующую схему выделения видов, приспособить ее к своей конкретной задаче – а она должна быть удобна всем.

### Благодарности

Я признателен Игорю Яковлевичу Павлинову за приглашение сделать доклад на семинаре Зоомузея МГУ по проблеме вида; подготовка к нему заставила привести мысли в порядок и способствовала появлению настоящей статьи. Я также признателен А.А. Махрову, С.В. Полевой и А.А. Позднякову, прочитавших текст в рукописи, за важные замечания и стимулирующие отзывы. Я исключительно благодарен сотрудникам ИОГен РАН М.В. Голубевой и Н.Ю. Опариной за консультации по современным данным о генетических механизмах гибридной несовместимости и плодотворное обсуждение проблем, поднятых в статье, в связи с ними.

### ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И. (2007): Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. - Вестн. ВОГиС. 11 (2): 309-331.
- Абрамсон Л.И. (2009): Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. - Тр. ЗИН. 313 (1. Приложение): 185-198.
- Алтухов Ю.П. (2003): Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 1-431.



- Артамонова В.А., Махров А.А. (2008): Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции). - *Соврем. проблемы биологич. эволюции*. Тр. конфер. к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. М. 381-401.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. (2010): Вид и видообразование у животных: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). - *Чарльз Дарвин и современная биология*. Тр. Междунар. научн. конфер. (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История. 236-250.
- Бородин П.М. (1998): Мифы и рифы хромосомного видообразования. - *Вестн. ВОГиС*. 3: 8-10.
- Бутьев В.Т., Фридман В.С. (2005): Большой пестрый дятел. Сирийский дятел. Средний дятел. Белоспинный дятел. Трехпалый дятел. - *Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные – дятлообразные*. М.: КМК. 325-398.
- Васильева Л.Н. (2002): Кризис проблемы вида: причины и следствия. - *Эволюционная биология*. Томск. 2: 31-50.
- Гриньков В.Г., Гашков С.И., Стернберг Х. (2006): Половой отбор в западносибирской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*): изменчивость окраски брачного наряда самцов и гипотеза «усиления признака» (*reinforcement*). - *Междунар. конфер. «Проблемы популяционной экологии животных»*, посвящ. памяти акад. И.А. Шилова. Томск. 606.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. (1983): Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: МГУ. 1-193.
- Заварзин Г.А. (2001): Биоразнообразие как часть биосферно-геосферной системы возникновения порядка из хаоса. - *Методология биологии: новые идеи*. Синэргетика. Семиотика. Коэволюция. М.: Эдиториал УРСС. 151-176.
- Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б. (1996): Микроместообитания самцов мухоловки-пеструшки различной окраски в сезон размножения. - *Орнитология*. М.: МГУ. 27: 168-177.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В. (2005): Соотношение показателей текущего и итогового репродуктивного успеха особей в подмосковной популяции большой синицы, *Parus major* L. - *Тр. Звенигородской биол. станции*. 4: 221-231.
- Колчинский Э.И. (2006): Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: КМК. 1-149.
- Крюков А.П. (2003): Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке. - *Проблемы эволюции*. Владивосток: Дальнаука. 5: 31-39
- Крюков А.П., Гуреев С.П. (1997): Новое во взаимоотношениях европейского и сибирского жуланов (*Lanius collurio*, *L. cristatus*, Aves) в зоне симпатрии. - *Зоол. ж.* 76 (10): 1193-1201.
- Крюков А.П., Иваса М., Харинг Э. (2005): Молекулярная и морфологическая дивергенция между изолятами голубой сороки *Cyanopica cyanus sensu lato*. - *Рус. орн. ж.* 14 (302): 943-958.
- Крюков А.П., Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Цвирка М.В., Фрисман Л.В., Кораблев В.П. (2007): Генетические исследования ресурсных видов наземных позвоночных российского Дальнего Востока. - *Биол. ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН*. М.: КМК. 2-14.
- Куликова И.В., Журавлев Ю.Н. (2009): Молекулярно-генетические исследования межвидовой гибридизации утиных на примере надвидового комплекса кряквы. - *Успехи соврем. биологии*. 129 (2): 162-163.
- Любарский Г.Ю. (1996): Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК. 1-434.
- Любищев А.А. (1982): Проблема целесообразности. - *Проблемы формы, систематики и эволюции организмов*. М.: Наука. 1-279.
- Майр Э. (1947): Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 1-504.
- Майр Э. (1968): Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1-598.
- Майр Э. (1974): Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 1-460.
- Марков А.В., Куликов А.М. (2006): Системы различения «своего» и «чужого» и формирование репродуктивной изоляции (гипотеза иммунологического тестирования брачных партнеров). - *Успехи соврем. биологии*. 126 (1): 10-26.
- Марова И.М., Федоров В.В., Шипилина Д.А., Алексеев В.Н. (2009): Генетическая и вокальная дифференциация в гибридных зонах певчих птиц: сибирская и европейская теньковки (*Phylloscopus collybita tristis* и *Ph. (c.) abietinus*) на Южном Урале. - *Докл. АН*. 427 (6): 848-850.
- Мина М.В. (2010): Эволюция концепции вида от Дарвина до наших дней: прогресс или блуждание? - *Чарльз Дарвин и современная биология*. Тр. Междунар. научн. конфер. (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб.: Нестор-История. 228-236.
- Назаренко А.А. (2001): Возможна ли единая концепция вида в орнитологии? (мнение практикующего систематика). - *Журн. общ. биол.* 62 (2): 180-186.
- Павлинов И.Я. (2009): Проблема вида в биологии – еще один взгляд. - *Тр. ЗИН*. 313 (1. Приложение): 250-271.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. (2007): Механизмы покотной миграции молоди речных рыб. М.: Наука. 1-213.
- Панов Е.Н. (1989): Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 1-510.
- Панов Е.Н. (1999): Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК. 1-512.
- Поздняков А.А. (1994): Об индивидуальной природе видов. - *Журн. общ. биол.* 55 (4-5): 389-397.
- Раснищын А.П. (1975): К вопросу о виде и видообразовании. - *Проблемы эволюции*. Новосибирск: Наука. 4: 221-230.



- Рубцов А.С. (1996): Биологическая концепция вида в орнитологии: анализ теоретических основ. - Журн. общ. биол. 57 (6): 747-759.
- Северцов А.С. (1988): Современные концепции вида. - Бюлл. МОИП. Отд. биол. 93 (6): 3-14.
- Северцов А.С. (2003): Возможные микроэволюционные следствия иерархической организации популяций позвоночных животных. - Зоол. ж. 83 (2): 109-118.
- Северцов А.С. (2005): Теория эволюции. М.: ВЛА-ДОС. 1-380.
- Степанян Л.С. (1983): Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука. 1-296.
- Тимонин А.К. (1998): Возможна ли номотетическая систематика? - Журн. общ. биол. 59 (4): 341-361.
- Федоров В.В. (2005): Генетические и фенотипические последствия контакта большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синиц в Среднем Приамурье. - Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М. 1-18.
- Федоров В.В., Сурин В.Л., Вальчук О.П., Капитонова Л.В., Керимов А.Б., Формозов Н.А. (2009): Сохранение морфологической специфики и генетическая интрогрессия в популяциях большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синиц в Среднем Приамурье. - Генетика. 45 (7): 881-892.
- Формозов Н.А. (2007): Интрогрессия чужеродных митотипов как следствие гипотезы «передового края» Годфрея Хьюитта: влияние гетерогаметности самцов или самок и соотношения полов в расселяющихся популяциях. - Соврем. проблемы биологии. эволюции. Мат-лы конфер. к 100-летию Гос. Дарвиновского музея. 17-20 сентября 2007 г., Москва. М.: Изд-во ГДМ. 155-157.
- Фридман В.С. (1993): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие эволюционных препятствий к скрещиванию. - Журн. общ. биол. 54 (1): 294-310.
- Фридман В.С. (1996): Типологическая и биологическая концепции вида: поглощающий антагонизм или дополнительность? - Соврем. систематика: методологические аспекты. М.: МГУ. 183-212.
- Фридман В.С. (2007): Системы распознавания «свой – чужой» и ренессанс биологической концепции вида. - Соврем. проблемы эволюции. XXI Любимцевские чтения. Ульяновск. 201-215.
- Фридман В.С. (2011): Загадка зеленого дятла: как появляются гибриды с седьмым? - Беркут. 20 (1): 127-138.
- Фридман В.С. (в печати): Сигналы в коммуникации позвоночных животных: от стимула к символу. Ч. 2. Раздел 2.5. Популяция как система и задача коммуникации. М.: URSS. 160-190.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. (2009): Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урбандиафрагмы. М.: URSS. 1-240.
- Хански И. (2010): Ускользающий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК. 1-340.
- Шилова С.А. (1993): Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 1-201.
- Щипанов Н.А. (2000): Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих. - Успехи соврем. биологии. 120 (1): 73-87.
- Щипанов Н.А. (2003): Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие. - Зоол. ж. 82 (4): 450-469.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В. (2004): Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции. - Успехи соврем. биологии. 124 (1): 28-43.
- Agarow P.-M., Bininda-Emonds O., Crandall K.A. et al. (2004): The impact of species concept on biodiversity studies. - The Quarterly review of biology. 79 (2): 161-179.
- Avice J.C. (2000): Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, Massachusetts London, England: Harvard University Press. 1-453.
- Avice J.C., Walker D. (1998): Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. - Proc. Royal Soc. London, Ser. B. 265: 457-463.
- Bearhop S., Fiedler W., Furness R.W., Votier S.C., Waldron S., Newton J., Bowen G.J., Berthold P., Farnsworth K. (2005): Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. - Science. 310: 502-504.
- Bell D.A. (1996): Genetic differentiation, geographic variation and hybridization in gulls of the *Larus glaucescens* – *occidentalis* complex. - Condor. 98 (3): 527-546.
- Bell D.A. (1997): Hybridization and reproductive performance in gulls of the *Larus glaucescens* – *occidentalis* complex. - Condor. 99 (3): 585-594.
- Benkman C.W., Smith J.W., Keenan P.C., Parchman T.L., Santisteban L. (2009): A New Species of the Red Crossbill (Fringillidae: *Loxia*) From Idaho. - Condor. 111 (1): 169-176.
- Beurton P.J. (2002): Ernst Mayr thought time in the biological species concept – conceptual analysis. - Theory Biosci. 121: 81-98.
- Bronson C.L., Grubb T.C. Jr, Braun M.J. (2003): A test of the endogenous and exogenous selection hypotheses for the maintenance of a narrow avian hybrid zone. - Evolution. 57 (3): 630-637.
- Brown J.D., O'Neill R.J. (2010): Chromosomes, Conflict, and Epigenetics: Chromosomal Speciation Revisited. - Ann. Rev. Genomics Hum. Genet. 11: 291-316.
- Clutton-Brock T. (2007): Sexual selection in males and females. - Science. 318: 1882-1885.
- Cracraft J. (1983): Species concept and speciation analysis. - Current Ornithology. N.Y., L. 1: 159-187.
- Deregnaucourt S., Guyomarc'h J.-Ch. (2003): Mating Call Discrimination in Female European (*Coturnix c. coturnix*) and Japanese Quail (*Coturnix c. japonica*). - Ethology. 109: 107-119.
- Dias P.C., Blondel J., Lambrechts M.M. (1998): Consequences of source-sink dynamics for passerine populations. - Ostrich. 69 (1-2): 149
- Eck S. (2004): Ernst Hartert's paläarktische Vögelarten 1903–2003. Erinnerung an die Hartert-Ära. - Zoologische Abhandlungen (Dresden). 54: 199–231.



- Edwards S.V., Kingan S.B., Calkins J.D., Balakrishnan Ch.N., Jennings W.B., Swanson W.J., Sorenson M.D. (2007): Speciation in birds: Genes, geography, and sexual selection. - PNAS. 102: 6550-6557.
- Evans K.L., Gaston K.J., Frantz A.C., Simeoni M., Sharp S.P., McGowan A., Dawson D.A., Walasz K., Partecke J., Burke, T., Hatchwell B.J. (2009): Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. - Proc. Royal Soc. London. Ser. B. 276: 2403-2410.
- Ferree P.M., Prasad S. (2012): How Can Satellite DNA Divergence Cause Reproductive Isolation? Let Us Count the Chromosomal Ways. - Genetics Research International (<http://www.hindawi.com/journals/gri/2012/430136/ref/>).
- Ford J. (1987): Hybrid Zones in Australian Birds. - Emu. 87 (3): 158-178.
- Galligan T.H. (2011): Adaptive divergence, genetic connectivity, and post-parasitism morbidity in Darwin's small ground finch, *Geospiza fuliginosa*, the island of Santa Cruz, Galápagos Archipelago. - Thesis ... Degree of Doctor of Philosophy. School of Biological Sciences Faculty of Science and Engineering, Flinders University. 1-157.
- Ghiselin M.T. (2004): Mayr on species concept, categories and taxa. - Ludus vitalis. 21: 109-114.
- Gill F.B. (1998): Hybridization in birds. The overview. - Auk. 115 (2): 281-283.
- Goltsman D.W. (2005): Differentiation by dispersal. - Nature. 433 (6): 23-24.
- Good J.M., Demboski J.R., Nagorsen D.W., Sullivan J. (2003): Phylogeography and introgressive hybridization: chipmunks (Genus *Tamias*) in the northern Rocky Mountains. - Evolution (USA). 57 (8): 1900-1916.
- Good Th.P., Ellis J.C., Annett C.A., Pierotti R. (2000): Bounded hybrid superiority in an avian hybrid zone: Effects of mate, diet, and habitat choice. - Evolution (USA). 54 (5): 1774-1783.
- Gourbière S., Mallet J. (2010): Are species real? The shape of the species boundary. - Evolution (USA). 64 (1): 1-24.
- Grant P.B., Grant R.B. (1996): Speciation and Hybridization in Island Birds [and Discussion]. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 351: 765-772.
- Grant P.B., Grant R.B. (2009): The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches. - PNAS. 106 (48): 20141-20148.
- Haffer J. (1989): Parapatrische Vogelarten der paläarktischen Region. - J. Ornithol. 130 (4): 475-512.
- Haffer J. (1992): The history of species concepts and species limits in ornithology. - Bul. British Ornithol. Club. 112A: 07-158.
- Haring E., Gamauf A., Kryukov A. (2007): Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. - Molecular Phylogenetics and Evolution. 45: 840-862.
- den Hartog P.M., de Kort S.R., ten Cate C. (2007): Hybrid vocalizations are effective within, but not outside, an avian hybrid zone. - Behav. Ecol. 18: 608-614.
- Helbig A.J., Martens J., Seibold J., Henning F., Schottler B., Wink M. (1996): Phylogeny and species limits in the Palearctic Chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. - Ibis. 138: 650-666.
- Johnson N.K., van Remsen J., Cicero C. (1998): Biological species of birds in theory and practice. - Ostrich. 69 (1-2): 81.
- Joppa L.N., Roberts D.L., Pimm S.L. (2011): The population ecology and social behaviour of taxonomists. - Trends of Ecology and Evolution. 26 (11): 551-553.
- Kharitonov S.P. (1998): Waterbird colony structure: system approach. - Орнитология. М.: МГУ. 28: 26-37.
- de Kort S.R., den Hartog P.M., ten Cate C. (2002a): Vocal Signals, Isolation and Hybridization in the Vinaceous Dove (*Streptopelia vinacea*) and the Ring-Necked Dove (*S. capicola*). - Behavioral Ecology and Sociobiology. 51 (4): 378-385
- de Kort S.R., den Hartog P.M., ten Cate C. (2002b): Diverge or merge? The effect of sympatric occurrence on the territorial vocalizations of the vinaceous dove *Streptopelia vinacea* and the ring-necked dove *S. capicola*. - J. Avian Biol. 33: 150-158.
- Kraus R.H.S., Kerstens H.H.D., van Hooft P. et al. (2012): Widespread horizontal genomic exchange does not erode species barriers among sympatric ducks. - BMC Evolutionary Biology. 12: 45.
- Kryukov A., Suzuki H., Haring E. (2010): The Phylogeny and evolutionary history of corvids. - Natural history of crows. Sapporo. 3-19.
- Kvist L. (2003): On the phylogenetic status of the British great tit *Parus major newtoni* and blue tit *P. caeruleus obscurus*. - Avian Science. 3: 1-5.
- Leinonen T., Herczeg G., Cano J.M., Merilä J. (2011): Predation-imposed selection on threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) morphology: a test of the refuge use hypothesis. - Evolution (USA). 65 (10): 2916-2926.
- Lijtmaer D.A., Mahler B., Tubaro P. (2003): Hybridization and postzygotic isolation patterns in pigeons and doves. - Evolution (USA). 57: 1411-1418.
- Ludwig M.Z., Bergman C., Patel M.H., Kreitman M. (2000): Evidence for stabilizing selection in a eukaryotic enhancer element. - Nature. 403: 564-567.
- Mallet J. (2007): Species, concept of. - Encyclopedia of biodiversity. Oxford: Elsevier. Online Update. 1-15.
- Martin G. (1996): Birds in double trouble. - Nature. 380: 666-667.
- Masello J.F., Quillfeldt P., Munimanda G.K., Klauke N., Segelbacher G., Schaefer H.M., Failla M., Cortés M., Moodley Y. (2011): The high Andes, gene flow and a stable hybrid zone shape the genetic structure of a wide-ranging South American parrot. - Frontiers in Zoology. 8: 1-16.
- Matute D.R., Butler I.A., Turissini D.A., Coyne J.A. (2010): A Test of the Snowball Theory for the Rate of Evolution of Hybrid Incompatibilities. - Science. 329: 1518-1521.
- Mayr E. (2002): Comments by Ernst Mayr. - Theory in Biosciences. 121: 99-100.
- McCarthy E.M. (2006): Handbook of Avian Hybrids of the World. Oxford Univ. Press. 1-601.



- McDonald D.B. (2003): Microsatellite DNA evidence for gene flow in neotropical lek-mating long-tailed manakin. - *Condor*. 105: 580-586.
- Moore W.S. (1987): Random mating in the northern flicker hybrid zone: implications for the evolution of bright and contrasting plumage patterns in birds. - *Evolution (USA)*. 41: 539-546.
- Moore W.S., Graham J.H., Jef T. P. (1991): Mitochondrial DNA Variation in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*, Aves). - *Mol. Biol. Ed.* 8 (3): 327-344.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B. (2011): How many species are there on Earth and in the Ocean? - *PLoS Biology*. 9 (8): 1-8.
- Morrow E.H., Pitcher T.E., Arnqvist G. (2003): No evidence that sexual selection is an 'engine of speciation' in birds. - *Ecology Letters*. 6: 228-234.
- Newton I. (2003): The speciation and biogeography of birds. Cambridge: Academic Press. 1-350.
- Parchman T.L., Benkman C.W., Britch S.C. (2006): Patterns of genetic variation in the adaptive radiation of New World crossbills (Aves: *Loxia*). - *Molecular Ecology*. 15: 1873-1887
- Partecke J., Schwabl I., Gwinner E. (2006): Stress and the City: Urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. - *Ecology*. 87 (8): 1945-1952.
- Pavlova A., Zink R., Drovetski S.V., Red'kin Y., Rohwer S. (2003): Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and populations history. - *Auk*. 120 (3): 744-758.
- Price T. (2008): Speciation in Birds. Greenwood Village, Colorado: Roberts & Company Publishers. 1-470.
- Price T.D. (2010): The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*). - *Philosophical Transactions of the Royal Society. B*. 365: 1749-1762.
- Price T.D., Bouvier M.M. (2002): The evolution of F<sub>1</sub> postzygotic incompatibilities in birds. - *Evolution (USA)*. 56 (10): 2083-2089.
- Randler C. (2002): Avian hybridization, mixed pairing and female choice. - *Animal Behaviour*. 63 (1): 103-119
- Randler C. (2006): Extrapair paternity and hybridization in birds. - *J. Avian Biol.* 37: 1-5.
- Rayner M., Hauber M., Steeves T., Lawrence H., Thompson D., Sagar P., Bury S., Landers T., Phillips R., Ranjard L. (2011): Contemporary and historical separation of transequatorial migration between genetically distinct seabird populations. - *Nature Communications*. 2: 332.
- Rheindt F.E., Edwards S.F. (2011): Genetic introgression: an integral but neglected component of speciation in birds. - *Auk*. 128 (4): 620-632.
- Rolshausen G., Segelbacher G., Hobson K.A., Schaefer H.M. (2009): Contemporary Evolution of Reproductive Isolation and Phenotypic Divergence in Sympatry along a Migratory Divide. - *Current Biology*. 19: 2097-2101.
- Sattler G.D., Braun M.J. (2000): Morphometric variation as an indicator of genetic interactions between Black-capped and Carolina chickadees at a contact zone in the Appalachian Mountains. - *Auk*. 117 (2): 427-444.
- Servedio M.R., Noor M. A.F. (2003): The role of reinforcement in speciation. - *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 339-364.
- Sewall K.B. (2009): Limited adult vocal learning maintains call dialects but permits pair distinctive calls in red crossbills. - *Animal Behaviour*. 77: 1303-1311.
- Sewall K.B. (2011): Early social learning of discrete call variants in red crossbills: implications for reliable signaling. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65: 157-166.
- Sewall K. B., Hahn T.P. (2009): Social experience modifies behavioural responsiveness to a preferred vocal signal in red crossbills, *Loxia curvirostra*. - *Animal Behaviour*. 77: 123-128.
- Shamoni M., Barbash D.A. (2011): The Genetics of Hybrid Incompatibilities. - *Ann. Rev. Genet.* 45: 331-355.
- Short L.L. (1965): Hybridization in the flickers (*Colaptes*) of North America. - *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 129: 307-428.
- Short L.L. (1972): Hybridization, taxonomy and avian evolution. - *Ann. Mo. Bot. Gard.* 59: 447-453.
- Syroechkovski E.E., Zöckler C., Lappo E. (1998): Status of Brent Goose in northwest Yakutia. - *British Birds*. 93 (2): 94-97.
- Taberlet P., Meyer A., Bouvet J. (1992): Unusual mitochondrial DNA polymorphism in two local populations of blue tit *Parus caeruleus*. - *Mol. Ecol.* 1 (1): 27-36.
- The Heliconius Genome Consortium (2012): Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. - *Nature*. 487 (7405): 94-98.
- Uy J.A.C., Stein A.C. (2007): Variable visual habitats may influence the spread of colourful plumage across an avian hybrid zone. - *J. Evol. Biol.* 20 (5): 1847-1858.
- Warren B.H., Bermingham E., Bourgeois Y., Estep L.K., Prys-Jones R.P., Strasberg D., Thébaud C. (2012): Hybridization and barriers to gene flow in an island bird radiation. - *Evolution (USA)*. 66: 1490-1505.
- Winker K. (2000): Migration and speciation. - *Nature*. 404: 36.
- Winker K. (2010): Subspecies represent geographically partitioned variation, a gold mine of evolutionary biology, and a challenge for conservation. - *Ornithol. Monographs*. 67: 6-23.
- Wirtz P. (1999): Mother species – father species: Unidirectional hybridisation in animals with female choice. - *Animal Behaviour*. 58: 1-12.
- Woodruff D.S. (2004): Natural Hybridization and Hybrid Zones. - *Systematic Zoology*. 22 (3): 213-218.
- Zink R.M. (1998): The biological species concept: A retrospective salute. - *Ostrich*. 69: 83.
- Zink R.M. (2004): The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. - *Proc. Royal. Soc. London. B*. 271: 561-564.