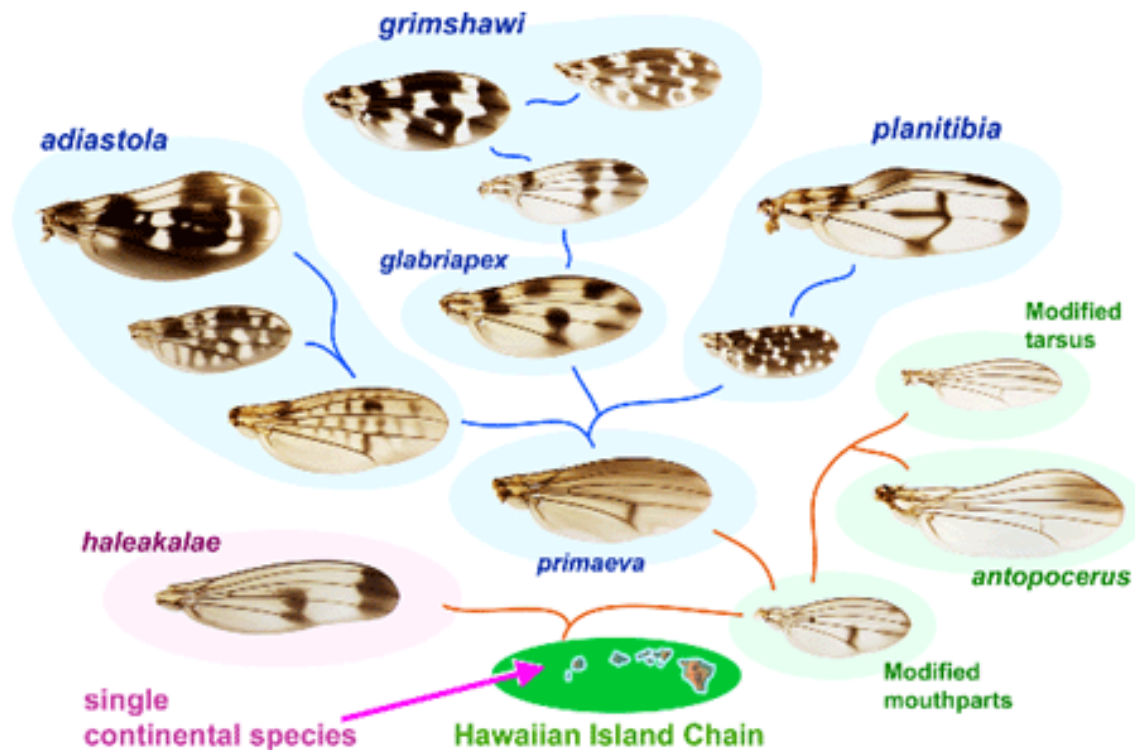




Вид и видообразование

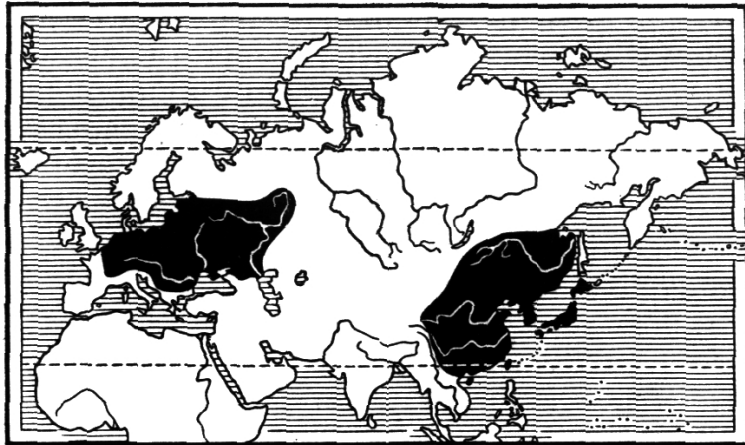
Что такое вид положено спрашивать у абитуриентов.
Кроме них, об этом никто ничего не знает.

Критерии вида

в куче не держатся

Типологический
критерий вида –
основной

Классический вид с разорванным
ареалом – голубая сорока
горчак обыкновенный,
выюн обыкновенный



Ареал выюна обыкновенного



Критерии вида

в куче не держатся

- Типологический вид задаётся процедурно через голотип
- Только типологический критерий применим к ископаемым видам
- Подавляющее число видов определено только типологически
- Типологическая дискретность – реалья, от которой невозможно отмахнуться

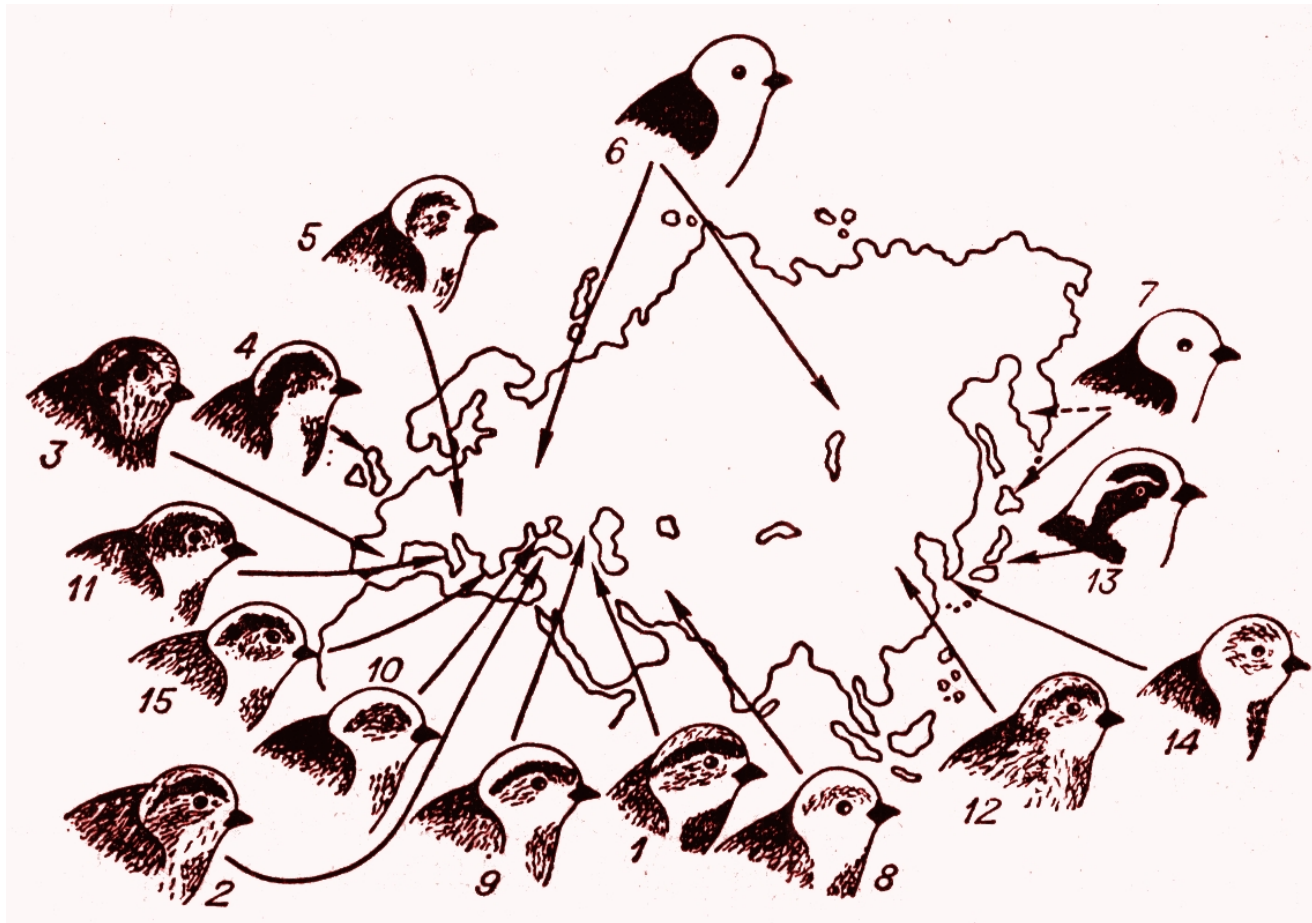
НО...

- сложная структура подвидов и рас
 - виды-двойники
 - эмпирическая категория, на которую нет науки
-
- Хорошо изученные виды животных и растений часто оказываются лишёнными общей морфологической физиономии и распадаются на подвиды, достаточно чётко различающиеся между собой
 - Типологический критерий неприменим к бактериям

Критерии вида

в куче не держатся

Типологический критерий вида – основной?



21 форма длиннохвостой синицы, подвиды:

1 – *Aegithalos caudatus alpinus*; 2 – *Aeg. c. trphronotus*; 3 – *Aeg. c. irbij*; 4 – *Aeg. c. rosaceus*; 5 – *Aeg. c. europaeus*; 6 – *Aeg. c. caudatus*; 7 – *Aeg. c. japonicus*; 8 – *Aeg. c. passakei*; 9 – *Aeg. c. major*; 10 – *Aeg. c. tauricus*; 11 – *Aeg. c. italiae*; 12 – *Aeg. c. glaucogularis*; 13 – *Aeg. c. trivirgatus*; 14 – *Aeg. c. magnus*; 15 – *Aeg. c. macedonicus*.

Где граница между видом и подвидом?

Начиная с 50-х годов в биологии развивается **политипическая концепция вида** – вид состоит из серии подвидов, достаточно чётко различающихся друг от друга

Критерии вида

в куче не держатся

Типологический критерий вида – основной

- Непрерывность изменчивости признаков или признака нарушена **хиатусом** (разрывом), Типологические виды разделены хиатусами.
- Признак, по которому фиксируется разрыв, может быть не морфологическим – кариологическим, серологическим, биохимическим – любым.
- В случае неморфологических хиатусов выделяют **виды-двойники**



У сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*), несмотря на самый большой среди земноводных ареал, отсутствует географическая изменчивость морфологических признаков.

Приморские углозубы отличаются от всех прочих 81—96 мутациями (9-8— 11,6% дивергенции мтДНК). Это соответствует уровню межвидовых различий, описанных для 16 видов семейства *Hynobiidae*. Теперь они выделены в **отдельный вид** — *S. schrenckii*. Высокая внутрипопуляционная изменчивость (1,86%) свидетельствует о значительном возрасте углозуба Шренка. В остальной части ареала сибирского углозуба дивергенция мтДНК ничтожно мала: в объединенной магаданской, сахалинской, чукотской и уральской выборке она составляет всего лишь 0. 38%. Низкий уровень не только морфологической, но и генетической изменчивости *S. keyserlingii* на огромном пространстве может быть следствием относительно быстрого формирования ареала в голоцене.

Критерии вида

в куче не держатся

Биологический критерий вида – вид есть группа популяций, между которыми осуществляется обмен генами или потенциально способных к такому обмену

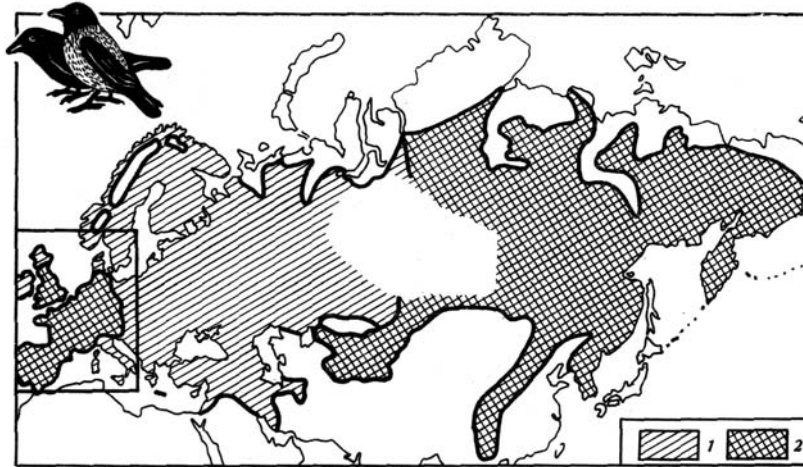
Здесь мы сталкиваемся с многообразием форм **репродуктивной изоляции**.

Но:

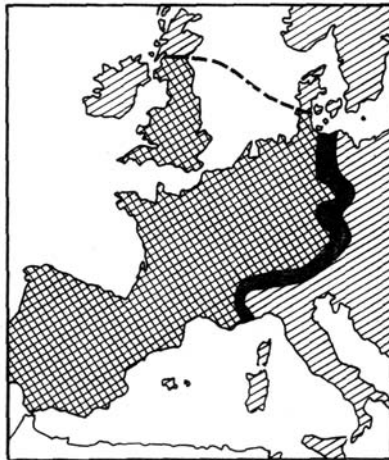
- как быть с партеногенетическими, гермафродитными самооплодотворяющимися животными и растениями?
- на стыке «хороших» видов постоянно образуются стабильные гибридные зоны – так же как и на стыке ареалов подвидов

Критерии вида

в куче не держатся



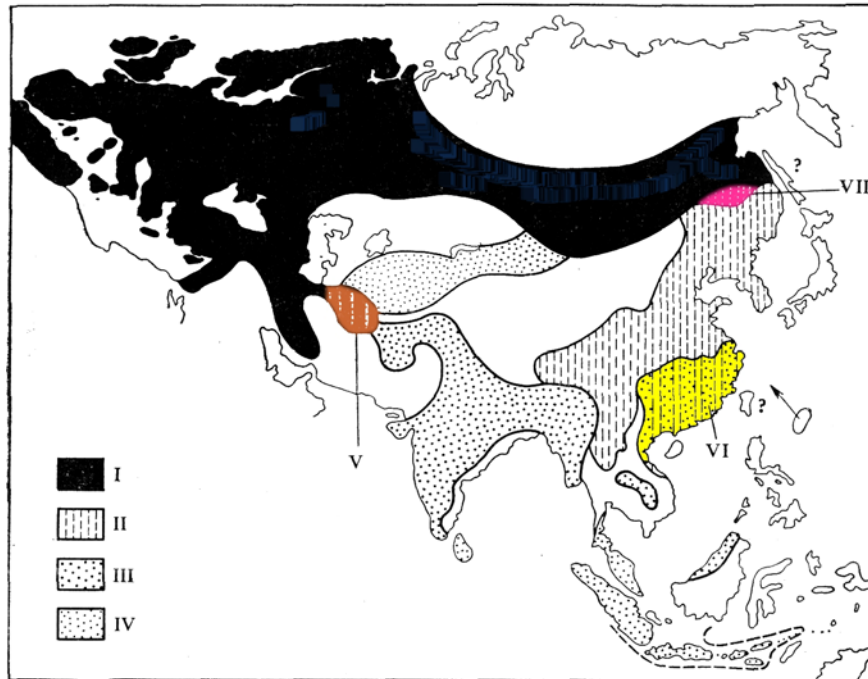
Гибридные зоны на стыке ареалов видов птиц, насекомых, млекопитающих, семенных растений – скорее правило, чем исключение.



Распространение двух близкородственных форм серой (1) *Corvus cornix* и чёрной (2) *C. corone* ворон без образования широкой гибридной зоны.

Образующиеся гибриды хуже адаптированы, чем исходные формы. Однако, судя по различной ширине гибридной зоны в разных частях Европы, относительная жизнеспособность гибридов оказывается различной в разных участках зоны контакта.

Аллопатрическое видообразование



Parus maior maior

Parus maior minor

Кольцевой ареал большой синицы *Parus maior*:

I – *P. maior maior*, II – *P. maior minor* III – *P. maior cinereus*, IV – *P. maior boxharensis*, V – переходные популяции (*maior* × *cinereus*), VI - переходные популяции (*cinereus* × *minor*), VII – перекрывание ареалов *maior* и *minor*

Встретившиеся в Приамурье подвиды большой синицы не скрещиваются

Аллопатрическое видообразование

Грандиозные четвертичные колебания климата ⇒ фрагментация ареалов при наступлении ледников и вторичное расширение ареалов в межледниковья - приводят к вспышкам видообразования, свидетелями которого мы являемся

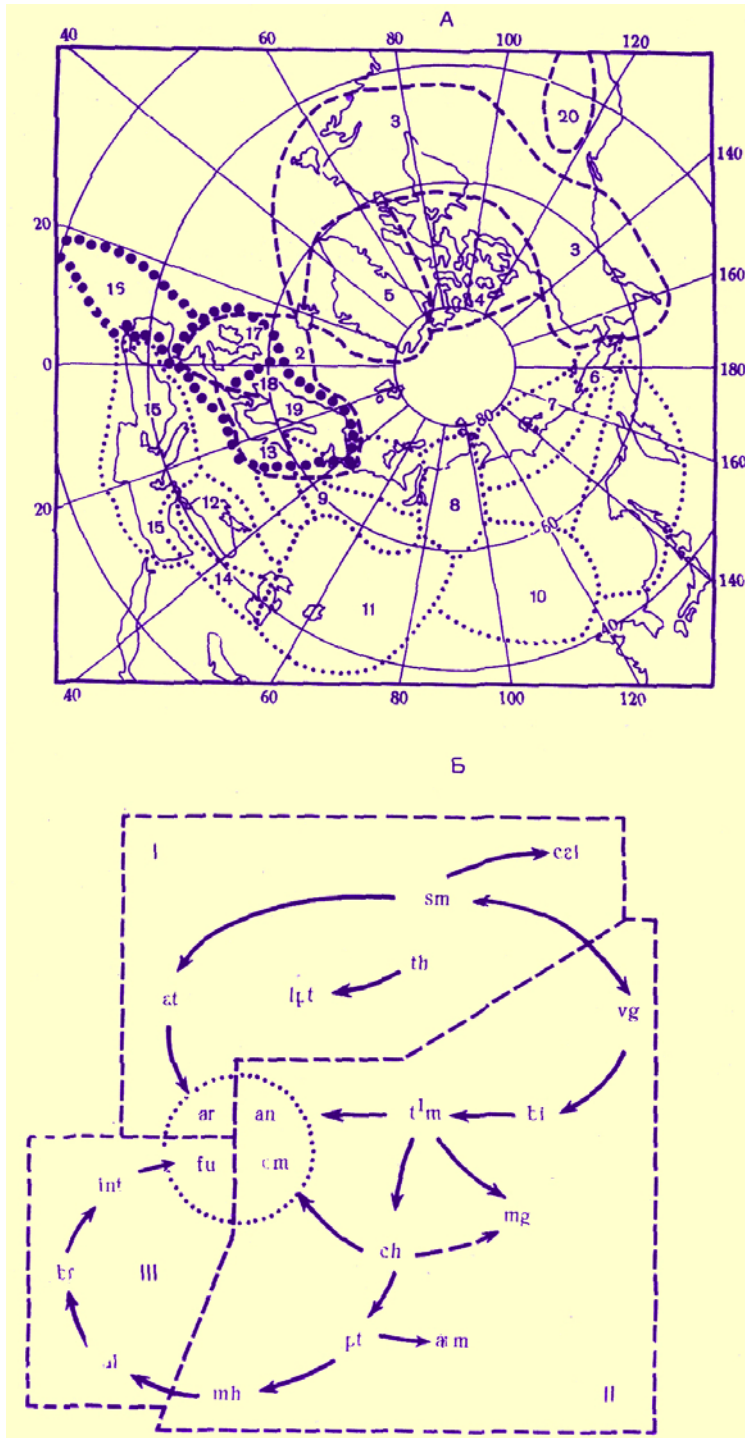
Кольцевой ареал группы настоящих чаек

А – циркумполярное кольцо 20 подвидов серебристой чайки (*Larus argentatus*), клуши (*C. fuscus*) и хохотуны (*C. cahinnans*).

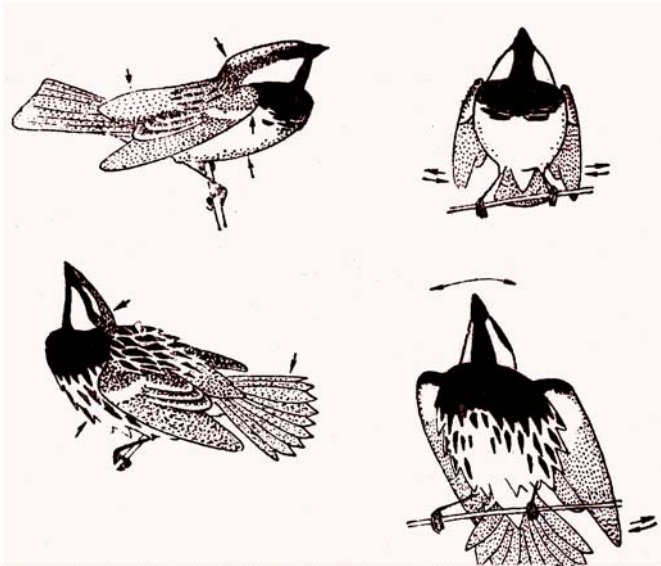
Встречающиеся в Западной Европе подвиды не смешиваются в природных условиях и ведут себя как хорошие виды.

Б – схема возможных эволюционно-генетических отношений между подвидами:

1 – *argentatus*, 2 – *argenteus*, 3 – *smithsonianus*, 4 – *thageri*, 5 – *vegae*, 6 – *birulae*, 7 – *leuropterus*, 8 – *taimyrensis*, 9 – *mongolicus*, 10 – *cachinnans*, 12 – *ponticus*, 13 – *omissus*, 14 – *americus*, 15 – *michaheles*, 16 – *atlantis*, 17 – *britannicus*, 18 – *intermedius*, 19 – *fuscus*, 20 – *californicus*



Аллопатрическое видообразование



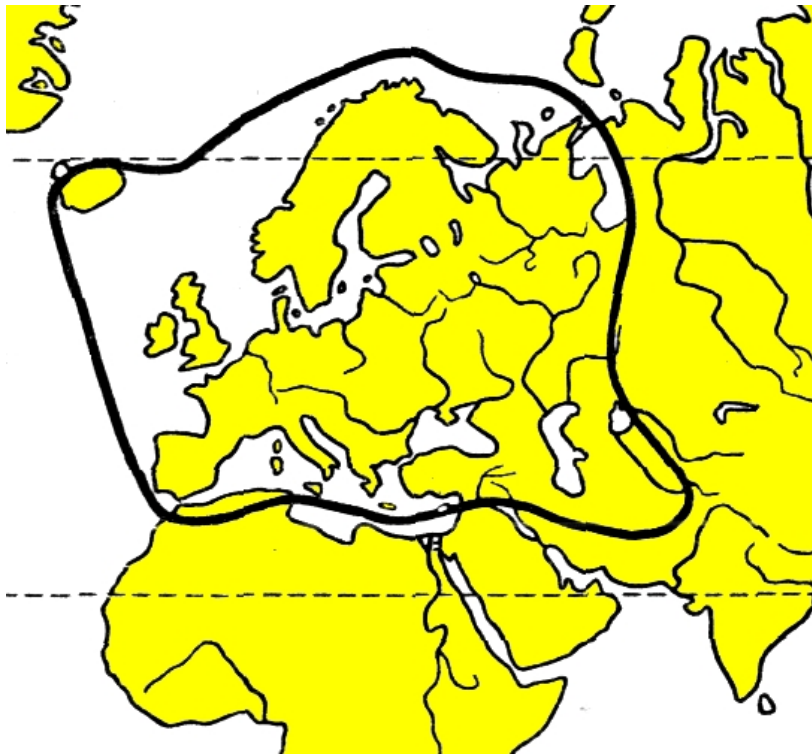
«Поза импонирования»
(элемент брачного поведения
у домового (сверху) и черно-
грудого (снизу) воробьёв в
Таджикистане.
Изоляционные механизмы
здесь – этологические.

«Взаимоотношения домового воробья (*Passer domesticus* L.) и черногрудого (*P. hispaniolensis* Temm.) представляют для исследователя микроэволюции особый, а в некоторых отношениях даже исключительный интерес. Ареалы этих видов перекрываются на обширных территориях Южной Европы, Северной Африки, Передней и Средней Азии. По недостаточно выясненным причинам эти хорошие виды широко гибридизируют в некоторых районах совместного обитания (Центральный и Восточный Алжир, Юго-Восточный Тунис, Аппенинский полуостров), тогда как в других местах они живут рядом, совершенно не скрещиваясь. Еще более заслуживает внимания тот факт, что в некоторых местностях произошла стабилизация гибридных популяций, вытеснивших оба родительских типа. Таковы промежуточные популяции *fluckigeri*, живущие в ряде изолированных оазисов Южного Алжира и Юго-Восточного Туниса, и некоторые популяции *Passer italiae* в Южной Европе. Последняя форма, по мнению Мейзе (Meise, 1936), представляет собой продукт гибридизации домового и черногрудого воробьев. Таким образом, **это один из немногих случаев, если не единственный, среди птиц, который может свидетельствовать о возможности становления нового вида в результате гибридизации двух других.**»

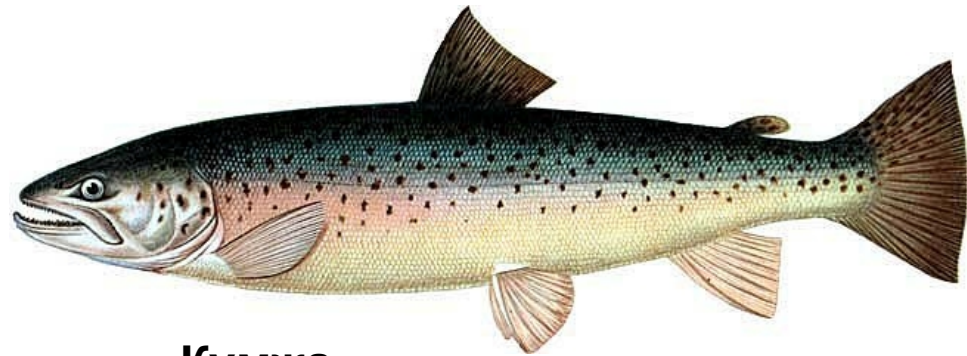
(Панов, Раджабли)

Аллопатрическое видообразование

Исключительно быстрое голоценовое видообразование у лососей, сигов и гольцов



Ареал кумжи и производных
жилых форм



Кумжа



Речная форель

Аллопатрическое видообразование

Исключительно быстрое голоценовое видообразование у лососей, сигов и гольцов

В 1929 г. советские ученые М. А. Фортунатов и Л. В. Арнольди предположили, что гегаркуни хорошо приживется в большом киргизском озере Иссык-Куль. Перевозка икры была осуществлена в 1930, 1935 и 1936 гг. Гегаркуни стала размножаться в р. Тон с притоками Аксай и Карасу, впадающей в Иссык-Куль. Рост ее на новом месте увеличился: если в Севане крайне редко попадаются особи в 60 см длиной и 4 кг весом, то в Иссык-Куле эта форма достигает 89 см длины и 10 кг веса. Темп роста и упитанность гегаркуни возросли не менее чем в полтора раза, что объясняется переходом на хищное питание: 82% в пище иссык-кульской формы составляют мелкие рыбы, чаще всего гольцы (род *Nemachilus*). Изменились пропорции тела и окраска: иссык-кульский гегаркуни густо покрыт бурыми пятнами зубчато-округлой, полукрестообразной или кольцевой формы. Исчезли фиолетовые и лиловые тона, характерные для севанских форелей. Замечательно, что на новом месте гегаркуни также может превратиться в жилую речную форму, не скатывающуюся в озеро и отличную как от алабалаха, так и от родительской формы.

Пример с акклиматизацией гегаркуни лишний раз показывает, насколько пластичны и изменчивы лососи и как легко они приспосабливаются к изменившимся условиям обитания.

Симпатрическое видообразование — НЕМНОЖКО ЕСТЬ

Исключительно быстрое голоценовое
видообразование у лососей, сигов и гольцов



Озеро Севан

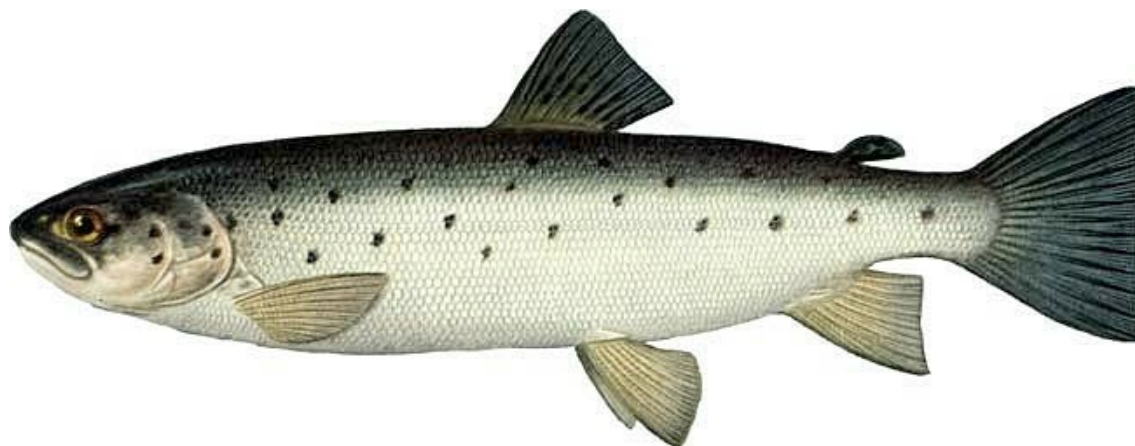


Подвиды *Salmo ischchan*:

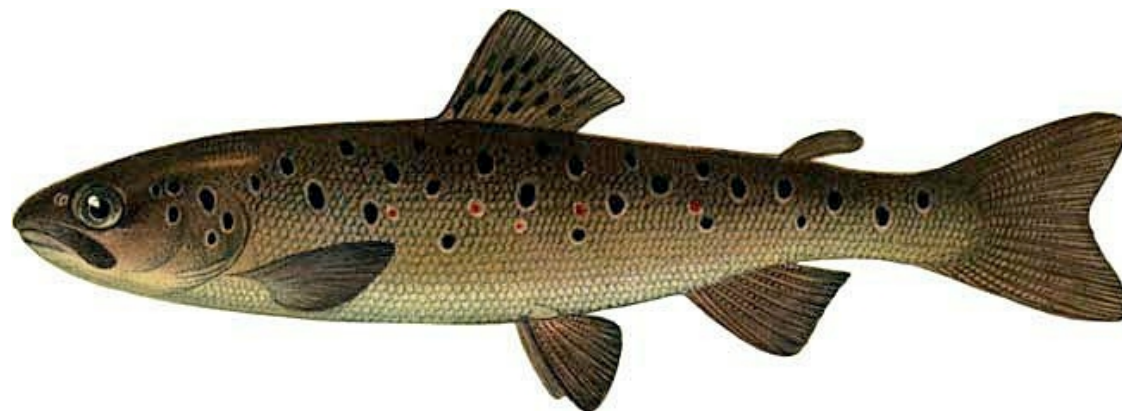
- **ишхан** (зимний бахтак) — нерестятся в озере, известны 2 стада: одно нерестится в ноябре — декабре, другое — с середины января до конца марта.
- **летний бахтак** — нерестится в речках и приустьевых участках озера весной и летом, окраска иная,
- **боджак** — мелкая форма, нерестится в октябре-ноябре в озере
- **гегаркуни** — проходная форма, на нерест идёт в реки, нерестится зимой
- **алабалах** — ручьевая форель, жилая речная форма гегаркуни

Симпатрическое видообразование

**Исключительно быстрое
голоценовое видообразование у
лососей, сигов и гольцов**



Ишхан, нагульная форма



Летний бахтак

*Верхняя челюсть
выдаётся вперёд*

*Ишхан – жаберные тычинки
короткие, с булавовидным
расширением. Тело высокое;
45 – 60 см,.*

*Жаберные тычинки без
булавовидного утолщения,
тело низкое:*

*боджак – глаза большие,
жаберные тычинки короткие,
длина тела 17 – 35 см;*

*летний бахтак – глаза ма-
ленькие, жаберные тычинки
длинные, длина тела - 40 см.*

**Верхняя челюсть не
выдаётся вперёд**

**Гегаркуни – жаберные
тычинки без булавовидного
расширения, длина тела
около 40 см.**



Симпатрическое видообразование

Цихлиды из африканского озера Ньяса - золотые меланохромисы (*Melanochromis auratus*).



- В африканском оз. Виктория обитает около 500 эндемичных видов рыб (из семейства цихлидовых) с различающимися экологическими нишами. Есть питающиеся планктоном; есть настоящие хищники, нападающие на других рыб; а есть специализирующиеся на питании моллюсками и даже икрой других видов.
- Судя по молекулярно-генетическим данным, эти виды цихлид — близкие родственники, а образование всего веера наблюдаемых форм произошло совсем недавно, поскольку 15 тыс. лет назад оз. Виктория, по свидетельствам геологов, полностью высохло. (Правда, в последнее время появились сведения о том, что начало дивергенции видов уходит в более далекое прошлое — до 200 тыс. лет назад.)
- В озерах Виктория и Малави (Ньяса) число видов цихлид необычайно велико, а в реках озерных бассейнов очень мало.



О меньшей приспособленности межвидовых гибридов

Agapornis roseicollis –
розовощёкий
неразлучник

...поведение, связанное с постройкой гнезда, у разных видов неразлучников. Особи одного вида, *Agapornis personata*, отрывают кусочки материала для гнезда и переносят их к гнезду в клюве. Представители другого вида, *A. roseicollis*, не держат их в клюве, а засовывают под боковые перья. Исследованные Дилгером гибриды F_1 обнаружили смешанный тип поведения, при котором птицы пытались засунуть материал для гнезда в перья, затем вынимали его, брали их в клюв, а потом все начиналось сначала. Таким образом, их поведение представляло собой малоэффективную смесь из двух типов целесообразного поведения родительских форм.

Симпатрические виды



Сигналы, подаваемые разными видами
самцов светляков

Симпатрическое видообразование

- У животных обычно наблюдается либо у паразитов, либо у растительноядных форм, которые спариваются на кормовом растении
- Интересны случаи партеногенеза у пресмыкающихся. Среди ящериц партеногенез сначала был обнаружен у тейид, затем обстоятельно изучен Даревским на лацертидах. Впоследствии партеногенетические виды нашли в семействах gekkonov, хамелеонов, ксантузий, полохвостов, а также в нескольких семействах змей.