

Домовая землеройка на пути к видообразованию

П.М.Бородин, М.Б.Рогачева, С.-И.Ода

Дебаты о видообразовании

Трудно найти двух биологов, имеющих одинаковые взгляды на видообразование. В определенной мере эти разногласия обусловлены нечеткостью определений. Довольно часто смешивают две проблемы — возникновение новых форм и образование видов. В пределах одного вида может существовать множество форм, а разные виды часто морфологически неразличимы. В строгом смысле под видообразованием следует понимать разделение единого предкового вида на два или более новых, которые могут отличаться друг от друга и от общего предка, а могут и не отличаться [1].

Вопрос о том, что считать видом, а что разновидностью, не так прост, как кажется на первый взгляд. Дарвин рассматривал вид «как произвольный термин, присвоенный ради удобства для обозначения близко сходных между собою особей и не отличающийся в основном от термина «разновидность», которым обозначают менее отчетливые и более флюктуирующие формы. С другой стороны, термин «разновидность» по сравнению с простыми индиви-



Павел Михайлович Бородин, доктор биологических наук, заведующий лабораторией рекомбинационного и сегрегационного анализа Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, профессор кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета. Занимается проблемами эволюционной генетики, генетики мейоза.



Маргарита Борисовна Рогачева, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории цитогенетики животных того же университета. Область научных интересов — сравнительная геномика.



Сен-Ичи Ода, руководитель Лаборатории разведения животных Нагойского университета (Япония). Область научных интересов — генетика животных.

© П.М.Бородин, М.Б.Рогачева, С.-И.Ода

дуальными различиями также применяется произвольно, ради удобства» [2].

Сейчас большинство исследователей сходятся во мнении, что вид не произвольный термин, а биологическая реальность, замкнутая генетическая система. Особи одного вида скрещиваются друг с другом и дают плодовитое потомство, представители же разных видов не скрещиваются вовсе, а если и скрещиваются, то потомства не дают, а если и дают, то потомство это бесплодно.

В такой трактовке проблема видообразования сводится к репродуктивной изоляции. Как и почему популяции одного вида перестают обмениваться генами и становятся видами? По этим вопросам идут бурные дискуссии. Одни считают видообразование прямым следствием естественного отбора и адаптации разных популяций одного вида к иным условиям существования. Другие полагают, что отбор тут ни при чем, и если две популяции долго географически изолированы друг от друга и «не сверяют» свои генофонды на совместимость, в конечном счете становятся генетически несовместимыми, даже если и живут в одинаковых условиях. Что касается механизмов, то многие до сих пор уверены, что в формировании репродуктивной изоляции между нарождающимися видами ключевую

роль играют хромосомные перестройки. Однако такая точка зрения в последнее время встречает все больше возражений. Не стихают дебаты и по поводу темпов видообразования.

Беда в том, что проблему видообразования обычно обсуждают в общем виде. Но то, что верно для бесполовых организмов, то неверно для размножающихся половым путем; что справедливо для растений, несправедливо для животных, т.е. что для мыши хорошо, то для мухи — смерть. Похоже, что в общем виде этот вопрос не только не имеет решения, но и теряет смысл. Поэтому не пускаясь в общие рассуждения о происхождении видов, мы расскажем о том, как сейчас образуются виды и что при этом происходит.

Естественная история домовый землеройки

Речь пойдет о домовый мускусной землеройке *Suncus murinus*. Она принадлежит к семейству насекомоядных млекопитающих и называется домовый, потому что обычно живет в домах человека или по соседству, а мускусной — потому, что уж очень скверно пахнет из-за выделяемого мускуса. Область ее распространения огромна: вся Южная Азия — от Аравии до Японии — и многие острова Океании. Такое широкое рассе-

ление обусловлено тем, что эта землеройка уже давно (одновременно с мышью и гораздо раньше крысы) стала домовый и последние десятки тысяч лет своей истории следовала за человеком. Где бы он ни поселялся, вскоре по соседству с ним появлялась домовый землеройка. Ее местные популяции сильно отличаются друг от друга по размеру тела, внешнему виду и по набору генетических и хромосомных маркеров. Например, бангладешские землеройки втрое больше японских. Окраска меха варьирует от популяции к популяции — от нежно-кремовой до почти черной, а различия в составе ДНК достигают подвидового ранга. Вопрос в том, что никто не знает, что такое подвид и чем он отличается от разновидности или географической расы, с одной стороны, и от вида — с другой.

Однако вернемся к мускусной землеройке и попытаемся понять, что собой представляют ее локальные подвиды (разновидности, географические расы) и можем ли мы их называть разными видами.

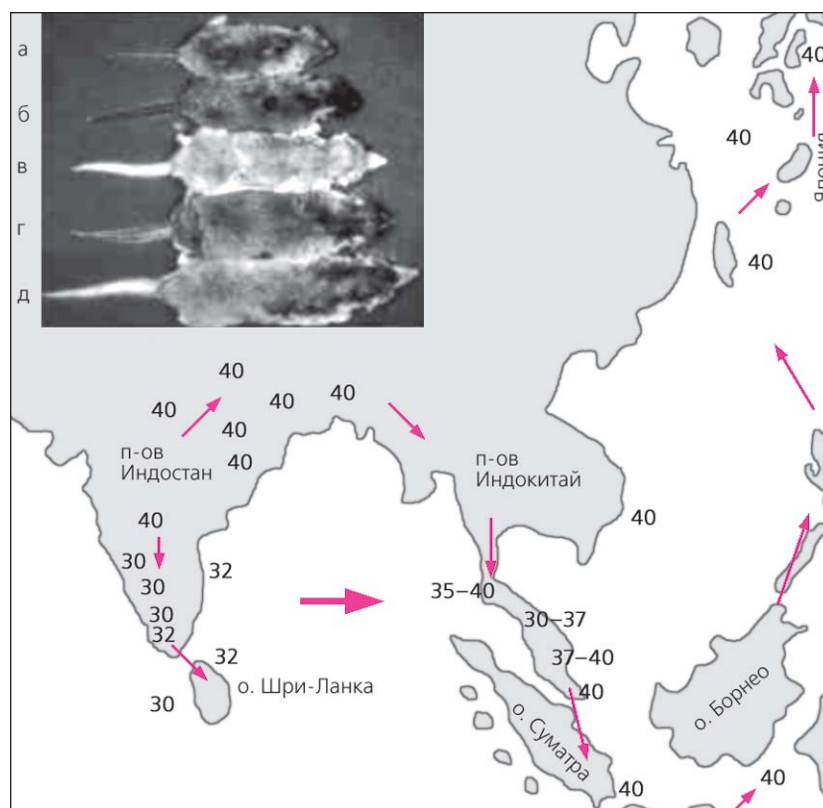
Принято считать, что различия в хромосомных наборах (кариотипах) служат надежным диагностическим признаком видов: у представителей одного вида кариотипы одинаковые, а у разных — различны. Так, все люди имеют 23 пары хромосом, а шимпанзе — 24. Мы не говорим, что только этим мы отличаемся, в данном случае число хромосом — самый объективный диагностический признак. Так вот по этому признаку разновидности мускусной землеройки отличаются друг от друга больше, чем человек от шимпанзе: животные, обитающие на юге Индостана и на о.Шри-Ланка, имеют в кариотипе 15 пар хромосом, а все остальные землеройки от Аравии до островов Океании — 20 пар.

С анализа этих различий и началась наша работа. Мы подробно описали стандартный кариотип мускусной землерой-



Домовый мускусной землеройка с потомством.

ки, для чего использовали представителей 40-хромосомной разновидности — потомков землероек, пойманных в Катманду, столице Непала. Мы научились узнавать каждую хромосому в лицо по характеру распределения в ней светлых и темных полос. Затем проанализировали кариотип землероек 30-хромосомной разновидности — с о.Шри-Ланка [3]. Оказалось, что число хромосом уменьшилось потому, что пять пар хромосом типичной разновидности слились друг с другом: 8-я — с 16-й, 9-я с 13-й и т.д. Кариотипы этих разновидностей отличались не только слияниями. В хромосомах 7 и X у шриланкийских землероек имелись добавочные темные полосы, которых не было в соответствующих хромосомах типичной разновидности. Шриланкийская Y-хромосома была совсем не похожа на стандартную Y-хромосому.



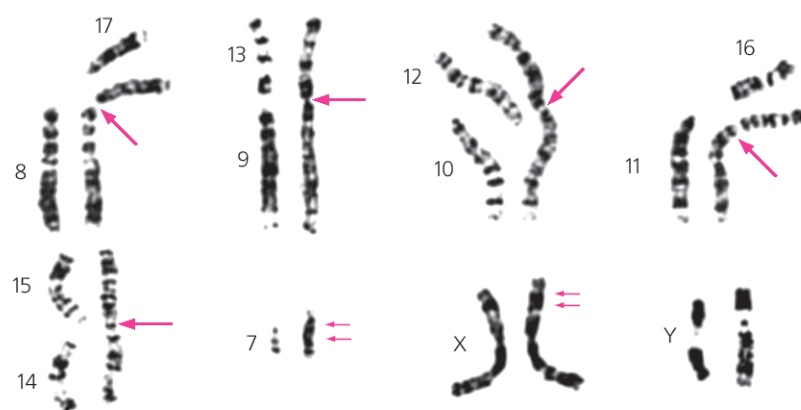
Гибриды землероек

Итак, хромосомы непальских землероек отличаются от шриланкийских больше, чем хромосомы шимпанзе и человека. Можно ли на этом основании считать их разными видами? Пока подождем. Сначала проверим, скрещиваются ли они друг с другом, и если да, будет ли их потомство плодовитым.

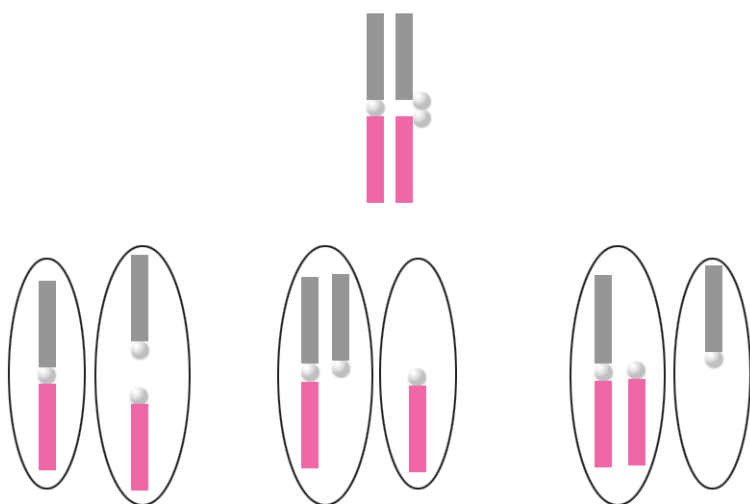
Оказалось, что разновидности скрещиваются и дают потомство. Пока оно подрастает, подумаем, каковы шансы для плодовитости потомства от родителей со столь разными кариотипами.

Понятно, что плодовитые потомки должны иметь полноценные половые клетки. В ходе их формирования каждая отцовская хромосома находит парную ей (гомологичную) материнскую, спаривается с ней, обменивается участками и затем расходится к разным полюсам деления клетки. Задача не из легких и в нормальном кариотипе, а уж тем более в гибридном.

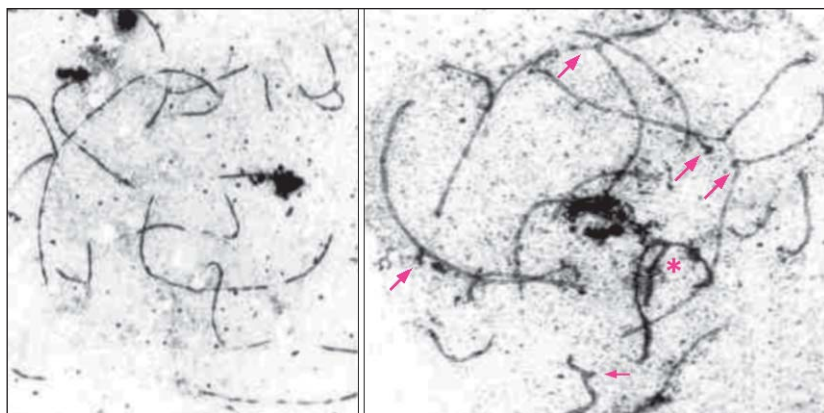
Фенотипическое и хромосомное разнообразие землероек в пределах ареала вида. Числами обозначено количество хромосом в кариотипе; буквами — фенотипы популяций в Бангладеш (а), Катманду (б), на о.Шри-Ланка (в), в Нагасаки (г) и на о.Окинава (д); стрелками указаны предполагаемые пути расселения вида.



Хромосомные различия между землеройками из Непала (слева в каждой группе) и с о.Шри-Ланка. Числами обозначены номера хромосом, большими стрелками показаны места слияний хромосом, маленькими — вставки сегментов.



Спаривание и расхождение хромосом у гетерозигот по хромосомным слияниям. Две трети гамет оказываются несбалансированными по числу хромосом.



Электронная микрофотография спаривания хромосом у стерильных (слева) и фертильных гибридов от скрещивания землероек.

У стерильного гибрида большинство хромосом не образует пар, у фертильного же все спарены. Гетерозиготы по слияниям объединяются в тройки (показаны большими стрелками), гетерозигота по вставке образует пару с небольшой петлей (маленькая стрелка), остальные хромосомы, включая и половые (обозначены звездочкой) спарены.

Шриланкийская хромосома 7 отличается от парной ей у непальских землероек по присутствию добавочной полосы. Такие же различия между их X-хромосомами. Не мешает ли это им найти и опознать друг друга? У самцов еще более сложная задача. При образовании

сперматозоидов должны спариться хромосомы X и Y. Они и у родительских форм различны, но все же могут опознавать друг друга, а в гибридной клетке и вовсе X-хромосома не та, а Y-хромосома изменена до неузнаваемости. У непальских землероек хромосома 9 должна найти

хромосому 9, а хромосома 13 — хромосому 13; у Шриланкийских же хромосома 9.13 спаривается с хромосомой 9.13. А у гибридов хромосома 9 должна найти гомологичный ей участок в составе хромосомы 9.13, и то же самое и одновременно должна проделать хромосома 13. Не слишком ли много мы хотим от хромосом? Ведь они, как саперы, ошибаются один раз: если хромосома не найдет свою пару или запоздает с поисками, то клетка с высокой вероятностью погибнет.

Но даже если все хромосомы спарятся правильно, это еще полдела. Им еще нужно разойтись к полюсам делящейся клетки. В норме одна из каждой пары уходит к одному полюсу, а другая — к другому. А если их не пара, а тройка (как в случае слитых хромосом), тогда есть три варианта расхождения хромосом, из которых только один ведет к образованию полноценных половых клеток. В единственном благополучном варианте каждая из дочерних клеток получает генетический материал хромосом 9 и 13. В двух других одна из клеток получит двойную дозу генов хромосомы 9 или 13, а в другой их не будет вовсе. При оплодотворении такие генетически несбалансированные половые клетки дают начало нежизнеспособным зародышам. С какой частотой? Если все варианты расхождения хромосом равновероятны, то для каждой тройки частота возникновения сбалансированных половых клеток составляет 1:3. У наших гибридов таких троек должно быть 5, следовательно, вероятность образования полноценной половой клетки равна произведению вероятностей правильного расхождения для каждой тройки $(1:3)^5 \approx 0.0041$ [5]. Иными словами, только одна из 243 половых клеток даст начало полноценному потомку. Но мы рассматривали только проблемы в расхождении слитых хромосом, забыв о парах 7 и XY. Если мы вспомним еще и о них,

нам, похоже, придется оставить все надежды на то, что мы получим хоть что-то жизнеспособное от наших гибридных потомков.

Но вот гибридные потомки подросли, их скрестили, кого друг с другом, кого с родительскими разновидностями, и вопреки всем теоретическим расчетам, многие гибриды оказались плодовитыми. Не все, но многие. Но все же не все.

Среди гибридов первого поколения некоторые самцы были бесплодны. Мы обнаружили, что их семенники и семенниками-то назвать трудно. Были они ничтожного размера, и половые клетки в них, если и начинали образовываться, тут же и погибали. Парным хромосомам не удавалось найти друг друга, причем не только тем, которые отличались у родительских разновидностей, но и сходным. А у фертильных гибридов против теоретических ожиданий все было в порядке. Хромосомы верно опознавали друг друга, спаривались: нормальные образовывали пары, слитые — тройки, короткая хромосома 7 от непальского родителя соединялась с длинной шриланкийской хромосомой 7, и даже X с Y легко находили друг друга. А потом все они благополучно расходились, как положено, к полюсам, формируя жизнеспособные и генетически сбалансированные гаметы. Средняя плодовитость этих гибридов была примерно такой же, как и у их шриланкийских родителей [4].

Но почему же некоторые самцы-гибриды были стерильными? Может быть, из-за направления скрещиваний: если отец из Непала, а мать со Шри-Ланки — сын стерилен, а если наоборот — фертилен? Нет, стерильные сыновья появлялись в обоих вариантах. В чем же тогда дело?

Мы скрестили гибридов первого поколения друг с другом и с особями родительских разновидностей. И опять, как и в предыдущем случае, в потом-

стве обнаружили и фертильных, и стерильных самцов с микроскопическими семенниками. Поскольку здесь потомство было генетически разнообразнее, мы смогли проанализировать относительный вклад хромосомных различий в стерильность и обнаружили, что такового нет вовсе.

Ни тип, ни количество хромосом, различающих родительские формы, не играли роли. Среди фертильных самцов были такие, у которых все маркерные хромосомы, присутствовавшие в гетерозиготном состоянии, были разного происхождения. В то же время среди стерильных самцов попадались хромосомные гомозиготы, имеющие все маркерные хромосомы, полученные от одной родительской разновидности. Детальный генетический анализ показал, что их гибридная стерильность обусловлена мутацией единственного гена и не имеет никакого отношения к кариотипической дивергенции родительских форм [5]. Да если чуть-чуть подумать, то и не должна иметь.

Представим, как шриланкийские землеройки (15 пар хромосом) могли произойти от типичной предковой формы (20 пар хромосом). У первой же землеройки, решившейся на такой шаг, возникли бы проблемы с плодовитостью. Следовательно, шансы на то, что смелый экспериментатор оставит потомство и передаст ему слитые хромосомы, невысоки. Они тем ниже, чем больше хромосом вступило в слияния. Тем не менее перестройки возникли, передались потомству и даже заместили у шриланкийских землероек нормальные предковые хромосомы. Значит, они и в момент своего появления не вызывали стерильности их носителей. Тогда почему перестройки должны вызывать ее сейчас?

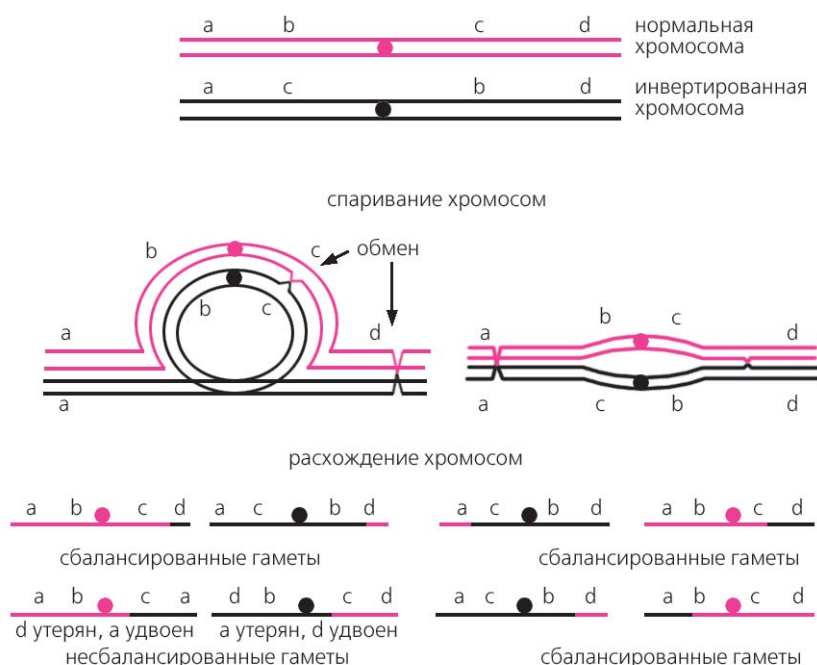
Нет ли в нашем рассуждении порочного круга? Действительно, мы сначала показали, что гетерозиготность по хромосомам не вызывает стерильности у ги-

бридов, а потом перенесли вывод в прошлое, на момент возникновения перестроек. Порочного круга здесь нет. Если даже при нынешнем уровне хромосомной дивергенции между двумя географическими разновидностями мы не наблюдаем гибридной стерильности, отчего бы ей быть раньше, когда дивергенция только начиналась. Порочного круга нет, но есть две очень интересные проблемы.

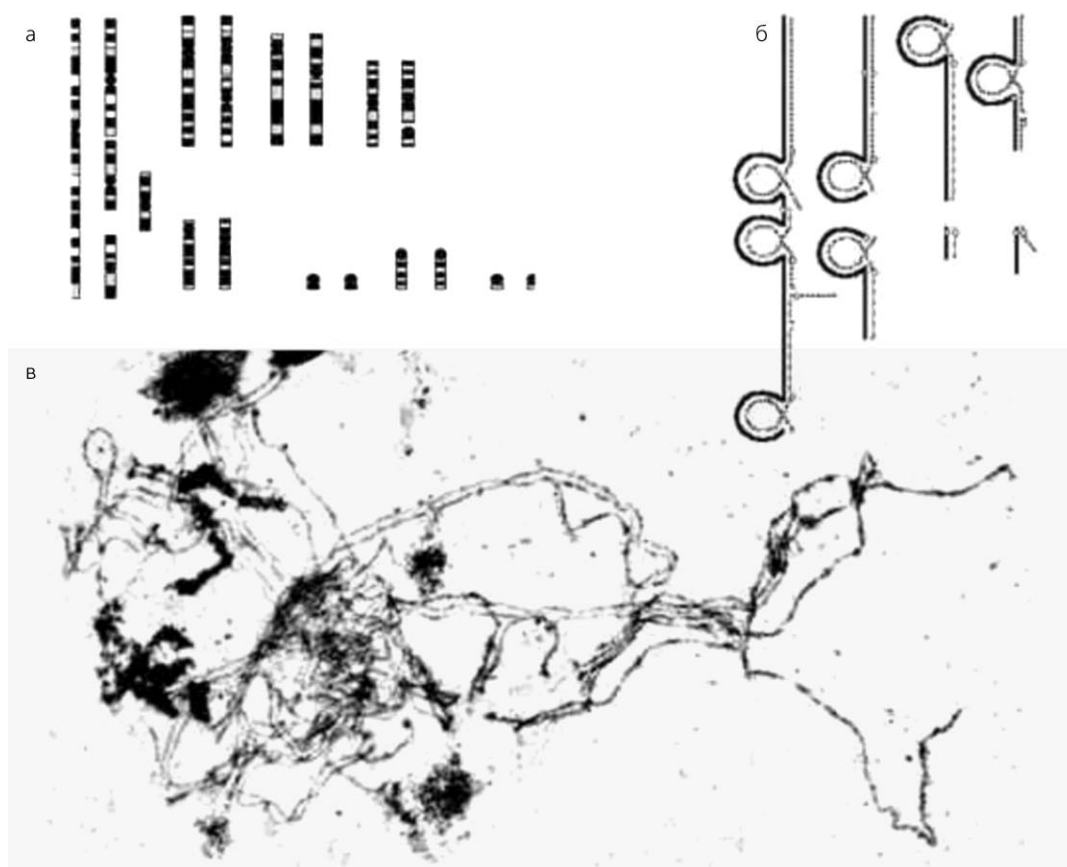
Толерантность к хромосомным перестройкам

Проблема номер один. Как и почему у гетерозигот по хромосомным перестройкам хромосомы умудряются найти друг друга, спариться и нормально разойтись вопреки всем теоретически верным ожиданиям? Почему вместо 0.4% нормальных гамет наши гетерозиготы по пяти хромосомным слияниям производили их практически 100%? В чем здесь ошибка — в теории? Нет, теория верная и подтверждается практикой у многих видов растений и животных. Например, у человека гетерозиготность по хромосомным слияниям наблюдается крайне редко и, как правило, ведет к репродуктивным нарушениям или рождению потомков с несбалансированным кариотипом. Понятно, что именно поэтому они и встречаются редко — быстро отбрасываются естественным отбором. Но есть довольно много видов млекопитающих, в популяциях которых хромосомные слияния происходят часто. И у них такая гетерозиготность по слияниям не снижает плодовитость. Значит, сами механизмы спаривания и расхождения хромосом у этих видов иные: они толерантны (понимайте это слово, как хотите — терпимы или устойчивы) к самым разным хромосомным перестройкам.

Особенно интересно, когда по этой толерантности различа-



Спаривание и расхождение хромосом у гетерозигот по инверсиям. Если нормальная и инвертированная хромосома спариваются точно по всей длине, то образуется инверсионная петля (слева). Обмены в пределах петли ведут к образованию несбалансированных гамет, несущих хромосомы с утерей одних районов и удвоением других. Если же хромосомы не спарены в пределах инверсии (справа), то обменов там не происходит, и все гаметы получаются сбалансированными.



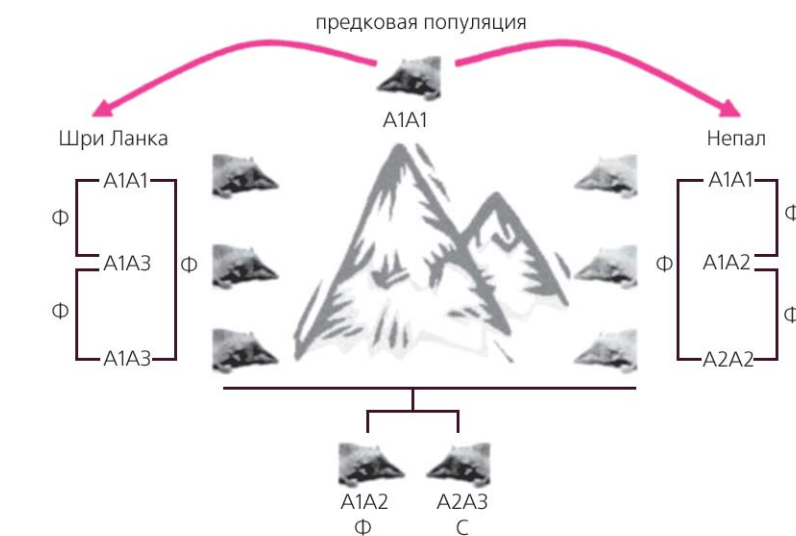
Спаривание хромосом у стерильного гибрида, полученного от скрещивания *Akodon cursor* и *A. montensis*. Кариотипы этих двух видов различаются по нескольким слияниям и инверсиям хромосом (а). Теоретически при спаривании хромосом у гибридов должны получаться множественные конфигурации с инверсионными петлями (б). Фактически же хромосомы безнадежно перепутываются (в).

ются два близких вида. Один из нас некоторое время работал в Бразилии с гибридами от двух видов местных грызунов. В популяциях вида *Akodon cursor*, у которого множество хромосомных перестроек (и никто от этого не страдает), мы обнаружили не только слияния, но и инверсии.

Инверсиями называются такие хромосомные перестройки, при которых участок хромосомы переворачивается на 180°. Как вы помните, для образования половых клеток парные хромосомы должны сначала спариться, а затем разойтись в разные гаметы. Нормальная хромосома может спариться с инвертированной, извернувшись в петлю, что само по себе достаточно сложно. Но на этом трудности не кончаются. Обмены участками гомологичных хромосом за пределами инверсионной петли вполне безвредны и даже полезны, но когда они возникают в петле, то одни участки удваиваются (дупликации), а других участков не хватает (делеции). Как правило, половые клетки, несущие дупликации и делеции, нежизнеспособны.

Так все происходит у видов, незнакомых с инверсиями (у человека, например). Но *A.cursor* с инверсиями хорошо знаком. У него гетерозиготы по инверсиям производят нормальные гаметы, нарушая всего одно теоретическое правило. Они спаривают гомологичные хромосомы не точно, а приблизительно: гомологично за пределами инверсий, и негомологично внутри них. Инверсионные петли не образуются, обменов внутри них нет, делеции и дупликации не возникают.

Итак, у *A.cursor* гетерозиготы и по слияниям хромосом, и по хромосомным инверсиям чувствуют себя прекрасно и успешно размножаются. Их хромосомы нормально спариваются и правильно расходятся. Рядом с *A.cursor*, иногда и вместе с ним, обитает другой вид, *A.montensis* — абсолютно моно-



Предполагаемый сценарий возникновения гибридной стерильности у землероек. Все особи предковой популяции были гомозиготны по гену A1. Затем эта популяция разделилась на две изолированные, и в одной из них ген A1 мутировал в A2, в другой — в A3. Гетерозиготы A1A2 и A1A3 были фертильны (Ф), а гибриды A2A3 оказались стерильными (С).

морфный. У сотен исследованных особей этого вида мы не нашли ни одной перестройки. Что же происходит с хромосомами у гибрида? Они стараются спариться точно и в результате безнадежно перепутываются. Ни о каком правильном расхождении мечтать не приходится. Почему? Пока можно лишь предполагать. *A.cursor* постоянно живет с перестройками, его хромосомный аппарат «привык» с ними обращаться. Для *A.montensis* любая перестройка — чрезвычайное событие, его хромосомный аппарат «не знает», что с ними делать. Гибрид от этих видов гетерозиготен не только по перестройкам, но и по генам, контролирующим работу хромосомного аппарата. В чем заключаются эти различия в хромосомном аппарате, как и почему одни виды толерантны к перестройкам, а другие нет — это крайне интересный вопрос, на который пока нет ответа. Более того, большинство цитогенетиков даже не видят этого вопроса. Можно только сказать, что у гибрида

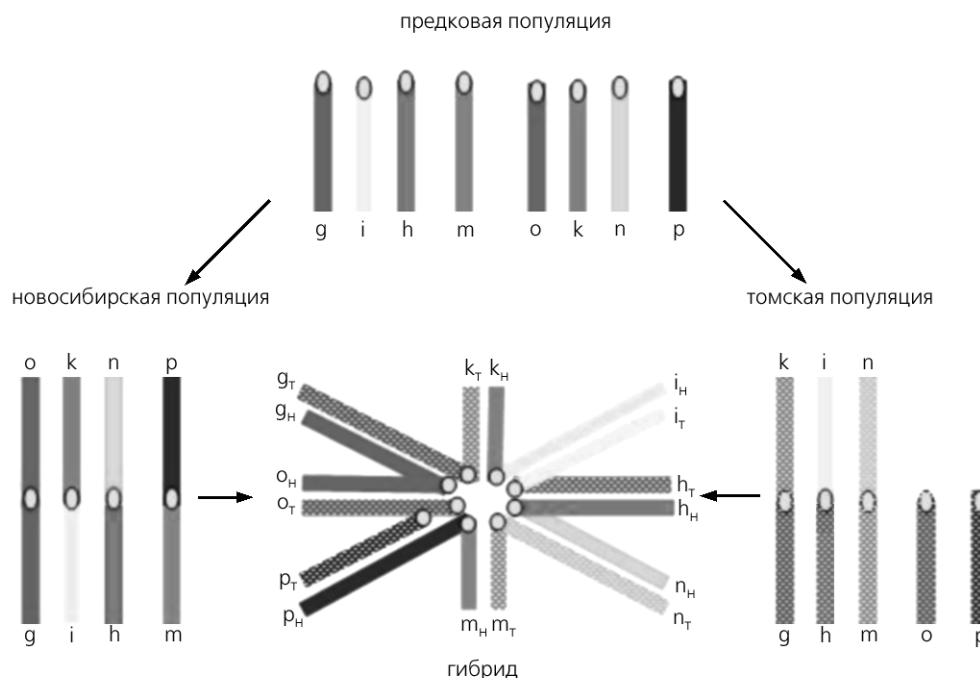
«знание» *A.cursor* встречается с «незнанием» *A.montensis*, и результат этой встречи оказывается плачевным. Гибриды от скрещивания этих двух видов полностью и безнадежно бесплодны.

Вывод один: если хромосомная перестройка стерилизует носителя, у нее нет шанса сохраниться в популяции, а если не стерилизует — она не может служить изолирующим механизмом, необходимым для видообразования. Отсюда вытекает проблема номер два.

Сценарий видообразования

Те же самые претензии, которые мы только что предъявили хромосомной стерильности, могут быть предъявлены генетической стерильности. Если генная мутация вызывает стерильность у гетерозигот, то как она может сохраниться и зафиксироваться в одной из популяций?

Ответ на этот вопрос был дан давно — в работах классиков эволюционной генетики Г.Мёл-



Эволюция хромосом обыкновенной бурозубки. Хромосомы предковой популяции сливались друг с другом в разных комбинациях, в результате в кариотипах новосибирской и томской популяций возникли сильные различия. У гибридов от скрещивания особей из этих популяций при спаривании хромосом образуется очень сложная конфигурация. Латинскими буквами обозначены хромосомы, в гибриде индекс при латинской букве указывает на принадлежность хромосомы к томскому (т) или новосибирскому (н) кариотипу.

лера и Ф.Добжанского. Они показали, что если две популяции оказываются на долгое время географически изолированы друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, в конечном счете они могут стать генетически несовместимыми. В применении к нашим землеройкам можно предложить следующий сценарий.

Давным-давно где-то на севере Индостана существовала предковая популяция, в которой все особи были гомозиготны по гену A1, обеспечивающему правильное спаривание хромосом. Затем эта популяция разделилась на две изолированные — одна обособилась на о.Шри-Ланка, а другая в Непале. В непальской популяции ген A1 мутировал в A2, а на о.Шри-Ланка — в A3. Гетерозиготы A1A2 (в Непале) и A1A3 (на о.Шри-Ланка) были плодовиты. При таких условиях мутантные аллели

могли сохраниться в изолированных популяциях или даже зафиксироваться в них, заместив нормальные гены. Два аллеля A2 и A3, которые никогда раньше не встречались и не «проверялись» на совместимость, вполне могут (хотя и не обязательно) вызывать стерильность в гетерозиготе.

Эта гипотеза вполне удовлетворительно и непротиворечиво объясняет, почему среди гибридов от скрещивания непальских и шриланкийских землероек обнаружены стерильные самцы, но не все самцы первого поколения стерильны. В одной из популяций (непальской) исходный ген A1 полностью заместился на A2, а в другой (на о.Шри-Ланка) A1 сохранился наряду с A3. Самцы A1A2 были фертильными, а A2A3 — стерильными. И хромосомы у этих самцов не спаривались потому, что был нарушен сам механизм,

а не потому, что хромосомы, полученные от родителей, были разными.

В принципе по сходному пути может возникать и хромосомная стерильность. Известно, что среди рас обыкновенной бурозубки [6] также распространены хромосомные слияния, причем в разных популяциях попарно сливаются разные хромосомы. Так, у томской расы хромосома **o** ни с чем не слита, а у новосибирской слита с хромосомой **g**, которая у томской слита с **k**, которая у новосибирской слита с **i**, которая у томской слита с **h**, которая у новосибирской слита с **n**, которая у томской слита с **m**, которая у новосибирской слита с **p**, которая у томской ни с чем не слита, — одним словом, дом, который построил Джек. Похоже, мы окончательно запутали читателей, что с чем слито и у кого. А каково самим хромосомам,

которые у гибрида должны найти друг друга, образовать конфигурацию, поразительно напоминающую Юнион Джек (государственный флаг Великобритании), а потом еще правильно разойтись, чтобы получились сбалансированные гаметы! Каждое из этих слияний по отдельности не вызывало проблем у гетерозигот, поэтому они безболезненно накапливались в географически изолированных популяциях. Но что будет, когда эти две популяции встретятся, предсказать трудно. Уж на что обыкновенная бурозубка толерантна к перестройкам, но мы пока не знаем, хватит ли ее устойчивости, чтобы распутать клубок хромосом, возникающий у гибридов от хромосомно далеких рас.

Однако вернемся к вопросу, который мы задали в самом начале статьи: что собой представляют локальные подвиды (разновидности, географические расы) мускусной землеройки и можем ли мы рассматривать непальских и шриланкийских землероек как представителей отдельных видов? Повторим определение биологического вида. Особи одного вида могут друг с другом скрещиваться и давать плодовитое потомство, представители же разных видов не скрещиваются вовсе, а если и скрещиваются, то потомства не дают, а если и дают, то потомство это бесплодно.

Наши землеройки могут скрещиваться в лаборатории. Но из этого не следует, что они захотят того же в природе, если у них будет выбор — скрещиваться с представителями своего или чужого подвида. У многих животных репродуктивная изоляция действует именно на этом рубеже — или внешний облик чужого не нравится, или запах, или ритуал ухаживания. Причем несовместимость по этим параметрам может и даже должна возникать по механизму, описанному для гибридной стерильности. Особи A1A1, A1A2 и A2A2, как и A1A1, A1A3

и A3A3 друг другу нравятся, а вот A1A2 и A2A2 не любят A1A3 и A3A3, и наоборот. Мы не знаем, существует ли такого рода несовместимость между землеройками из Непала и о.Шри-Ланка. Пока, видимо, нет, а если есть, то неполная.

Гибридная стерильность уже есть, но она тоже неполная: наблюдается только среди самцов и не у всех. Так кто же они все-таки, непальские и шриланкийские землеройки, — разные виды, подвиды или разновидности? Думаем, что это разновидности, которые значительно продвинулись по пути видообразования.

К видообразованию идут не только непальские и шриланкийские землеройки. За ними следуют, хотя и совсем другим путем, бангладешские. Наши японские коллеги попытались скрестить в лаборатории бангладешских землероек со зверьками, пойманными в Нагасаки. Бангладешские землеройки почти вдвое больше японских, а внутри каждой популяции самцы в полтора раза больше самок. Самцы из Бангладеш (средняя масса 150 г) нормально скрещивались с самками из Нагасаки (30 г), появлялись нормальные и плодовитые потомки. Но бангладешские самки (90 г) японских самцов (50 г) за самцов не считали: в ответ на ухаживания наносили им побои средней тяжести и спариваться с ними категорически отказывались. Ни одна бангладешская самка не забеременела ни от одного японского самца. Не нравились они им.

Таким образом, даже в пределах одного вида географически изолированные популяции идут к видообразованию разными путями. Репродуктивный барьер между непальскими и шриланкийскими землеройками возник за счет случайной фиксации в разных популяциях разных генов, влияющих на формирование половых клеток. А между бангладешскими и японскими этот барьер образовался как по-

бочный результат естественного отбора, который в одной популяции увеличил, а в другой — уменьшил размер тела животных. У видообразования (как и у эволюции вообще) нет столбовой дороги. Каждая популяция идет своим путем, со своим багажом генов и хромосом и в своих обстоятельствах.

И чем замечателен этот путь, так это тем, что невозможно точно указать, когда он начался и когда закончился. Он начался в день, когда предковая популяция разделилась на две дочерние? Но ведь не было такого дня. Та самая предковая популяция постоянно расширяла ареал своего обитания. Да и разделилась она не на две, а на множество дочерних популяций. И в момент возникновения, и сейчас их ареалы перекрываются, и обмен генами между ними происходит. Хотя понятно, что мутация, возникшая на о.Шри-Ланка, имеет очень небольшой шанс достичь Непала, Бангладеш, Японии и наоборот. Слитые хромосомы есть на о.Шри-Ланка и на юге Индии, но ни Бангладеш, ни Непала, ни Японии они до сих пор не достигли.

Может быть, видообразование началось, когда ген A1 мутировал в A2? Нет, ибо сам по себе ген A2 в комбинации с A1 не вызывает стерильности. То же можно сказать и о мутации A1 в A3, которая произошла в другое время и в другом месте и до своей встречи с A2 никакой стерильности не вызывала. И не вызывает до сих пор, поскольку в природе эти две мутации, скорее всего, никогда и не встречались. И неизвестно, встретятся ли они когда-нибудь в будущем.

Проведем мысленный эксперимент и представим, что будет, когда наши две популяции (разновидности, два подвида, полувида, почти вида) встретятся в природе. Если к тому времени обе родительские формы будут гомозиготными (одна по A2, а другая по A3), все самцы-гибриды окажутся стерильными. Следовательно, самки, вступив-

шие в брак с самцами чужой разновидности, произведут стерильных сыновей, и поэтому у них будет меньше внуков, чем у самок, предпочитающих своих самцов. Такой отбор против сексуально неразборчивых землероек будет способствовать формированию половой избирательности и у самок, и у самцов и создавать добрачные репродуктивные барьеры. Не важно, по какому признаку землеройки научатся отличать своих от чужих: по размеру тела, цвету, запаху или голосу (они уже и так отличаются друг от друга по множеству признаков). Любый новый и сколь угодно мелкий шаг по направлению к абсолютной репродуктивной изоляции (и следовательно, к видообразо-

ванию) будет подхватываться естественным отбором. И одновременно любой сколь угодно мелкий шаг назад, к половой неизбирательности, будет тем же отбором пресекаться. И вот тогда-то наступит настоящее видообразование.

Когда?! Когда первая землеройка сделает выбор в пользу представителя своей разновидности или когда умрет последняя неразборчивая? Мы можем между собой договориться о том, что считать видом, а что подвидом или разновидностью (хотя, как показывает опыт, даже этого мы сделать не можем — один считает так, а другой иначе, вплоть до перехода на личности), но какое это имеет отношение к реальности? А реаль-

ность состоит в том, что эволюция не делает резких движений. Видообразование не может начаться в 9 ч 34 мин 10 сентября 8491 г. до н.э. и закончиться 19 ч 59 мин 6 октября 1966 г. н.э. Оно идет ежеминутно и ежечасно, сейчас и всегда, по всей территории, которую занимает вид, иногда обратимо, а иногда необратимо, да только мы не замечаем его, пока, как сказал Дарвин, «рука времени не отметит истекших веков». ■

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проекты 99-04-49960 и 01-04-488756) и Программой «Университеты России» (проект УР.07.01.006).

Литература

1. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М., 1989.
2. Дарвин Ч. О происхождении видов путем естественного отбора или сохранении благоприятных рас в борьбе за жизнь / Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). СПб., 2001.
3. Rogatcheva M.B., Borodin P.M., Oda S.-I., Searle J.B. // Genome. 1997. V.40. P.18—24.
4. Borodin P.M., Rogatcheva M.B., Zbelezova A.I., Oda S.-I. // Genome. 1998. V.41. P.79—90.
5. Apenovich T.I., Rogatcheva M.B., Oda S.-I., Borodin P.M. // Genome. 1998. V.41. P.825—831.
6. Поляков А.В., Бородин П.М. Хромосомный «портрет» бурозубки на фоне ледников // Природа. 2001. №1. С.34—40.

Коротко

С 1960 г. средняя температура вод в озерах Европы поднялась более чем на 1°C. По мнению нидерландского эколога М.Шеффера (M.Scheffer; Вагенингенский университет), это благоприятно сказалось на развитии зоопланктона, фильтрующего воду, и, как следствие, на ее чистоте и прозрачности. В итоге эти озера стали намного активнее заселяться растительностью. Таким образом, потепление климата в некоторых случаях имеет и позитивные стороны, в частности ведет к восстановлению биоразнообразия в экологически неблагоприятных озерах.

Terre Sauvage. 2001. №166. P.27 (Франция).

При раскопках могильника, обнаруженного в кургане позднего неолита (между 2500 и 2200 гг. до н.э.), были найдены женские косы необычно сложного плетения: их начало составляют натуральные волосы умершей, а затем в них вплетены растительные волокна. Курган находится у г.Фрейссинель (департамент Лозер, Франция). Скорее всего во время кремации умершей ее косы отнесло ветром от кострища, а потом их закопали рядом. Этот своего рода парик, изготовленный на каркасе из растительного материала, похоже, говорит, что женское кокетство пришло из глубины веков.

La Recherche. 2002. №350. P.12 (Франция).

Статус природного резервата недавно придан водам и коралловым рифам архипелага Базаруто, у побережья Мозамбика. Под защиту взята акватория в 1400 км² вокруг островов, которые с 1971 г. приносят доход, как всякий национальный парк. Основанием для придания нового, более строгого статуса послужили материалы по биоразнообразию подводного мира этого архипелага, который включает дюгоней и черепах. За пребывание аквалангистов в резервате будет взиматься определенная плата, а доходы предполагается направлять на финансирование здешних школ и лечебных учреждений.

Terre Sauvage. 2002. №169. P.23 (Франция).