



УДК 599: 575.856

© 2003

І. В. Загороднюк

Інвазія як шлях видоутворення

(Представлено академіком НАН України В. О. Топачевським)

Undoubtedly, new species appear in the structure of local faunas unexpectedly (kryptogenically) rather than a result of the long-term historical development of some local species. Formation of the new species is the result of population invasion in the new area where it becomes a member of the new community. Invasion is considered as an ecosystem mutation since the time when population-colonizer starts to live as a new species. At a population level, anything essentially new does not happen during this time, whereas the new species is formed at a level of communities. Formation of a species new to a biota occurs not earlier of the intrusion of its initial population into the structure of community new to it. The success of a species in the new community and achievement of a stable condition by this species without participation of a parent population is a primary factor of achievement of the status of an independent species.

В біології існує багато різних концепцій виду, кількість яких відбиває різноманіття реальних природних ситуацій [1, 2]. Не менше створено і моделей видоутворення, включаючи географічну, стасипатричну та ін. [3, 4]. Найпоширеніша з них — алопатрична — визнає провідну роль географічної мінливості та сегментації популяцій на просторово ізольовані групи, які поступово накопичують морфологічні та екологічні відмінності і врешті не розпізнають одна одну [5]. Це — визнаний шлях диференціації популяцій, що веде до формування географічних форм напіввидового рангу (квазівиди, аловиди). До таких же нечітких таксономічних форм веде автохтонний розвиток еволюційних ліній (хроновиди). Лише вимирання проміжних форм або відсутність даних про них посилює накопичені відмінності між такими напіввидами.

Натомість, чітко відокремленні види (“хороші види”) з’являються в регіональних фаунах криптогенно, очевидно внаслідок розселення із суміжних регіонів (алохтони). У цьому є протиріччя: еволюційні зміни в популяціях визнають поступовими (лінія Дарвіна), а “хороші” види з’являються раптово, що є основою сальтаційних концепцій (лінія Гольдшмідта). Якщо популяції змінюються поступово, а “хороші” види з’являються раптово, то: *де, коли і за яких умов вони стають такими?* Чи дійсно вони “видоутворюються”? Якщо на виході з однієї системи вони залишаються самими собою, а в іншу приходять новими, то що є видоутворенням? Чим не сам перехід?

Таблиця 1. Приклади інвазій нових видів ссавців у фауну України природним шляхом (фактично всі ці інвазії були ініційовані антропогенними змінами довкілля)

Вид-вселенець	Статус адвентиста в аборигенній фауні
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	синантроп; є аборигени того ж роду (нетопирі <i>Pipistrellus nathusii</i> , <i>P. pipistrellus</i> etc.): активне розселення в ареал аборигенів по мережі урбоєкосистем
<i>Martes foina</i>	синантроп; є абориген того ж роду (куниця лісова, <i>Martes martes</i>): активне розселення в ареал аборигена по мережі урбоєкосистем
<i>Canis aureus</i>	є абориген того ж роду (вовк <i>Canis lupus</i>): вселення в місця зникнення аборигена
<i>Rattus norvegicus</i>	синантроп; є абориген того ж роду (<i>Rattus rattus</i>): витіснення аборигена

Базис. Очевидно, що цей парадокс повинен знайти своє пояснення. Почнемо з міграцій. Здатність до переміщень (міграцій) — основна ознака всієї фауни, для якої властиві репродуктивні, кормові й сезонні переміщення населення відповідно до просторово-часової динаміки ресурсів і факторів середовища. Такі міграції особливо характерні для популяцій, що мешкають у середовищі зі змінним ресурсом, у нестабільних або у циклічно стабільних умовах. Стабільні види й угруповання — ознака стабільних екосистем [2]. Можливість проникнення популяції в нові для них угруповання є шансом досягти успіху, збільшуючи кількість контрольованого ресурсу, не впливаючи при цьому на стан і добробут материнської популяції [6, 7]. Це по-перше.

По-друге, важливо розрізнити появу нового виду в угрупованні (новий для регіону вид) та у біоті загалом. Найбільш очевидним є поняття виду поза простором і часом, коли аналізують поточну структуру угруповання (вид в екології) або локальної фауни (вид у фауністиці). Відповідно, зникнення старого і появу нового для регіону виду легко реєструють як палеонтологи, так і неонтологи [8]. Такі види звичайно добре відмінні від інших представників місцевої фауни, проте можуть мало відрізнятися від суміжних географічних форм свого роду. Іншими словами, поява новачка-адвентиста в угрупованні (регіональній фауні) є очевидною інновацією для членів цього угруповання (і реально присутньої частини біоти), хоча для материнської популяції і батьківського угруповання він залишається звичайним маргіналом.

Фауна України. Існують численні приклади змін регіональної фауни внаслідок природних чи антропогенно обумовлених вимирань (зникнень) та інвазій (вторгнень), які ведуть до якісних змін у складі місцевої фауни. У добре відомій автору теріофауні регіону прикладів раптового зникнення та інвазії видів чимало.

При цьому виявляється кілька закономірностей. Зникли, насамперед, види високо спеціалізовані, які представляли окремі роди і які населяли у подальшому найбільш трансформовані екосистеми: тарпан, росомаха, серна, довгокрил, тюлень-монах¹. Натомість, у нас з'явилися куниця *Martes foina* і пацюк *Rattus norvegicus*, шакал *Canis aureus* і нетопир *Pipistrellus kuhlii* (табл. 1). Всі вони вселялися з півдня, через порушені (часто урбанізовані) екосистеми, і в усіх випадках вони не стали повноцінними членами природних угруповань. Отже, йде процес збіднення аборигенних угруповань і вселення нових видів через порушені екосистеми. При цьому природним шляхом у нашій фауні з'явилися лише сестринські види (види з тих же родів, що і аборигени); натомість штучні вселенці відмінні від місцевих форм на рівні окремих родів і родин.

¹ Інші істотно скоротили свої ареали, проте не зникли: ведмідь, рись, ховрахи, сліпаки.

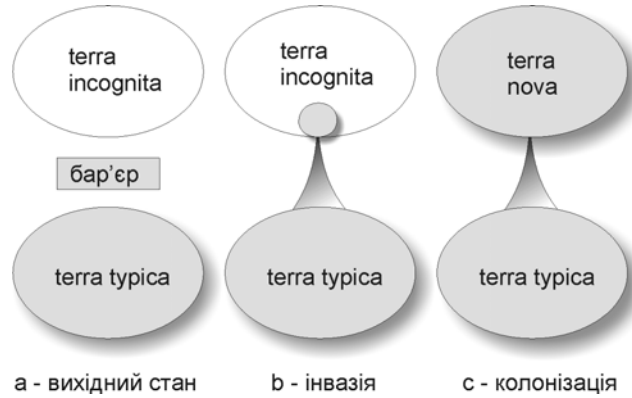


Рис. 1. Етапи вселення виду в новий ареал: а — вихідний стан, б — первинна інвазія (вселення в новий ареал), в — колонізація нової території.

Властивості інвазійного процесу. Існує низка факторів, які забезпечують успіх інвазій, і відомі процеси, що відбуваються при вторгненнях нових видів [6, 9]. Головними з них є такі: 1) порушення нативної структури біогеоценозів і аборигенних угруповань та вселення (розселення) нових видів по порушених біотопах, які виступають його плацдармами і екокоридорами; 2) можливість значного первинного підвищення чисельності та розширення ареалу колоніста завдяки захопленню ним нових ресурсів та відсутності усталених трофічних зв'язків з іншими компонентами аборигенних угруповань (хижаки, паразити, конкуренти); 3) успішність вселення нових видів з родинних груп — часто з тих же родів і родин, що і аборигени.

Модель. Інвазія веде до формування нової географічної популяції, і подальші сценарії можуть бути різними: пульсація ареалу, вимирання, формування підвиду чи нового виду. Розглянемо версію із формуванням нової популяції (останні два сценарії), яка означає появу нового таксону, як з точки зору інших членів угруповання, так і дослідників. Розпад широко ареальних видів на аловидові серії — очевидний шлях диференціації популяційних систем у просторі [5, 10]. В такому стані відбувається “вегетація” виду шляхом нарощення його чисельності, ареалу і обсягу контрольованого ресурсу (*sensu* Расніцин [11]). Ніщо не змінюється у стабільному просторі і часі, еволюція сповільнюється, а великий ареал і висока чисельність ведуть до буферизації популяційної системи [2]. Зрушити буферизовану систему може лише мутація, тобто різка і суттєва зміна організації біосистеми (у т. ч. складу чи структури угруповання).

Такою мутацією, зокрема, і є інвазія, тобто прорив старого виду крізь простір і час, прорив крізь вузьку лійку ефекту засновника, вселення в нові ареали, вихід на нові ресурси (рис. 1). Це основний шлях появи нового виду в нестабільній екосистемі. Вид-адвентист має очевидні переваги перед аборигенами: він отримує нові для себе ресурси, не знає “правил гри” і потрапляє в порушені екосистеми, особливістю яких є ненасиченість таксономічної структури угруповань, а, отже, можливість нав'язування цим угрупованням своїх “правил гри”. Прорив виду в новий нестабільний простір стає ознакою стабілізації системи, в яку він вселився. Активна зміна популяцією свого простору і часу веде до її швидкої еволюції аж до періоду її стабілізації. Подальша доля колоніста залежить від його місця в новому угрупованні. Залишаючись тією ж популяцією (сингамеонном), на новому місці він поступово переходить із нестабільного статусу “еволюційний вид” у стабілізований статус “ековид”.

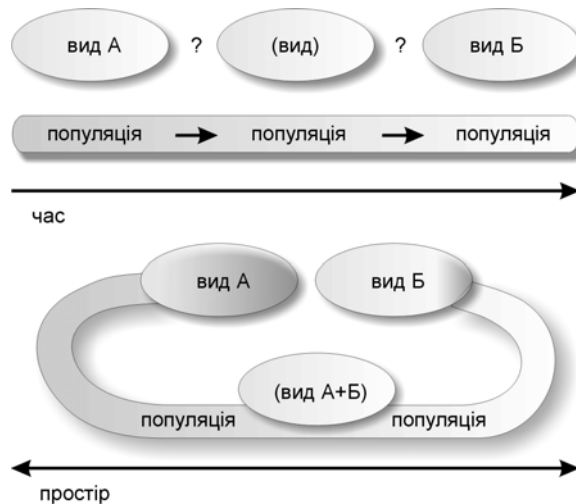


Рис. 2. Співвідношення понять популяція, старий вид (вид А), та новий вид (вид Б) на різних фазах видової диференціації: у часі та у просторі.

Вид — це дискретний стабілізований у часі та/або у просторі морфотип; натомість популяція є неперервною у часі і просторі біосистемою.

Отже, новий вид (його поява) може розглядатися як *екосистемна мутація*². Із самою популяцією при освоєнні нового ареалу нічого принципово нового не відбувається. Вона не має внутрішніх мотивів відокремитися (“видоутворитися”) чи “удосконалити” свої ізоляційні механізми, що припускають майже всі концепції виду. Популяція може стати адвентистом (видом-вселенцем) у трьох випадках: 1) при погіршенні умов існування в межах свого власного ареалу; 2) при зникненні природних бар’єрів, що обмежують цей ареал; 3) при розширенні меж середовища існування цієї популяції. В усіх випадках необхідними умовами є дві: міграційна здатність особин і наявність вільних еконіш у тих біомах, в які йде розселення колоніста³.

Подальша доля новоутвореної популяції залежатиме від багатьох чинників, проте в кожному разі ми маємо факт появи *нового для регіону виду*. Чи стане він *новим для біоти* загалом, залежатиме від його подальшого генетичного обміну із материнською популяцією, від швидкості морфологічної еволюції нової популяції та від часу ізоляції, впродовж якої йтиме накопичення відмінностей, що, власне, і створюють репродуктивний бар’єр між популяцією-колоністом та її материнським видом. Аналогічні зміни біологічних властивостей можуть йти і в материнській популяції, аж до її зникнення, або до зникнення усіх проміжних популяцій.

Центри видового багатства. Повні “кола рас”, добре описані для широкоареальних видів птахів [5], є очевидним результатом просторової диференціації популяцій одного виду, яка виникає внаслідок його інвазії в нові ареали (рис. 2). Вершиною цього процесу — з огляду на проблему видоутворення — стає інвазія діаметрально протилежних популяцій правиду в ареали одна одної. Власне, *центри видового багатства роду* найпростіше можна пояснити саме вторинними вселеннями крайових форм в ареал материнського виду або в ареал одного із сестринських видів (рис. 3).

² Поняття “мутація” використовується тут у широкому значенні: як миттєва зміна біосистеми, у нашому випадку — угруповання. Такі мутації, як і генні, не є нейтральними, і для всіх добре досліджених випадків показано, що поява адвентиста веде до погіршення стану популяцій аборигенних видів.

³ Штучні переселення та доля свійських тварин тут не розглядаються.

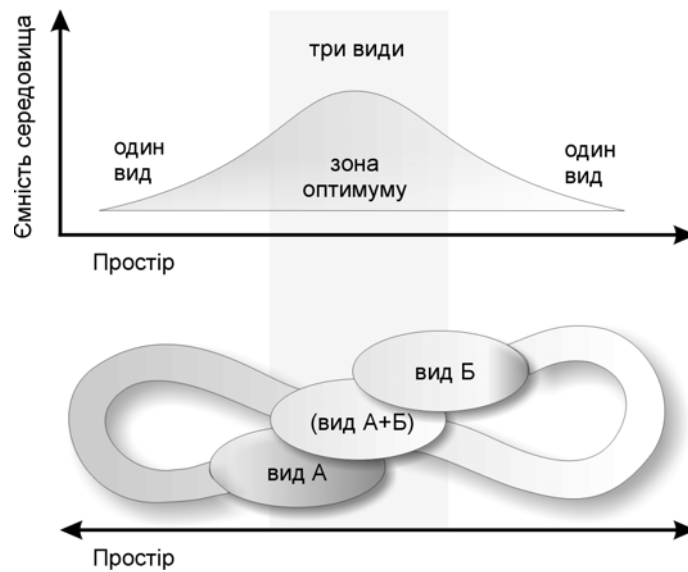


Рис. 3. Модель просторового розподілу роду та його видів: правид А+Б та два його аловиди – вид А і вид Б. Зоною високої таксономічної ємності середовища для цього роду є будь-яка точка простору, проте найімовірніше нею буде типове місцезнаходження правиду. При інвазійному типі формоутворення зона видового багатства роду може не збігатися з його типовою територією.

Це веде до диференціації родової ніші, яка в зоні свого оптимуму є відносно широкою порівняно із зонами вторинного розселення роду і може бути поділена на субніші [12]. Така модель прямо впливає з ампліфікаційної концепції виду [2] та інвазійної гіпотези видоутворення [дана робота]: правид ампліфікується аж до брунькування дочірніх форм, що формуються внаслідок інвазій в суміжні біогеоценози, проте вторинна їх інвазія (вже як видів) йде переважно в зону первинного ареалу роду (див. рис. 3).

Рейтинг змін популяцій в процесі видоутворення. Загальноновизнаними ознаками виду є триада “морфотип–генотип–геотип” (“морфологія–генетика–ареалогія”). Очевидно, що вони ж у першу чергу змінюються при формуванні нового виду. Що простіше змінити? Відповідь одна: те, що не вимагає мутацій (які звичайно є “шкідливими”⁴) і що не є спадковим (від чого можна відмовитися). Тобто ареал. До певної міри це може бути і морфологія, а саме та її частина, що торкається гетерохроній, тобто змін морфогенезу за відсутності змін генетичних [13]. Можливі зміни біологічних особливостей популяцій в процесі видоутворення⁵ узагальнено в табл. 2, де наведено традиційну ієрархію ознак за їх значущістю в еволюційних моделях та модель, що є ефективною (економічною) з огляду на викладені вище ідеї. Інвазійна модель — це значно економічніший шлях еволюції, ніж мутації генів, зміна морфології чи еконіш (див. табл. 2), і її ефективність відповідає іншим парагенетичним механізмам еволюції, у тому числі гетерохроніям і хромосомним перебудовам.

⁴ Виходячи з того, що формування виду — також мутація (екосистемна), поява нового виду у складі певного угруповання може бути “шкідливою”. Сучасні созіологічні концепції саме так розглядають адвентивну біоту: охоронний статус надається видам в межах їх природних ареалів (МСОП) і за Бернською конвенцією всі адвентивні види визнаються шкідливими і підлягають викоріненню.

⁵ Це ще один (цього разу понятійний) парадокс, що доповнює 12 парадоксів поняття “вид” [2]: популяція проходить стадію видоутворення при тому, що вона є нижчою за вид за рангом. Популяція і вид — це різні системи позначення біосистем, підпорядковані одна одній лише формально.

Таблиця 2. Головні напрямки змін в популяціях при формуванні нових видів

Ранг значущості	Традиційна модель	Парсимонійна модель
1 — провідний	Зміна генотипу	Зміна ареалу
2 — переважний	Зміна морфології та розвитку	Зміна міграційного статусу
3 — частий	Зміна екологічної ніші	Зміна екологічної ніші
4 — додатковий	Зміна міграційного статусу	Зміна морфології та розвитку
5 — можливий	Зміна ареалу	Зміна генотипу

Обговорення. Запропонована модель пояснює відому неповноту літопису окремих систематичних груп. Ця неповнота могла визначатися інвазійною природою багатьох (якщо не більшості) нових видів і може бути поясненням (а не витоком) пунктуалістичних концепцій частини ейдологів (зокрема тих, що визнають мутаційний процес як основу формування нових видів). Очевидно, хоча це часто замовчують, що кожний новий вид під час свого становлення (видоутворення) залишався звичайною (тією самою) популяцією, як і до свого формування. З генетичної точки зору все відбувається *в межах типової життєдіяльності популяції* (тобто анагенетично), і подальша доля популяції-колоніста визначається лише рівнем її просторово-часової відокремленості від інших родинних популяцій (див. [рис. 2](#)).

Відповідно, особливогопологового стану матерії під назвою “видоутворення” (вид народжує вид) за нормальних умов не існує і в нормі не може бути [2]. Новий вид народжує себе сам, без участі материнського виду, без його “пологів”. Це, врешті, вигідно їм обом: інвазія “*ініціативної популяції*” йде за межі ареалу материнського виду, і така популяція-адвентист успішно вирішує проблеми пошуку ресурсів (як трофічних, так і просторових) за межами ареалу материнського виду. Материнський вид виконуватиме лише роль можливого тестера “видовості” нової популяції: як при вторинному контакті їхніх популяцій, так і при наших порівняннях [14].

Є певна кореляція цієї моделі видоутворення з ампліфікаційною концепцією виду [2]. Популяції-інвайдери — це переважно крайові форми, що зробили стрибок (*shift*) у просторі й отримали новий стаціонарний стан на основі раніше набутої епігенетики. Вони ампліфікували цю епігенетику на основі морфотипу засновника і розвили її до ознак нової колонії⁶. Для розуміння цього варто зазначити, що *при інвазії розширення ареалу колоніста не відновлює систему географічної мінливості правиду*.

Як зазначено вище, види-вселенці звичайно добре відокремлені від інших місцевих видів, оскільки сформувалися в інших місцях і в надрах інших родів. Натомість, види місцевої фауни (автохтони) змінюються поступово, і відмінності між ними є дуже малими, що визначається поняттям аловидів і видів-двійників. Дві останні групи особливо часто поширені в тих регіонах, біота яких зазнала значних історичних змін. Зокрема, на території Східної Європи, що є постгляціальною рівниною, існує щонайменше 15 полівидових комплексів ссавців (аловидові пари та види-двійники), ареали яких мають переважно циркулярну конфігурацію [10].

⁶ Тут є одне з обмежень дискусії, що відповідає 10-му парадоксу в застосуванні поняття “вид”, що має назву “проблема масштабу” [2]: колонія може бути і малою сім’єю, і потужною популяцією.

Насамкінець повернімося до початку, до співвідношення градуалізму і пунктуалізму як двох основних модусів еволюції. Градуалістична лінія — це лінія розвитку популяції, яка неперервна у просторі й динамічна у часі (вид як череда поколінь). Сальтаційна лінія — це зовсім інша, біоценологічна лінія, в якій поява нового виду є ознакою змін угруповань, у тому числі регіональних (вид в угрупованні). Вид в популяційній іпостасі — неперервний, вид в угрупованні — це новий якісний стан його популяції, і його поява по суті є біоценологічною мутацією. Власне ампліфікація цієї мутації і веде до формування нового виду, тобто до формування стабілізованого у новому просторі і часі стану нової популяції материнського виду.

Отже, існують два різні прояви виду, і цей дуалізм (популяційна неперервність і ценологічна дискретність), очевидно, є особливістю всього живого. Протистояння концепцій перервної неперервності (punctuated equilibrium) та еволюційного градуалізму є прямим наслідком змішування в одному понятті “вид” двох різних уявлень: (1) про вид як неперервну у часі популяцію і (2) вид як елемент угруповання, тобто уявлень про популяційну природу виду та екосистемний спосіб його існування. Популяція як динамічна репродуктивна система стає видом лише в угрупованні [15].

Стабільне біотичне угруповання складене звичайно видами різних надвидів і родів [2]⁷, і саме походження видів — автохтони, колоністи, гібриди тощо — не має значення для угруповання. Принаймні, це значення на кілька порядків менше за їхню роль у підтриманні стабільності біосистеми та поділі (залученні) просторово-трофічних ресурсів. Адвентист з’являється в новому угрупованні як очевидно новий для цього угруповання вид, і з цього моменту він отримує шанси стати новим для біоти загалом, вийшовши із материнського “кола форм” і почавши самостійне життя.

Автор щиро вдячний акад. НАН України В. Топачевському і проф. І. Ємельянову за активну участь у постановці теми дослідження і зауваження щодо викладення матеріалу, П. Пучкову, О. Михалевичу, чл.-кор. НАН України Л. Францевичу, О. Станкевич, Е. Король, В. Несіну, В. Пескову та О. Корнюшину за цікаві коментарі щодо змісту статті.

1. *Mishler B. D., Donoghue M. J.* Species concepts: a case for pluralism // *Syst. Zool.* – 1982. – **31**, No 4. – P. 491–502.
2. *Загороднюк І. В.* Вид в біології як неперервна система // *Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення.* – Київ: Вирій, 2001. – С. 153–181.
3. *Воронцов Н. Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: Прогресс, 1999. – 640 с.
4. *White M. J. D.* Modes of speciation. – San Francisco: Freeman, 1978. – 455 p.
5. *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция / Под ред. В. Г. Гептнера. – Москва: Мир, 1974. – 460 с.
6. *Mooney H. A., Cleland E. E.* The evolutionary impact of invasive species // *Proc. NAS.* – 2001. – **98**, No 10 (May 8). – P. 5446–5451.
7. *Parker I. M., Simberloff D., Lonsdale W. M. et al.* Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biol. Invasions.* – 1999. – **1**. – P. 3–19.
8. *Топачевский В. А., Несин В. А., Топачевский И. В.* Биозональная микротериологическая схема неогена северной части Восточного Паратетиса // *Вестник зоологии.* – 1998. – **32**, № 1–2. – С. 76–87.
9. *Шварц Е. А., Белоновская Е. А., Второв И. П., Морозова О. В.* Интродуцированные виды и концепция биоценологических кризисов // *Успехи соврем. биологии.* – 1993. – **113**, № 4. – С. 387–399.

⁷ Вже з цього випливає, що ефективне видоутворення повинно статися за межами ареалу материнської популяції, і щоб повернутися у материнське угруповання, треба добре змінитися.

-
10. Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доп. НАН України. – 2002. – № 9. – С. 185–191.
 11. Расницын А. П. О Черной королеве, поступательности размножения и групповом отборе // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. – Владивосток: БПИ, 1988. – С. 47–53.
 12. MacArthur R. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. – 1955. – 36, No 3. – P. 533–536.
 13. Wayne R. K. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change // Evolution. – 1986. – 40, No 2. – P. 243–261.
 14. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – Москва: Мир, 1978. – Гл. 4: Генетика видообразования. – С. 167–193.
 15. Загороднюк И. В., Смелянов И. Г. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Сер. Біологія, Екологія. – 2003. – 2, № 10. – С. 22–28.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України, Київ

Надійшло до редакції 05.02.2003

Zagorodnyuk I. V. Invasion as a way to speciation. Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine, 2003, № 10: p. 187–194.

Summary. Undoubtedly, new species appear in the structure of local faunas unexpectedly (kryptogenically) rather than a result of the long-term historical development of some local species. Formation of the new species is the result of population invasion in the new area where it becomes a member of the new community. Invasion is considered as an ecosystem mutation since the time when population-colonizer starts to live as a new species. At a population level, anything essentially new does not happen during this time, whereas the new species is formed at a level of communities. Formation of a species new to a biota occurs not earlier of the intrusion of its initial population into the structure of community new to it. The success of a species in the new community and achievement of a stable condition by this species without participation of a parent population is a primary factor of achievement of the status of an independent species.

Key words: speciation, invasion, adventive biota, communities.

Загороднюк І. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доповіді Національної академії наук України. – 2003, № 10. – С. 187–194.

Резюме. Безсумнівно нові види з'являються у складі місцевих фаун раптово (криптогенно), а не в результаті довготривалого історичного розвитку місцевих видів. Формування нових видів є результатом вселення певної “ініціативної” популяції в новий ареал, де вона стає членом нового угруповання. Інвазія розглядається як екосистемна мутація, від якої популяція-колонізатор починає жити як новий вид. На рівні популяційному нічого принципово нового не відбувається, тоді як на рівні угруповань формується новий вид. Формування нового для біоти виду відбувається не раніше вселення його материнської популяції у склад нового для неї угруповання. Успіх виду в новому угрупованні і досягнення стабільного стану без участі материнської популяції є головним фактором досягнення статусу самостійного виду.

Ключові слова: видоутворення, інвазія, адвентивна біота, угруповання.