

О месте парthenогенетических позвоночных в эволюционном потоке и применимости к ним понятия «вид»

Ирина Б. Доценко

*Національний науково-природоописний музей НАН України (Київ)
e-mail: icoronella@gmail.com*

DOTSENKO, I. On the position of parthenogenetic vertebrates in the evolutionary flow and the applicability of species concept to them. — The review is devoted to the analysis of literature sources considering the concepts of "species" and its criteria, "speciation", "reticulate evolution" and "Darwinian evolution", "divergence", "hybridization", and "parthenogenesis". The evolutionary fate and place of parthenogenetic organisms (in particular, among vertebrates) in the general evolutionary flow are considered. The reasons for the predominance of bisexual reproduction despite the obvious energetic and quantitative benefits of parthenogenesis are analysed. The applicability of the term "species" to parthenogenetic organisms is considered, considering their discrepancy with the main (genetic and reproductive) species criteria according to most concepts.

«Не стану я обговорювати тут різні визначення, які пропонуються для терміна «Вид». Ні одне з них не задовольнило всіх натуралістів; і, однак, кожен натураліст смутно розуміє, що він розуміє, говорячи про вид.» (Дарвін 1987)

Введение

Вид — пожалуй, единственный таксон, отражающий определённую биологическую реальность, среди таксонов различного уровня, из которых составлены иерархические системы, являющиеся, по сути, нашими умозрительными построениями, или так называемыми «спекуляциями». По этому поводу один из столпов теории эволюции (СТЭ) Дж. Симпсон пишет:

«Абсолютные определения высших таксонов невозможны. Одна из уникальных особенностей вида состоит в том, что он может быть определён без ссылки на какую-либо иную категорию. Определения же высших категорий могут быть даны только относительно таковых других категорий, указывая относительное положение рангов в иерархии и теоретико-множественные отношения таксонов. Так, семейство не может быть определено как таковое, но лишь в его отношениях с категориями следующего более высокого (обычно надсемейство, подотряд или отряд) или более низкого [...] рангов» (Симпсон 2006).

Виды же можно более или менее чётко определить в их границах и, по существующим ныне представлениям, живое на Земле существует как совокупности видов.

В контексте темы, посвященной проблеме определения понятия «вид», парадоксально выглядит разнообразие самых различных групп организмов (с некоторыми оговорками признаваемых видами в современной таксономии), с одной стороны, являющихся результатом межвидового скрещивания, которым, с другой стороны, свойственно размножение без скрещивания и обмена генетическим материалом внутри своих «видовых» границ. Речь идёт о партеногенетических «видах».

Парадокс в том, что в большинстве определений «свободное скрещивание» и обмен генетическим материалом являются основными критериями, определяющими границы вида и обособленность от других видов, с которыми скрещивание с получением фертильных гибридов признаётся невозможным. С другой стороны, в современном естествознании понятие «Вид» является неотделимым от понятия о процессе видообразования, поскольку всякий вид признаётся развивающейся системой в общем потоке эволюционного процесса. Естественно, эволюция партеногенетических видов в отсутствие свободного скрещивания происходит существенно иным образом, чем у раздельнополых скрещивающихся организмов.

Одновременно возникает целый ряд таксономических проблем и вопросов. Согласно постулатам СТЭ, видом считается совокупность особей, имеющих общую генеалогию и скрещивающихся между собой; виды образуются исключительно путем разделения прежде однородных скрещивающихся совокупностей; статус вида может быть присвоен только монофилетической группе (Hennig 1965).

При таком подходе все иные случаи, в т.ч. партеногенетические организмы, выпадают из рассмотрения. Таким образом, встаёт вопрос — если это не виды, то что это — хотя бы в таксономическом смысле?

Здесь рассматривается вопрос о применимости к партеногенетическим животным понятия «вид» в понимании СТЭ и возможном расширении определения этого понятия с учётом результатов развития «неортодоксальных» эволюционных теорий и, в частности, сетчатого видообразования. Ещё один существенный аспект партеногенеза — его связь с полиплоидией и с существованием естественных клонов. Изучение клонов и полиплоидов — одно из важных практических направлений современной прикладной генетики.

Краткий обзор концепций вида и видообразования

Подробный обзор эволюции самого понятия «вид» от античности до современности содержится в презентации И. Я. Павлинова¹. Но, иллюстрируя проблематику применимости понятия «вид» к партеногенетическим организмам, следует рассмотреть хотя бы несколько определений наиболее авторитетных авторов, «столпов» современного эволюционизма, представляющих основные концепции вида и видообразования.

¹ Павлинов И. Я. Представления о виде в биологии (презентация). <https://bit.ly/3v9ceKc>

Взгляд Ч. Дарвина на понятие «вид» приведен в качестве эпиграфа к этой работе. Оно весьма уклончиво, и Э. Майр (1968) по этому поводу заметил, что Дарвин «...уничтожил вид как конкретную естественную единицу».

Творцы «биологической концепции вида» — Т. Добржанский и Э. Майр. Добржанский признавал, что существует не один, а несколько способов видообразования. Однако он недвусмысленно заявлял:

«У видов с половым размножением есть виды, у видов с бесполом размножением видов нет». «Вид, прежде всего, является сложной генетической системой, а его целостность обеспечивается за счет защиты этой системы от проникновения генов другого вида в результате возникновения и развития изолирующих механизмов» (Dobzhansky 1951, 1972).

Согласно Э. Майру (1970), «Вид — это группа скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких популяций».

По Хеннигу, основателю кладизма, «видом считается совокупность особей, имеющих общую генеалогию и скрещивающихся между собой; виды образуются исключительно путем разделения прежде однородных скрещивающихся совокупностей; статус вида может быть присвоен только монофилетической группе, т. е. такой, виды которой более родственны между собой, чем с любым другим видом» (Hennig 1965; цит. по: Городницкий 2002).

Дж. Г. Симпсон, выдвинул представление об эволюционном виде, особи которого составляют поток «с единой эволюционной ролью и эволюционными тенденциями». В рецензии на его книгу (Кирейчук 2006) указано:

«такое понимание позволяет применять это понятие и к агамным организмам, а скрещивание трактуется не как атрибут вида, а как свойство, позволяющее сохранять единство роли.» (Кирейчук 2006).

Во второй половине XX в. появилось множество концепций «вида» и «видообразования». Они подробно проанализированы в работах Л. Боркина и др. (Borkin *et al.* 2004). Наибольший потенциал для поиска убедительного критерия видовой обособленности дали генетические исследования.

«Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (видами) М. Ней предложил два показателя:[...] генетическое сходство (genetic identity, I) отражает долю структурных генов, идентичных в сравниваемых популяциях, [...] и генетическое расстояние (genetic distance, D), которое вычисляется через натуральный логарифм генетического сходства. [...] Неизбежно возник вопрос [...]: можно ли предложить критерий («шаблон»), на практике отличающий подвид от вида? Действительно, анализ [...] показал, что в 98 % случаев внутривидовые значения D меньше 0,10, а межвидовые — большие 0,15 [...] Соблазн установления критического порога в 15 % генетических различий (Avice, 1975), по достижению которого сравниваемые популяции якобы следует относить к разным видам, вызвал серьезную критику.» (Боркин & Литвинчук 2010).

Те же исследователи указывают на значительные отличия в результатах для разных групп животных (амфибий):

«минимальное генетическое расстояние между видами амфибий заметно различается в разных группах, варьируя от 0,02 до 0,65. Таким образом, минимальные

межвидовые значения D среди амфибий в разных родах могут различаться в 30 раз...» (Боркин & Литвинчук 2010).

Кроме того, авторы указывают, что уровни этих значений связаны с кладогенезом, а это иной путь эволюции, чем рассматриваемый здесь.

Таким образом, из приведённых работ можно заключить, что, хотя современная наука не достигла определённости в понимании категории «биологический вид», исторически эволюционные концепции не могли обойтись без включения в определения «вида» критериев свободного скрещивания внутри вида и репродуктивной изоляции, определяющих его границы. В дальнейшем исследователи отказываются от абсолютизации этих двух критериев, чем допускают существование в ранге видов агамных и гибридных форм (Симпсон 2006). На этой основе сформулирована концепция эволюционного вида (Wiley & Mayden 1985), суть которой в следующем: вид состоит из организмов и сохраняет свою индивидуальность в пространстве и времени, имеет собственную эволюционную судьбу и тенденции исторического развития.

Дарвиновская дивергенция и сетчатое видообразование

Согласно теории эволюции по Дарвину, видообразование происходит путем дивергенции, как об этом свидетельствует приведенная в его «Происхождении видов...» схема (Дарвин 1987). Это понимание видообразования «по Дарвину» надолго стало определяющим — своеобразной «библией» в эволюционных концепциях видообразования.

С открытием природных клонов, партеногенетических организмов и межвидовых гибридов, способных к воспроизводству в ряду поколений, возникают «неортодоксальные» теории видообразования. К ним относится теория «сетчатой эволюции», которая «...предполагает образование новых таксонов путём комбинирования уже существующих» (Боркин 2010).

Поскольку многие партеногенетические виды произошли путём гибридизации близких видов, т. е. путём, противоположным Дарвиновой дивергенции, то картинка происхождения приобретает не образ ветвящегося дерева, а скорее сети, отсюда и название — «сетчатое видообразование».

*«Полный цикл сетчатого видообразования включает несколько этапов: 1) межвидовая гибридизация диплоидных бисексуальных видов и возникновение новых клональных (гиногенетических у рыб и амфибий или партеногенетических у рептилий) или полуклональных (гибридогенетических у рыб и амфибий) видов; 2) возвратная гибридизация клональных или полуклональных видов с одним из исходных или с третьим диплоидным бисексуальным видом, в результате чего возникают триплоидные клональные виды; 3) гибридизация триплоидных клональных видов с одним из исходных бисексуальных видов и образование тетраплоидных клональных и/или, что более важно, восстановление бисексуальности и возникновение тетраплоидных бисексуальных видов. Впервые полный цикл сетчатого видообразования удалось проследить благодаря открытию и изучению диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса рыб щитовок р. *Cobitis*» (Васильев & Васильева 1982). «Этот способ видообразования можно охарактеризовать следующим образом: от диплоидных бисексуальных видов с помощью гибридизации,*

однополого размножения (или клонального наследования) и полиплоидии — к тетраплоидным бисексуальным видам» (Васильева & Васильев 2011).

Среди рыб и амфибий найдено немалое число бисексуальных видов, имеющих полиплоидное происхождение, нередки случаи полиплоидии и партеногенеза и среди рептилий.

Партеногенез и его виды

Партеногенез — размножение без оплодотворения. При этом женские половые клетки без оплодотворения развиваются во взрослый организм. Такое размножение не сопровождается слиянием мужских и женских гамет, однако партеногенез тем не менее является именно половым размножением, так как организмы потомков развиваются из половых клеток, формирующихся в гонадах (многие авторы, тем не менее, употребляют термин «бесполое размножение», «бесполое виды»).

Из множества различных форм и проявлений партеногенеза и различных классификаций партеногенетического размножения здесь рассматриваются те, которые встречаются у позвоночных. Различают мейотический и амеиотический партеногенез в зависимости от того, происходит ли при формировании яйцеклетки второе деление мейоза, т.е. редукция хромосом вдвое, или нет. Соответственно тому, сохраняется ли при этом свойственное виду число хромосом вследствие выпадения мейоза или это число восстанавливается после редукции слиянием ядра яйцеклетки с ядром направительного тельца или иначе — различают зиготический и аутомикотический партеногенез.

*«При обычном способе полового размножения после двух делений клетки в процессе мейоза образуются четыре гаплоидные гаметы, каждая из которых, соединяясь с гаметой особи противоположного пола, участвует в создании диплоидной зиготы. При партеногенезе известно два основных механизма формирования генома потомства (рис. 1). Одна форма однополого размножения — аутомиксис — также предполагает мейоз, однако образовавшиеся гаметы попарно соединяются друг с другом. При этом зигота может получить либо копии обеих материнских хромосом (центральное слияние), либо две копии одной из них (терминальное слияние). Вторая форма — эндомитоз — с мейозом не связана. Происходит так называемое премейотическое удвоение хромосом с последующим делением клетки. Каждая дочерняя клетка получает точную копию генома матери (аналогично происходит и клонирование). Именно такой механизм лежит в основе партеногенеза у однополых ящериц р. *Darevskia* и является разновидностью клонального размножения. У двуполых видов, у которых партеногенез отмечается лишь в отдельных случаях (например, вараны), он, очевидно, определяется аутомиксисом» (Семёнов 2007).*

Различают партеногенез облигатный — единственный для данной группы особей способ размножения, а также факультативный — редкий или исключительный (запасной) способ размножения у в норме двуполых форм, и циклический (закономерно чередуется с другими способами размножения). Также различают естественный — нормальный для некоторых организмов способ размножения в природе, и искусственный — вызывается действием раз-

ных веществ на неоплодотворенную яйцеклетку в эксперименте. По полноте протекания партеногенеза выделяют зачаточный — неоплодотворённые яйцеклетки начинают развитие, но оно прекращается на ранних стадиях (редко продолжается до конечных стадий — случайный) и полный — развитие во взрослую особь. Наконец, по полу потомства: аррентокия — из неоплодотворённых яиц развиваются только самцы (например, партеногенетические линии индеек); телитокия — развиваются исключительно самки (самый обычный вариант); дейтеротокия — особи обоего пола. Различают также генеративный, или гаплоидный, и соматический партеногенез. Вероятно, полиплоидные раздельнополые виды животных произошли путём партеногенеза, совмещенного с отдалённой гибридизацией.

Соревнование двух типов размножения

Учитывая, что партеногенетическое размножение намного эффективнее, т.к. потомство приносит каждая особь популяции, а не пара особей, становится понятно, что половое размножение в сравнении с ним энергетически затратно и не выгодно. Отсюда возникает вопрос, называемый «*королевой эволюционных проблем*» (формулировка Г. Белла): почему большинство организмов пошли по пути полового размножения?

«... зачем вообще существует в природе половое размножение, если размножение бесполом способом, как минимум, в два раза выгодней» (Рухленко 2010).

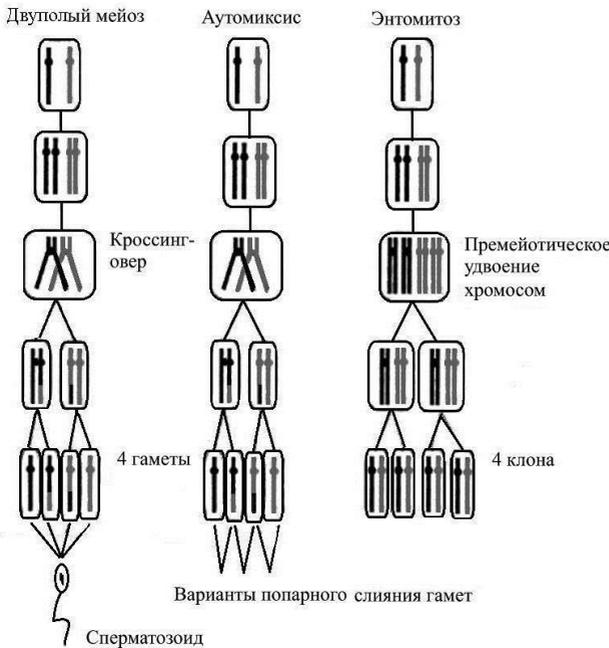


Рис. 1. Механизмы полового размножения и партеногенеза (по: Семёнов 2007).

Детально этот вопрос рассмотрел К. Ю. Попадьян (2005):

«Вейсман предположил, что если половое размножение существует, то у образованной в результате оплодотворения ядерной субстанции должно быть какое-то преимущество, а именно — изменчивое потомство, поставяющее материл для естественного отбора. Намного позднее Мэйнард-Смит (Maynard-Smith, 1971), формализовал парадокс полового размножения, рассмотрев стационарную анизогамную половую популяцию с соотношением полов 1:1 и предположив появление в ней мутации, приводящей к партеногенезу. Самки с такой мутацией производят себе подобных партеногенетических самок, тогда как самки двуполых видов половину энергии вкладывают в самцов [...]. Поскольку партеногенетическая линия увеличивает численность вдвое за каждое поколение, она должна вытеснить родительскую половую популяцию. Т. е., при прочих равных, однополое размножение обладает двукратным преимуществом по сравнению с двуполым, и именно его мы ожидаем увидеть в качестве доминирующей или даже единственной формы размножения. Однако, на самом деле для подавляющего большинства эукариот характерно двуполое размножение (облигатное или факультативное). Именно в этом несоответствии теоретических и фактических данных заключается парадоксальность ситуации. [...]

Четыре лидирующие гипотезы поддержания полового размножения, две из которых действуют на коротких временных отрезках (гипотеза Мэннинга и мутационная детерминистическая), а две — на больших (экологическая гипотеза Чёрной Королевы и мутационная гипотеза — храповик Мёллера):

1. Мутационная детерминистическая гипотеза. В бесполой популяции действует правило Мёллера (Muller, 1950): одна мутация — одна генетическая смерть. В половой же популяции, в результате рекомбинации аллелей элиминированная особь может иметь несколько вредных мутаций. Таким образом, хотя количество новых вредных мутаций как в бесполой, так и половой популяциях предполагается одинаковым, для удаления их из генофонда половой популяции необходимо элиминировать значительно меньше особей, нежели в случае бесполой (Kimura & Maruyama, 1966). То есть смертность потомков в половых популяциях будет ниже, чем в бесполой, что может компенсировать начальный проигрыш половых организмов в скорости размножения. В этом заключается мутационная детерминистическая гипотеза (Kondrashov, 1988). [...]

2. Гипотеза Мэннинга (Manning, 1984). Анизогамия, увеличивающая вдвое цену полового размножения, также ответственна за существование полового отбора — мощной эволюционной силы, отсутствующей в бесполой популяциях. Конкуренция за спаривание, как правило, касается самцов по причине незначительного вклада их энергии в потомство. В результате пониженного успеха спаривания плохих (с большим количеством мутаций) самцов (Zahavi, 1975) из генофонда популяции удаляются вредные мутации, и средняя приспособленность возрастает.

3. Гипотеза Чёрной Королевы. Ван Вален (Van Valen, 1973) предположил, что каждое эволюционное приобретение любого вида может расцениваться как ухудшение условий существования других видов. Поэтому необходимо эволюционировать как можно быстрее просто для того, чтобы выжить. Таким образом, скорость эволюции должна иметь решающее значение в процессе вымирания видов. Поскольку половые виды способны к более быстрой эволюции [...], именно это свойство может обеспечивать половым популяциям эволюционное преимущество. Необходимость в высокой скорости эволюции диктуется быстро изме-

няющимися факторами среды, в первую очередь биотическими. Гамильтон (Hamilton, 1980) предположил, что наиболее важным биотическим фактором может оказаться пресс паразитов с коротким жизненным циклом: быстро эволюционирующие паразиты вынуждают своих хозяев “убегать” от них, накапливая изменения, делающие их невосприимчивыми к данному типу паразитов. Беспольные виды, из-за неспособности к быстрой эволюции, подвержены более сильному воздействию паразитов, что и уменьшает их первоначальное преимущество в скорости размножения. [...]

4. Храповик Мёллера (Muller, 1964) основывается на том, что любая новая слабо-вредная мутация в партеногенетически передающемся генотипе может быть удалена из популяции только за счёт гибели несущих её особей. Соответственно, число мутаций в партеногенетическом генотипе может либо оставаться постоянным, либо увеличиваться. Следовательно, случайная элиминация “наилучших” генотипов (с минимальным числом вредных мутаций) в партеногенетической популяции необратима. Со временем происходит постепенное увеличение числа вредных мутаций, приводящее к вымиранию партеногенетических видов. Основа храповика — случайная элиминация “наилучших” генотипов (в результате вымирания родителей, отсутствия у них потомства или появления в них новой вредной мутации) — противоположна механизму естественного отбора, элиминирующего наихудшие генотипы. Поэтому храповик может работать только при условии, когда судьба мутантного аллеля определяется генетическим дрейфом, а не отбором. [...] Приняв, что партеногенетическая линия не способна существовать бесконечно долго из-за работы храповика Мёллера, можно решить проблему полового размножения лишь с позиции группового отбора: двуполое размножение есть признак, который выгоден группе (половой популяции), позволяя ей существовать бесконечно долго, но не каждому конкретному организму. Так, любая самка в половой популяции в случае перехода к партеногенезу сразу же получает преимущество в скорости размножения, но её линия обречена в будущем (возможно, достаточно отдалённом) на вымирание в результате накопления вредных мутаций.». И далее: «Для однополых организмов, на которые приходится 1 % от общего числа видов эукариот, характерна короткая эволюционная история и отсутствие дочерних бесполок таксонов (Maynard Smith, 1978). Поэтому переход от полового размножения к бесполому ранее считался эволюционным тупиком.» (Попадьин 2005).

Однако некоторые авторы выступают против такого заключения.

Например, «положению об эволюционном тупике облигатного партеногенеза противоречит факт полного отсутствия самцов у некоторых бделлоидных коловраток, которые, видимо, и эволюционировали исключительно при партеногенетическом размножении. [...] На видах с перемежающимся партеногенетическим и половым размножением у коловраток, трематод, тлей и перепончатокрылых [...] можно видеть, что именно в конкурентной борьбе возникают «удачные» клоны, дающие затем массу половых особей, носителей «удачных» генов, обеспечивающих успех. Таким образом, популяция следующего года сразу же насыщается полезными аллелями. [...] При этом в жизненном цикле продвинутыми фазами оказываются не депрессивные половые стадии (особенно самцы), а партеногенетические особи клона» (Хлебович 2008).

«Важными встречными аргументами, указывающими на несопоставимость темпов мутирования однополых и двуполых организмов и на не столь существен-

ную роль работы храповика Мёллера, стали исследования, выяснившие следующее. [...] Повышенная мутагенность самцов (*male-driven evolution*) хорошо доказана для птиц, грызунов и приматов [...] Обнаружена положительная корреляция между частотой рекомбинации определённого участка ДНК и полиморфизмом нуклеотидов на нём при сравнении геномов человека и мыши (Leurcher, Hurst, 2002). Там, где выше частота рекомбинации, чаще появляются новые точечные мутации. Причина мутагенности рекомбинации может заключаться в неточной репарации двуцепочечных разрывов ДНК, которые иницируют процесс рекомбинации. [...] Инактивация вредных, вертикально распространяющихся мобильных элементов в партеногенетических линиях. Саморегуляция: преимущество получают те транспозоны, которые инактивируются и не вызывают падения приспособленности хозяина. Таким образом, у однополых организмов количество транспозонов должно стремиться к нулю. Все три рассмотренные выше причины должны приводить к значительному снижению темпа мутирования однополых линий (в 10–30 раз). Следовательно, и накопление вредных мутаций происходит медленнее и не приводит к прогнозируемым катастрофическим для однополых популяций результатам» (Попадьин 2005).

Ряд убедительных аргументов в пользу преимуществ в размножении однополых популяций приводит И. А. Рухленко (2010):

«Бесполое размножение имеет еще и другие, не столь значительные, но тоже заметные достоинства, делающие его выгодным даже более чем в два раза: 1. Отсутствует рекомбинация — следовательно, уже отобранные (предполагаемым естественным отбором) полезные сочетания генов не разбиваются рекомбинацией в следующих поколениях (т.е. знаменитый «кошмар Дженкина» для бесполой организмов не актуален); 2. Половым клеткам не надо тратить энергию и время на поддержание процессов мейоза, сингамии и кариогамии. 3. Нет необходимости в «перекрестном оплодотворении», а значит, вообще нет проблемы поиска полового партнера. 4. Отсутствует риск травмы при копуляции. 5. Отсутствует риск заразиться паразитами во время копуляции. 6. Не нужно участвовать в конкурентной борьбе за половых партнеров, т.е. тратить время и ресурсы на «любовные игры»». «Компьютерное моделирование показывает, что если в какой-то половой популяции появятся мутантные особи, размножающиеся бесполом способом, то за счет двойного преимущества в размножении (при прочих равных) доля бесполой особи составит в популяции 95 % уже к 15 поколению. А примерно к 25 поколению половые особи должны быть вытеснены...». «Экспериментальная проверка гипотезы «храповика Меллера» [...] показала, что полученная величина снижения приспособленности в этом случае составила всего 7–10 %. Становится ясно, что гипотеза «храповика Меллера» не выдержала экспериментальной проверки ...» (Рухленко 2010).

Обсуждая причины, по которым половое размножение получило преимущество, И. А. Рухленко указывает:

«... постулат Дарвина о стремлении организмов к безудержному размножению имеет огромное число исключений — хорошо известно, что очень многие популяции имеют механизмы самоограничения своей численности». По его мнению «можно предположить, что половое размножение... является одним из вариантов адаптации организмов к эффективному самоограничению собственной численности». (Рухленко 2010).

Партеногенез у позвоночных

Партеногенез весьма распространен среди растений. У животных это явление изучено менее, и, хотя известно у беспозвоночных давно, для позвоночных долгое время считалось невозможным. Однако в 30-х годах стали известны популяции американских рыб *Poecilia formosa*, состоящие из одних самок (Hubbs & Hubbs 1932), позже у них обнаружен гиногенез при участии самцов других видов. Подобные популяции обнаружены и у карася *Carassius auratus gibelio* (Берг 1947; Головинская *et al.* 1947); гиногенез описан у саламандр (Uzzell 1964; Macgregor & Uzzell 1964). Среди амфибий насчитывается более 15 гибридных видов, но у большинства из них гибридизация приводит чаще к полиплоидии. К триплоидам относится и гибридный *Pelophylax kl. esculentus* — результат скрещивания *Pelophylax ridibundus* с *P. esculentus*, который имеет статус не вида, а «клетона» (Dubois & Günther 1982).

Тем не менее, партеногенез у позвоночных более 30 лет рассматривался как редкий и не заслуживающий внимания тупик, встречающийся лишь на низших ступенях организации у организмов с наружным оплодотворением.

Революционным стало обнаружение партеногенеза у рептилий, в том числе у скальных ящериц (Даревский 1958; Даревский & Куликова 1961) и кнутохвостых ящериц *Cnemidophorus lemniscatus* (Teiidae) (Pennock 1965). К настоящему времени партеногенетические популяции обнаружены у многих родов ящериц: тейид, лацертид, гекконов, хамелеонов, шипохвостов, игуан. Такие популяции состоят исключительно из самок (тип размножения — эндомитоз). У рептилий выявлены и другие варианты партеногенеза:

«У варановых [...] отмечены случаи факультативного партеногенеза при содержании в неволе самок, не имевших контактов с самцами [...] У варанов во время аутомиктического партеногенеза мейоз протекает нормальным образом, что приводит к гаплоидной яйцеклетке, способной к оплодотворению. Диплоидная зигота образуется путём слияния с полярным телом, которое образуется в процессе мейоза (рис. 1). Таким образом, аутомиксис является своего рода самооплодотворением, и вполне возможно, отсутствие самца может вызвать этот феномен (Lenk *et al.*, 2005). [...] В течение последних десятилетий эта форма факультативного партеногенеза обнаружена у нескольких групп позвоночных (вараны, подвязочные змеи, гремучие змеи, индюки, акулы). [...] Наиболее важным преимуществом аутомиктического партеногенеза может быть способность колонизировать новые острова, достигаемые самками. В случае варанов такая самка могла бы создать самца. [...] После этого нормальное половое размножение может увеличить численность популяции» (форум «Serpentes»).

Ряд исследований показал связь между партеногенезом и появлением полиплоидов у рептилий. Из Австралии описаны три диплоидных бисексуальных цитотипа и три триплоидных партеногенетических клона гекконовых ящериц, *Heteronotia binoei*, существующих в дикой природе, там же обнаружены тетраплоидные гибридные самки, произошедшие от скрещивания самок-триплоидов с самцом бисексуального цитотипа (Moritz 1984).

Таким образом, игнорировать несомненную весомость партеногенетических организмов и их роли в «едином эволюционном потоке» (по Симпсону)

стало уже невозможно. Например, Дж. Богарт (Bogart 1980), анализируя возрастающее число известных полиплоидных видов амфибий и рептилий, отмечает, что партеногенез и полиплоидия могут играть значительную роль в популяционной генетике и видообразовании.

«Среди птиц также отмечены случаи партеногенеза, но лишь в неволе и в условиях эксперимента. В 1952 г. обнаружено, что некоторый уровень развития (мембраны, кровь, эмбрионы) произошел у 17 % неоплодотворенных яиц индейки, хотя крупные эмбрионы развивались только у 0,2 % яиц (Olsen & Marsden 1953). Была начата программа увеличения случаев партеногенеза у индейки. К 1962 году [...] из 2519 инкубированных яиц вылупились только 94 птенца, и только 25 % из них выжили. Все цыплята были самцами. Некоторые даже могли производить жизнеспособную сперму» (форум Serpentes со ссылкой на: «Weishmann 2012»).

У домашних кур, индеек и голубей описаны случаи вылупления жизнеспособных особей, зачатых партеногенетически, а у зебровых амадин известны случаи зачаточного партеногенеза². Однополых форм млекопитающих не обнаружено (Surani *et al.* 1984; Reik *et al.* 1990). Причины гибели партеногенетических эмбрионов млекопитающих оставались загадкой — вплоть до открытия феномена геномного импринтинга. Было установлено, что в результате дифференциальной экспрессии аллелей импринтированных (метилированных) локусов родительские геномы являются функционально неэквивалентными. Поэтому для нормального развития млекопитающих необходимо наличие материнского и отцовского геномов, а партеногенез и андрогенез невозможны (Конюхов & Платонов 2001).

Заключение

Возвращаясь к применимости понятия «вид» к партеногенетическим организмам, при рассмотрении эволюционной судьбы и «эволюционной роли» (по выражению Дж. Г. Симпсона) их совокупностей нам, видимо, с наибольшими основаниями следует придерживаться именно концепции «эволюционного вида». Но при решении практических вопросов таксономической принадлежности и таксономического статуса таких групп особей придется, видимо, исходить из типологической концепции вида, наиболее применимой при работе с коллекционными образцами, и в этом смысле за ними придется сохранить статус видов. Для указания их особого положения и особой филогенетической судьбы, возможно, стоило бы закрепить за ними дополнительное обозначение, например, «партеновид», дабы разрешить противоречие, состоящее в разнокачественности видов, имеющих дивергентное происхождение и производных «сетчатого видообразования».

Эпилог

Биологические системы обладают таким уровнем сложности, что к ним едва ли можно применить подход, выражающийся мыслью И. Канта «*В каждой естественной науке заключено столько истины, сколько в ней есть ма-*

² Веб-сайт *Pro Science*: Кому нужен партеногенез? (А. Брутер), 2015. <https://bit.ly/3oGRJCe>

тематики» из-за того, что всякая математическая модель страдает неполнотой по отношению к биологическим объектам вследствие невозможности учесть все разнообразные факторы влияния. Для таких систем применим принцип холизма — целое всегда больше суммы его частей.

Поэтому дискуссии, касающиеся базовых понятий, едва ли найдут решение. При анализе способов воспроизводства живых организмов, включая различные формы партеногенеза, обнаруживается невероятная гибкость жизненных форм в решении задач продолжения существования своих видов. Полнее всего это выражено в словах Мефистофеля³:

«Суха теория, мой друг, но зеленеет жизни древо».

Література

- Берг, Л. С. 1947. Об "однополем" размножении у карасей. *Вестник ЛГУ*, **7**: 55–59.
- Боркин, Л. Я. 2010. *Сетчатое видообразование: эволюция не по Дарвину?* Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 1–67. <https://bit.ly/3oDITGa>
- Боркин, Л. Я., С. Н. Литвинчук. 2010. Вид и видообразование: молекулярно-генетическая оценка (генеетические расстояния). В кн.: Колчинский, Э. И. (ред.). *Чарльз Дарвин и современная биология*. Нестор-История, Санкт-Петербург, 236–250.
- Васильев, В. П., Е. Д. Васильева. 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб. *Доклады Академии наук СССР*, **266** (1): 250–252.
- Васильева, Е. Д., В. П. Васильев. 2011. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция рыб. *Проблемы популяционной и общей генетики*. Конф. памяти Ю. А. Алтухова, 57–58.
- Головинская, К. А., Д. Д. Ромашов. 1947. Исследование по гиногенезу у серебряного карася. *Труды Всесоюзного НИИ пруд. рыбн. хоз-ва*, **4**: 73–113.
- Городницкий, Д. Л. 2002. *Две теории биологической эволюции*. Научная книга, Саратов, 1–160.
- Дарвин, Ч. 1987. *Происхождение видов путем естественного отбора*. Просвещение, Москва, 1–383.
- Даревский, И. С. 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*), распространенных в Армении. *Доклады АН СССР*, **122** (4): 730–732.
- Кирейчук, Г. С. 2006. Дж. Г. Симпсон: "Принципы таксономии животных" — публикация перевода замечательной книги по таксономии (Предисловие). В кн.: Симпсон, Дж. Г. *Принципы таксономии животных*. КМК, Москва, 1–293.
- Конюхов, Б. В., Е. С. Платонов. 2001. Геномный импринтинг у млекопитающих. *Генетика*, **37**: 5–17.
- Майр, Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Мир, Москва, 1–598.
- Майр, Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Мир, Москва, 1–460.
- Мэйнард-Смит Дж., 1981. *Эволюция полового размножения*. Мир, Москва, 1–271.
- Попадьин, К. Ю. 2005. *Эволюция бесполовых линий: эколого-генетические механизмы происхождения и поддержания*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1–28.
- Рухленко, И. А. 2010. «Королева эволюционных проблем» — краткий анализ отдельных экспериментальных результатов. *Вестник Волжского университета. Серия Экология*, **10**: 58–67.
- Семёнов, Д. С. 2007. Партеногенез у пресмыкающихся. *Биология*, **4**. <https://bit.ly/3hQecLL>
- Симпсон, Дж. Г. 2006. *Принципы таксономии животных*. КМК. Москва, 1–293.
- Хлебович, В. В. 2008. Предисловие к кн. Гребельный, 2008. Клонирование в природе. *Роль останки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры*. Санкт-Петербург, 5–7.
- Vogart, J. 1980. Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles. In: Lewis, W.H. (ed.). *Polyploidy: Biological relevance*. Plenum Press, New York and London, 341–378.

³ И. В. Гете, «Фауст». Перевод Б. Пастернака.

- Borkin, L. J., S. N. Litvinchuk, Yu. M. Rosanov, D. V. Skorinov. 2004. On cryptic species (an example of amphibians). *Entomological Review*, **84**, Suppl. 1: 75–98.
- Darevsky, I. S., V. N. Kulikova. 1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann). *Zool. Jb. Syst.*, **89**: 119–176.
- Dobzhansky, Th. 1951. *Genetics and Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, 1–264.
- Dobzhansky, Th. 1972. Species of *Drosophila*. *Science*, **177** (4050): 664–669.
- Dubois, A., R. Günther. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie & Biologie der Tiere*, **109**: 290–305.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Entomol.*, **10**: 97–116.
- Hubbs, C. L., L. C. Hubbs. 1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin. *Science*, **76**: 628–630.
- Macgregor, H. C., T. M. Uzzell. 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum*. *Science*, **143** (3): 1043–1045.
- Moritz, C. 1984. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae). 1. Chromosome banding studies. *Chromosoma*, **89**: 151–162.
- Pennock, L. A. 1965. Triploidy in parthenogenetic species of the teiid lizard, genus *Cnemidophorus*. *Science*, **149**: 539–540.
- Reik, W., S. K. Howlett, M. A. Surani. 1990. Imprinting by DNA methylation: From transgenes to endogenous gene sequences. *Development* Cambridge, England, Suppl., 99–106.
- Surani, M. A. S. C. Barton, M. L. Norris. 1984. Development of reconstituted mouse eggs suggests imprinting of the genome during gametogenesis. *Nature*, **308** (5959): 548–550.
- Uzzell, T. M. 1964. Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata). *Copeia*, **2**: 257–300.
- Wiley, E. O., R. Mayden. 1985. Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American fish fauna. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **72** (4): 596–635.

Резюме

ДОЦЕНКО, І. Б. Про місце партеногенетичних хребетних в еволюційному потоці та застосовність до них поняття «вид». — Огляд присвячено аналізу літературних джерел, що розглядають поняття «вид» і його критерії, «видоутворення», «сітчаста еволюція» і «еволюція за Дарвіном», «дивергенція», «гібридизація», «партеногенез». Розглянуто еволюційну долю і місце партеногенетичних організмів (зокрема, хребетних) в загальному еволюційному потоці. Аналізуються причини переважання двостатевого розмноження, незважаючи на очевидну енергетичну та кількісну перевагу партеногенезу. Розглянуто можливість застосування терміну «вид» до партеногенетичних організмів з урахуванням їх невідповідності основним (генетичним і репродуктивним) критеріям «виду» у більшості концепцій.