

Континуум видоутворення та видові відносини між популяціями: у пошуках компромісу між теорією та практикою систематики

Олександр Зіненко

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна (Харків)
e-mail: oleksandrzenko@gmail.com; orcid: 0000-0001-5228-9940

ZINENKO, O. The speciation continuum and species relations between populations: in search of agreement between the theory and practice of systematics. — From an evolutionary point of view, the achievement of species status by a group of populations is an ongoing process (except for rare cases of instantaneous speciation), during which isolated populations acquire traits and adaptations that minimize gene flow between them. However, depending on the group, the ways and timing of the gaining of reproductive isolation may be different. In such a complex group for systematics as small vipers (genus *Vipera*, subgenus *Pelias*), there are a number of problematic situations for species delimitation: the ability to form hybrids and hybrid populations between species, adaptive hybridization and hybrid speciation, and possible traces of reversed speciation, which indicate that complete and irreversible reproductive isolation may not be achieved at all. The effectiveness of reproductive isolation largely depends on external factors, mostly related to the range spatial structure, ecology of species in areas of sympatry, as well as climatic conditions and their changes, landscape dynamics, etc. The only species concept that allows to describe new species in the absence of reproductive isolation, recognizes the possibility of hybrid and reverse speciation — de Queiroz unified species concept — is practically unsuitable due to the need to consider as species a large number of isolated populations. Therefore, the solution is a conservative approach in practical taxonomy, which takes into account as a species criterion the ecological divergence of species, the possibility of their sympatric existence, which is usually achieved at 5% divergence of the mitochondrial cytochrome b gene. Stabilized hybrid populations occupying distinct ecological niche different from those of parental species also deserve recognition as species of hybrid origin. Not only species deserves to be protected, but also a distinguishable and diverged group of populations — Evolutionary Significant Unit (ESU) or subspecies in traditional taxonomy.

Вступ

Наріжний камінь великої кількості видових концепцій, в першу чергу біологічної концепції виду (Dobzhansky 1937; Mayr 1942; Orr 1996) — репродуктивна ізоляція, що вінчає процес видоутворення, робить дивергенцію популяцій незворотною. Її часто розглядають, як головний критерій видової самостійності попри факт, що видоутворення — поступовий і продовжений процес, який відбувається і зараз, а частина сучасних таксонів природно знаходиться у проміжному стані між внутрішньовидовою формою та окремим репродуктивно ізольованим видом; вже почала рух до самостійного існування, але частково ще не повністю ізольована від сестринського таксону.

Таким чином, завжди існує певна кількість близьких таксонів, що перебувають на стадії видоутворення, що відбувається, і наше рішення щодо їх видового статусу в рамках будь яких видових концепцій, що спираються на наявність репродуктивної ізоляції, завжди будуть сумнівними.

Ще більше ускладнюється питання про видову самостійність через потенційну здатність вже «впевнених» видів утворювати гібридів в штучному експерименті, в змінених умовах середовища тощо: механізми репродуктивної ізоляції часто є побічним продуктом дивергенції геномів (гени Добжанського-Батесона-Мюллера — Orr 1996), адаптації до контрастних умов та/або їх ефективність може бути зовнішньо обумовлена.

Рідкісна або штучна гібридизація між різними таксонами, сповільнений потік генів через гібридну зону ще не доводить того, що вони є одним видом. З іншого боку, таксони, що поширені алопатрично, не контактують, не утворюють гібридів, втім не обов'язково мають належати до різних видів. Якщо ж таксони не зустрічаються разом в природі, то вважається, що коректного способу визначити ступінь репродуктивної ізоляції, яка повністю реалізується лише в природних умовах, неможливо.

Гібридне видоутворення (Arnold 1997; Mallet 2007), хоча і загальновідоме і широко обговорюється, в зоології цікавить більше еволюційних біологів, ніж систематиків. Нечисленні види гібридного походження часто залишаються сумнівними, попри те, що ретельні дослідження доводять гібридну природу навіть частини популяції людини (Durand *et al.* 2011).

Нарешті найгірше, що може собі уявити таксономіст і, знов таки, тема досліджень скоріше еволюційних біологів — зворотне видоутворення, поглинання одного виду іншим. Докладно описані випадки зворотного видоутворення рідкісні, їх важко виявити і довести, і лише спостереження чисельних випадків захоплення мітохондріальної ДНК, яка не належить жодному з існуючих таксонів і існує на тлі ядерного геному іншого виду (цито-нуклеарне неспівпадіння — William *et al.* 2004; Godinho *et al.* 2008; Barbanera *et al.* 2009; примарні лінії мітохондріальної ДНК Zhang *et al.* 2019), знахідки геномних відбитків злиття видів виявлених завдяки появі мультилокусних та геномних досліджень (Kearns *et al.* 2018), всі разом дозволяють вважати, що це явище доволі широко поширене в природі.

Види та видові критерії: обсяг групи та погляди на її систематику

Гадюки роду *Vipera*, особливо представники клади дрібних Палеарктичних щиткоголових гадюк (підрод *Pelias*, або група звичайної гадюки у широкому сенсі) — вдалий приклад складної та цікавої групи, де види на стадії утворення, гібридизація та інтрогресія, стабілізовані гібридні популяції та сліди поглинутих видів є дарунком для дослідника еволюції та видоутворення, але кошмаром для систематика. Це поєднується з довготривалою історичною цікавістю вчених та любителів до гадюк, мінливою морфологією, яка може бути доволі легко формалізована у вигляді стандартного опису і дає можливість визначити відмінності навіть окремих популяцій, які, як правило,

добре ізольовані одна від одної. Наразі було описано близько двадцяти валідних видів, та десятки підвидів, існують сотні синонімів, які позначають різні кольорові форми, гібридів, регіональні популяції тощо (Freitas *et al.* 2020).

Однією з головних особливостей групи є превалююча алопатрія таксонів. Лише види з найбільшими значеннями дивергенції та екологічними відмінностями всередині групи є наразі симпатричними — це степові *Vipera renardi* (Christoph 1861) s. l. та лучні *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) s. l. гадюки, з одного боку, і гадюки комплексу *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), та степові гадюки та гадюки комплексу *Vipera kaznakovi* Nikolsky, 1909.

Їх співіснування можливо через різні уподобання або до відкритих, або лісових біотопів у степовій та звичайної гадюки відповідно, або гірських гумідних та гірських аридних біотопів у випадку кавказької та степової (у широкому сенсі) гадюк. Не зважаючи на те, що ці пари видів в межах регіону існують спільно, власне місць, де б вони жили справді разом і зустрічались в тих самих місцях перебування порівняно небагато.

Дивергенція за мітохондріальними генами та набуття ознак різних таксонів

Гадюки — малорухливі тварини з сильною географічною структурованістю ареалів. Групи популяцій, ізольовані географічно в кліматичних рефугіумах, зайнятих по мірі розселення або давніх частинах первинно суцільного ареалу, поступово накопичують екологічні та морфологічні відмінності, які стають помітними вже починаючи від значень генетичної відстані за цитохромом *b* на рівні 1–3 % (Freitas *et al.* 2020), але при цьому зберігають репродуктивну сумісність. Такі окремі філогенетичні лінії можуть гібридизувати, утворювати гібридні зони, гібридні популяції і навіть повністю змішуватися і на більших рівнях дивергенції.

Гарним прикладом такого градієнта є група звичайної гадюки.

Наразі майже еквівалентні за ступенем дивергенції філогенетичні лінії (2–3 % — Freitas *et al.* 2020) мають статус підвиду (*V. b. berus*, *V. b. bosniensis*), алопатричного виду (*V. barani*), виду або підвиду — *V. (b.) nikolskii*, або не мають визнання у якості таксону взагалі (італійська *V. berus*). Слід зазначити, що ступінь попарних екологічних і морфологічних відмінностей у цих філогенетичних ліній приблизно однакова, а гібридні зони задокументовані лише між *V. b. berus* та а) італійською гаплогрупою (Zangl *et al.* 2020; U. Joger, unpubl.) та б) гадюкою Нікольського (Zinenko 2004; Joger *et al.* 2012; Зіненко, неопубл. дані). Напевно немає інтрогресії з сестринськими гаплогрупами звичайної гадюки через географічну ізоляцію лише у *V. barani* з Туреччини.

Між добре дослідженими таксонами (наприклад, звичайною гадюкою та гадюкою Нікольського) є достатньо виразні відмінності за морфологічними ознаками (Milton & Zinenko 2005; Zinenko *et al.* 2010), екології (Zinenko 2006), репродукції (Зіненко *et al.* 2005), біохімії (Маленев *et al.* 2007) і т. і., але ступінь перемішування ознак цілком залежить від ландшафту у зоні контакту:

такі регіони, як Північ України на схід від Дніпра або Поволжя, наприклад, можуть бути заселені популяціями, які часто не можуть бути однозначно віднесені до жодного з підвидів (Zinenko 2004; Milto & Zinenko 2005; Бакиев *et al.* 2015), у той час як у географічних регіонах з більш виразними межами між ландшафтними зонами (Південні Карпати), кількість гібридних популяцій мінімальна і зона інтрогресії, вочевидь, вузька (Zinenko *et al.* 2010).

Симпатрія, гібридизація та гібридні види гадюк

Ступінь змішення таксонів і на більшому рівні дивергенції у гадюк залишається обумовленою зовнішніми чинниками — наявністю суміжних придатних для обох видів біотопів і утворенням зони парapatрії сестринських видів, ступенем порушеності природних екосистем, швидкістю змін у середовищі. Види, що знаходяться на рівні дивергенції, максимальної для групи (5–10 % за цитохромом b), теж утворюють гібридні популяції в природі, а у найбільш екстремальних випадках гібридизують види, що належать до різних підродів всередині роду *Vipera* (Saint Girons 1990; Venczel & Ghira 1994; Tarroso *et al.* 2004; Guiller *et al.* 2017).

Вже згадані степова та звичайна гадюка утворюють симпатричні популяції на прирічкових терасах в долинах великих річок — Дніпра, Волги, або в умовах континентального клімату Північної Азії, в Казахстані, коли степова зона та зона північних лісів сходяться разом. У двох випадках з районів, в яких були знайдені гібридні особини (Павлов *et al.* 2011; Зіненко, неопубл. дані), були описані самостійні таксони *V. r. bashkirovi* Garanin *et al.* 2004 та *Vipera altaica* Tuniyev, Nilson *et* Andrén 2010 (Garanin *et al.* 2004; Tuniyev *et al.* 2010). Так само, кавказькі гадюки та степові гадюки, що пов'язані з різними типами місць перебування — лісами та степом, контактують, але не гібридизують вздовж лінії лісів північного краю Кавказу (Tuniyev *et al.* 2009), але утворюють гібридні популяції лише в місцях перебування, порушених внаслідок зведення лісів в історичний час в Краснодарському краї (Zinenko *et al.* 2016) і були описані у якості самостійного виду *Vipera orlovi* Tuniyev and Ostrovskikh, 2001 (Tuniyev & Ostrovskikh 2001).

Такі гібридні популяції за рахунок змішування ознак, що є адаптивними для різних екологічних умов, отримують різноманіття фенотипів, яке утворює власний розширений простір можливих фенотипів, не зводимий до батьківських. Екологічні характеристики окремих з цих фенотипів можуть виходити за межі потенційних екологічних ніш батьківських видів і дозволяти засвоювати місця перебування, що за своїми умовами є несприятливими для батьківських видів (Mallet 2007; Joger & Zinenko, in press).

Гібридизація у такому випадку є еволюційним вікном можливостей, шляхом якої можливе засвоєння нових екологічних ніш та виникнення нового гібридного виду, що буде також екологічно ізольований від батьківських. Таким чином, постає питання валідності гібридних таксонів гадюк, таких як гадюка Башкірова, алтайська гадюка та гадюка Орлова. Визнання можливості такого сценарію видоутворення вимагає зміни підходів до опису різноманіт-

тя, зміни кодексу зоологічної номенклатури, природоохоронного законодавства, списків охоронюваних видів тощо.

Безсумнівно, процеси інтенсивного обміну генетичним матеріалом між спорідненими видами гадюк відбувалися і раніше. Гібридна природа сучасних видів, окрім вищезгаданих, ще не доказана, хоча сліди минулої гібридизації можна побачити на геномних даних у номінативного підвиду звичайної гадюки (Зіненко, неопубл. дані). Поглинуті в результаті гібридизації, зворотного видоутворення таксони можуть пояснити існування примарної мітохондріальної ДНК у північних популяцій кавказької гадюки, де на тлі повної відповідності ядерної ДНК, дивергенція власного гаплотипу мітохондріальної ДНК між північними і південними популяціями того самого виду досягає майже максимального для групи рівня в 10 % і не є спорідненою з жодним іншим сучасним видом (Zinenko *et al.* 2016; Freitas *et al.* 2020).

Висновки: між теорією видоутворення та практикою систематики

Таким чином, будь які сучасні види гадюк підроду *Pelias* є репродуктивно сумісними, здатними, принаймні за особливих умов середовища, до утворення гібридних зон різної протяжності та стабілізованих гібридних популяцій, можуть утворювати гібридні види або зливатися в результаті зворотного видоутворення. Єдиною видовою концепцією, яка дозволяє подібні перетворення, є *об'єднана видова концепція* (unified species concept — de Queiroz 2005), яка розглядає види, як еволюційні лінії предків-нащадків і визнає можливість існування і валідність недиференційованих видів, які щойно розділилися, видів, що зберігають репродуктивну сумісність, здатні створювати гібридні лінії (види) і т. і.

Згідно з цією концепцією, всі алопатричні популяції та підвиди гадюк є видами, і її практичне застосування збільшило б кількість таксонів у разі, призвело б таксономічному хаосу через необхідність опису десятків ізольованих популяцій починаючи з найнижчих рівнів диференціації, інфляції охоронюваних статусів. Попри теоретичну бездоганність такого підходу, практика таксономічного опису біорізноманіття натомість мотивована описом у якості таксонів диференційованих (екологічно, морфологічно і т. і.) і відмінних спільнот організмів, зведення яких у один таксон призвело б до значної втрати практично важливої інформації.

Тому у випадку дрібних гадюк доцільним є консенсусний суто практичний підхід, нещодавно сформульований колективом авторів (Freitas *et al.* 2020), який стабілізує таксономію і, зокрема, рекомендує:

- консервативний підхід до виділення видів починаючи від рівня 5 % за послідовністю цитохрому b, тобто рівня, коли види стають екологічно відмінними і можуть співіснувати симпатрично (але за виключенням популяцій-носіїв примарних гаплотипів),
- збереження категорії підвидів, що дозволяє зберігати інформацію про еволюційно значущу мінливість всередині виду.

До цього слід додати визнання категорії гібридного виду по відношенню до стабілізованих популяцій із значною пропорцією батьківських геномів та власною екологічною нішею, та орієнтація на охорону внутрішньовидових форм, таких, як стабілізовані гібридні популяції, що мають еволюційну перспективу, підвиди та унікальні ізольовані популяції (Еволюційно Значущі Одиниці — Evolutionary Significant Units, ESU — Ryder 1986).

Література

- Бакиев, А. Г., В. И. Гаранин, Д. Б. Гелашвили, Р. А. Горелов, И. В. Доронин [et al.]. 2015. *Гадюки (Reptilia: <...> Vipera) Волжского бассейна. Часть 1*. Кассандра, Тольятти, 1–234.
- Маленев, А. Л., А. Г. Бакиев, О. В. Зайцева, И. В. Шуршина, А. И. Зиненко. 2007. Протеолитическая активность яда обыкновенных гадюк из некоторых популяций России и Украины. *Известия Самарского научного центра РАН*, **9** (4): 1040–1044.
- Павлов, А. В., А. И. Зиненко, У. Йюгер, Н. Штумпель, И. В. Петрова [et al.]. 2011. Естественная гибридизация гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus*. *Известия Самарского научного центра РАН*, **13** (5): 172–178.
- Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 1–234.
- Barbanera, F., M. A. L. Zuffi, M. Guerrini, A. Gentilli, S. Tofanelli, M. Fasola, F. Dini. 2009. Molecular phylogeography of the asp viper *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) in Italy: Evidence for introgressive hybridization and mitochondrial DNA capture. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **52**: 103–114.
- de Queiroz, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings. California Academy of Sciences*, **56** (June): 196.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, 1–310.
- Durand, E. Y., N. Patterson, D. Reich, M. Slatkin. 2011. Testing for ancient admixture between closely related populations. *Mol. Biol. Evol.*, **28** (8): 2239–52. doi:10.1093/molbev/msr048
- Freitas, I., S. Ursenbacher, K. Mebert, O. Zinenko, S. Schweiger, [et al.]. 2020. Evaluating taxonomic inflation: Towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae). *Amphibia Reptilia*, **41** (3): 285–311. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10007>
- Godinho, R., E. G. Crespo, M. Ferrand. 2008. The limits of mtDNA phylogeography: complex patterns of population history in a highly structured Iberian lizard are only revealed by the use of nuclear markers. *Molecular Ecology*, **17**: 4670–4683.
- Guiller, G., O. Lourdais, S. Ursenbacher. 2017. Hybridization between a Euro-Siberian (*Vipera berus*) and a Para-Mediterranean viper (*V. aspis*) at their contact zone in western France. *Journal of Zoology*, **302** (2): 138–147. <https://doi.org/10.1111/jzo.12431>
- Joger U., N. Stuempe, O. Zinenko. 2012. Speciation and species borders in palaearctic vipers. *Abstract book. World Congress of Herpetology*. Vancouver, Canada, 8–14 August, 2012. 346–347.
- Kearns, A. M., M. Restani, I. Szabo, A. Schröder-Nielsen, J. A. Kim, [et al.]. 2018. Genomic evidence of speciation reversal in ravens. *Nature Communications*, **9** (1): 906. <https://bit.ly/3iz0GME>
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature*, **446**: 279–283. <https://doi.org/10.1038/nature05706>
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York, Columbia University Press, 1–334.
- Milto, K. D., O. I. Zinenko. 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe. In: Ananjeva, N., O. Tsinenko (eds). *Herpetologia Petropolitana*, 64–73.
- Orr, H. A. 1996. Dobzhansky, Bateson, and the genetics of speciation. *Genetics*, **144** (4): 1331–1335.
- Ryder, O.A. 1986. Species conservation and systematics: The dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, **1**: 9–10.
- Saint Girons, H. 1990. Morphologie comparée des hybrides de *Vipera seoanei* Lateste, 1879 x *Vipera aspis* (L.). *Amphibia-Reptilia*, **11** (2): 197–200.
- Tarros, P., R. J. Pereira, F. Martínez-Freiria, R. Godinho, J. C. Brito. 2014. Hybridization at an ecotone: ecological and genetic barriers between three Iberian vipers. *Mol. Ecol.*, **23** (5): 1108–1123.

- Tuniyev, B. S., S. V. Ostrovskikh. 2001. Two new species of vipers of kaznakovi complex (Ophidia, Viperidae) from western Caucasus. *Russian Journal of Herpetology*, **8** (2): 117–126.
- Tuniyev, B. S., N. L. Orlov, N. B. Ananjeva, A. L. Agasjan. 2009. *The snakes of the Caucasus*. KMK Press, Saint-Petersburg, Moscow, 1–276.
- Venczel, M., I. Ghira. 1994. A preliminary study on the osteology of nose-horned viper (*Vipera ammodytes ammodytes* L.1758) from Boiu de Sus, Romania. *Sargetia. Ser. Scientia Naturae*, **16**: 145–50.
- William, J., O. Ballard, M. C. Whitlock. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*, **13**: 729–744
- Zangl, L., D. Dail, S. Schweiger, G. Gassner, S. Koblmüller. 2020. A reference DNA barcode library for Austrian amphibians and reptiles. *PLoS ONE*, **15** (3): e0229353. <https://bit.ly/3iv8u29>
- Zhang, D., L. Tang, Y. Cheng, Y. Hao, Y. Xiong, [et al.]. 2019. “Ghost Introgression” as a cause of deep mitochondrial divergence in a bird species complex. *Molecular Biology and Evolution*, **36** (11): 2375–2386. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz170>
- Zinenko, O. 2006. Habitats of *Vipera berus nikolskii* in Ukraine. In: M. Vences, J. Kohler, T. Ziegler, W. Bohme (eds). *Herpetologia Bonnensis II*. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica. Bonn, 205–209.
- Zinenko, O. I. 2004. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant et Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine. *Mertensiella. Verbreitung, Ökologie und Schutz der Kreuzotter (Vipera berus)*, **15**:17–28.
- Zinenko, O., V. Turcanu, A. Strugariu. 2010. Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, the Republic of Moldova and Romania. *Amphibia-Reptilia*, **31** (1): 51–67. <https://doi.org/10.1163/156853810790457885>

Резюме

ЗИНЕНКО, О. Континуум видоутворення та видові відносини між популяціями: у пошуках компромісу між теорією та практикою систематики. — З еволюційної точки зору, набуття статусу виду групою популяцій — продовжений у часі процес (якщо не враховувати рідкісні випадки моментального видоутворення), протягом якого популяції, що відокремлюються, набувають ознак та адаптацій, які мінімізують потік генів між ними. Втім, залежності від групи, шляхи і строки набуття репродуктивної ізоляції можуть бути різними. У такій складній для систематики групі, як дрібні гадюки (род *Vipera*, підрод *Pelias*) є ціла низка проблемних для виділення видів ситуацій: здатність до утворення гібридів та гібридних популяцій між видами, адаптивна гібридизація та гібридне видоутворення, можливі сліди поглинутих в процесі зворотного видоутворення таксонів, які свідчать про те, що повна і незворотна репродуктивна ізоляція може не бути досягнута взагалі. Ефективність репродуктивної ізоляції в значній мірі залежить від зовнішніх факторів, здебільшого пов’язаних з просторовою структурою, екологією популяцій видів у місцях симпатрії, а також кліматичними умовами та їх змінами, динамічністю ландшафтів тощо. Єдина видова концепція, в рамках якої можливий опис нових видів за умови відсутності репродуктивної ізоляції та визнається можливість гібридного та зворотного видоутворення — об’єднана видова концепція — практично непридатна через необхідність розглядання у якості видів великої кількості ізолюваних популяцій, що б призвело до таксономічної інфляції та хаосу. Тому виходом є консервативний підхід в практичній таксономії, який бере до уваги як критерій самостійності екологічну дивергенцію видів, можливість їх симпатричного існування, які зазвичай досягаються на рівні 5 % дивергенції мітохондріального гена цитохрому b. Стабілізовані гібридні популяції, що займають відмінну від батьківських видів екологічну нішу, також заслуговують на визнання у якості видів гібридного походження. Об’єктом охорони не обов’язково має бути лише вид, але й група популяцій, що має набір ознак, у тому числі генетичних, яка відрізняє її від решти популяцій виду (ESU — evolutionary significant unit) або підвид в традиційній систематиці.