

А.И. Толмачев

Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-)генеза²

1. Вопрос о значении географической изоляции как фактора эволюции до настоящего времени остается одним из спорных вопросов эволюционного учения. Отчасти это обусловлено недостаточной изученностью существа определенных явлений, отчасти – наличием неполной ясности в том, какой круг вопросов должен охватываться при обсуждении данной проблемы, какие явления имеют к нему прямое, или лишь косвенное отношение.

2. Крайняя точка зрения, высказанная первоначально М. Вагнером³, – что географическая изоляция представляет необходимое условие возникновения новых видов, а тем более позднейшее утверждение того же автора⁴, что она является основным по своему значению фактором эволюции, большинством современных биологов отвергается. Вместе с тем, многие исследователи отводят географической изоляции видное место в комплексе факторов эволюции. Ряд авторов отмечают, что эффект пространственной изоляции может проявляться и при отсутствии абсолютно непреодолимых барьеров, разграничивающих отдельные популяции (неабсолютная изоляция). Наконец, высказывается и мысль, что географическая изоляция вообще лишена значения фактора эволюции, что явления, рассматриваемые обычно в связи с нею, должны получить истолкование в ином плане. Авторы, отстаивающие это положение, допускают лишь, что изо-

ляция, в лучшем случае, способствует оформлению легко уловимых граней между видами, само развитие которых осуществлялось независимо от ее наличия.

3. Несостоятельность последней точки зрения выявляется не только рассмотрением тех позитивных данных, которые приводятся другими исследователями в подтверждение значения изоляции как фактора видообразования, но и анализом аргументов, обосновывающих точку зрения авторов, отрицающих это значение географической изоляции. Исходя из правильной констатации, что процессы расовой дифференциации видов, широко распространенных, протекают, в общем, одинаково как при целостности ареала вида, так и при его прерывистости, равно как и того, что расчленение ареала на несколько частей не обязательно сопровождается “распадением” соответствующего вида на его производные – географические расы, эти авторы, во-первых, допускают механическое отождествление формообразования, связанного с изоляцией, с процессами расовой дифференциации вообще, включая и имеющие совершенно иную специфику; и, во-вторых, упускают из виду, что необязательность некоторого явления (в нашем случае – расхождения признаков и связи с расчленением ареала вида) не может служить доказательством отсутствия его причинной связи с определенными условиями там, где оно наблюдается.

4. Анализ таксономических и хорологических данных с учетом результатов детальных генетических исследований подтверждает, что географическая изоляция может являться (и практически является) существенным фактором видообразования. Но действие ее в качестве такого фактора проявляется при определенном соотношении условий, в частности, – при обособлении относительно малочисленной популяции вида на узко ограниченном участке земной поверхности, в большей или меньшей степени благоприятном для развития данного вида. Относительная малочисленность обособлен-

² Тез. докл. на I сес. Всесоюз. палеонтол. об-ва (Ленинград, 1955 г.). Печатается по гектографированному экземпляру машинописи, хранящемуся в научном архиве С.В.Мейена. Наиболее полно научные взгляды А.И.Толмачева отражены в изданиях: Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.; Он же. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. (Ред.).

³ Wagner M. Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig: Verlag von Duncker Humboldt, 1868. 62 S. (Ред.).

⁴ Wagner M. Die Entstehung der Arten durch raumliche Isolierung. Basel, 1889. 667 S. (Ред.).

ной популяции, при сконцентрированности ее на малом пространстве, является важнейшей предпосылкой возможности вычисления форм, специфических в генотипическом отношении. Любое отклонение от характеризующей вид “средней нормы”, присущее такой обособленной популяции, может закрепиться в последующих поколениях, а невозможность скрещиваний с исходным типом облегчает возникновение того морфологического “разрыва”, который характеризует соотношения между сложившимися видами. Малочисленность и генотипическое единообразие исходной популяции является, одновременно, предпосылкой относительно быстрой стабилизации признаков новообразующегося вида.

5. Видообразование, связанное с географической изоляцией и отчасти обусловленное ею, специфично для узко локализованных очагов распространения эволюирующих форм. Оно совершается относительно быстро, приводя к образованию ограниченно изменчивых, “стабилизированных” производных родоначального вида, более или менее отчетливо отграниченных от него по совокупности признаков, независимо от значительности различий собственно.

6. Быстрота изменения и обособления, характеризующая здесь ход эволюционного процесса на первых порах (до завершения становления нового вида), в дальнейшем не сохраняется. Это обусловлено первоначальной генотипической обедненностью изолированной (малочисленной) популяции; односторонним характером адаптаций в условиях узкой локализации. Ускоренный ход формообразования неизбежно сменяется в этих условиях стабилизацией признаков складывающейся формы, а тем самым – заторможенностью дальнейших изменений на ее основе. В этом – корень известного противоречия между ролью изоляции как фактора, способствующего ускоренному развитию на определенном этапе процесса и замедляющего ход эволюции в более широком плане.

7. Расчленение некоторого обширного ареала на две или более крупные части сопровождается дивергенцией пространственно обособившихся популяций лишь в меру того, насколько они подпадают под дифференцирующее воздействие условий различных частей ареала. Процесс расовой дифференциации регулируется здесь, таким образом, теми же закономерностями, которые проявляются и при непрерывности ареала вида. Явления расовой дифференциации вообще и формообразования, связанного с влиянием географической изоляции, [в частности, – *Ред.*] “родственны” в том смысле, что в основе тех и других лежат изменения наследственности вида в связи с географическими условиями. Но специфика этих явлений различна и отождествление их или попытки распространения выводов, полученных в результате изучения одного круга явлений, на другой круг их – глубоко ошибочны.

8. Значительный круг явлений так называемого изоляционного эндемизма принципиально отличен от рассмотренных явлений видообразования в связи с географической изоляцией. Сама географическая изоляция здесь перестает действовать в качестве фактора эволюции собственно, но косвенно оказывает на ход ее весьма ощутимое влияние. Роль ее в этих случаях правильнее рассматривать как роль регулятора процессов флоро- и фауногенеза.

Сущность определенного типа изоляционного эндемизма сводится к тому, что на некотором обособленном участке поверхности Земного шара (например, на острове, или в изолированном водоеме) наблюдается массовое развитие видов определенных родов или групп высшего ранга, занимающих в составе соответствующих флор (фаун) исключительно видное положение, несравнимое с присутствием им в других флористических (фаунистических) комплексах. Классическим примером этого рода является флора и фауна Австралии. Аналогичные явления наблюдаются во флоре внутропической Южной Африки, во флоре гор Новой Зеландии, в фауне таких озер, как Байкал и Танганьика, фауна острова Мадагаскар и т.п.

Все подобные примеры характерны тем, что бурное формообразование определенных групп, приводящее к возникновению целых “кустов” близко родственных видов на топографически слабо расчлененном пространстве, не связано с географической изоляцией друг от друга самих близко родственных популяций. Самый процесс формообразования протекает здесь вне пространственной изоляции эволюирующих форм.

9. Фактором, определяющим особенности процесса флоро- и фауногенеза “австралийского типа”, является изоляция областей развития соответствующих флор (фаун) от других областей, обладающих флорами (фаунами) с таким подбором компонентов, что эти области могли бы служить источником заселения рассматриваемой области соответствующими ее условиям аллохтонными формами. Бурное формообразование определенных групп в составе таких флор (фаун) неизменно сочетается с отсутствием других групп, представители которых могли бы явиться конкурентами видов первых.

10. Группы, у которых проявляется тенденция к бурному формообразованию в обстановке географически обособленной области, неизменно обнаруживают в ее пределах высокую экологическую мобильность. Приумножение численности их видов причинно связано с экогенетической экспансией, осуществляющейся в обстановке ослабленной (или отсутствующей) конкуренции представителей других групп. Фактором, непосредственно регулирующим формообразование, является приспособление к разнообразным условиям существования, сопровождающееся морфологической дифференциацией независимо от наличия географической изоляции, которая препятствует свободным скрещи-

ваниям, но часто – возникает параллельно биологической изоляции (у растений, например, при расхождении сроков цветения в зависимости от особенностей разных местообитаний).

Действие географической изоляции, играющей в развитии флор и фаун рассматриваемого типа очень существенную роль, является здесь косвенным: исключая проникновение в данную область представителей групп, существующих вне ее, способных занимать определенные экологические ниши и вступать в конкурентные отношения с уже имеющимися в данной области элементами флоры (фауны), оно обеспечивает наилучшие условия для их процветания и многообразной по направленности эволюционной экспансии.

11. Влияние географической изоляции как регулятора процессов флоро- и фауногенеза может проявляться и при полном отсутствии топографической изоляции в узком смысле слова. Это имеет место при преобразовании физико-географических условий того или иного пространства в обстановке обособленности его от других пространств со сходными условиями. В подобных случаях, вымирание одной части имеющейся флоры (фауны) сопровождается эволюционной экспансией и бурным формообразованием других ее компонентов, лучше приспособляющихся к происходящему изменению условий существования.

Яркие примеры развития такого типа очагов формообразования мы наблюдаем в пустынях Арало-Каспийской низменности, в аридных горных районах Передней Азии и Восточного Средиземноморья, в ряде обособленных высокогорных областей. Роль эволюционной экспансии как фактора эволюции с очевидностью прослеживается во всех подобных случаях. Роль географической изоляции

(области с определенным комплексом условий от других, подобных по условиям областей) сказывается в разной степени в зависимости от конкретных соотношений между условиями и флорами смежных пространств. В ряде случаев, где изоляция кажется очень слабой и даже сомнительной теперь, возможность более мощного влияния ее на процессы флоро- и фауногенеза в прошлом не должна недоучитываться.

12. Способствуя в определенных случаях бурному развитию процессов формообразования, географическая изоляция может в других случаях воздействовать преимущественно как фактор, способствующий длительному переживанию архаичных компонентов флоры (фауны), не сопровождаемому ни бурными проявлениями формообразования, ни существенными изменениями соотношений между компонентами флоры (фауны).

Наблюдается это преимущественно тогда, когда имеет место умеренное (или непродолжительное) обособление определенной части суши или акватории, без существенного изменения условий развития растительного и животного мира в ее пределах. В таких случаях (например, при умеренной островной изоляции, при обособлении лесного массива в результате аридизации окружающих его пространств) географическая изоляция действует преимущественно как фактор консервативный.

При анализе флор и фаун минувших эпох, наличие подобных соотношений приходится учитывать главным образом как причину возможных ошибок в оценке возраста различных флористических (фаунистических) комплексов, обосновываемой наличием в их составе тех или иных консервативных элементов и их ролью в сложении комплекса как целого.

Alexander I. Tolmachov

Geographical isolation as an evolutionary factor and as a regulator of the (floro-) (fauno-)genesis processes

An evolutionary significance of geographical isolation in its floro- and faunogenetic aspects is briefly reviewed and discussed.