

# ПРОБЛЕМА БИОЛОГИЧЕСКОГО ВИДА И НЕКОТОРЫЕ КОНЦЕПЦИИ СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ АНТРОПОЛОГИИ

М.Б. Медникова

*Институт археологии РАН, Москва*

*Определение биологического вида принадлежит к числу наиболее дискуссионных понятий биологии. Сложность в интерпретации этого понятия прослеживается еще в трудах Ч. Дарвина. Более аргументированное представление о виде как о политипической и динамической системе возникает в трудах Н.И. Вавилова. Концепция биологического вида Э. Майра, выдвигавшая в качестве главного критерия репродуктивную изоляцию, долгое время служила основным фундаментом для построений эволюционной антропологии. Однако в работах современных антропологов понятие вида трактуется не столь однозначно. Критерий репродуктивной изоляции разных видов подвергается сомнению, допускается возможность широкой межвидовой гибридизации, образование сцепленных видов – сингамеонов, в том числе среди гоминин. В данной публикации рассматриваются некоторые спорные моменты биологической концепции вида, эволюция взглядов Э. Майра на антропогенез. Отмечается, что, невзирая на сложность применения к ископаемым формам, концепция Майра сохраняет ряд неоспоримых преимуществ.*

Ключевые слова: биологический вид, гоминины, политипический вид, межвидовая гибридизация

*«Из всего сказанного ясно, что термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собою схожих, и существенно не отличающимся от термина «разновидность», которым обозначают формы, менее резко отличающиеся и более колеблющиеся [в своих признаках]».*

*«Подводя итог сказанному, полагаю, что виды делаются чем-то обладающим вполне определенными границами и вообще не представляют собой неразрешимого хаоса нечувствительного изменяющихся и сплетающихся звеньев».*

Чарльз Дарвин  
«Происхождение видов»

## Введение

В 1947 году, предваряя вступительной статьей русское издание книги Э. Майра «Систематика и происхождение видов», известный отечественный зоолог, профессор Московского университета В.Г. Гептнер писал: «Проблема вида – основная теоретическая проблема систематики... одна из основных общебиологических проблем... В этом отношении правильнее даже будет сказать, что проблема вида... в сущности и есть проблема эволюции» [Гептнер, 1947, с. 7]. За истекшее время проблема вида не стала менее сложной и важ-

ной. Она продолжает подвергаться осмыслению представителями разных научных школ. Подтверждением может служить опубликованная на рубеже тысячелетий коллективная монография, посвященная общебиологическим дебатам вокруг концепции вида [Wheeler, Meier (eds.), 2000]. Эта книга во многом инициировала появление статьи американского антрополога Т. Холлидея, попытавшегося приспособить теоретические проблемы современной биологии к конкретным фактам эволюции гоминин и выдвинувшего собственную оригинальную концепцию [Holliday, 2003].

Комментируя эту яркую и неожиданную работу, я пришла к выводу, что многие исследователи (в том числе и антропологи) говорят сейчас на разных языках, вкладывая в распространенные понятия различный смысл [Медникова, 2008]. Настоятельной потребностью является выяснение возможных терминологических нюансов, затрагивающих понятие вида. Предлагаемая вниманию публикация ставит целью не только более подробную характеристику современных представлений западных ученых, но и напоминает о взглядах отечественных эволюционистов, часто недооцениваемых в зарубежных исследованиях. Особое внимание я старалась уделить корректировке, которую претерпевали взгляды на интересующую проблему. Подобная трансформация представлений не является чем-то исключительным. Например, еще в 1946 г. ученица Н.И. Вавилова М.А. Розанова писала: «Изменение понятия вида в историческом разрезе отражает эволюцию биологической мысли и одновременно эволюцию взгляда на вид и методы познания вида» [цит. по: Развитие эволюционной теории..., 1983, с. 296].

### Дарвиновское понимание вида

Некоторые формулировки, оставленные Ч. Дарвином, породили разногласия у поздних исследователей проблемы вида. Самые известные и, при этом противоречащие друг другу высказывания вынесены в эпиграф данной статьи. Первое из них – цитата из раздела «Происхождения видов» под названием «Сомнительные виды» [Дарвин, 1937, с. 95]. И хотя этот раздел в действительности посвящен трудностям в таксономическом разграничении некоторых форм, некоторые авторы впоследствии использовали фразу Дарвина как доказательство того, что он вообще отрицал понятие вида. Так думал, в частности, авторитетнейший Э. Майр, утверждавший, что Дарвин отказался от представления о реальности вида. «Уничтожив вид как конкретную естественную единицу, Дарвин искусно ликвидировал проблему увеличения числа видов. При ретроспективном взгляде становится понятным, что неудача Дарвина, так же как и антиэволюционистов, была в значительной степени результатом непонимания истинной природы вида. Поэтому крайне важно провести беспристрастное исследование критериев вида, его характеристик, концепций и суждений» [Майр, 1968, с. 27].

Иную трактовку вида Дарвиным предлагает А.С. Северцов, отвечая на аргументацию Э. Майра

[Северцов, 1981, с. 153–154]. Во-первых, что касается проблемы увеличения числа видов, то его объясняет дарвиновская схема дивергенции, и это объяснение до сих пор наиболее универсально. Во-вторых, сам Дарвин высказывался о виде по-разному, в зависимости от контекста. А.С. Северцов цитирует письмо Дарвина к ботанику Дж. Гукеру, с фразой о реальности видов: «Как будто кто-то сомневается в их временном существовании». Еще аргумент – высказывание в четвертой главе «Происхождения видов» (см. второй эпиграф к данной статье). Итак, как заключает А.С. Северцов, Дарвин вовсе не отрицал реальности видов как исторических общностей организмов и не решал проблему реальности вида по схеме Линнея-Ламарка. Ни на одном этапе своего развития вид не представляет хаоса переходных форм, но он существует временно, поэтому трудно четко разграничить вид и разновидность – этап формирования нового вида, определение которого вполне субъективно. Забегая вперед, отметим, что подобная трактовка вида (Дарвиным и А.С. Северцовым) выглядит более чем современно в свете проблем, постоянно возникающих перед эволюционными антропологами.

### Критерии вида

Вопрос о критериях вида неоднократно дискутировался в советской литературе. Как отмечала З.М. Рубцова, в определении вида морфологический критерий потерял значение ведущего и сменился морфолого-географическим только в конце XIX века [цит. по: Развитие эволюционной теории..., 1983, с. 296]. Однако на практике в палеонтологических исследованиях морфология сохраняет ведущее значение.

Ботаник В.Л. Комаров [Комаров, 1940, с. 212] в монографии «Учение о виде у растений» определил вид «как совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; ...определенный этап в процессе эволюции». Он полагал, что вид мономорфен, противопоставляя свою точку зрения мнению Н.И. Вавилова.

В работе под названием «Линнеевский вид как система» опередивший свое время Н.И. Вавилов [Вавилов, 1931] под видом подразумевал политипический вид, сложную систему форм, состав которой подчиняется гомологическому закону рядов наследственной изменчивости. Линнеевские виды различаются по объему и стадии развития, т.е. не

существует единства в отношении объема вида и его внутривидовой дифференциации. Помимо подвижности линнеевского вида подчеркивалась связь его генезиса с определенной средой и ареалом. Как отмечал А.С. Северцов [Северцов, 1981, с. 156], Н.И. Вавилов первым сформулировал представление об адаптивности внутривидового разнообразия, которая не только служит основой и этапом видообразования, но и препятствует процессам эволюционной дифференциации видов, повышая их гомеостатичность – устойчивость в колеблющихся условиях окружающей среды.

Э. Майр [Майр, 1968, с. 323] главными критериями вида называл системы размножения, структуру вида, характер расселения. Каждый вид обладает уникальным генофондом и специфической эпигенетической системой; собственной экологической нишей и специфическими реакциями на требования среды; он полиморфен и политипичен в той степени, в которой это необходимо для выживания в колеблющихся условиях и всегда готов отпочковывать популяцию, нащупывающую новые ниши.

#### *Биологический вид в работах современных антропологов*

В конце 2003 года журнал *Current Anthropology* опубликовал статью известного американского антрополога Т. Холлидэя [Holliday, 2003], посвященную концепциям вида, сетевидной эволюции и происхождению человека.

По мнению автора этой публикации, единой концепции вида применительно к происхождению человека в настоящий момент не существует. Из 22 конкурирующих на сегодня теорий [Mayden, 1997], Т. Холлидэй выбрал четыре, наиболее часто применяемые при обсуждении таксономии гоминоидов, и подверг их критическому рассмотрению.

#### *Биологическая концепция вида*

Э. Майр [Mayr, 1963, 2000; Майр, 1974] предложил наиболее известное определение вида: «группы интербридных естественных популяций, репродуктивно изолированные от других подобных групп».

(Впрочем, собственно критерий нескрещиваемости, согласно которому особи, дающие при спаривании плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, а не дающие такового – к разным видам, предложил еще Ж. Бюффон в XVIII в. [Северцов, 1981, с. 152]).

Биологическая концепция вида была признана и получила широкое распространение среди генетиков, зоологов – специалистов по позвоночным, энтомологов, работающих с высшими насекомыми, но многие ботаники, систематики и зоологи-беспозвоночники, работающие с низшими беспозвоночными, относились к ней скептически, поскольку для живых объектов с бесполом размножением она неприменима. В случае же палеонтологии проверить репродуктивную изоляцию тем более затруднительно.

На первый взгляд, критерий репродуктивной изоляции легко применим к обсуждению случаев скрещивания: если возникает жизнеспособное плодовитое потомство, уровень гибридируемых таксонов может быть представлен как внутривидовой.

По мнению Холлидэя, здесь, впрочем, много неясного. Если два таксона, скрещиваясь, способны производить жизнеспособное потомство в первом поколении без снижения показателей плодовитости, то в рамках биологической концепции вида эти таксоны, вне всякого сомнения, рассматриваются как внутривидовые, а уровень различий между такими популяциями расценивается как подвидовой или даже ниже. Наоборот, если два таксона скрещиваются, но при этом не образуются зиготы или рождаются в первом поколении стерильные гибриды, в соответствии с этой концепцией, следует говорить об отдельных видах. Так как же классифицировать гибридирующиеся таксоны, чье потомство демонстрирует слабое ( $w=0.9$ ) или сильное ( $w=0.1$ ) снижение плодовитости? Поскольку рождается жизнеспособное и до определенного предела плодовитое потомство, может ли образование таких гибридов рассматриваться как свидетельство внутривидового скрещивания? Или, скорее, поскольку плодовитость такого потомства падает, оно – результат постзиготной репродуктивной изоляции, и в обоих случаях – итог межвидового скрещивания? Наконец, каков статус родительских таксонов: те, чьи гибриды демонстрируют плодовитость 0.9 еще подвиды одного вида, а другие, потомство которых почти стерильно ( $w=0.1$ ), уже отдельные виды? Где же провести границу между видами – может быть, она возникает, когда плодовитость потомства упадет ниже 0.5?

#### *Филогенетическая концепция вида*

Предложена Джоэлем Крэкрафтом [Cracraft, 1983, 1989].

Филогенетический вид определяется как минимальная (базовая) совокупность организмов,

четко ограничиваемая от других таких совокупностей, внутри которой сохраняются наследственные свойства предка и потомка.

Такое определение было попыткой «уйти» от критерия репродуктивной изоляции по двум причинам. Первая, уже упоминавшаяся, связана с проблемой субъективности в определении уровня гибридуемых таксонов. Вторая – с проблемами соотношения аллопатрических, то есть не пересекающихся в природе, таксонов. В качестве примера Холлидэй приводит оленей – североамериканского вапити (*Cervus canadensis*) и европейского *C. ephalus*. По определению вида, данному Майром, вид – группы природных популяций реально или потенциально обладающих способностью скрещиваться, репродуктивно изолированные от других таких групп. Вапити и благородный олень потенциально могут скрещиваться, производя жизнеспособное плодовитое потомство. Будь они симпатрическими таксонами, не разделенными межконтинентальной изоляцией, они могли бы быть рассмотрены как подвиды единого вида *C. ephalus*.

В более поздней версии биологической концепции вида [Mayr, 2000] слово «потенциально» уже не упоминается, и, таким образом, *C. canadensis* и *C. ephalus*, будучи аллопатрическими группами, принадлежат к отдельным видам.

Подобное определение условно, поскольку аллопатрические группы могут под воздействием определенных условий окружающей среды стать симпатрическими, или наоборот, они уже были симпатрическими в обозримом прошлом.

Другая определяющая особенность филогенетической концепции вида по Крэккрафту заключается в использовании анализа признаков, прежде всего, для того, чтобы приспособить ее к требованиям кладистической методологии, но с претензией на более глубокий подход. «Я не знаю простого примера, где данные о репродуктивном соединении и разделении были бы ключевыми факторами, устанавливающими таксономические ограничения. Даже внутри сестринских видов фенотипические отличия служат первичной основой для их разделения в отдельные таксоны» [Cracraft, 1983, p. 164]. Нельзя не отметить, что анализ отдельных признаков строения в рамках филогенетической концепции вида – дело весьма субъективное, открывающее простор для разных мнений.

Например, в наиболее употребительной модели филогенетической концепции вида [Mischler, Theriot, 2000, p. 45], он выделяется благодаря наличию одного или нескольких эволюционных новшеств, отделяющих эту новую единицу от прочих сходных. По Холлидею, эта модель, в принципе,

обесценивает гибридизацию как критерий описания вида.

### *Эволюционная концепция вида*

Впервые была предложена Джорджем Гэйлордом Симпсоном [Simpson, 1961]. Как считает Холлидэй, это неслучайно: Симпсон как палеонтолог ощущал недостатки концепции биологического вида при описании хронологических аспектов видообразования. Соответственно, эволюционный вид он определил как линидж (череду предков и потомков в популяциях), эволюционирующий отдельно от других, обладающий собственными эволюционной унитарной ролью и тенденциями.

Эволюционная концепция вида допускает существование межвидовой гибридизации: «Два вида могут скрещиваться в определенных пределах без утраты ими самостоятельной эволюционной роли» [Simpson, 1961, p. 153].

Определение Симпсона допускает также расщепление эволюционного вида на хронологические подразделения – анагенетические палеовиды или хроновиды [Simpson, 1961, p. 165-166].

Другие исследователи [Wiley, 1981; Wiley, Mayden, 2000] предложили модифицированную версию популяционной концепции вида. Согласно определению Е.О. Вили, эволюционный вид – «сообщество, объединяющее организмы, сохраняющие свою идентичность по сравнению с другими сообществами во времени и пространстве, имеющее собственную эволюционную судьбу и исторические тенденции» [Wiley, Mayden, 2000, p. 73]. По словам Т. Холлидэя, тем самым Вили в большей степени сопрягает понятие вида с кладистической концепцией. Но поступая таким образом, он парадоксально исключает анагенетическое (филетическое) видообразование из эволюционной концепции вида. Создание хроновидов удобно для палеонтологов при описании филетических изменений внутри условных линиджей, и это может приводить к случайным некладогенетическим формам видообразования, попросту нераспознаваемым в биотическом мире. В итоге, концепция Мэйдена и Вили практически не отличается от филогенетического определения вида.

### *Сцепление (cobesion)*

Предложена Аланом Темплтоном в 1989 году: вид – наиболее представительная популяция индивидуумов, обладающих потенциалом для фенотипического сцепления благодаря внутренним механизмам единения [Templeton, 1989].

Сам Темплтон полагал, что его концепция наполнена заимствованиями из биологической и эволюционной концепций вида. Вили и Мэйдэн считают предложенное им определение разновидностью эволюционной концепции.

По мнению Холлидэя, эклектическая модель Темплтона может быть наиболее употребима в палеоантропологии (хотя сам автор предполагал, что она больше применима для изучения современных, а не древних форм).

Темплтон не согласен с биологической концепцией вида в чрезмерной, по его мнению, оценке одного из факторов микроэволюционных процессов – потока генов. Он полагает, что отбор и дрейф генов играют при видообразовании не меньшую роль.

По Холлидэю, наиболее интересна в концепции Темплтона возможность межвидовой гибридизации. Скрещивающиеся популяции, несмотря на генетическую взаимозаменяемость, могут быть рассмотрены как отдельные сцепленные виды, если они демографически не взаимозаменяемы.

Темплтон пользуется понятием сингамеона, обычно применявшегося для представителей растительного мира. Этот термин, вслед за Лотси [Lotsy, 1925], описывает тесно связанные группы растительных видов, которые часто гибридизуются и могут образовывать широкие гибридные зоны, остающиеся стабильными во времени и пространстве, но, в то же время, сохраняющие свои собственные видовые особенности.

По определению Гранта [Grant, 1981, p. 74], сингамеон – наиболее емкая единица скрещивания в группе гибридизуемых видов. Темплтон привел пример гибридизации тополей: трехгранного и черного, которые существуют в виде отдельных видов как минимум 12 миллионов лет, но до сих пор дают плодовые гибриды в разных средах обитания. Сингамеоны обычны для растений, и виды, входящие в них как сцепленные единицы, морфологически, генетически, фенотипически и экологически остаются отдельными.

Примеры подобного рода межвидовой гибридизации, по-видимому, возможны и в животном царстве. По мнению Темплтона, изучение рекомбинантной ДНК выявляет свидетельства межвидовой гибридизации в некоторых таксонах млекопитающих. В пределах рода *Canis* волки (*C. lupus*) и койоты (*C. latrans*) скрещиваются и имеют плодовитое потомство, обладая при этом разными экологическими предпочтениями и демонстрируя различную морфологию.

Внутри рода *Odocoileus* чернохвостый или ослиный олень (*O. hemionus*) и белохвостый олень (*O. virginianus*) характеризуются морфологическим,

поведенческим, генетическим и экологическим своеобразием, но генетический анализ оленей из западного Техаса, где оба вида существуют как симпатрические, подтверждает периодическую гибридизацию между представителями данных таксонов.

Для отечественного читателя большой интерес может представить оценка работ Лотси, высказанная его современником – одним из основоположников российской генетики Ю.А. Филипченко, которая неожиданно выглядит более чем актуальной: «Важное значение комбинаций для эволюции недавно приобрело энергичного защитника в лице Лотси, который в своих трудах «Теория скрещивания» (1914) и «Эволюция путем гибридизации» (1916) приводил мысль, что это основной источник эволюционного процесса. По мнению Лотси, насколько в мертвой природе постоянны элементы, так и в живой природе постоянны те наследственные зачатки, или гены, которые лежат в основе всех внешних особенностей. Виды благодаря этому также являются постоянными, однако, несмотря на это возможна и эволюция их, притом прогрессивного характера, но исключительно благодаря скрещиванию. В результате скрещивания двух видов всегда возникает чрезвычайно много комбинаций, которые вначале, благодаря своей гетерозиготности, также расщепляются, но с течением времени путем отбора из них выделяются и гомозиготные формы, которые и представляют собой новые постоянные виды. Этот путь Лотси считает достаточным для объяснения всей эволюции животного и растительного царства» [Филипченко, 1978, с. 210]. Ю.А. Филипченко, который писал этот текст в 1929 году, далее отмечает, что «эта наиболее новая из всех эволюционных теорий» – результат одностороннего увлечения и переоценки недавно открытого явления комбинативной изменчивости. Признавая известную роль последней в увеличении числа форм, Филипченко признавал комбинации лишь вторичным фактором эволюционного процесса, действительным лишь тогда, когда новое изменение уже возникло. «Словом, если бы виды были в своей генотипической природе постоянны, как это думает Лотси, то эволюции почти бы и не было, и мы просто насчитывали бы теперь столько уже не видов, как это думал Линней, а генов, сколько их имелось вначале» [Филипченко, 1978, с. 211]. Стоит заметить, что, проявляя интерес к концепциям Лотси, антрополог Т. Холлидей, по-видимому, не учитывает исходных посылок этого автора и тот факт, что основа его теории подвергалась критике и считалась устаревшей еще в 20-е гг. XX века.

### Гибридизация и ее последствия

Как отмечалось выше, согласно концепции Майра, гибридизация подразумевает подвидовой или даже более низкий статус скрещивающихся популяций. Но Т. Холлидэй приводит целый ряд других мнений по поводу перспектив межвидовой гибридизации [Holliday, 2003, p. 654]. Особенно его интересуют два гипотетических следствия межвидовой гибридизации, возможно, имевших место в эволюции гоминин.

Следствие первое – интрогрессия, когда новаторская комбинация генов возникает в гибридной зоне, но затухает в родительских популяциях. Результаты интрогрессии могут варьировать от слияния таксонов до укрепления репродуктивного барьера. Теоретически новый гибридный генотип может быть хуже адаптирован к природным условиям, поскольку он не является результатом естественного отбора. Но иногда гибридные генотипы могут получить некие преимущества по сравнению с родительскими, а моделирование показывает, что эти рекомбинантные гены могут интрогрессировать в родительских популяциях. В этом случае гибридные зоны могут стать важным источником для новаторских адаптивных комплексов.

Другое потенциальное следствие гибридизации – вторичное видообразование. В первичном видообразовании родительские виды трансформируются в дочерние. При вторичном видообразовании два родительских вида производят гибридную популяцию, которая становится новым видом.

Эволюция собакоподобных обезьян, особенно бабуинов родов *Papio* и *Theropithecus*, рассматривалась некоторыми исследователями как аналог эволюции гоминин [Jolly, 2001].

Род *Theropithecus* представлен сегодня одним видом *T. gelada*, в прошлом их было больше. Давность существования гелад в качестве обособленного таксона, согласно палеонтологическим данным, оценивается в 4.5 миллионов лет.

Род павианов (*Papio*) представлен, по разным мнениям, одним, двумя или даже пятью видами. В разных областях Африки представители разных популяций павианов могут скрещиваться и иметь плодовитое потомство. Поэтому, с точки зрения биологической концепции вида, это единый политипический таксон.

Более 30 лет назад была доказана имеющая место в природных условиях гибридизация между *T. gelada* и *P. anubis*. Не так давно был описан случай скрещивания гелад и гамадрилов. В результате союза самки гамадрила и самца гелады было получено в первом поколении крупное, но нормально развивавшееся потомство. В следую-

щем поколении (F2) был рожден здоровый детеныш женского пола от гибридной самки первого поколения и самца гамадрила. Однако самцы первого гибридного поколения потомства не имели. (Согласно правилу Холдейна [Haldane, 1922], если в результате гибридизации один из полов стерилен, это – гетерогаметный пол).

### Гибридизация видов австралопитеков?

Как подчеркивает Холлидэй палеовиды – это, прежде всего, «морфовиды», т.е. таксоны, выделяемые на основании морфологических особенностей. Он не исключает возможное существование сингамеонов и среди ископаемых форм гоминин.

Например, этому автору представляется вероятной межвидовая гибридизация между массивными формами австралопитеков – восточноафриканским парантропом (*Australopithecus boisei*) и южноафриканским австралопитеком массивным (*A. robustus*). Оба вида были синхронными и имели ряд сходных морфологических особенностей: в частности, мегадонтию моляров, изменения в жевательном аппарате (массивную скуловую кость, сагиттальный гребень, тяжелую нижнюю челюсть). По сравнению с ранними видами австралопитеков они демонстрировали абсолютное увеличение объема головного мозга, уменьшение степени выраженности субназального прогнатизма и более короткое изогнутое основание черепа. Именно поэтому большое число исследователей рассматривают эти виды австралопитеков как сестринские. Не исключено, что ареалы таксонов могли перекрываться, значит, нельзя исключить и межвидовую гибридизацию.

Воспроизведем последовательность рассуждений Т. Холлидэя: если имела место интрогрессия между двумя видами австралопитеков, тогда их общий предок мог бы существовать относительно недавно. Теоретически можно предположить, что было два линиджа, южно- и восточноафриканский (от *A. africanus* к *A. robustus* и *A. afarensis* к *A. boisei*), изменивших гены вдоль гибридной зоны [Walker, Leakey, 1988].

Еще одна гипотеза Т. Холлидэя: *A. robustus* – гибридный таксон, результат вторичного видообразования. Новые датировки, омолаживающие находки из Штеркфонтейна до периода не раньше 2.1 миллионов лет назад, делают африканского и бойсового австралопитеков современниками. Гибридизация между этими видами в местах перекрывания ареалов делает возможным появление в палеонтологической летописи костей межвидового гибрида, например, такого, как австралопитек массивный.

*Гибридизация видов Homo?*

Вопрос о возможностях гибридизации между европейскими неандертальцами и кроманьонцами продолжает оставаться одним из наиболее дискуссионных в палеоантропологии. Однако если раньше дискуссии строились по принципу признания или непризнания видового статуса неандертальцев с вытекающими отсюда последствиями в виде невозможных или возможных брачных союзов с кроманьонцами, то теперь сторонники гибридизации охотно говорят о высоком таксономическом ранге различий между средне- и верхнепалеолитическим населением Европы.

Невозможность гибридизации неандертальцев и людей анатомически современных вытекала из следования постулатам биологической концепции вида. Но если определение вида оказывается размыто отсутствием репродуктивного критерия (как в случае филогенетической концепции), или если допускается широкомасштабная межвидовая гибридизация (как в случае концепции А. Темплтона), то неудивительно, что подобное межвидовое скрещивание выглядит в глазах некоторых исследователей вполне возможным.

Очевидно, что *H. sapiens* и *H. neanderthalensis* – виды сестринские. Они синхронные и в некоторых частях ареалов – симпатрические.

*Homo neanderthalensis*, с учетом разных аспектов, может быть охарактеризован как «эволюционный» вид. Он возник в результате относительной изоляции предковой популяции в Европе. В качестве поздней предковой формы (если не собственно неандертальской) рассматривают находки из испанской Атапуерки древностью около 300 тысяч лет. (В то же время, нельзя не отметить близость Испании африканскому континенту, а также присутствие некоторых неандерталоидных форм в Африке. Поэтому вопрос о факторе изоляции, т.е. об аллопатрической форме видообразования в происхождении неандертальского таксона нуждается в более детальном рассмотрении).

Неандертальцы широко распространились от Европы до Центральной Азии, но это, по-видимому, произошло относительно поздно, около 120 тыс. лет назад.

Примерно 30 тысяч лет назад эволюция неандертальцев, по-видимому, прекращается в связи с их исчезновением, споры о причинах которого не утихают.

Большой резонанс вызвал скелет четырехлетнего ребенка в португальской пещере, найденный в ассоциации с граветтийским культурным комплексом и соответственно датированный периодом около 24.5 тысяч лет назад [Duarte et al., 1999].

Исследователи, среди которых был известный специалист по неандертальцам Э. Тринкаус, описали целый комплекс «неандерталоидных» особенностей, неожиданных в столь позднее для неандертальцев время. Наряду с явными сапиентными чертами ребенок из Абриго до Лагар Вельо имел такие признаки как ямка над иниционом, окологоссоцевидный бугорок, лопатообразность резца ( $I_2$ ), заднее положение симфиза нижней челюсти. На этом основании индивидуум был охарактеризован как гибрид между неандертальцем и кроманьонцем.

Но до сих пор в научном сообществе доминируют скептики, не признающие гибридный статус лагар-вельского ребенка. Среди них наиболее заметны американские антропологи Тэттерсолл и Шварц [Tattersall, Schwartz, 1999]. По их мнению, индивид не может быть гибридом в двухсотом поколении. Подобное дихотомическое смешение признаков, даже если оно отражает имевшую место гибридизацию, могло присутствовать у гибрида первого или второго поколения, но никак не у столь отдаленного потомка. Если случилась гибридизация, то индивид должен был быть похож на одну из родительских популяций, а не демонстрировать смешение признаков. Этот аргумент подкрепляется данными о видах млекопитающих, для которых возможна межвидовая гибридизация (койоты и волки, черно- и белохвостые олени): известны случаи, когда индивид фенотипически идентифицировался как один вид, но генетически принадлежал к другому виду.

Однако вопреки ожиданию того, что любой случайно интрогрессивный ген в гибридной популяции исчезнет в ряду поколений благодаря дрейфу генов, некоторые такие гены могут закрепляться благодаря стохастическому процессу [Jolly, 2001].

Тем не менее, Тэттерсолл и Шварц поставили вопрос об адаптивном значении так называемых «неандерталоидных» признаков.

Поскольку неандертальцы до наших дней не дожили, можно предположить, что их характерные признаки были нейтральными или малоадаптивными. Если хотя бы какие-нибудь неандертальские признаки обладали преимуществом, они бы проявились в гибридных популяциях и, теоретически, существовали бы сегодня. (Холлидэй, однако, ссылается на мнение Джоли: даже если неандертальские гены влились в генофонд верхнепалеолитического населения, они могли быть утрачены позже).

*Выводы Холлидэя:*

Если виды – это линиджи, которые остаются сцепленными и иногда обмениваются генами с другими линиджами (что допустимо в рамках эво-

люционной или «сцепленной» концепций вида), то межвидовая гибридизация могла играть большую роль в макроэволюции. Биологическая концепция вида, основанная на тезисе о репродуктивной изоляции сестринских таксонов, для признания такого значения межвидового скрещивания не годится.

Даже в отсутствии гибридного видообразования подобная ретикуляция могла привести к ошеломляющим проявлениям синапоморфии. Рассмотрение древних таксонов гоминин вполне допускает такую возможность. Множественные объяснения, включающие параллельную эволюцию или несовершенство филогенетических признаков, не уступают возможности проявлений феномена сингамеона и в эволюции гоминин.

Межвидовую гибридизацию Холлидэй предполагает между австралопитековыми; между неандертальцами и кроманьонцами. Еще более дискуссионны, как он сам отмечает, предположения о гибридизации между поздними австралопитеками и первыми представителями рода *Homo* (*H. habilis*, *H. rudolfensis*); между представителями родов кениантропов и австралопитеков; между ардипитеком рамидусом каддабба (а также оррорином или сахельантропом) и миоценовыми представителями рода *Pan*.

По Холлидэю, лучшая аналогия для макроэволюции гоминин выглядит как переплетенный поток с большими извилистыми каналами. Некоторые каналы объединяются друг с другом маленькими перемычками. Большие каналы – лиджи, перемычки – поток генов между ними. На выходе – только один большой канал, это наш вид *Homo sapiens*.

Можно сказать, что Т. Холлидэй предложил очень красивую и стройную схему, единственный недостаток которой – полная гипотетичность. Движущей силой, побудившей автора к написанию статьи, почти исключительно стало недовольство недостатками биологической концепции вида Э. Майра.

### Еще раз о биологической концепции вида Э. Майра

Работы многих систематиков, генетиков и эволюционистов XX века стали своеобразным ответом Ч. Дарвину. Э.И. Колчинский [Колчинский, 2006, с. 44] в этой связи отмечает неслучайность названий книг Добржанского «Генетика и происхождение видов» и Майра «Систематика и происхождение видов». В соответствии с дарвинов-

ской традицией основоположники синтетической теории эволюции рассматривали образование вида как ключевой момент эволюции, поскольку в отличие от всех других таксономических единиц вид является интегрированной системой, отделенной от всех остальных видов сетью изолирующих механизмов.

Эрнст Майр стал в XX веке признанным архитектором эволюционного сообщества, его даже называли «Дарвиным сегодня». И хотя, безусловно, фигура Чарльза Дарвина благодаря влиянию, оказанному на развитие человеческой мысли, выглядит масштабнее и спустя 150 лет после опубликования его главного научного труда, концепции Майра и их трансформация со временем заслуживают самого пристального внимания.

Итак, Майр настаивал на особом значении биологической и политипической концепции вида для систематики животных, выделяя в ней популяционную систематику. При этом географические и экологические разновидности признаются зарождающимися видами, а видовые кластеры и надвиды – четкими группировками на более высоком уровне. При определении таксономического разграничения особое внимание уделялось признакам адаптации к местным условиям. Географические барьеры, по Майру – достаточное условие для проведения классификационных границ. Следованием и развитием дарвиновской традиции у Майра является построение таксономической группы вокруг общего предка и его потомков [Колчинский, 2006, с. 52–53].

Применение биологической концепции вида привело к резкому сокращению их числа среди насекомых, птиц и млекопитающих благодаря сведению многих форм, считавшихся видами, в подвиды. Напротив, эволюционная или филогенетическая концепция резко увеличивают число видов. Молекулярная биология обычно выявляет большую генетическую гетерогенность, чем это предполагается при изучении морфологии. Соответственно, в систематике доминирует дендрограммное мышление, в котором любые таксоны – не группы популяций, а минимальные единицы филогенеза [Боркин и др., 2004, с. 939]. Поэтому, как подчеркивает Э.И. Колчинский [Колчинский, 2006], Э. Майр оказался более успешным во внедрении своих взглядов в экологию и эволюционную теорию, а не в систематику. Вероятно, это связано с мнением Майра, согласно которому многомерность политипического вида у млекопитающих не позволяет создать их единую классификацию. Почти каждая характеристика вида может стать критерием для классификации, и многие из них перекрываются.



Не исключено, что все же рано отказываться от биологической концепции вида Э. Майра, которая, например, все еще может быть использована при объяснении гипотетических контактов неандертальцев с кроманьонцами [Медникова, 2008]. По мнению сторонника биологической концепции вида В.С. Фридмана [Фридман, 2007, с. 218]: «при достаточной степени дивергенции двух популяционных систем, их гибридизация друг с другом в зоне контакта и даже плодовитость гибридов не фатальны для сохранения обособленности обеих форм. Если системы распознавания «своих» и «чужих» уже достаточно дивергировали в период независимого существования форм, в условиях вторичного контакта и гибридизации их обособленность сохранится даже в отсутствие какой-либо ассортативности в выборе партнеров. Предпочтение «своих» и отвержение «чужих» в таком случае проявляется в меньшей вероятности «встраивания» гибридов и бэкриссов в популяционные группировки, образованные в гибридной зоне фенотипически чистыми особями». Даже почти объединив генофонды, обе формы оказываются разобщенными благодаря сохранению устойчивых различий в организации популяционных систем и устойчивых различий фенотипов! Одновременно наблюдается неустойчивость гибридного фенотипа во времени и в пространстве даже в гибридной зоне, где все особи по происхождению – гибриды, а также их неспособность к созданию собственной сети устойчивых поселений даже в условиях численного доминирования [Фридман, 2007, с. 219].

### **Генетическая революция по Майру и малочисленность неандертальцев**

Некоторые теоретические представления, сформулированные впервые свыше 50 лет назад, будучи подкрепленными современными данными эволюционной антропологии, вполне могут быть востребованными. Например, идея «генетической революции», в которой Майр, вслед за Райтом и Симпсоном, особое внимание уделил роли малых периферических популяций, основанных небольшой группой мигрантов. Генофонд таких групп – небольшая случайная выборка из генофонда родительской популяции. Внезапно популяция из многочисленной и открытой превращается в малочисленную и закрытую, в которой потеряно большинство исходных аллелей. Резкое изменение селективной ценности многих генов, иногда на противоположное значение, получило название

«генетической революции» [Майр, 1968, с. 465]. В итоге на базе периферической популяции возникает новый вид, часто нового типа, поскольку он сильно отклоняется от родительского и занимает новую нишу. По Майру, при смене адаптивной зоны популяция переходит от одного состояния равновесия к другому. В новой экологической нише популяция находится под давлением отбора, которому уже не препятствует приток генов из соседних популяций. Малый размер популяции, ее изолированность и новая экологическая ниша способствуют образованию нового вида буквально за 2–3 поколения, хотя обычно этот процесс гораздо более долговременный. Э. Майр расценивал «генетическую революцию» именно как видообразование, хотя, отмечалось, что здесь возникает возможность появления и более крупного таксона [Колчинский, 2006].

Поздние неандертальцы Европы могут быть рассмотрены как наиболее вероятные кандидаты на участие в «генетической революции». Во-первых, это изначально периферическая популяция по сравнению с предковыми таксонами рода *Homo*, населявшими тропический регион. Во-вторых, популяция, сменившая экологическую нишу в силу наступления ледникового периода, способствовавшего формированию новых климатических условий и изменению трофических связей. И, в-третьих, особенно в поздний период существования – это крайне малочисленная популяция, выживавшая за счет своих социальных навыков и несомненной биологической адаптации к среде обитания, но весьма ограниченная с точки зрения генетического разнообразия [Serre, Paabo, 2006; Krause et al., 2007a, b; Lalueza-Fox, 2007 и др.]. Митохондриальное генетическое разнообразие европейских неандертальцев, живших 70–38 тыс. лет назад составляло одну треть от показателей современного человечества. Предполагается, что диахронный эффективный размер неандертальской популяции был меньше и по сравнению с современными людьми, и по сравнению с человекообразными обезьянами, включая всего 3.5 тыс. женщин [Briggs et al., 2009].

Насколько в эволюционной антропологии невозможно судить об уровне репродуктивной изоляции?

Как неоднократно отмечалось, биологическая концепция вида Э. Майра отвергалась многими палеонтологами из-за невозможности проверить действие критерия репродуктивной изоляции. Однако именно финальные стадии антропогенеза в последнее время представляют нам возможность для косвенных суждений по поводу репродуктивных барьеров между представителями архаической и современной анатомии.

Речь идет, во-первых, о работах по расшифровке неандертальского генома, которые, невзирая на сопутствующую дискуссионность, убедительно показывают обособленную эволюцию неандертальцев на протяжении 600–400 тысяч лет и отсутствие следов метисации в геноме кромаignonцев [Noonan et al., 2006].

Во-вторых, выявляемая специфика гормонального статуса позднейшего неандертальского населения Европы, очевидная дисгармония в достижении темпов полового созревания могли создавать очевидное препятствие для межвидового скрещивания [Медникова, 2007, 2008б; Mednikova, 2007].

### Об эволюции взглядов Майра на антропогенез

В публикации на страницах журнала «Природа» Э. Майр [Майр, 1973] специально подчеркнул заслуги Ч. Дарвина в ниспровержении ошибочной концепции неизменности человека и в подготовке почвы для совершенно новых представлений о человеке как об эволюирующей популяции, состоящей из отличающихся друг от друга особей.

Взгляды самого Майра на происхождение *Homo* также эволюционировали со временем. Он единственный из создателей синтетической теории эволюции застал палеонтологические находки 90-х гг. XX века и учел эти факты в позднейших своих работах. Поэтому в дискуссии о понятии биологического вида необходимо принимать во внимание постоянную корректировку взглядов его основного автора.

Майр отказался от типологической концепции применительно к антропогенезу в пользу политипической и биологической концепции в 1960-х гг. [Майр, 1968].

Некоторые взгляды Майра 1973 и 1974 гг. сегодня устарели (так, он рассматривал тогда рамапитека в качестве предковой формы). Но другие его мысли выглядят очень актуально и подтверждены современными палеонтологическими данными.

Поскольку Майр определял человека как политипический вид аналогично большинству видов млекопитающих, он предполагал, что виды ископаемых гоминид также были политипическими. При этом на протяжении истории гоминид некоторые географические изоляты достигали видового ранга благодаря репродуктивной изоляции и были способны затем перекрываться с сестринскими видами или искоренять их. Темпы филети-

ческих изменений были различны в разных географических изолятах политипического вида, как это наблюдается у ныне живущих млекопитающих.

Уточненные представления американского эволюциониста можно видеть в его книге 1998 г. [Mayr, 1998].

Политипическая концепция применительно к ископаемым и современным гоминидам, к которым по новым классификациям иногда причисляют гориллу и шимпанзе, согласуется с данными приматологии о том, что большинство родов отряда приматов, кроме лемуров, состоят из аллопатрических видов. По Майру, это подтверждают находки ископаемых австралопитековых, приуроченные к разным районам Африки – *A. africanus* на юге, *A. afarensis* севернее, *A. boisei* восточнее. Буквально десятки аллопатрических видов австралопитековых, в том числе известные нам *A. ramidus*, *A. africanus*, *A. afarensis*, *A. boisei*, *A. robustus*, и человека (*H. habilis*, *H. erectus*) могли обитать в неисследованных до сих пор районах Африки, и расхождения между ископаемыми формами можно объяснить отпочковыванием в их филуме [Mayr, 1998, с.234]. Новые виды возникали в периферических, изолированных популяциях, их контакты с родительскими группами возобновлялись только после полного завершения генетической реструктуризации.

В определении таксономического ранга человека Э. Майр не поддерживал крайние точки зрения, в этом смысле идея Дж. Дайэмонда [Diamond, 1992] рассматривать *Homo* как третий вид шимпанзе у него поддержки не нашла. Он полагал возможным говорить о человеке как о надвиде или о комплексе близкородственных видов, в который входят ископаемое и современное человечество. Новые находки и их рассмотрение в рамках популяционного мышления сделают, наконец, возможной объективную реконструкцию политипического супервида *Homo*. Нельзя не видеть, что на эти взгляды Майра повлияли данные об обширном ареале распространения *H. erectus*, его морфологической изменчивости и возможных географических изолятах. Соответственно, можно сказать, что Майру была гораздо ближе мультирегиональная концепция эволюции человека, а не концепция моноцентризма. (Впрочем, теоретические основы работ Майра применимы и для концепции «Из Африки».) Однако, говоря о таксономическом положении неандертальцев, Э. Майр не занял определенной позиции, высказав аргументы и за, и против выделения их в отдельный вид.

## Заключение

Итак, невзирая на неоднократно подчеркивавшиеся изъяны биологической концепции Э. Майра и сложности ее применения к ископаемым формам, она сохраняет ряд неоспоримых преимуществ, побуждая исследовать максимально возможное количество признаков вида, учитывать географическое распространение и характер взаимодействия с другими группами, механизмы изоляции. Поэтому эволюционным антропологам нет нужды отказываться от принципов, сформулированных Э. Майром [Майр, 1968]: виды определяются не сходством, а их обособленностью, наличием генетической самостоятельности; они состоят из популяций, а не отдельных особей; популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов.

Проблемы установления таксономического уровня гоминин, обозначенные Т. Холлидеем, снимаются, если относиться к виду как к политипической и при этом динамической системе. И здесь мы должны вспомнить Чарльза Дарвина, для которого понятие вида было удобным инструментом для дифференциации живой природы, и Н.И. Вавилова, обосновавшего представление об адаптивности внутривидового разнообразия.

## Библиография

- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал, 2004. Т. 83, № 8. С. 936–960.
- Гептнер В.Г. Проблема вида в современной зоологии (вступительная статья) // Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностранной литературы, 1947. С. 5–22.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.-Л.: Наркомздрав СССР, Государственное издательство биологической и медицинской литературы, 1937.
- Колчинский Э.И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.-Л.: Наука, 1940.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностранной литературы, 1947.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Майр Э. Человек как биологический вид // Природа. 1973. № 12. С. 36–43.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Медникова М.Б. К вопросу об особенностях юношеской стадии онтогенеза у европейских неандертальцев //

Археология, этнография и антропология Евразии. 2007. № 3. С. 145–153.

Медникова М.Б. Современная концепция биологического вида и происхождение человека // OPUS: междисциплинарные исследования в археологии. Ред. А.П. - Бужилова, М.: Институт археологии РАН, 2008а. Вып. 6. С. 141–152.

Медникова М.Б. Новые данные к решению «неандертальской проблемы»: особенности юношеского возраста в сравнительном освещении // Путь на север и самые ранние обитатели Арктики и субарктики. М.: Институт географии РАН, 2008б. С. 301–309.

Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы). Отв. ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский, Л.: Наука, 1983.

Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: изд-во Московского университета, 1981.

Филлипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Издание пятое. М.: Наука. 1978.

Фридман Д.С. Системы распознавания «свой» – «чужой» во взаимодействующих популяциях высоких рангов и ренессанс биологической концепции вида // Материалы конф. «Современные проблемы биологической эволюции» 17–20 сентября 2007 г. М.: изд-во ГДМ. 2007. С. 218–220.

Briggs A.W., Good J.M., Green R.E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., Rudan P., Brajkovic D., Kuzan Z., Gusic I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Paabo S. Targeted retrieval and analysis of five Neanderthal mtDNA genomes // Science. 2009. Vol. 325. P. 318–321.

Cracraft J. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // D.Otte, J.A.Endler (eds.). Speciation and its consequences. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 1989. P. 28–59.

Cracraft J. Species concepts and speciation analysis // Current Ornithology. 1983. Vol. 1. P. 159–187.

Diamond J. The third chimpanzee. The evolution and future of the human animal. NY: Harper Holins Publisher, 1992.

Duarte C., Mauricio J., Pettitt P.B., Souto P., Trinkaus E., Van der Plicht H., Zilhao J. The early Upper Paleolithic skeleton from the Abrigo do Lafar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1999. Vol. 96. P. 7604–7609.

Grant V. Plant speciation. NY: Columbia University Press, 1981.

Haldane J.B.S. Sex ratio and unisexual sterility of hybrid animals // Journal of Genetics. 1922. Vol. 12. P. 101–109.

Holliday T.W. Species concepts, reticulation, and human evolution // Current Anthropology. 2003. Vol. 44, N 5. P. 653–673.

Jolly C.J. A proper study for mankind: Analogies from papionin monkeys and their implications for human evolution // Yearbook of Physical Anthropology. 2001. Vol. 44. P. 177–204.

Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R.E., Burbano R.A., Hublin J.-J., Bertranpetit J., Hanni C., Fortea J., de la Rasilla M., Rosas A., Paabo S. The derived FOXP2 Variant of Modern Humans was shared with Neanderthals // Current Biology. Vol. 17, N 1–5, November

6. 2007. DOI 10.1016/j.cub.2007.1008 www.current-biology.com.
- Krause J., Orlando L., Serre D., Viola B., Puffer K., Richards M.P., Hublin J.-J., Hanni C., Derevianko A.P., Paabo S. Neanderthals in central Asia and Siberia // *Nature*. 2007. Vol. 449. P. 902–904.
- Lalueza-Fox C., Rompler H., Caramelli D., Staubert C., Catalano G., Hughes D., Rohland N., Pilli E., Longo L., Condemi S., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Stoneking M., Schönerberg T., Bertranpetit J., Hofreiter M. A Melanocortin 1 Receptor Allele suggests varying pigmentation among Neanderthals // *Science*. 2007. DOI: 10.1126/science.1147417.
- Lotsy J.P. Species or lineage // *Genetica*. 1925. Vol. 7. P. 487–506.
- Mayden R.L. The hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // M.A. Claridge, H.A. Dawah, M.R. Wilson (eds.). *Species: The units of biodiversity*. NY: Chapman and Hall. 1997. P. 381–424.
- Mayr E. The biological species concept // Q.D. Wheeler, R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press. 2000. P. 17–29.
- Mayr E. *This is biology: The science of the living world*. Cambridge, London: the Harvard Univ. press. 1998.
- Mednikova M.B. On Late Infancy and Adolescence in European Neanderthals // *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*. 2007. N 3, P. 145–153.
- Mishler B.D., Theriot B.C. The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concept // Q.D. Wheeler, R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press. 2000. P. 44–54.
- Noonan J.P., Coop G., Kudaravalli S., Smith D., Krause J., Alessi J., Chen F., Platt D., Paabo S., Pritchard J.K., Rubin E.M. Sequencing and Analysis of Neandertal Genomic DNA // *Science*. 2006. Vol. 314. N 5802. P. 1113–1118.
- Serre D., Paabo S. The fate of European Neanderthals: results and perspectives from ancient DNA analyses // Neanderthals revisited. New approaches and perspectives. Dordrecht, Springer, 2006. P. 211–220.
- Simpson G.G. *Principles of animal taxonomy*. NY: Columbia University Press. 1961.
- Tattersall I., Schwartz J.H. Hominids and hybrids: the place of the Neanderthals in human evolution // *PNAS*. 1999. Vol. 96. P. 7117–7119.
- Templeton A.R. The meaning of species and speciation: A genetic perspective // D. Otte, J.A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 1989. P. 3–27.
- Wheeler Q.D., Meier R. (eds.) *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press, 2000.
- Wiley E.O. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. NY: Wiley. 1981.
- Wiley E.O., Mayden R.L. The evolutionary species concept // Q.D. Wheeler, R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. NY: Columbia University Press. 2000. P. 70–89.

Контактная информация:  
Медникова М.Б. Тел.: (499) 126-94-79,  
e-mail: medma\_pa@mail.ru

## PROBLEM OF BIOLOGICAL SPECIES AND SOME CONCEPTS OF MODERN EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY

M.B. Mednikova

*Institute of Archaeology, RAS, Moscow*

*Biological species is one of the most controversial concepts of biology. Some difficulties of its interpretations have been started since Charles Darwin's works. More grounded concept of species as a polytypic and dynamic system appeared in Nikolai Vavilov's papers. Concept of biological species by E. Mayr, presenting reproductive isolation as a major criterion, for a long time have been a base for reconstructions of evolutionary anthropology. Today the species concept seems to be not so unequivocal in the papers of evolutionary anthropologists. Some anthropologists have doubts in reproductive isolation, they propose wide interspecific hybridization, cohesion and even syngameons among Homininae. This publication considers some questionable aspects of biological concept of species and evolution of E. Mayr's views on anthropogenesis. It is stressed that in spite of some complexities of its use in paleontology, Mayr concept has a number of remarkable advantages.*

**Key words:** *biological species, Homininae, polytypic species, interspecific hybridization*