

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет им. П.М. Машерова»

В.Я. Кузьменко, О.В. Мусатова

Популяционная биология

Учебно – методический комплекс
для студентов биологических специальностей

Витебск

Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

2007

УДК 574.3
ББК 28.0
К 89

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова»

Авторы: кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **В.Я. Кузьменко**, старший преподаватель кафедры экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **О.В. Мусатова**

Рецензенты: доктор медицинских наук, заведующий кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «ВГМУ», профессор **О.Д. Мядлец**;
доктор биологических наук, заведующая кафедрой анатомии, физиологии и валеологии человека УО «ВГУ им. П.М. Машерова», профессор **И.М. Прищеп**

Кузьменко В.Я., Мусатова О.В.

К 89 ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ: Учебно-методический комплекс / В.Я. Кузьменко, О.В. Мусатова. – Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2007. - с.

ISBN

Рассмотрены представление о популяции, ее структуре и свойствах, показываю-ются основные концепции популяционной биологии, анализируется связь процессов в популяции с явлениями и процессами на других уровнях организации живой материи, освещаются современные методы изучения природных популяций.

Учебно-методический комплекс предназначен для студентов дневной и заочной формы обучения биологических специальностей университетов, учреждений образова-ния сельскохозяйственного профиля, учителей профильных биологических классов.

УДК 574.3
ББК 28.0

ISBN

СОДЕРЖАНИЕ


| | |
|----------------------------------------------------------------------------|--|
| Предисловие | |
| Базовая учебная программа | |
| Курс лекций | |
| ЛЕКЦИЯ 1. Предмет, задачи и методы популяционной биологии | |
| ЛЕКЦИЯ 2. Общие свойства популяции как биологической системы | |
| ЛЕКЦИЯ 3,4. Структура популяции | |
| ЛЕКЦИЯ 5. Величина популяции | |
| ЛЕКЦИЯ 6. Изоляция и связь между популяциями | |
| ЛЕКЦИЯ 7. Популяция как единица эволюции и управления | |
| ЛЕКЦИЯ 8,9. Основные направления изучения природных популяций | |
| Литература | |
| Вопросы к зачету | |

Предисловие

Эволюционно-генетическое представление о популяции диктует необходимость введения на завершающем этапе биологического образования специального курса, в котором целостно и системно излагается представление о популяции, ее структуре и свойствах, показываются основные концепции популяционной биологии, анализируется связь процессов в популяции с явлениями и процессами на других уровнях организации живой материи, освещаются современные методы изучения природных популяций.

Предлагаемый учебно-методический комплекс включает разработанные авторами базовую учебную программу, курс лекций, материалы для подготовки к семинарским занятиям, тестовые задания для контроля самостоятельной работы и перечень вопросов к зачету по специальному курсу «Популяционная биология».

Курс лекций состоит из 9 основных лекций, в которых содержатся основные, наиболее общие и общепринятые сведения о популяции с учетом новейших достижений популяционной биологии.

Для более детального изучения материалов каждой лекции и подготовки к семинарским занятиям необходимо изучить рекомендованные литературные источники под номерами (с указанием страниц), соответствующими номерам в общем списке основной и дополнительной литературы, представленным в конце пособия. Этот перечень обозначен значком  →



← Таким значком обозначены тематические тестовые задания, позволяющие не только проверить себя, но и применить теоретические знания для решения практических задач. При затруднении с ответом, необходимо еще раз вернуться к информации, содержащейся в соответствующей лекции.

Учебно-методический комплекс предназначен для студентов, как дневного, так и заочного обучения биологических специальностей университетов. С пользой он может быть использован также студентами учреждений образования сельскохозяйственного профиля, учителями профильных биологических классов.

Авторы выражают искреннюю признательность профессору О.Д. Мядельцу, профессору И.М. Прищепе за ценные советы и доброжелательную критику, а также А.А. Мусатовой за помощь в оформлении рукописи.

Базовая учебная программа

по специальному курсу «Популяционная биология» для специальностей 1-02 04 04-01 «Биология. Химия», 1-02 04-05-01 «География. Биология», 1-02 04 04-03 «Биология. Охрана природы», ... «Биология (научно-педагогическая деятельность)

Рецензенты: **И.М. Прищеп**а, заведующая кафедрой анатомии, физиологии и валеологии человека УО «ВГУ им. П.М. Машерова», доктор биологических наук, профессор и
О.Д. Мяделец, заведующий кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «ВГМУ», доктор медицинских наук, профессор

Рекомендована в качестве базовой:

- кафедрой экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова» (протокол № ___ от « ___ » _____ 200__ г.);
- Советом биологического факультета (научно-методическим советом) УО «ВГУ им. П.М. Машерова» (протокол № ___ от « ___ » _____ 200__ г.);
- Ученым Советом УО «ВГУ им. П.М. Машерова» (научно-методическим советом) (протокол № ___ от « ___ » _____ 200__ г.)

Пояснительная записка

Системный подход в изучении биологии, основанный на выделении основных уровней организации жизни (молекулярно-генетического, онтогенетического, популяционно-видового и экосистемного) требует углубленного изучения элементарных единиц и явлений этих уровней. Возникновение учения о микроэволюции показало фундаментальную роль популяционно-видового уровня организации жизни и популяции как элементарной эволюционной единицы, подробное изучение которой в основных курсах учебного плана лимитируется ограниченным количеством часов. В то же время эволюционно-генетическое представление о популяции является объединяющим для разнообразных дисциплин и подходов, в совокупности составляющих популяционную биологию. Это диктует необходимость введения на завершающем этапе обучения по биологическим спе-

циальностям специального курса, отражающего изучение структуры популяций, процессов, происходящих в природных популяциях, связь этих процессов с явлениями и процессами на других уровнях организации живой материи.

Цель спецкурса «Популяционная биология» – на основе изучения природных популяций сформировать представление о структуре и функционировании окружающей нас природы, ее целостности, расширить и углубить представления о популяции, полученные при изучении курса «Эволюционное учение».

Основными **задачами** преподавания спецкурса «Популяционная биология» являются:

- показать специфику и значение популяционно-видового уровня организации жизни;
- сформировать представления об естественно-историческом природном образовании - популяции;
- показать сложность природной популяции, ее структурированность, динамичность, уникальность и целостность;
- на основе изучения величины и связи между популяциями сформировать представление о популяции как единице эволюции и единице управления процессами в природе;
- показать основные подходы в изучении природных популяций.

Спецкурс предназначен для студентов, выпускных курсов, изучившим генетику, экологию эволюционную теорию, тех биологических специальностей, учебными планами которых не предусмотрены подобные курсы специализации (Популяционная экология, Популяционная генетика и т.д).

Программа курса составлена из расчета времени, выделенного учебным планом (24 часа) в рамках дисциплин, установленных советом ВУЗа для студентов пятого курса биологических специальностей.

Введение.

Популяционная биология – наука о структуре и функционировании популяции и связи этих процессов с процессами на других уровнях организации живой материи. Уровни организации живого. Популяционная биология – наука о процессах, происходящих на популяционно-видовом уровне организации живого. Основные пути формирования, предмет, методы популяционной биологии. Схема популяционной биологии.

Общие свойства популяции как биологической системы.

Определение понятия «популяция», разные подходы к определению популяции, его особенности и применение.

Общие свойства популяции: преемственность, целостность, структурированность, динамичность, уникальность.

Величина популяции и факторы, ее определяющие. Величина некоторых природных популяций. Примеры выделения и величина некоторых природных популяций. Факторы, влияющие на величину популяций. Общие выводы по величине популяций.

Изоляция и связь между популяциями. Пространственная и биологическая изоляция. Оценка сходства популяций.

Структура популяции.

Понятие структуры популяции. Половая структура популяции: первичное, вторичное и третичное соотношение полов.

Возрастная структура: возрастные пирамиды; соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп.

Пространственная структура: радиус репродуктивной активности, внутривидовые группировки. Генетическая структура: понятие генетической структуры; особенности генетической структуры популяций некоторых групп организмов; общие свойства популяции как генетической системы.

Экологическая структура: группировки по питанию, возрастно-половым особенностям, двигательной активности, фенологии.

Популяция как единица эволюции и управления.

Популяция – элементарная единица эволюции. Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений. Популяция как единица эксплуатации. Алгоритм стратегии управления популяциями.

Популяция как единица регулирования численности.

Популяция как единица охраны и биомониторинга.

Основные направления изучения природных популяций.

Основные подходы к изучению природных популяций: генетический, экологический, биохимический, онтогенетический, физиологический, экологический и комплексный фенетический.

Примерный тематический план изучения спецкурса*

| <i>Разделы</i> | Количество учебных часов | |
|----------------------------------------------------|--------------------------|---------------------|
| | Лекций | Семинарских занятий |
| Введение | 2 | |
| Общие свойства популяции как биологической системы | 6 | 2 |
| Структура популяции. | 4 | 2 |

| | | |
|---------------------------------------------------|----|---|
| Популяция как единица эволюции и управления | 2 | 2 |
| Основные направления изучения природных популяций | 4 | |
| ИТОГО: | 18 | 6 |

* Общая структура курса, соотношение отдельных разделов, количество лекций и семинарских занятий могут варьировать в зависимости от установленного соотношении аудиторной и самостоятельной работы, возможностей кафедры, научных интересов и методических принципов преподавателей

Курс лекций

ЛЕКЦИЯ 1

ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

План:

1. Уровни организации живого.
2. Популяционная биология – наука о процессах, происходящих в популяции на популяционно-видовом уровне организации жизни.
3. Основные пути формирования и методы популяционной биологии.
4. Схема популяционной биологии.

Точная дата появления словосочетания «популяционная биология» не известна, но в середине 70-десятых годов XX столетия оно стало весьма распространенным, наряду с термином «молекулярная биология».

Оба эти понятия отражали новый системный подход к изучению биологических явлений, основанный не на объектах, а на уровнях исследования.

Уровни организации жизни. Есть несколько подходов к выделению уровней организации живой материи. Методологически наиболее обоснованным представляется подход, в котором выделение уровней организации основано на вычленении реально существующих специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений, имеющих значение не для изучающего жизнь, а для самой жизни.

При таком подходе оказывается возможным и достаточным выделить **молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и экосистемный уровни.**

Молекулярно-генетический уровень. Основными структурами этого уровня организации жизни являются макромолекулы нуклеиновых кислот, которые осуществляют авторепродукцию клеток и организмов и передают наследственную информацию от поколения к поколению через элементарные единицы – *гены*.

На этом же уровне через изменение структурных элементов (мутации) определяется элементарная наследственная изменчивость, лежащая в основе эволюционного процесса. Так в наиболее общих чертах возможно представить себе возникновение *молекулярно-генетического уровня жизни*, элементарной структурой которого является *ген*, а элементарным явлением – *конвариантная редупликация*.

Онтогенетический уровень. Генетическая изменчивость, которая закладывается на молекулярно-генетическом уровне, реализуется в конкретные признаки и свойства в ходе индивидуального развития последовательно в клетках, тканях, органах и системах, но окончательно в организмах, где генотип реализуется в фенотипе. Логично поэтому следующим уровнем организации жизни считать онтогенетический.

Если на молекулярно-генетическом уровне элементарными структурными единицами служат биологически активные макромолекулы (гены), то на онтогенетическом уровне такими единицами служат *особи* или *клетки* (во всяком случае так считают многие серьезные исследователи). Элементарными же явлениями оказываются процессы *онтогенетической дифференцировки* – постепенного становления органов и систем. от момента их возникновения до прекращения существования, то есть онтогенез.

На онтогенетическом уровне организации в результате опять-таки действия естественного отбора происходит не только реализация и апробация генетической информации, поступающей с молекулярно-генетического уровня, но и в материальной форме образуется большая часть эволюционных новообразований, в том числе и таких, которые определяют возникновение следующего уровня организации жизни – популяционно-видового.

Популяционно-видовой уровень. Этот уровень – особенная дискретная надорганизменная форма организации живого, которая характеризуется объединением индивидуумов (особей), населяющих определенное пространство и сходных по своей морфо-физиологической организации. При этом популяции представляют собой свободно скрещивающиеся (панмиктические) единства особей, а виды являются генетически закрытыми системами, состоящими из таких свободно скрещивающихся популяций.

В настоящее время выявлены элементарные структуры, материал, явления и факторы этого уровня организации жизни с эволюционных позиций. Элементарной структурой является *популяция*, элементарным материалом – *мутации* разных типов, элементарным явлением – *изменение генотипического состава* популяции, а элементарными факторами – *мута-*

ционный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция и естественный отбор.

На этом уровне происходит оценка того, что закладывается на молекулярно-генетическом и реализуется в фенотипе на онтогенетическом уровнях. Это арена действия естественного отбора и осуществления *микроэволюции*.

Экосистемный уровень. Каждая популяция хотя и является самостоятельной эволюционной единицей, способной к длительному существованию и эволюционным преобразованиям, всегда существует в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Популяция поэтому является составляющей частью биogeоценоза.

Биogeоценозы представляют собой совокупность живых существ (биоценоз) и косных компонентов, которые соответствуют определенной части поверхности Земли. Эти части поверхности выделяются заметными границами от других подобных объединений в биосфере Земли.

Виды внутри биogeоценоза связаны друг с другом трофическими, химическими, эдафическими связями. В то же время они связаны с климатом, гидрологическими условиями, почвой, химизмом среды и другими абиотическими факторами. Вся эта незамкнутая система характеризуется стабильностью и является экосистемой.

Экосистема – это взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергией (А. Тэнсли, 1935).

Экосистема – "безразмерное" понятие. Но есть один класс экосистем, который характеризуется определенными размерами и имеет принципиальное значение как "кирпичик" организации все биосферы – это биogeоценозы. Биogeоценоз – это такая экосистема, внутри которой нет биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ. Биogeоценозы являются средой для эволюции популяций, входящих в этот биogeоценоз. Совокупность биogeоценозов на Земле образует биосферу. Поэтому этот уровень часто называют биogeоценозично-биосферным. Но поскольку и биogeоценоз и биосфера являются экосистемами, то вполне правомочно этот уровень организации жизни называть экосистемным. Элементарной единицей этого уровня на Земле является биogeоценоз, а элементарным явлением, то есть изменением элементарной структуры, будет постоянное изменение вещественно-энергетических отношений в биогеоценозе, приводящее к *закономерной смене одного биogeоценоза другим - сукцессии*. Выделение этих уровней позволяет более предметно рассмотреть структуру биологии (рис.1.1).

Комплекс наук, изучающих молекулярно-генетический уровень организации жизни, образуют такой раздел биологии, как **молекулярная биология**, онтогенетический уровень – **биология развития**. Экосистемный уровень изучают ряд биологических дисциплин, составляющих такой

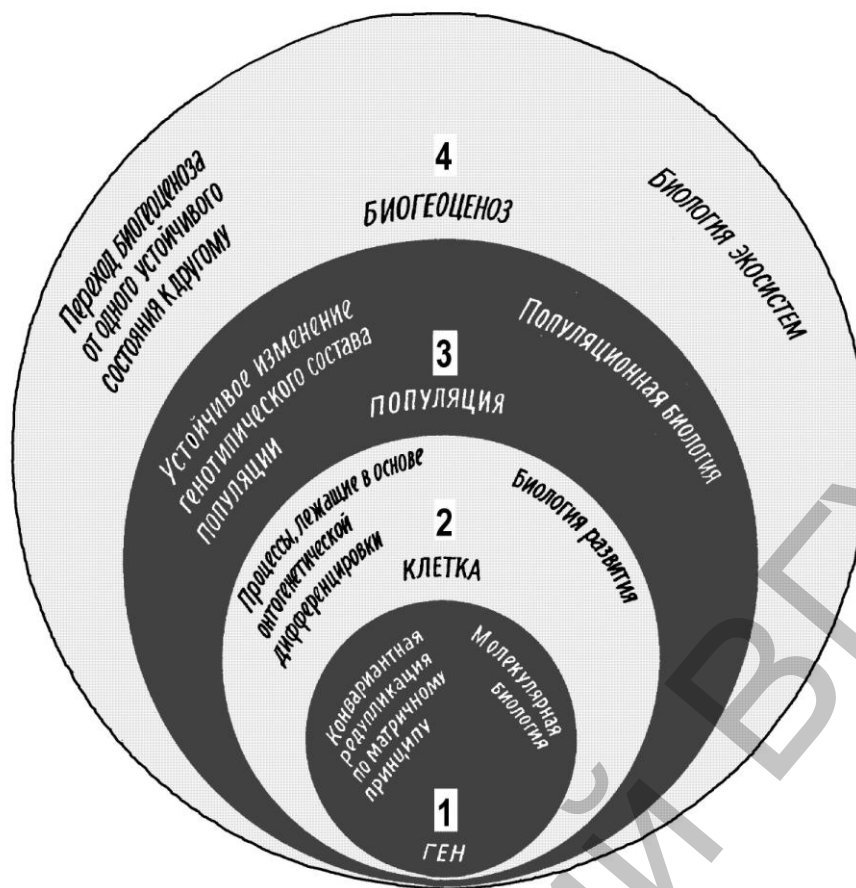


Рис. 1.1. Структурная схема биологии. Уровни организации жизни: 1 – молекулярно-генетический; 2 – онтогенетический; 3 – популяционно-видовой; 4 – экосистемный.

раздел биологии, как **биология экосистем**. **Популяционная биология – наука о процессах, происходящих в популяции на популяционно-видовом уровне организации жизни.**

Популяционная биология посвящена рассмотрению явлений жизни на популяционно-видовом уровне. Это довольно широкая область знаний, охватывающая в первую очередь изучение элементарной структуры популяционно-видового уровня организации жизни – популяции, ее структуры, происходящих в природных популяциях процессов, связи этих процессов с явлениями и процессами на других уровнях организации живой материи.

Изучение популяций важно и для теоретических, и для прикладной биологии. Без понимания процессов на популяционно-видовом уровне, без выделения популяций и их групп немыслимо грамотное описание внутривидового разнообразия и различий между близкими видами. Это крайне важно для организации сохранения генофондов. Без популяционного подхода невозможна длительная эксплуатация любых природных богатств, невозможно дальнейшее развитие учения о микроэволюции, а, следовательно, управление живыми природными ресурсами.

Для того чтобы понять, каким образом протекает эволюция, необходимо понимать процессы, происходящие в пределах популяции. Изучение этих процессов в популяции, общих принципов ее организации и составляет предмет популяционной биологии.

В силу дальнейшей конкретизации предмета исследований по пути редукционизма популяционная биология дифференцируется на *популяци-*

онную генетику, изучающую процессы наследования в пределах популяции, *популяционную экологию*, изучающую взаимодействие членов данной популяции друг с другом, а также с окружающей их физической и биологической средой.

В отличие от популяционно-экологического и популяционно-генетического подходов популяционная биология рассматривает популяцию в целом, как сложную генетическую и экологическую систему, естественно-историческую целостность, некое многомерное образование с общими принципами организации и закономерностями функционирования.

Как особого рода биологическая система популяция характеризуется целостностью и независимостью, структурированностью и динамичностью всех параметров, полиморфностью и уникальностью. Популяция - естественно-историческая структура, элементарная единица эволюционного процесса и, что особенно важно практически, основная единица любой формы управления живыми природными ресурсами: эксплуатации, регулирования численности и охраны.

Предметом популяционной биологии является, поэтому, популяция, ее структура и функции, ее становление и преобразования в ходе эволюции.

Основные пути формирования и методы популяционной биологии. Существуют 2 основных пути формирования популяционной биологии:

- **казуальный** – заключается в выяснении механизма разных явлений в популяциях. При таком подходе анализируются возможные многочисленные механизмы, объясняющие одно единственное популяционное событие. Этот путь преобладает в развитии экспериментальной *популяционной генетики и экологии*, а также в *популяционной математике*;

- **феноменологический** – основан на выяснении разнообразия популяционных структур и явлений в самых разных группах живых организмов, поиске проявления одной и той же принципиальной черты (механизма) в популяциях разных групп организмов. Этот путь характерен для современного этапа развития *популяционной морфологии и биохимии, фенетики популяций и популяционной биогеографии*.

Оба эти подхода используются популяционной биологией в полной мере, хотя в настоящее время более важным является феноменологический подход.

Интенсивное развитие популяционной биологии за последние десятилетия позволили установить невозможность глубокого изучения популяции без учета условий ее существования. В то же время у популяционной биологии сегодня нет еще ответов на многие, возникающие при изучении природных популяций вопросы. Остро ощущается недостаток данных в целом ряде областей природных популяций. Для таких крупных групп, как простейшие, грибы, низшие растения, прокариоты, популяционные

данные практически отсутствуют. Нет достаточных данных по количественной оценке работы естественного отбора, диффузии аллелей внутри и между популяциями, онтогенетическому контролю генетических вариаций, выяснению роли и места отдельных популяций в системе вида, месте популяций в потоке вещества и энергии в экосистемах, определению границ между популяциями и многим другим вопросам.

В популяционной биологии происходит быстрое расширение методов исследования. При этом появление нового метода зачастую создает определенную моду. Так, в конце пятидесятих годов прошлого столетия очень популярным был *метод изучения хромосомного полиморфизма*, позволяющий устанавливать тонкие особенности микродифференцировки природных популяций, но одновременно привело к поспешному выделению мелких таксономических групп лишь на основании хромосомных, главным образом количественных, особенностей.

В конце 60-х годов в популяционные исследования *вошел метод изучения биохимического полиморфизма*. Однако, ни изучение хромосомного, ни изучение биохимического полиморфизма, не стало панацеей в решении многих популяционных проблем, так как ни один частный метод не в состоянии решить общие проблемы популяционной биологии.

Наметившийся в последнее время несомненное преобладание *генетического подхода* в изучении популяций не должен приводить к забвению того факта, что гены являются лишь «медиаторами» фенотипа, и именно фенотипы (а не гены и их аллели) составляют природную популяцию.

В этой связи перспективным кажется развитие *фенетического подхода* к изучению популяций – использование любых признаков-маркеров генетического состава популяции (морфологических, биохимических, физиологических и т.д.). Важность изучения природных популяций, поэтому, часто недооценивается. Если нормальный ход популяционного исследования должен состоять из 4 последовательных этапов: наблюдение-описание; лабораторный и ли полевой эксперимент, анализ; моделирование, синтез; предсказание, то сейчас исследователи нередко сразу приступают к третьему этапу, что делает предсказание малонадежным.

В целом же комплекс методов исследования популяции включает *генетический, экологический, морфологический, биохимический, физиологический, географический, энергетический, палеонтологический, этологический и другие методы*.

Схема популяционной биологии. На основе всего сказанного популяционную биологию и структуру ее изучения можно представить в виде дерева (рис. 1.2), корни которого представляют собой основные черты структуры популяции (половая, экологическая, генетическая, пространственная, возрастная), ствол состоит из главных подходов к изучению популяции (генетический, экологический, морфологический, биохимический,

физиологический, географический, энергетический, экологический, палеонтологический), а крона - собрание ветвей, обозначающих основные концепции популяционной биологии, как результат изучения популяции: популяция как единица эволюции, биомониторинга и основная единица управления (эксплуатации, подавления, охраны).

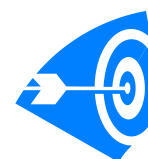


Рис. 1.2: Схема популяционной биологии



Литература: 5 (с.3-8; 291-295); 6 (с.31-41); 7 (с.76-81); 19 (с.261-265); 23 (с.6-9);

Проверьте себя



1. Макромолекулы нуклеиновых кислот являются основными структурными единицами уровня организации жизни:
 - а) молекулярно-генетического;
 - б) онтогенетического;
 - в) популяционно-видового;
 - г) экосистемного.
2. Основными структурными единицами онтогенетического уровня организации жизни служат:
 - а) биологические макросистемы;
 - б) популяции;
 - в) клетки;
 - г) субклеточные структуры.
3. Мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция и естественный отбор – это элементарные факторы, действующие на уровне организации жизни:
 - а) молекулярно-генетическом;
 - б) онтогенетическом;
 - в) популяционно-видовом;
 - г) экосистемном.
4. Элементарными структурными единицами экосистемного уровня организации жизни служат:
 - а) клетки и органы;
 - б) ландшафты;
 - в) биогеоценозы;
 - г) популяции.
5. В задачи популяционной биологии **не** входит:
 - а) изучение демографической структуры популяций;
 - б) развитие учения о динамике биогеоценозов;
 - в) оценка полиморфизма природных популяций;
 - г) разработка практических рекомендаций по эксплуатации биологических ресурсов.
6. Сущность феноменологического пути формирования популяционной биологии как науки заключается в следующем:
 - а) анализ многочисленных механизмов, детерминирующих в популяции какое-либо явление;
 - б) изучение одного и того же процесса (явления), реализующегося на разных уровнях организации жизни;
 - в) сравнительная характеристика популяций разных видов в пределах биосферы;
 - г) поиск проявления одной и той же принципиальной черты (механизма) в популяциях разных групп организмов.
7. Изучение характера наследования и распределения в популяции частот аллелей и частот генотипов составляет сущность метода:
 - а) морфологического;
 - б) биохимического;
 - в) генетического;
 - г) экологического.
8. Выделение специфических особенностей обменных процессов, особых веществ-маркеров в природных популяциях является основой метода:
 - а) морфологического;

- б) биохимического;
 - в) генетического;
 - г) экологического.
9. Отличия в особенностях адаптивных реакций особей на среду, в морфо- и экотипах популяций являются критериями метода:
- а) этологического;
 - б) биохимического;
 - в) экологического;
 - г) генетического.
10. Опишите сущность метода моделирования процессов, происходящих в природных популяциях. Всегда ли широкое применение этого метода оправдано?

ЛЕКЦИЯ 2

ОБЩИЕ СВОЙСТВА ПОПУЛЯЦИИ КАК БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

План:

1. Определение понятия «популяция».
2. Общие свойства популяции.

Определение понятия «популяция». Чем шире значение какого-нибудь понятия, тем с большими трудностями встречается его точное определение. Поэтому существуют сотни формулировок определения «популяция». Существует не менее 3 подходов к определению понятия «популяция».

До 40-50 годов слову «популяция» (лат. *populus* – население) не придавалось строгого терминологического значения, и оно использовалось в значении «любая группа особей».

С развитием популяционных исследований такое общее значение оказалось недостаточным, что привело к рассмотрению популяции с разных точек зрения.

1. С экологической точки зрения под популяцией стали иметь в виду, как правило, *естественную, пространственно единую группу особей одного вида, как целое реагирующую на действие различных внешних факторов*, форму существования вида в конкретных условиях.

Для различий по величине такие группы особей обозначают как:

- экологическая популяция;
- ландшафтная;
- географическая;
- биотопическая;
- псевдопопуляция;
- микропопуляция.

2. Вторым направлением развития представлений о популяции было генетическое.

В генетике под популяцией понимается, прежде всего, определенная генетическая система, которую в самой общей форме можно определить как *находящуюся в динамическом равновесии систему генотипов* (Johannson, 1939; Darlington, 1939), то есть как группу особей, не просто связанных посредством скрещивания, а связанных особым образом так, что они составляют части единого целого.

Для генетических расчетов, а затем и для математического моделирования необходима была формализация определения популяции как генетической системы. Поэтому под *менделевской*, или идеальной популяцией стали иметь в виду *неограниченно большую группу особей, все члены которой имеют равную способность скрещивания с особями противоположного пола и внутри которой не действуют какие либо эволюционные силы, сдвигающие соотношение частот генотипов*. Ясно, что таких групп особей в природе не существует.

Для определения понятия «популяция», отражающего реальное положение в природе, понятию менделевской популяции было придано значение *пространственно-временной группы особей, внутри которой реально осуществляется скрещивание, то есть любой группы размножающихся особей, имеющих общий генофонд* (Добжанский, 1950). Самой большой из менделевских популяций оказывается вид, самой мелкой – группа, состоящая из самца и самки.

Но при таком широком определении термин «популяция» оказывается настолько неопределенным, что его употребление явно теряет терминологическое значение.

3. Третье, ближайшее к нам по времени направление развития представлений о популяции можно считать синтетическим: оно включает как генетическое, так и экологические аспекты. При этом основой такого синтеза оказывается учение о микроэволюции, где стала особенно ясна роль популяции, как элементарной единицы эволюции (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский, 1969; Шапошников, 1978; Мина, 1980, 1986; Lewontin, 1968).

Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство.

Популяция – это всегда достаточно многочисленная группа особей, на протяжении большого числа поколений, в высокой степени изолированная от других аналогичных групп особей.

Некоторые особенности предлагаемого определения. В предлагаемом определении популяция характеризуется *размером, длительностью существования, занимаемым пространством, генетической и экологической самостоятельностью*. Популяция – самая мелкая, элемен-

тарная группа особей из тех, которым присуща эволюция. Ни существующие немногие поколения семья, соседство, панмиктическая единица или подобные мелкие группировки особей, ни тем более отдельные особи - собственной эволюционной судьбой как таковой не обладают, так как в масштабе эволюции их существование эфемерно. Они погибают, не успев эволюционно измениться. Если же на их основе в будущем разовьются более крупные группы особей, то они будут обладать иными признаками и свойствами.

Надо иметь в виду, что минимальный размер для самопроизводства на протяжении большого числа поколений обозначает численность, достаточную для выживания популяции при резких изменениях давления факторов среды и, в первую очередь, волн численности. Конечно, мгновенная, вернее разовая, численность популяции у позвоночных в период депрессии может составлять, в редких случаях, всего несколько размножающихся особей. Но в среднем ее численность всегда ближе к тысячам, чем к десяткам особей.

Каждая популяция обладает определенным *ареалом*. Это один из необходимых критериев популяции. Особи вне этого ареала выходят из состава популяции. Конечно, ареал популяции может расширяться, но для этого популяция должна освоить новое пространство.

Указание на формирование популяцией *генетической системы* позволяет избежать использования неоднократно вызывавшего критику критерия «той или иной степени панмиксии». Эта критика оправдана по двум причинам. Во-первых, само понятие «панмиксия» уже обозначает 100%-ную вероятность всеобщего случайного скрещивания и выражение «та или иная степень панмиксии» похоже на высказывание «слегка беременная». Во-вторых, критерий скрещивания в определении популяции сразу же исключает из сферы применения всю группу агамных и партеногенетических форм.

Определение же популяции как генетической системы делает предлагаемое определение применимым и к агамным, и к партеногенетическим формам, поскольку особи и таких организмов образуют в чреде поколений определенные генетические системы.

Еще одна особенность данного определения – указание на формирование популяцией собственного экологического гиперпространства. До настоящего времени концепция *экологической ниши* как многомерного пространства в биологическом и физическом пространстве и времени применялась обычно лишь для вида. Однако, поскольку внутри вида не может быть двух одинаковых по всем характеристикам популяций, неизбежно признание того факта, что каждая популяция обладает собственной, свойственной только ей экологической характеристикой, то есть формировать специфическое экологическое гиперпространство как часть видовой экологической ниши.

Трудности применения термина «популяция». Придание понятию «популяция» терминологического значения неизбежно приводит к тому, что определенные группы особей не могут быть названы популяциями. Мы уже ставили вопрос, нельзя ли признать популяцией пару размножающихся особей или даже успешно размножающуюся единственную самку? Ведь через определенное число поколений потомство исходно не многих особей может достигнуть значительной численности и при благоприятных условиях от них может возникнуть новая популяция. Значит ли это, что определение ранга группировки всегда может быть лишь ретроспективным? По-видимому, значит. Ретроспективный характер присущ многим определениям в биологии. Порой нельзя определить что-то, что еще не возникло.

Для выхода из аналогичного положения в отношении вида К.М. Завадским было предложено считать такие формы, которые потенциально могут стать видами, формами видового ранга. Такие формы еще не прошли апробацию в природе, не завоевали «место под солнцем», у них не сформировалась специфическая генетическая система, они еще не сформировали экологической ниши.

Все это полностью применимо и к кандидатам в популяции. Пара размножающихся мышей, даже одна оплодотворенная самка дрозофилы или хомячка и т.д. могут заслуживать названия «форма популяционного ранга». Использование категории «форма популяционного ранга», возможно, позволит избежать ненужных споров по поводу точного определения статуса той или иной группировки в природе, когда эволюционное будущее ее очевидно, но ни предыстория, ни тем более будущая самостоятельность в эволюции не могут быть доказаны. Введение такого понятия отразит объективно существующую расплывчатость между «хорошими» популяциями и явными «не популяциями».

Существует еще один аспект определения статуса популяций. Каков, например, популяционный статус домовых мышей, завезенных на антарктический остров Маккуори и успешно там акклиматизировавшихся, достигших значительной численности и создавших может быть даже несколько генетических систем популяционного ранга (Berry, 1978)? Как быть в случаях вторжения человека в создание тех или иных популяционных систем, что случается в результате акклиматизации?

Возможный выход – введение понятия «полуприродные популяции» (например, для обозначения первых этапов существования кроликов в Австралии, полевого воробья в Северной Америке, колорадского жука в Евразии). По мере «встройки» в местные экосистемы, формирования там собственного экологического гиперпространства полуприродные популяции будут становиться настоящими природными.

По-видимому, предложенное определение популяции может охватывать все группы организмов, кроме вирусов. Но для вирусов пока не удает-

ся сформулировать даже рабочего определения популяции. После формулировки такого определения станет ясным, существует ли у этих своеобразных форм жизни популяционная организация.

Рассмотренное определение популяции не может рассматриваться, как окончательное. Подобного рода определения шлифуются десятилетиями и являются всегда продуктом творчества многих исследователей. Сейчас было бы крайне целесообразно попытаться на основе этого (или любого другого) определения популяции сформулировать более частные определения понятия популяции для разных групп организмов.

Для каждой крупной группы видов возможна и, по-видимому, целесообразна выработка более узких конкретных определений. Важно лишь, чтобы эти определения, развивая отдельные общие положения, более применимые для данной группы, не противоречили бы общему теоретическому определению популяции, как естественно-исторического (эволюционно-генетического) единства. Любая популяция обязательно должна быть генетической системой – организацией взаимодействующих единиц, хранящей и передающей генетическую информацию, полученную от предыдущих поколений, как целое реагирующей на внешние воздействия. Популяция является не только генетической системой. Это система биологическая в широком смысле слова.

Общие свойства популяции. Основными свойствами популяции как минимальной естественно-исторической структуры является *преемственность, целостность, структурированность, динамичность и уникальность.*

Преемственность популяции выражается, прежде всего, в представлении о том, что популяция – это непрерывный во времени поток онтогенезов, связанных родством. Это родство может проявляться в разных формах:

- сетчатое родство у размножающихся половым путем;
- дихотомическое родство у облигатноагамных форм;
- попеременно то и другое – у форм с чередующимся половым и бесполом размножением.

Непрерывность популяции во времени определяет возможность самовоспроизведения популяции в чреде поколений. Отдельные группы самцов, скопления особей различных возрастных групп и другие, не самовоспроизводящиеся группы, порой даже достигающие большой численности и держащиеся определенное время изолированно от других группировок вида, не могут быть названы популяциями в естественно-историческом смысле этого понятия. Не могут считаться популяциями и кратковременные (существующие на протяжении немногих поколений) иногда многочисленные и даже временно размножающиеся группы, например саранча вне очагов ее постоянного обитания при миграциях, или центрально-азиатская птица саджа, которая некоторое время может обитать в западной

Европе, а потом бесследно исчезать. Такие поселения можно считать формами популяционного ранга.

Важно при характеристике популяций как непрерывной чреды онтогенезов учитывать, какое *время* имеется в виду. Кроме астрономического времени выделяются и некоторые другие формы времени (Вернадский, 1932). Из них нас интересует время биологическое, которое может измеряться:

- числом клеточных делений;
- периодами половой активности;
- гормональные циклы и т.п. параметрами.

С эволюционной точки зрения важно то время, в масштабах которого могут осуществляться эволюционно значимые изменения – *элементарное эволюционное явление* – стойкое изменение генотипического состава популяции, а затем и *элементарное адаптационное явление*. Такие явления не могут произойти среди единственной пары особей, жизнь которой происходит в онтогенетическом временном измерении. Жизнь популяции как элементарной единицы эволюции осуществляется в популяционном измерении и измеряется, прежде всего, *числом поколений*.

Определяя эволюционное время числом поколений, мы можем более обоснованно сравнивать скорость эволюционных преобразований. Например, за одно и то же астрономическое время (30 лет) у слона сменяется одно поколение, а у бактерии – 500000. Поэтому пара размножающихся особей не может быть популяцией, прежде всего потому, что она существует в совершенно ином масштабе времени.

Из этого следует то, что правильнее определять для популяции не «мгновенную» (в масштабах жизни одного поколения) численность, а численность на протяжении жизни ряда поколений. По-видимому, лишь в какое-то эволюционное мгновение популяция может быть представлена единичными особями (например, в периоды катастрофического сокращения численности, или в самом начале или в конце своего существования). С другой стороны, вероятно, правильнее считать таких единичных особей либо уже не популяциями, либо еще не популяциями, потому что настоящей генетической системы они не образуют, а это для популяции обязательно.

Целостность популяции определяется реальной связью подавляющей части ее членов между собой в чреде поколений как более или менее дальних родственников и возможностью обмена генетической информацией при скрещивании. Генетические связи являются главным цементирующим популяцию фактором. Целостность популяции определяется во многом ее независимостью.

Независимость популяции внутри вида определяется ее постоянной *изоляция* от других популяций. В среднем поток мигрантов в любую популяцию не превышает в природе немногих процентов на поколение,

обычно же много меньше – порядка долей процента. Это ограничение обмена аллелями между популяциями вместе с неизбежным различным давлением естественного отбора в каждой популяции являются важными факторами, определяющими независимость всякой популяции. Независимость популяции проявляется и в том, что любая популяция вида обладает всеми генами данного вида. Она является носителем и хранителем генофонда вида. Несхожесть между популяциями касается с генетической точки зрения лишь различий в частотах встречаемости различных аллелей, но не самих генов. Генофонд во всех популяциях одного вида одинаков, но аллелофонд – различный. Независимость популяции определяется и многочисленностью составляющих ее особей. Только достаточно большая численность определяет возможность образования и устойчивого существования популяции как целостной системы, возможность выживания этой системы после резких, порой многократных сокращений численности, характерных для всех живых существ. Колебание по численности в 10 – 1000 раз – довольно частое явление. Поэтому достаточная численность особей, составляющих популяцию, оказывается одной из важнейших черт популяции, определяющей возможность ее длительного существования в условиях таких колебаний.

Например, исследования пашенной полевки (*Microtus agrestis*) на островах Финского залива (J. Rokki, 1981) показали следующее. Полевки были найдены на 69 островах из 71, но только на трех – в течение 3 лет подряд. На остальных островах вымирание и иммиграция отмечены 165 раз. При этом вымирание было характерно не только для малых группировок, но и для населения в несколько сотен полевок на островах площадью от 5 до 26 га. Те же исследования показали удивительную возможность для распространения полевки. Водное пространство в 2 км не является преградой для полевки.

Таким образом, как популяцию можно рассматривать только население полевок всего архипелага. На каждом же острове существуют, как правило, мелкие семейные группы, группы случайных мигрантов, или *демы*, состоящие из нескольких десятков семей и существующие на протяжении не более 2-3 поколений. Это все как бы «кандидаты» на создание в будущем популяции. Такие группы особей можно назвать формами популяционного ранга.

Структурированность популяции заключается в том, что популяция не гомогенное образование, а сложная структурированная система. Эта многоплановая структурированность определяет одну общую для всех популяций и очень важную особенность – *полиморфность*.

В популяции всегда присутствуют разные по возрасту, полу, морфологии, физиологии, экологии и этологии группы особей. Не менее 10-20% всех локусов у каждого индивидуума оказываются гетерозиготными.

Генетическая полиморфность популяции вместе с возможностью быстрого размножения в чреде поколений особей – носителей удачных генетических вариантов обеспечивают подстройку популяционной системы даже при резких воздействиях необычных условий.

В целом же и структурированность популяции, и вытекающий отсюда постоянный полиморфизм оказываются важными *компонентами устойчивости и целостности* популяции как биологической системы.

Динамичность популяции проявляется в том, что все структуры и границы популяции подвижны, динамичны. Непрерывно меняется возрастной состав. Исчезновение одних генотипов и появление других уже определяют неизбежность постоянного изменения популяционного аллелофонда. Множество экологических факторов, постоянно действуя в природе, ежеминутно меняют морфологические, физиологические, этологические, любые другие характеристики популяции. Обычно изменения популяции носят характер колебательных процессов. Все популяционные параметры, постоянно меняясь, колеблются около каких-то средних величин.

Уникальность популяции. Практически каждая особь популяции генетически уникальна. Это положение справедливо не только для особей, возникающих в процессе полового размножения. Это есть у партеногенетических форм, где уровень гетерозиготности особей не ниже. На генетической основе развивается и экологическая разнокачественность особей. Люди, например, различны не только по аллелям, но и по привычкам, вкусам, поведению

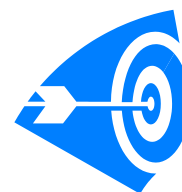
Из этой уникальности особей вытекает и *уникальность* любой популяции. Двух одинаковых популяций нет и быть не может как по причине генетической уникальности особей, так и по причине невозможности точного повторения биотического и абиотического окружения двух пространственно разделенных участков биосферы. В то же время все популяции вида содержат один и тот же (видовой) набор генов и поэтому обладают одинаковым генофондом.

Из перечисленных основных свойств популяции, как биологической системы следует, что любая природная популяция многочисленна, полиморфна, изолирована от остальных популяций, приспособительно и как целое реагирует на различные влияния, отличается от всех других популяций.



Литература: 1 (с.3-38; 59-60); 3 (с.17-29); 5 (с.142-155); 6(с.108-124); 23 (с.74-87); 19 (с.9-10; 273-276) .

Проверьте себя



1. Подавляющее большинство видов живых организмов состоит из отдельных: а) популяций; б) особей; в) организмов; г) верного ответа нет;
2. Популяция это:
 - а) совокупность особей в пределах биогеоценоза;
 - б) минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство
 - в) биологическая система организменного уровня;
 - г) группа морфологически сходных особей.
3. Популяция — это....
 - а) особи одного вида на данной территории;
 - б) группа особей разных видов на одной территории;
 - в) группа особей одного вида, занимающих разные территории;
 - г) совокупность особей одного вида, в населяющих определенную территорию, характеризующихся общностью морфотипа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей.
4. Совокупность особей одного вида, населяющих территорию с однородными условиями существования и обладающих общим морфотипом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения, – это:
 - а) локальная популяция;
 - б) биоценоз;
 - в) экологическая популяция;
 - г) географическая популяция.
5. Совокупность особей одного вида, населяющих один тип местообитания, характеризующихся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни – это:
 - а) локальная популяция;
 - б) биоценоз;
 - в) экологическая популяция;
 - г) географическая популяция.
6. Совокупность особей одного вида, населяющих небольшой участок однородной площади – это:
 - а) локальная популяция;
 - б) биоценоз;
 - в) экологическая популяция;
 - г) географическая популяция.
7. Выберите из перечня признак, который влияет на формирование локальных популяций:
 - а) доступность корма;
 - б) расчлененность ландшафта на неоднородные участки;
 - в) обилие хищников;
 - г) обилие паразитов.
8. Примером популяции является:
 - а) совокупность особей элодеи канадской, населяющей отдельный водоём;
 - б) совокупность водорослей отдельного водоёма;
 - в) совокупность особей элодеи канадской, заселяющих мелководье различных водоёмов;
 - г) совокупность водорослей, населяющих мелководье различных водоёмов.
9. Ценопопуляцией называется:

- а) совокупность всех растительных организмов в пределах сообщества;
 - б) популяция какого-либо вида растений в пределах фитоценоза;
 - в) популяция мелких животных;
 - г) популяция крупных животных.
10. Территория, занимаемая популяцией, называется:
- а) биоценозом;
 - б) биотопом;
 - в) экологической нишей;
 - г) ареалом.
11. Наличие чётких границ между популяциями одного вида свойственно виду:
- а) большой прудовик;
 - б) бражник сосновый;
 - в) певчий дрозд;
 - г) майскому жуку.
12. Свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции:
- а) панмиксия
 - б) аутбридинг
 - в) инбридинг
 - г) инверсия
 - д) апомиксис.
13. Каждый вид организмов характеризуется:
- а) определенным числом хромосом;
 - б) определенной формой хромосом;
 - в) определенной величиной хромосом;
 - д) только одним способом размножения.
14. Число особей одного вида на единице пространства показывает:
- а) видовое разнообразие;
 - б) плодовитость;
 - в) численность популяции;
 - г) плотность популяции.

ЛЕКЦИЯ 3,4

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

План:

1. Понятие структуры популяции.
2. Половая структура популяции.
3. Возрастная структура.
4. Пространственная структура популяции.
5. Генетическая структура.
6. Экологическая структура.

Естественно-исторические природные группировки особей – те генетико-экологические системы, которые являются «элементарными формами существования вида» (С.С. Шварц), элементарными единицами эволюционного процесса (И.И. Шмальгаузен), которые и заслуживают названия

«популяции», - крайне многообразны. Они всегда имеют разные характеристики, главными из которых являются структура и величина популяции.

Понятие структуры популяции. Под структурой популяции в широком смысле слова понимают любые подразделения популяции как единичного целого на связанные в определенном порядке части. При этом возникает возможность говорить о половой, возрастной, пространственной, генетической и экологической структурах. Конечно, все эти структуры не равнозначны и в определенном смысле могут рассматриваться как варианты генетической структуры. В равной степени можно было бы говорить о вариантах только одной экологической структуры, поскольку любые подразделения популяции всегда имеют определенный экологический смысл. Однако целесообразней рассмотреть их врозь.

Половая структура популяции. Общепринято, что половая структура популяции – это численное соотношение самцов и самок в разных возрастных группах. Естественно, что вопрос о соотношении полов в популяции возникает лишь в случае наличия разнополых особей (животные, двудомные растения, однодомные растения с раздельнополыми цветками). Однако и у агамных форм обнаруживаются варианты полового процесса, также как и у гермафродитных и партеногенетических форм. Поэтому половая структура является достаточно универсальной и важной характеристикой популяции для большинства видов.

Половая структура определяется *первичным* (при возникновении зигот), *вторичным* (у новорожденных независимо от способа «рождения») и *третичным* (к моменту наступления половой зрелости) соотношением полов.

Первичное соотношение полов определяется сочетанием половых хромосом в процессе мейоза и обычно бывает близкое к 1:1. Известно 10 основных путей хромосомного определения пола у животных. В 5 из них при сочетании половых хромосом типа XY, XO, $X_1X_2...XY$, $XY_1Y_2...Y$ и $X_1X_2...XO$ гетерогаметным полом оказывается мужской, а в пяти аналогичных случаях – женский.

Это позволяет предполагать неизбежность существования и внутри видов различий в первичном определении пола. Доказано, что в определении типа пола большое значение может иметь не только сочетание половых хромосом, но и набор остальных хромосом (аутосом). Поэтому в популяциях животных могут встречаться не только «обыкновенные» самцы и самки, но и особи нескольких других половых типов, причем часть из них оказываются фертильными, то есть способными к размножению. При этом в разных популяциях способность к размножению разных типов самок (а соответственно и соотношение полов) может быть неодинаковым, что и определяет колебание первичного соотношения самцов и самок.

Надо иметь в виду, что в природных популяциях некоторых видов встречается определенная доля полиплоидных и партеногенетических.

Крайним случаем первичного определения пола, при котором возникает единственный пол в популяции – женский, являются популяции (чаще среди беспозвоночных) партеногенетических форм. Большой интерес представляют популяции видов, представленные как партеногенетическими, так и двуполовыми формами (некоторые виды жуков-долгоносиков, бабочки-мешочницы, пилильщик, тонкий кивсяк) Даже у серебряного карася, у которого обычный набор хромосом $2n = 100$ и самцы составляют 50% в ряде китайских, японских да и наших популяций встречаются триплоидные самки с набором хромосом $3n = 156, 160 - 166$, которые размножаются только гиногенезом, то есть лишены самцов.

При вегетативном размножении возможна и противоположная ситуация, когда популяции состоят исключительно из мужских особей. Например, белокопытник (подбел) встречается практически по всей Англии, но лишь в центральной и южной частях его популяции состоят из мужских и женских особей. На остальной территории популяции состоят из 100% мужских растений, размножающихся вегетативно.

Есть также определенное число видов – облигатных гермафродитов, например, у растений самоопылителей, для которых трудно применять понятие соотношения полов, хотя этот вопрос не так прост.

Вторичное соотношение полов. Вторичное (при рождении) соотношение полов может варьировать в широких пределах в зависимости от влияния различных экологических факторов. Например, у корнеплода *Arisaema japonica* решающим фактором при вторичном распределении пола оказывается масса клубней. Только самые крупные из них дают растения с женскими цветками.

Личинка кольчатого червя *Boniella viridis* развивается в самку, если после периода свободной жизни она опускается на дно моря. Если же ей в это время удастся прикрепиться к другой уже взрослой самке, то из нее образуется самец. Число так называемых цариц (размножающихся самок) у муравьев, пчел и др. регулируется рабочими особями посредством специфического питания. Почти вдвое по сравнению с потомством матерей одиночек увеличивается доля самок среди потомства в семейных парах кабарги (Приходько, 1986). Доказана возможность гормональной регуляции вторичного соотношения полов практически у всех групп крупных позвоночных – рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, включая людей.

Все очевиднее, что разная жизнеспособность мужских и женских особей на ранних этапах онтогенеза и широко распространенный в природе механизм определения и переопределения пола в зависимости от условий развития на ранних стадиях онтогенеза, делает вторичное распределение полов весьма изменчивым показателем, по которому могут различаться не только разные популяции внутри одного и того же вида, но и одна и та же популяция в разные периоды своего существования.

Третичное соотношение полов. Разнообразие первичного и вторичного соотношения полов неизбежно ведет к разнообразию третичного соотношения числа самок и самцов среди половозрелых особей. Надо отметить, что, несмотря на кажущуюся простоту установления этого соотношения в природных популяциях, получено не много надежных данных. Во-первых, неожиданно неопределенным оказывается само понятие половозрелости. Ведь при неотении могут размножаться физически незрелые особи, например, в части популяций альпийского тритона *Triturus alpestris*.

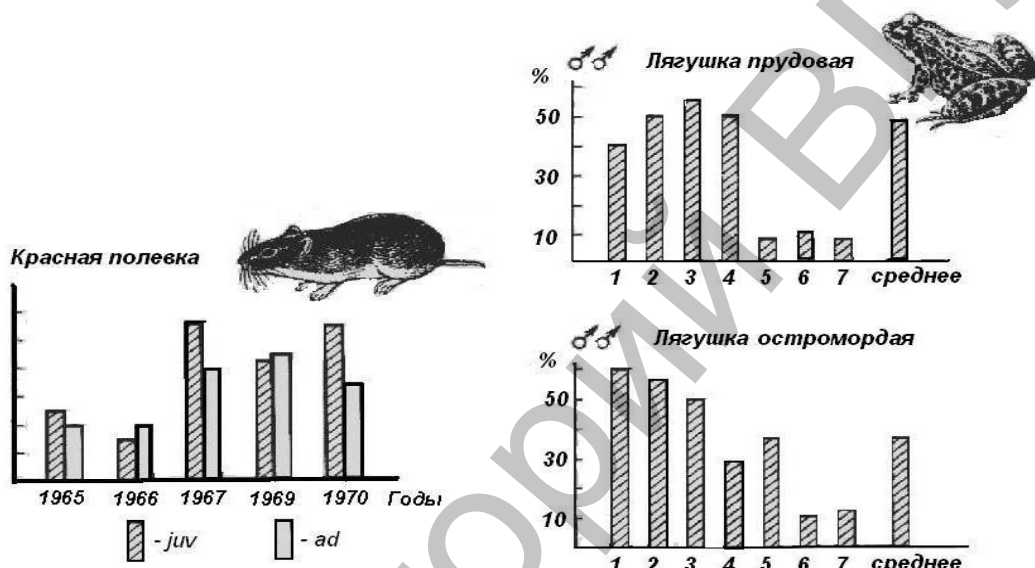


Рис. 3.1. Соотношение полов в популяциях разных видов.

Экзотическим представляется участие в спаривании в некоторых популяциях горностая *Mustela erminea* еще слепых 10-дневных самок. На рисунке 3.1 представлены разнообразные соотношения полов у разных групп организмов.

Иллюстрации показывают, что соотношение полов достоверно различается между разными популяциями. При изучении динамики третичного полового состава для многих организмов характерно уменьшение доли самцов в старших возрастных группах (млекопитающие, в том числе человек). Есть популяции полностью партеногенетические в одном регионе, и содержащие самцов и самок в другом. В природе распространено явление *цикломорфоза*, при котором отдельные поколения обоеполых особей сменяются партеногенетическими (тли, веслоногие рачки и. Еще сложнее ситуация у видов, которые в начале взрослой жизни (при небольших размерах тела являются самцами, а по мере увеличения размеров начинают продуцировать яйцеклетки, то есть превращаются в самок (некоторые полихеты, брюхоногие моллюски).

В целом под половой структурой популяции надо понимать не простое численное соотношение полов, а долю разного типа самцов и самок в

разных возрастных группах, долю стерильных интерсексов, а также особей с различными наборами хромосом. Половая структура популяций оказывается очень сложным и весьма лабильным параметром, весьма специфичным для каждой популяции и чутко отражающим как генетические, так и онтогенетические, биогеоценотические влияния на популяцию.

Возрастная структура популяции. Возрастная структура популяции отражает такие важные процессы, как интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений. Она зависит от генетических особенностей вида, которые в зависимости от конкретных условий существования отдельных популяций и даже внутри популяции могут по-разному реализовываться по-разному. Каждая особь популяции всегда оказывается членом временной группировки – *поколения, приплода, возрастной группы*.

Поколение (генерация) – непосредственное потомство особей, появившихся на свет на протяжении одного цикла размножения (у однократно размножающихся видов) или всего репродуктивного периода (у видов с неоднократным размножением на протяжении жизни). Продолжительность поколения соответствует среднему репродуктивному возрасту, характерному для данной популяции.

Приплод (для растений посев) - одновременно родившиеся особи от определенной совокупности родителей. Одна группа родителей может иметь несколько приплодов. Приплод определенной пары родителей у живородящих животных – помет.

Возрастная группа – группа особей одинакового астрономического или физиологического возраста. Определяется у разных организмов с разной точностью («молодые», «старые», «взрослые», «сеголетки» и «годовики»), личинки, имаго и т.п.

Цикл размножения – период размножения и формирования потомства. Выделяются короткоциклические (цикл размножения значительно короче длительности поколения) и длинноциклические, моно – (размножающиеся один раз) и полициклические формы.

Возрастная структура выражается следующими способами:

- соотношением групп особей разного абсолютного возраста («возрастные пирамиды»);
- соотношением разных поколений, приплодов и возрастных групп;
- соотношением длительности предрепродуктивного, репродуктивного и пострепродуктивного периодов;
- характером роста особей.

Возрастные пирамиды. В нормальной устойчиво существующей популяции число молодых всегда больше, чем число особей более старшего возраста, но в силу разных причин это соотношение бывает очень подвижным. При этом может наблюдаться даже разница в возрастных пирамидах самцов и самок (рис.3.2, 3.3).

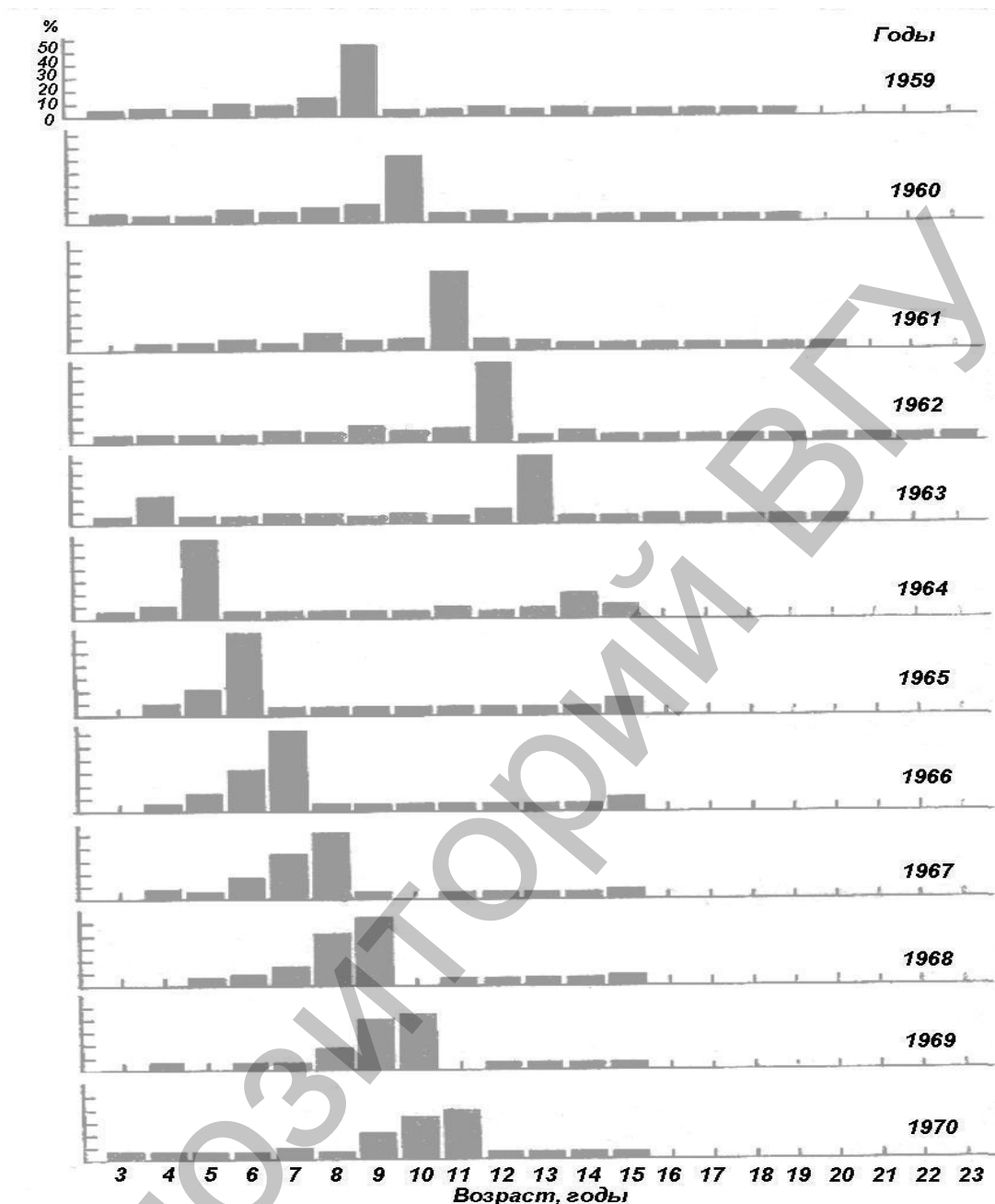


Рис. 3.2. Возрастные пирамиды популяций атлантической сельди в разные годы (из А.В. Яблокова, 1987)

У некоторых видов в связи с циклическим характером появления и флуктуациями численности отдельных поколений возрастные пирамиды могут принимать довольно необычную форму.

Соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп. Возможны следующие варианты:

- 1) Поколение состоит из особей одного приплода. Это характерно для большинства однократно размножающихся и одновременно созревающих однолетних растений и насекомых. Этот же вариант типичен и для долгоживущих видов, у которых в данный период размножаются особи только одного поколения, например, майского жука, бычков рода

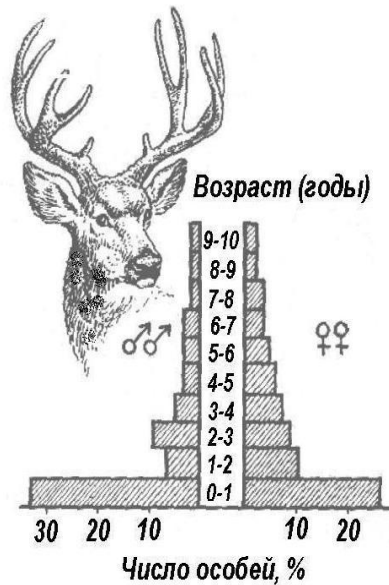


Рис. 3.3. Возрастные пирамиды самцов и самок популяции чернохвостого оленя в Калифорнии (по Р. Дажо, 1975 из А.В. Яблокова, 1987).

гают половой зрелости, и цикл повторяется;

3) Приплод состоит из особей разных поколений. Это типично для тех мелких и быстро созревающих млекопитающих, которые несколько раз в год могут приносить потомство (крысы).

4) Возрастная группа состоит из особей нескольких поколений. Это характерно для всех долгоживущих млекопитающих со сложной возрастной структурой. Например, у полевки экономки в популяциях на северной границе ареала осенний приплод содержит особей двух поколений. У многих оленей популяции включают около десятка возрастных групп. Упавший с 1000-летнего дуба желудь может прорасти, а через 20 лет пыльца этого молодого дубка может опылять цветы родительского дуба, который на 50 поколений старше его.

5) Максимально возможное число поколений, особи которых могут обмениваться генами в процессе полового размножения, определяется по формуле.

$$I = At / Am ,$$

где Am – возраст наступления половой зрелости, а At – предельный возраст особей участвующих в размножении (М.В. Мина, 1971). Здесь были приведены в основном видовые характеристики возрастной структуры. Однако накопление данных показывает, что и между популяциями одного вида существуют различия по составу особей разных поколений, приплодов, возрастных групп. Особенно это характерно для популяций, обитающих в экологическом оптимуме и на экологической периферии видового ареала. Например, для популяций рыб, обитающих в более низких широтах

Aphia, многих бамбуков. В этих случаях понятия «поколение» и «приплод» совпадают;

2) Поколение состоит из особей разных приплодов. Это характерно, например, для большинства землероек рода *Sorex*. Перезимовавшие особи весной дают 2-3 приплода. Взрослые особи вскоре полностью вымирают, и осенью популяции полностью состоят лишь из неполовозрелых особей этих приплодов. К весне перезимовавшие особи достигают

в пределах видového ареала, характерно более раннее созревание, меньшие размеры тела, средний и предельный возраст.

Репродукционный возраст. Определенные черты возрастной структуры отражаются в соотношении средней длительности предрепродукционного, репродукционного и пострепродукционного периодов, характерных для данной популяции (Рис. 3.4).

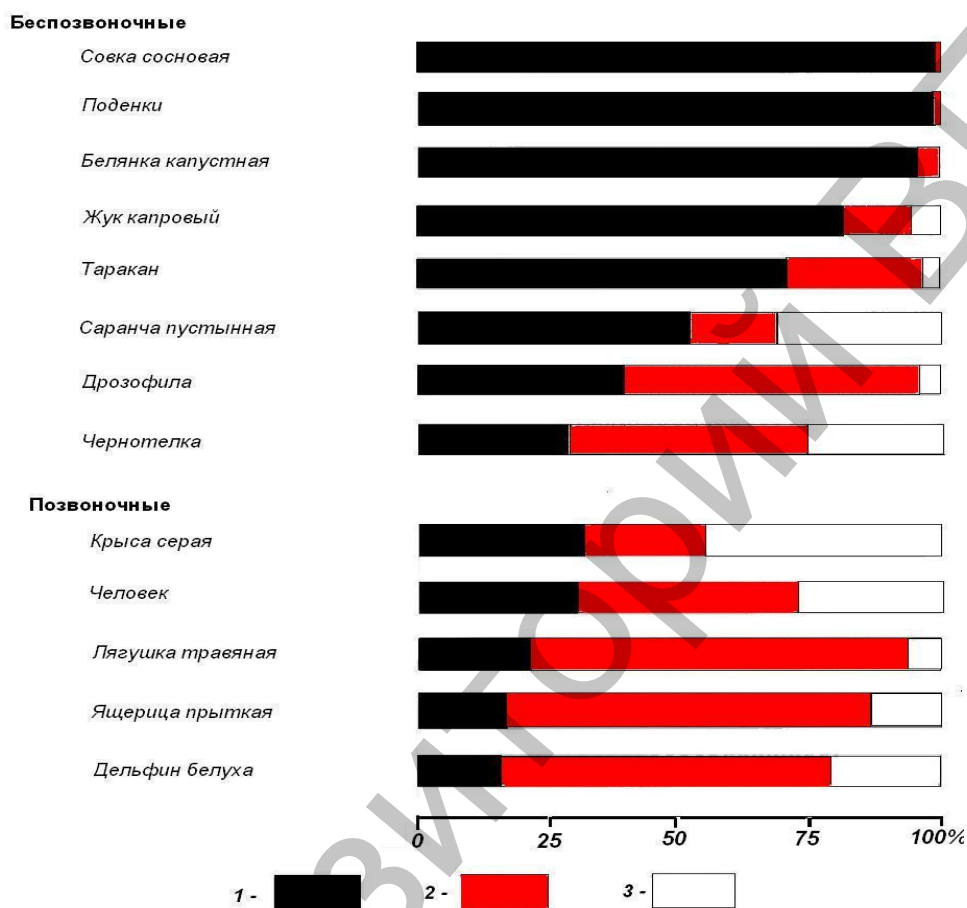


Рис. 3.4. Соотношение длительности предрепродукционной (1), репродукционной (2) и пострепродукционной (3) стадий онтогенеза у некоторых видов

Эта характеристика имеет весьма широкий спектр. Репродукционный возраст у некоторых видов оказывается динамичной характеристикой, меняющейся от популяции к популяции. Но и внутри популяции находятся особи, резко различающиеся по этому показателю. Прежде всего, речь идет о неотении – достижении половой зрелости в личиночном возрасте (хвостатые амфибии). Сложен вопрос о точном определении репродукционного возраста у спаривающихся еще слепыми самок горностая.

В отношении ряда видов получены данные о популяционных различиях этого показателя: игуана – 9-10 - 20 месяцев, лось – 1-5 лет. У некоторых видов возрастная структура популяции усложняется неравномерным

созреванием самцов и самок. В одних случаях раньше созревают самцы (рукокрылые), в других – самки.

Для растений, грибов, большинства простейших характерно образование длительно сохраняющихся зачатков (семян, спор, цист). Сохраняясь на протяжении жизни десятков, а то и сотен поколений, они могут обеспечить поток аллелей, как бы скачками.

Даже в хорошо изученных группах возможно открытие новых необычных явлений, сказывающихся на возрастной структуре популяции. Например, у зайца русака самка способна к *суперфетации* – способности к вынашиванию разновозрастных эмбрионов, фактически особей, принадлежащих к разным приплодам. Самка паука оплодотворяется один раз на всю жизнь.

Итак, возрастной состав популяции зависит от времени достижения половой зрелости, общей продолжительности жизни, длительности периода размножения, продолжительности поколения, частоты приплодов, характера смертности в разных возрастных и половых группах, типа динамики численности. В силу того, что перечисленные факторы могут различаться для разных популяций внутри вида, то возрастная структура оказывается неустойчивой характеристикой популяции.

Пространственная структура популяции. Пространственная структура популяции – это характер распределения в популяционном ареале отдельных особей и их групп. С одной стороны это распределение зависит от бесконечного разнообразия внешних по отношению к членам популяции условий. С другой – от биологических особенностей организмов, составляющих популяцию, в первую очередь от их подвижности и степени агрегированности. И то, и другое является весьма важным для определения общей величины ареала.

Радиус репродуктивной активности. В любой популяции всегда существует определенный спектр индивидуальных перемещений особей от остающихся практически на месте рождения всю жизнь, до перемещающихся на значительные расстояния от места рождения. Максимальное расстояние, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение, было названо радиусом индивидуальной активности (Тимофеев-Ресовский, 1939). Большой опыт, накопленный исследователями, показал, что на максимальное расстояние расселяются лишь немногие особи. Поэтому В. Грант (1985) ввел понятие *среднее расстояние распространения* для обозначения среднего расстояния, на которое могут быть переданы гаметы за одно поколения. Однако вычисление среднего расстояния распространения как среднего арифметического от всех индивидуальных расстояний между местом рождения и местами размножения (чаще местами встречи) не вполне оправдано. Важно не абстрактное «среднее» расстояние, а то расстояние, которое обеспечивает действительную изоляцию

природных группировок. Расчеты показывают, что практически всегда средние расстояния распространения оказываются заметно меньше радиусов распространения примерно 95% особей изучаемой совокупности (Рис.3.5). Это свидетельствует о необходимости введения нового, более четкого понятия.

Таким является *радиус репродуктивной активности* - расстояние между местом образования (рождения) и местом размножения для 95% особей данного поколения. Сравнение радиусов репродуктивной активности и широко используемого среднего расстояния распространения, показывает, что радиусы репродуктивной активности обычно заметно больше по абсолютным значениям. Таких данных не очень много, но они ярко показывают важность этого показателя:

| Вид | Радиус репродуктивной активности, м | Среднее расстояние распространения, м | n |
|------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|-----|
| Дрозофила | 480 | 182 | 881 |
| Лягушка травяная | 95 | 41,2 | 28 |
| Ящерица прыткая | 200 | 41 | 80 |
| Мухоловка американская | 500 | 172 | 130 |
| Глухарь | 23000 | 8200 | 28 |
| Рябчик | 1500 | 2600 | 184 |
| Белка обыкновенная | 6000 | 7290 | 238 |
| Зяц - русак | 10000 | 2940 | 174 |
| Тополь | 750 | 165 | 415 |

Есть еще понятие *величины индивидуального участка*, определяемую через *радиус индивидуального участка*: $S = 3,14r^2$, но это довольно условно. Радиус репродуктивной активности оказывается хорошим показателем возможной величины ареала популяции.

Обобщенно радиус репродуктивной у разных групп находится в следующих пределах:

| Величина радиусов репродуктивной активности | Группы организмов |
|---------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Десятки метров | Некоторые травянистые растения, наземные моллюски |
| Сотни метров | Некоторые древесные растения, бабочки и двукрылые, многие рептилии, некоторые мелкие воробьиные, землеройки, кроты |
| От нескольких км до десятков км | Крупные чешуекрылые, некоторые двукрылые, многие воробьиные птицы, зайцы, некоторые олени, мелкие и средние хищные |
| Сотни км | Утки, скопа, белые аисты, летучие мыши. |

Внутрипопуляционные группировки. Практически у всех позвоночных известны мелкие биохорологические репродуктивные группировки, простые или сложные, постоянные или временные. Они обычно состоят либо из брачующихся пар, либо из пары взрослых особей с детенышами, либо из устойчивых семейных ячеек с молодняком. *Прайды* у львов, *гаремы* у ушастых тюленей, *стаи* у волков и шакалов, *поды* у дельфинов, *паки* у гиеновых собак и куньих, *труппы* у макак, *стада* копытных – лишь некоторые из мелких пространственно-репродуктивных группировок разного уровня у млекопитающих. В зоологической литературе в последнее время все подобные группировки называются *демами*.

У растений мелкие однородные пространственные группировки аналогичные демам у животных часто называют *ценопопуляциями*, хотя полной аналогии нет.

Иерархия пространственных группировок. Так, у прыткой ящерицы она такая:

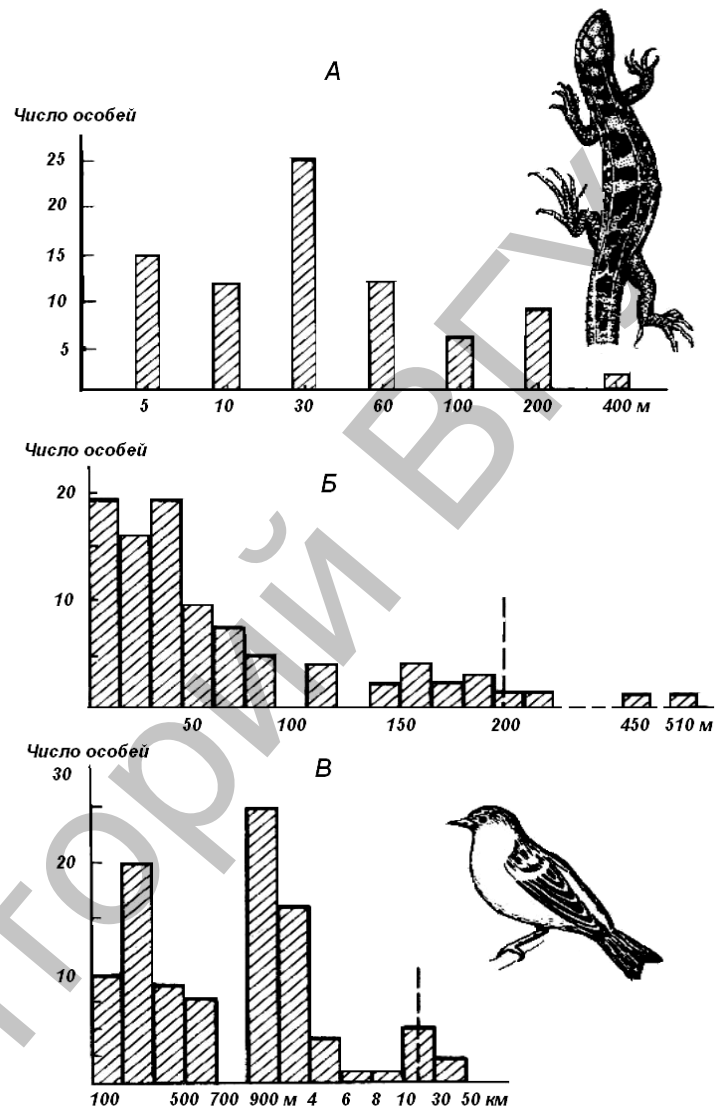


Рис. 3.5. Распределение особей по частоте встречаемости от места встречи в половозрелом состоянии:

А – у прыткой ящерицы; Б - у самцов ящерицы; В – у самцов мухоловки

| Число особей | Площадь занимаемой территории, га | Длительность существования, поколений | Уровень интеграции |
|--------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|--------------------|
| До 10 | Около 0,1 | 1 -2 | I семья |
| Несколько десятков | Несколько | Несколько | II дем |

| | | | |
|-----------------------|--------------------|---------|--------------------|
| Несколько сотен | Несколько десятков | Десятки | III группа демонов |
| Несколько тысяч | То же | Сотни | IV популяции |
| Десятки и сотни тысяч | Сотни и тысячи | Тысячи | V группа популяций |

Лабильность внутрипопуляционных группировок. Данные многолетних исследований свидетельствуют о лабильности пространственной структуры популяций. В пределах популяции от поколения к поколению может совершаться перераспределение размножающихся особей.

Наблюдения за рядом лесных видов насекомых, связанных в природе с естественными сукцессиями лесных экосистем, а при условии антропогенного влияния – со сплошными рубками показывают, что в обоих случаях после исчезновения деревьев первого яруса начинается восстановление лесной растительности. Так создаются исключительно благоприятные условия для развития, например, майского хруща. В этот период его популяционные группировки максимальны по размеру и охватывают площади в тысячи и десятки тысяч гектаров. По мере развития леса благоприятные места для жизни вида сохраняются по опушкам, редколесьям и прогалинам. Прежде единая группировка разбивается на множество мелких, все более изолированных друг от друга. При следующей вспышке численности устоявшаяся на протяжении нескольких поколений пространственная структура популяций резко нарушается (Рис.3.6). При кратковременных исследованиях это заметить трудно, что ведет к поспешным заключениям.

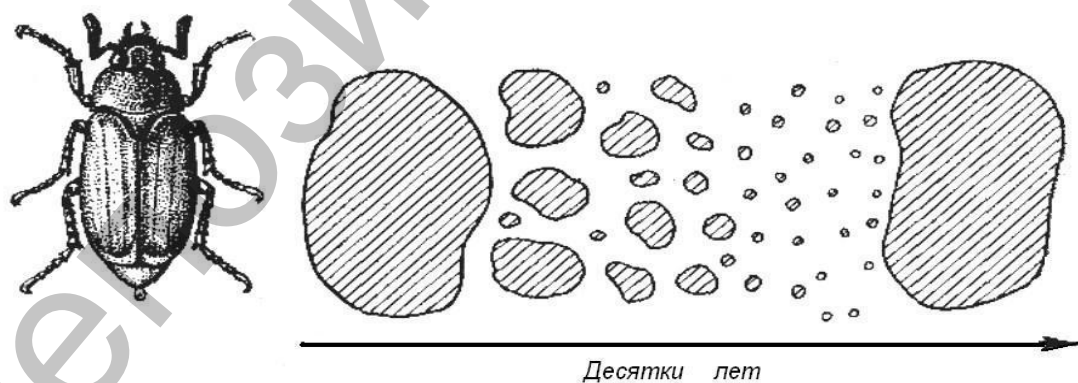


Рис. 3.6. Схема динамики пространственной структуры популяции майского хруща во времени

Топография пространственных группировок. Внутри группировок достаточно высокого уровня иерархии особи (или их объединения) могут быть распределены несколькими способами. В самом первом приближении из всего многообразия пространственных распределений, встречающихся в природе, можно выделить три основных: случайное, регулярное и пятнистое. Более точным, привязанным к местности является

поход, при котором выделяется три основных типа распределения особей – диффузный, островной, и ленточный, а также две комбинации (кружевной тип как комбинация ленточного и диффузного и четковидный, как комбинация островного и ленточного) (рис.3.7).

Для разных популяций одного и того же вида в зависимости от природных условий может быть характерен разный тип топографии группировок. Топография распределения у многих видов существенно меняется также и на протяжении жизни одного поколения, например, в момент появления в популяции молодых особей кружевной или островной тип распределения может превращаться в диффузный. Иногда диффузное на низшем уровне иерархии группировок распределение превращается в островное или линейное, ленточное на более высоких уровнях иерархии популяционных группировок.

Можно с уверенностью предположить, что пространственная структура каждой популяции данного вида будет отличной в деталях от структуры других популяций того же вида.

Генетическая структура популяции. Генетическая структура популяции обычно характеризуется частотами аллелей (сочетанием количественных отношений аллелей одного локуса) и частотами генотипов (количественные соотношения генотипов, контролируемые аллелями одного гена).

Особенность организации генетического кода и его передачи по наследству, а также характер реализации генетической информации в онтогенезе определяет генетическую уникальность каждой особи.

Генетическая уникальность особей определяет в свою очередь генетическую гетерогенность и уникальность любой природной группировки, в том числе и популяции. Генетическая гетерогенность популяции первично возникает за счет непрерывно текущего мутационного процесса и поддерживается и усиливается за счет процессов комбинации уже существующего в каждой популяции генетического материала. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии, то есть *при постоянстве и невысоко интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав может оставаться в среднем*

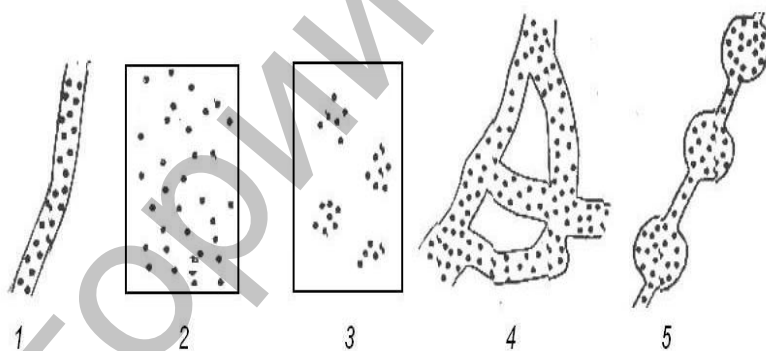


Рис. 3.7. Схема распределения особей в природных популяциях: 1 – ленточное; 2 – диффузное; 3 – островное; 4 – сетчатое; 5 – четковидное

статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени. Это является сущностью закона Харди – Вайнберга, этого треугольного камня современной популяционной генетики, четко отражающего суть явления генетической изменчивости популяций и позволяет дать ее количественную оценку. Закон Харди – Вайнберга указывает на постоянно существующие в популяции потенциальные возможности для ее стабилизации.

Одним из проявлений генетической гетерогенности является *внутрипопуляционный полиморфизм – длительное существование в популяции двух и более генетически различных форм в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой из них нельзя объяснить только возникновением новых мутаций.*

Все многообразные случаи полиморфизма по механизму возникновения разделяются на две большие группы: гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию положительного отбора гетерозигот. При адаптационном полиморфизме две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях. Гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм составляют так называемый *мобилизационный резерв наследственной изменчивости* в популяции.

Генетическое единство. Не смотря на гетерогенность, любая популяция – сложная генетическая система, находящаяся в динамическом равновесии. Популяция – минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений.

Особенности генетической структуры популяций некоторых групп.

Полное описание генетической структуры какой-либо популяции практически неосуществимо из-за того, что аллелей и генов десятки тысяч, а комбинаций не счесть. Фенотип не жестко соответствует генотипу. Из-за этого возникает одна из главных методологических дилемм популяционной биологии: знание генетической структуры очень важно, а его невозможно получить при обычном изучении фенотипов (единственно доступный способ). Решение этой дилеммы в 70 – 80 гг. найдено на путях изучения маркеров генотипического состава популяции (либо особенностей белковых молекул, выявляемых посредством электрофореза, либо морфофизиологических дискретных признаков (фенов), моно- или олигогенная природа которых доказана в экспериментах на данном виде или таксономически близких видах.

Моллюски. Один из хорошо изученных видов – наземная улитка *Cerpea nemoralis*. Известно, что три типа окраски раковины (желтая, ко-

ричевая, розовая) и 7 вариантов полосатости (от отсутствия полос до 6 отчетливых полос) генетически детерминированы немногими генами, и поэтому эти признаки оказываются удобными маркерами генотипического состава популяций. Исследования последних десятилетий тысяч поселений и сотен тысяч особей этой улитки в разных странах Европы обнаружили популяции с практически всеми возможными сочетаниями отмеченных признаков. При этом, как правило, резкие перепады частот признаков наблюдались у соседних группировок улитки.

Сейчас ясно, что нет какого-то единственного экологического фактора, ответственного за распределение частот аллелей в пространстве ареала. Всегда действует по меньшей мере несколько разнонаправленных комбинаций селективных сил в разных местообитаниях. В то же время, по-видимому, в некоторых случаях (как, например, на насыпи вдоль дороги, вновь заселенной улитками после сильного наводнения) частота морф может определяться немногими выжившими, то есть может проявиться эффект основателя.

Общим выводом из огромного материала по этому виду может быть такой: на короткое время на небольших участках частоты аллелей в природных группировках могут определяться случайными причинами (эффектом основателя, дрейфом генов), но длительное поддержание определенной частоты аллеля всегда связано с действием отбора.

Насекомые. Кроме классических исследований на дрозофиле, генетическая структура популяций хорошо изучена у двуточечной божьей коровки, колорадского жука, березовой пяденицы, домового мухи.

У березовой пяденицы изучение «индустриального меланизма» показало ведущее значение естественного отбора в изменении генетической структуры. Общими выводами о генетической структуре популяций насекомых могут быть следующие:

- существование прямой связи между генетическим разнообразием популяций и степенью разнообразия внешних условий;
- общее явление – гетерозиготный полиморфизм;
- наличие дрейфа генов или генетико-автоматических процессов;
- популяция – не конгломерат случайно связанных особей, а целостная система, сложная и динамичная структура в виде специфичного соотношения определенных генотипов и аллелей;
- единицей отбора в природной популяции всегда оказывается генотип в целом, а не отдельно взятый ген, аллель или признак.

Сходные закономерности выявлены при изучении популяций амфибий, млекопитающих.

Растения. Виду сравнительного разнообразия способов размножения у растений генетическая структура популяций у этих организмов, казалось бы, должна быть более разнообразной, чем у животных. Не исключено, впрочем, что неподвижный образ жизни растений и отсутствие это-

логической изоляции могут нивелировать эти различия. Для многих растений характерна клональная структура популяций – ситуация, когда популяция состоит из вегетативных потомков немногих родительских особей.

В целом, несмотря на определенное своеобразие генетической структуры популяций растений (определяемой в основном их неподвижным образом жизни и многообразием способов размножения), большинство принципиальных черт этой структуры сходно с таковыми популяций животных.

Некоторые общие особенности популяции как генетической системы:

1. Любая популяция подразделена на небольшие, устойчивые лишь на протяжении коротких периодов времени (не более одного – двух поколений), обычно пространственно различные группировки, состоящие из генетически тесно связанных между собой особей;

2. Генетическая структура таких группировок всегда уникальна;

3. Даже близкородственные внутривидовые группировки могут значительно отличаться друг от друга по частотам определенных аллелей, и, напротив, сходные частоты аллелей могут быть обнаружены для очень далеких группировок;

4. Все внутривидовые группы в каждом поколении связаны между собой потоками аллелей, что является важной частью общей генетической структуры популяции;

5. Генетический состав внутривидовых группировок оказывается лабильным, причем степень лабильности связана с масштабом группировок. Кратковременные различия могут определяться случайными факторами, устойчивые – всегда естественным отбором;

6. Единство внутривидовых группировок основано на генетическом родстве входящих в них особей;

7. Более редкие аллели в популяции – более лабильны по частоте;

8. На динамике генетического состава популяции во времени сказывается, прежде всего, действие всех элементарных факторов эволюции;

9. Генетическая структура популяции оказывается очень разнообразной;

10. Генетическая структура популяции всегда оказывается адаптированной к тому многомерному пространству, которое формирует данная популяция.

Таким образом, генетическая структура популяции – это не только количественное соотношение частот аллелей и частот генотипов, но и характер подразделённости населения популяции на группы генетически близких организмов, и характер связи между этими группами (поток аллелей) в пространстве и времени.

Экологическая структура популяции. Экологическая структура популяции – не только подразделенность по полу и возрасту, как чаще все-

го считают, но, прежде всего, подразделенность популяции на группы особей, находящихся в специфических связях с биотическими и абиотическими факторами среды. Можно несколько условно выделить 4 аспекта экологической структурированности популяций: по формированию отдельных групп особей, связанных с различиями в питании, размножении, перемещениях в пространстве, по фенологии.

Группировки по питанию. Нет ни одного вида животных, у которых возрастные группы не обладали бы разными спектрами питания. Очень часто существенно различаются в питании половые группы. С популяционно-биологической точки зрения интересны те случаи, когда устанавливаются различия между отдельными популяциями по характеру питания групп животных. Ясно, что в трофическом аспекте структура популяции лягушки, у которой головастики являются водными фитофагами, а старшие возрастные группы – наземными хищниками, должна быть сложнее, чем структура популяции обыкновенной лисы, особи которой остаются в основном наземными хищниками на протяжении всей жизни.

Включение нового, необычного источника питания усложняет экологическую структуру популяции, как, например, это происходит у камчатских и аляскинских бурых медведей во время хода лососевых рыб.

Надо сказать, что «трофический полиморфизм» не обязательно ведет к возрастанию сложности пространственно-генетической структуры популяций. Виды – полифаги вряд ли имеют более сложную в целом популяционную структуру.

Группировки по возрастно-половым особенностям. В этом аспекте экологической структуры популяции интересным оказывается существование между популяциями одного вида (и внутри групп особей в одной популяции) различий по характеристикам размножения.

У многих видов насекомых существуют популяции, для которых характерно размножение половым путем, и популяции с бесполом размножением.

Для видов с широтным распределением известно много примеров различий популяций по числу генераций за один сезон размножения (у мелких млекопитающих и многих насекомых обычно число генераций оказывается большим в более мягком климате, то есть в более низких широтах).

По характеру размножения могут различаться также и мелкие внутривидовые группировки. У остромордой лягушки, например, найдены различия во времени спаривания как в плодовитости самок, так и в длительности личиночного развития в отдельных водоемах, входящих в ареал единой популяции. С позиций экологической структуры популяции часто выделяются однополые или одновозрастные группы. Так, кратковременные группировки ряда мелких грызунов состоят из молодых, не вступающих в размножение животных. У некоторых дельфинов (белуха)

известно длительное объединение самцов в отдельные крупные группы, держащиеся вне семейных поселений.

Резко усложняется экологическая структура популяции в случае появления карликовых размножающихся форм наряду с особями нормального размера. Карликовые формы известны для многих видов рыб (окунь). У некоторых видов роль карликовых самцов очень важна. Например, у кунджи карликовые самцы не совершают обычной для других особей миграции в море и размножаются в юном возрасте. После размножения они не гибнут, а развиваются дальше как обычная молодежь. Во всех этих случаях, несомненно, происходит более интенсивное и дифференцированное использование природных ресурсов популяции с такой усложненной экологической структурой.

Группировки по особенностям двигательной активности. Давно была высказана гипотеза (позднее подтвержденная), что у обычно оседлых видов мигрирующими оказываются особи, генетически отличные от остающихся на месте. Известно много десятков, даже сотен видов насекомых с наличием в популяциях крылатых и бескрылых форм.

Внутрипопуляционные группировки, объединяющие только мигрирующих и/или только немигрирующих особей, найдены у птиц (гага).

Группировки по фенологии. По-видимому, для всех без исключения популяций характерны группировки особей внутри популяции по срокам наступления и длительности физиологических процессов: часть особей более рано или более поздно выходит из спячки (диапаузы), раньше или позже вступает в периоды размножения, линьки, беременности, плодоношения и т.п. Этот аспект структуры можно назвать фенологическим. Крайние варианты таких фенологических группировок – сезонные расы у растений (цветут в разное время) и у лососевых рыб (нерестятся в одном месте, но в разное время).

Итак, структурированность – неперенная черта всякой популяции. Это надо учитывать в любом популяционном анализе в природе.



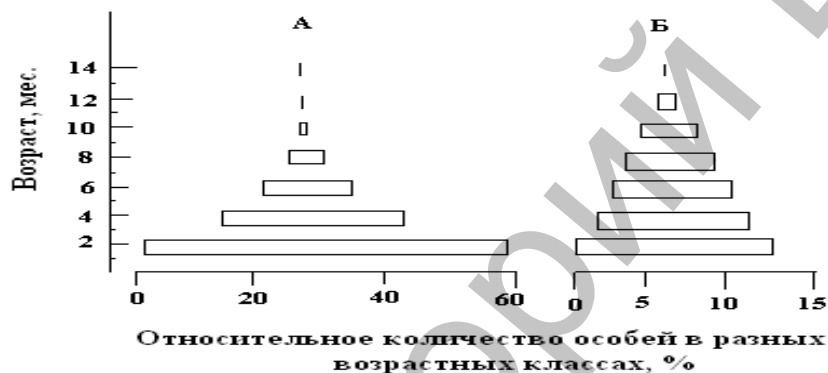
Литература: 1 (с.26-59; 77-83); 5 (с.9-99); 6(с.110-122); 19 (с.217- 259; 332- 368); 23 (с.125- 216).

Проверьте себя



1. Сложность экологической структуры популяции в большей степени определяется фактором (-ами):
 - а) биологией вида;
 - б) остротой конкурентных отношений в сообществе;
 - в) географическими условиями в пределах ареала;
 - г) ни одним из перечисленных.

2. Выберите из перечня понятие, не характеризующее возрастную структуру популяции:
 - а) возрастная группа;
 - б) помет;
 - в) морфотип;
 - г) генерация.
3. Возрастной состав популяции определяется факторами:
 - а) временем достижения половой зрелости;
 - б) общей продолжительностью жизни;
 - в) продолжительностью поколения;
 - г) длительностью периода размножения;
 - д) все ответы верны.
4. На рисунке представлены возрастные пирамиды популяций полевки *Microtus agrestis*. Определите, какая из них характеризует устойчивое соотношение возрастных групп, а какая описывает растущую популяцию.



5. К характеристикам структуры популяции не относится:
 - а) характер размещения особей по отношению к элементам ландшафта;
 - б) соотношение возрастных когорт в составе популяции;
 - в) соотношение мужских и женских особей;
 - г) интенсивность обменных процессов особей.
6. Пространственная структура популяции не зависит от:
 - а) биологии вида;
 - б) особенностей биотопа;
 - в) среднегодовой температуры;
 - г) демографической структуры.
7. Численное соотношение различных категорий организмов в составе населения рассматривается как:
 - а) демографическая структура популяций;
 - б) пространственная структура популяций;
 - в) видовое разнообразие;
 - г) доминирование.
8. Соотношение гамет в момент оплодотворения определяет в популяции:
 - а) численность популяции на ближайшие годы;
 - б) третичное соотношение полов;
 - в) первичное соотношение полов;
 - г) вторичное соотношение полов.
9. Соотношение самцов и самок среди новорожденных животных, возможно отличающееся от генетически детерминированного, определяет:
 - а) численность популяции на ближайшие годы;

- б) третичное соотношение полов;
 - в) первичное соотношение полов;
 - г) вторичное соотношение полов.
10. Соотношение взрослых самцов и самок, складывающееся в результате их дифференцированной смертности в ходе онтогенеза определяет:
- а) численность популяции на ближайшие годы;
 - б) третичное соотношение полов;
 - в) первичное соотношение полов;
 - г) вторичное соотношение полов.
11. У животных, для которых свойственна забота о потомстве, естественный отбор направлен на поддержание:
- а) равномерного распределения в пределах ареала;
 - б) оптимального числа потомков;
 - в) максимального числа потомков;
 - г) пропорционального соотношения разновозрастных групп.
12. Назовите причины, от которых зависит возрастная структура популяции любого вида:
- а) особенности жизненного цикла вида;
 - б) численность популяции;
 - в) смертность в популяции;
 - г) внешние условия.
13. Возрастной состав популяции *не* зависит от:
- а) времени достижения половой зрелости;
 - б) общей продолжительности жизни;
 - в) характера смертности в разных возрастных и половых группах;
 - г) геоботанических условий ареала.
14. Радиус индивидуальной активности – это:
- а) протяженность ареала;
 - б) максимальное расстояние, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение;
 - в) максимальное расстояние, на которое особи могут удаляться друг от друга;
 - г) нет правильного ответа.
15. Радиус репродуктивной активности – это:
- а) участок ареала, где преимущественно размножаются особи;
 - б) среднее расстояние распространения особей;
 - в) расстояние между местом образования (рождения) и местом размножения для 95% особей данного поколения;
 - г) нет правильного ответа.
16. Популяции, соотношение аллелей в которых описывается уравнением Харди-Вайнберга, называются:
- а) идеальными;
 - б) реальными;
 - в) сбалансированными;
 - г) равновесными.
17. Частоты аллелей в идеальной популяции:
- а) равны 0;
 - б) равномерно возрастают от поколения к поколению;
 - в) равномерно убывают от поколения к поколению;
 - г) не изменяются от поколения к поколению.

18. Не приводят к изменению частот аллелей в популяции:
- а) близкородственное скрещивание;
 - б) мутации;
 - в) миграции;
 - г) естественный отбор.
19. Поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции на определенном относительно постоянном уровне:
- а) генетическая изоляция;
 - б) генетический гомеостаз;
 - в) полиморфизм;
 - г) географическая изоляция;
 - д) экологическая изоляция.

ЛЕКЦИЯ 5

ВЕЛИЧИНА ПОПУЛЯЦИИ

План:

1. Величина популяции и факторы ее определяющие.
2. Величина некоторых природных популяций.
3. Сложность в определении внутривидовых группировок и популяций.
4. Факторы, влияющие на величину популяции.
5. Общие выводы по величине популяции.

Определение величины популяции как по числу особей, составляющих популяцию, так и по пространству, ею занимаемому, важный момент любого популяционного биологического исследования. Без этого трудно определить общие популяционные параметры и характеристики популяции как целостной системы.

Величина и структура ареала популяции в значительной степени связана со степенью подвижности особей. Возможно, что для видов, особи которых всю жизнь проводят на территории в несколько десятков квадратных метров (наземные моллюски), величина ареала популяции не будет превышать нескольких гектаров. Для таких же видов, как чирок-свистун, особи которого, меченые птенцами в Англии, найдены на гнездовании в северо-восточной Европе, территория, занимаемая отдельными популяциями, охватывает тысячи квадратных километров. Правда, для определения величины популяции значение имеют не любые перемещения, а только репродуктивные. Поэтому очень важно понятие репродуктивного ареала.

И, наконец, третье замечание относится к важности определения истинной величины популяции. Так как популяция – естественно-историческая система, то есть обязательно протяженная во времени, то традиционно определяемая разовая численность популяции оказывается не более чем мгновенным срезом, дающим иногда очень неполное представление об истинной – в историческом масштабе – величине популяции.

Величина некоторых природных популяций. Достаточно обоснованно и с твердой уверенностью, что это популяция, можно говорить об «островных» в широком смысле слова группах особей.

Несомненно, единую популяцию образует песец *Alopex lagopus* острова Медного (Командорские острова). Здесь обитает обычно до нескольких тысяч особей. По частоте такого генетического признака-маркера, как голубая окраска меха, население этого острова значительно отличается от ближайших популяций на острове Беринга и на материке. Единство популяции подтверждается тем, что в период депрессии численность на острове остается не более нескольких десятков пар взрослых песцов. Попасть на остров Медный и другие северо-тихоокеанские острова, удаленные от материков на сотни километров песец мог, по-видимому, по льду. Вероятность такого события не более одной особи за 50-100 лет.

В связи с этим заметим, что песцы, обитающие на всех крупных островах Северного Ледовитого океана, соединяющиеся зимой с материком прочным ледовым покровом, не образуют самостоятельных популяций. Их население генетически тесно связано с главными местами размножения песцов в материковой тундре. При радиусе репродуктивной активности этих животных в сотни километров достижение любого из арктических островов не составляет проблемы.

В том же арктическом регионе на острове Новая Земля обитает стадо диких северных оленей *Rangifer tarandus*. По ряду признаков и особенности поведения эти олени существенно отличаются от северных оленей, обитающих как в материковой тундре, так и на близ расположенном острове Колгуева. Численность этой популяции – несколько тысяч.

Существенного обмена генетической информацией с материком через остров Колгуева нет потому, что олени зимой избегают передвижения по морскому льду, а летом у них нет для этого стимула, так как основные летние пастбища находятся на севере островов, а не на юге.

Меньшего масштаба изоляция в пространстве и времени определяет существование небольшой популяции пятнистого оленя *Cervus nippon* на острове Аскольд в Японском море. Остров отделен небольшим проливом от материка, где тоже есть олени. Однако уровень миграции не более 1 – 2 особей в год. С 1937 года средняя годовая численность сохраняется на уровне 300 – 350 особей.

Благодаря массовому кольцеванию (получены возвраты колец не менее, чем от 2500 особей) выяснена популяционная структура шилохвости – *Anas acuta* в Северной Евразии. Здесь можно выделить 6 популяций: европейская, европейско-сибирская, западносибирская, восточно-сибирская, дальневосточная и чукотская (Рис. 5.1).

Видно, что гнездовые области некоторых популяций перекрываются и поэтому вроде бы речь о резких границах популяции идти не должна.

Например, из низовьев Оби птицы улетают зимовать и на Северное море, и на Средиземное море, и в Среднюю Азию.

Они здесь зимуют, не смешиваясь с птицами, прилетевшими из других регионов. Весной пути миграций трех популяций перекрещиваются на Южном Урале, но перемешивания и здесь не происходит, так как птицы разных популяций с зимовок летят всегда своими стаями. Анализ мечения показал, что у шилохвосты из одной популяции в другую переселяется ежегодно не более 1 – 2 особей на 1000 (0,1 – 0,2%). Это не может нарушить генетическую самостоятельность популяций, численность которых исчисляется сотнями тысяч.

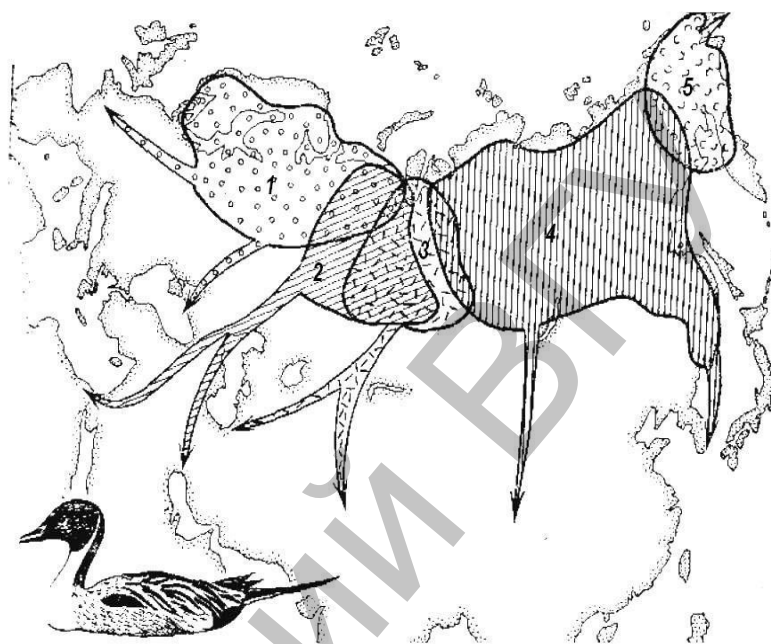


Рис. 5.1. Гнездовые ареалы, пролетные пути и места зимовок пяти популяций шилохвосты: 1 – европейская; 2 – европейско-сибирская; 3 – западно-сибирская; 4 – восточно-сибирская; 5 – чукотская

Многолетние исследования прыткой ящерицы *Lacerta agilis* позволило в ряде случаев обнаружить на границе ареала вида изолированные популяции, численность и ареал которых легко установить.

Общим выводом наблюдений, охватывающих большую часть ареала вида от Байкала до Карпат и Прибалтики, является то, что у прыткой ящерицы отдельные популяции могут включать от нескольких сотен до нескольких десятков тысяч взрослых особей.

Удобным объектом для выяснения величины популяции могут служить изолированные совокупности пещерных слепых рыб, а также рыб, обитающих в постоянных пустынных источниках. Оценки величины таких совокупностей однородны – не более нескольких сотен особей.

В некоторых случаях удается выделить популяцию по определенным генетическим маркерам. Так, среди населения алой тигровой моли *Panaxia dovinula* Англии только в одном месте ареала (в окрестностях Оксфорда) обнаружена генетическая вариация окраски, связанная с почернением участка крыла. На протяжении 44 лет наблюдений численность имаго в этой популяции колебалась от нескольких сотен до 15 тысяч особей.

Вопрос о величине популяций у растений, несмотря на неподвижность, не менее сложный. Дело в том, что неподвижность растений «ком-

пенсирруется», во-первых, более разнообразными механизмами размножения, во-вторых, рассеиванием диаспор и, в-третьих, длительностью существования этих диаспор в состоянии покоя. По данным Грантов (V. Grant, K. Grant, 1980) популяции одного из видов опунции занимали территорию в 3,6 и 5 га и включали соответственно 800 и 150 особей.

Распространение одного из многочисленных видов ломоноса тесно связано с выходами известняковых пород на Среднем Западе США. Отдельные изолированные на протяжении многих столетий группы особей включали от нескольких сотен до нескольких тысяч взрослых растений.

Один из немногих видов растений, популяционная структура которого известна – мамонтово дерево *Sequoiadendron giganteum*, образует 33 группы особей, располагавшихся на протяжении 400 км по западным склонам гор Сьерра-Невада в Калифорнии. До периода рубок в начале XX в. В этих группах насчитывалось 71786 взрослых деревьев (2175 деревьев в среднем). При этом 8 северных групп меньше – по 451 особи при изоляции отдельных групп пространством в 15 – 80 км.

К сожалению, данных по точной величине популяций очень немного. Но в заведомо самостоятельных, эволюционно независимых целостных группировках особей – популяциях может быть и несколько сотен и сотни тысяч особей. Они могут занимать территорию в несколько га, и в многие миллионы га. Размер популяционной территории прямо связан с радиусом репродуктивной активности особей, составляющих данную популяцию.

Сложность в определении внутривидовых группировок и популяций. Достаточно большая численность группировок в то же время не всегда является гарантом того, что данная группировка является популяцией. Практическими критериями, различающими популяции от внутривидовых группировок, являются значительная длительность самостоятельного существования, генетическое единство, изоляция от соседних подобных группировок.

С точки зрения определения самостоятельности внутривидовых группировок заслуживают внимания данные В.Г. Ищенко, полученные при изучении остромордой лягушки на Урале. Под наблюдением несколько лет подряд находились 96 группировок размножающихся особей, пространственно изолированных друг от друга (в некоторых из них число пар размножающихся лягушек достигало нескольких сотен). В ряде случаев отличался и состав этих размножающихся группировок по такому генетическому признаку – маркеру, как полосатость спины. Были обнаружены и различия по ряду физиологических особенностей (продолжительность стадий онтогенеза).

Популяции ли это? В.Г. Ищенко доказывает, что эти группировки нельзя признать настоящими популяциями, так как они не были надежно изолированными, активно перераспределяясь ежегодно по временным водоемам, во-вторых, сама продолжительность существования места раз-

множения была непродолжительной – это были временные водоемы, которые исчезали через несколько лет. Популяцией оказалось население всех этих водоемов вместе с рядом соседних водоемов (несколько км²). Общая численность размножающихся здесь самок колебалась от 6700 до 21700 (то есть общее число взрослых – 20 – 40 тысяч).

Одна из самых интересных серий популяционных работ последних лет относится к изучению слабо летающих луговых насекомых пенниц *Philaenus spumarius* (В.Е. Береговой, 1972; О. Halkka, 1975). Активный полет их не превышает нескольких метров, но они могут быть подхвачены сильным ветром и перенесены на большие расстояния. В эксперименте 1510 экз. были опущены в воду в ветреный день у берега одного из островов. Через 95 минут 10 из них были найдены живыми на берегу острова, расположенного в 1100 м от точки выпуска. По этим же расчетам на близко расположенные к материку острова могут попадать до 10 пенниц в год, на далеко расположенные – не более 1 особи за 10 лет.

Из 135 просмотренных островов, пригодных для жизни пенниц, насекомые были обнаружены лишь на 91. Обнаруженные поселения пенниц были разной величины, в основном в зависимости от величины пригодного для жизни биотопа:

| Размер лужайки м ² | Численность, особей | |
|-------------------------------|---------------------|-----------|
| | От..... до | В среднем |
| 1 - 10 | 0 - 50 | 11,8 |
| 11 - 100 | 0 - 400 | 88,4 |
| 101 - 1000 | 0 - 3000 | 496 |
| 1001 - 10000 | 300 - 5000 | 2352,9 |
| Более 10000 | Около 10000 | |

Только группировки с численностью более 10000 особей устойчиво сохраняли свою генетическую структуру. В.Е. Береговой показал, что материковые изолированные группировки пенниц занимали 1 – 1,5 га и составляли от 3000 до 320000 взрослых особей. Группировки, численностью 500 – 1000 экз. (до 0,1 га по площади) обычно исчезали за время наблюдений в несколько лет.

Итак, популяция только тогда, когда есть генетическое единство, длительное существование и изоляция от соседних групп.

При исследовании живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* в Новгородской области (Глазов, 1972) были обнаружены 2 группы особей: одна - численностью 80 – 100 экз. на территории 0,7 га и другая – численностью 900 – 1200 экз. на территории 4,7 га. Эти участки были разделены непригодным для обитания этого вида ельником шириной 100м. Радиус репродуктивной активности для этих ящериц – 140 м. За трехлетний период наблюдений не было обнаружено перемещений особей из одной группы в другую, хотя было помечено 508 экз. Популяции ли это?

Исходя из очень низкой численности первой группы и сравнительно небольшого и принципиально преодолимого пространства между ними, их надо считать единой генетической группировкой. Доказать обратное возможно только серией экспериментов.

В Кабардино-Балкарии (Северный Кавказ) выделяют 6 изолированных группировок кавказского тура: 500 экз. ($S = 260 \text{ км}^2$), 550 экз. (290 км^2), 900 экз. (280 км^2), 1550 экз. (270 км^2), 1850 экз. (230 км^2) и 2650 экз. (550 км^2). Точный радиус репродуктивной активности неизвестен, но вряд ли превышает несколько километров. Перечисленные группировки ныне полностью изолированы местообитаниями с сильным антропогенным влиянием или непреодолимыми физико-географическими преградами. В недалеком прошлом ареалы некоторых современных группировок сливались. В настоящее время каждая из группировок обладает достаточной численностью для длительного существования и самоподдержания. Но пока можно сказать, что все эти группировки – формы популяционного ранга.

В практике исследователя могут быть нередко случаи, когда невозможно решить вопрос, является ли данная группа популяцией. В этих случаях анализ информации о реальной глубине и длительности изоляции от соседних группировок способен помочь решению вопроса. Правда, иногда это решение может быть промежуточным на основании признания исследуемой группировки формой популяционного ранга – потенциальной популяцией.

Иногда популяционному анализу оказываются доступными картографические данные. Например, общая численность глухарей *Tetrao urogallus* в лесах Восточных Карпат составляет около 2500 особей. На протяжении не менее двухсот лет эти леса изолированы от соседних с большими с большими группами глухарей. Здесь глухари оседлы, круглый год держатся в одних и тех же местах, не перелетая с хребта на хребет даже над узкими речными долинами. Все это говорит о том, что радиус репродуктивной активности карпатских птиц меньше, чем известный для Кировской области – 5 км для самцов и 12 км для самок.

Анализ отдельных мест обитания глухарей показывает, что число птиц, обитающих в 8 наименьших участках, не может превышать 30 – 50 птиц. В 4 более крупных участках число птиц – около 100 – 150 и лишь в остающихся 5 самых крупных участках – по 300 – 500 особей.

Имеющиеся данные позволяют предположить два возможных решения. Во-первых, возможно, что все отмеченные мелкие участки не сильно изолированы и существует достаточно ощутимый обмен особями между ними и соседними более крупными. Тогда все население глухарей Восточных Карпат образует единую популяцию. Во-вторых, если изоляция действительно полная, тогда все население распадается на 2 популяционные группы: несколько более многочисленную северо-западную и меньшую по численности юго-восточную.

Факторы, влияющие на величину популяции. С величиной популяции непосредственно связаны 3 основные факторы:

- диапазон колебаний численности;
- эффективная величина популяции;
- радиус репродуктивной активности.

Диапазон колебаний численности. Благодаря работам С.С. Четверикова (1905) стало ясно огромное эволюционное значение волн численности и их всеобщность в живой природе. Нет видов организмов, численность которых оставалась бы постоянной на протяжении сколько-нибудь заметного периода. В общей форме ясно, что численность зависит, во-первых, от колебаний внешних по отношению к популяции биотических и абиотических факторов. Во-вторых, для колебаний численности огромно значение и факторов, связанных с характеристиками самой популяции, например плотностью особей. Возможно, колебания численности являются не только «вынужденными», но и необходимым элементом поддержания эволюционной структуры популяции.

Размах колебаний численности отдельной популяции может быть значительным:

- некоторые жесткокрылые – в 10000000 раз;
- многие чешуекрылые, двукрылые – в 1000 раз;
- некоторые мышевидные грызуны – в 500 раз;
- дикий кролик – в 100 раз;
- сельдевые, тресковые рыбы, заяц-беляк, белка – в 50 раз;
- копытные, приматы, многие хищники – в 10 раз.

При этом речь идет о колебаниях взрослых.

Ясно, что величина популяции у тех мышевидных грызунов, численность которых, скажем, колеблется в 500 раз, не может быть меньше тысячи особей – иначе в период очередного спада вся популяция полностью вымрет. Учитывая необходимость успешной встречи особей разного пола для оставления потомства, численность популяции должна быть, по крайней мере вдвое выше диапазона колебаний численности. Это ограничение, естественно, не касается облигатно партеногенетических или агамных форм.

Из факта непостоянства численности любой популяции следует необходимость при детальном популяционном анализе группы указывать, к какой фазе волны колебаний численности относится данное определение: одна и та же абсолютная величина численности может иметь принципиально разное значение. Например, если группа лягушек имеет максимальную численность в 500 особей, то вряд ли можно рассматривать ее как популяцию, но если 500 особей составляют минимальную численность, для этого есть основания.

4 экологических фактора, определяющие в первую очередь реальную численность популяции в каждый момент ее существования - смерт-

ность, рождаемость, эмиграция и иммиграция, подвержены очень значительным генетическими вариациям и по ним есть большие различия между популяциями.

Эффективная величина популяции. Говоря о числе взрослых особей в популяции, предполагалось, что каждая взрослая, достигшая половой зрелости особь, участвует в размножении. На самом деле это, конечно, не так. Например, у тетеревов «хозяева» токовища, численность которых составляет всего несколько процентов от общего числа половозрелых самцов, в популяции осуществляют 77 – 85 % спариваний. Эти результаты типичны. Успешно размножается лишь часть (иногда сравнительно небольшая) от общего числа особей. Эти факты отражены в теоретической биологии понятием эффективная величина популяции (Райт, 1938) – N_e .

N_e зависит от таких факторов, как система скрещивания, возрастная и половая структура популяции и всегда оказывается ниже, чем общее число взрослых особей в популяции. Эффективный размер популяции при колебании численности есть так называемая гармоническая средняя:

$$N_e = \frac{t}{\sum \left(\frac{1}{N_t} \right)}$$

где N_e – эффективная численность популяции, t – число поколений, N_t – эффективная численность t -того поколения. Например, если в популяции со средней эффективной численностью в 1000 экземпляров в одном из поколений произойдет уменьшение до 50 экз., тогда в интервале 10 поколений

$$N_e = 10 / (1/50 + 9/1000) = 345.$$

Существенно на эффективной величине популяции система скрещивания. Если, например, число самцов, дающих гаметы для следующего поколения обозначить как N_m , а число самок как N_f , то $1/N_e = 1/4N_m + 1/4N_f$.

Поэтому в группе особей, в которой имеется 90 размножающихся самок при 10 самцах, то N_e не 100 особей, а только 36 особей.

Эффективная величина популяции зависит от возрастной структуры. Перекрывание поколений ведет к резкому уменьшению эффективной величины популяции

Точные расчеты эффективной величины популяций из-за сложности учета всех биологических особенностей группы пока невозможны ни для одного из видов. Данных мало: дрозофила – 48 – 71%, человек – 69 – 95%, улитка – 75%, растения – ниже.

Общий же вывод – о существенно меньшем значении этой величины сравнительно с общей численностью взрослых – совершенно ясен и его необходимо иметь в виду при любых популяционных исследованиях.

Значение радиуса репродуктивной активности. Несомненно, величина радиуса репродуктивной активности – один из важнейших факторов, определяющих размер всей популяции. К настоящему времени еще нет достаточно большого числа данных для точного анализа этой связи. При знании величины радиуса репродуктивной активности (*PPA*) можно в первом приближении рассчитать минимальную возможную величину ареала популяции - $S_{min} = 3,14 \times PPA^2$. По мере накопления материала станет возможным и определение колебаний величины радиусов репродуктивной активности у особей разных поколений и в разные периоды существования популяций.

Приведенный материал показывает значительное разнообразие размеров природных популяций не только разных групп организмов, но даже внутри одного и того же вида. При этом выясняется, что простая на первый взгляд проблема численности популяции резко усложняется при попытке определять не разовую (мгновенную), а некую более обобщенную численность, отражающую величину популяции с учетом ее исторической протяженности.

Определение эффективной величины популяции является лишь первым приближением к такой оценке. При определении величины популяции всегда возникают сложности, связанные с кратковременностью исследования, а также трудностями пространственного исследования, при котором можно было бы выявить устойчивые популяционные границы. Видимо, современная наука не располагает пока достаточными подходами и методами для определения истинной (а не разовой) величины природных популяций. Пока недостаточно данных для того, чтобы делать окончательные обобщения относительно специфики популяционной величины у разных групп организмов. Однако на основании изученных популяций можно ориентировочно назвать параметры средних разовых величин популяции:

| Группа | Диапазон численности, особей | Величина ареала, га |
|-----------------------|-----------------------------------------|----------------------|
| Насекомые | Десятки тысяч - миллионы | Несколько тысяч |
| Амфибии | Несколько тысяч – десятки тысяч | Несколько - сотни |
| Рептилии | Несколько сотен – несколько тысяч | Несколько - сотни |
| Птицы | Несколько сотен – несколько миллионов | Несколько - миллионы |
| Мелкие млекопитающие | Несколько тысяч – десятки тысяч | Несколько - сотни |
| Крупные млекопитающие | Несколько сотен – несколько тысяч | Тысячи – сотни тысяч |
| Высшие растения | Несколько сотен – десятки (сотни) тысяч | Несколько тысяч |

По мере разработки подходов и накопления данных по величинам популяций указанные параметры будут уточнены и поэтому приведенные данные можно рассматривать, лишь как предварительные.



Литература: 1 (с.38-40; 47-60); 5 (с.99-119); 6(с.110-112); 19 (с.332- 363).

Проверьте себя



1. Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы:
 - а) лососевые рыбы;
 - б) угорь;
 - в) бурый медведь;
 - г) полярная крачка.
2. Почему происходит колебание численности популяции?
 - а) изменяются условия существования;
 - б) изменяется плотность популяции;
 - в) стабилизируются рождаемость и смертность;
 - г) нет правильного ответа.
3. Эффективная величина популяции – это:
 - а) общая численность самок;
 - б) соотношение самцов и самок;
 - в) количество успешно размножающихся половозрелых особей;
 - г) нет правильного ответа.
4. Эффективная величина популяции не зависит от:
 - а) системы скрещиваний;
 - б) возрастной структуры популяции;
 - в) половой структуры популяции;
 - г) величины ареала.
5. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет:
 - а) 1000 особей;
 - б) 833 особей;
 - в) 924 особей;
 - г) нет правильного ответа.
6. Численность популяции – это:
 - а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема;
 - б) общая масса особей одного вида;
 - в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме;
 - г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
7. Плотность популяции – это:
 - а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема;
 - б) общая масса особей одного вида;
 - в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме;
 - г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
8. Плотность популяции не зависит от:

- а) смертности особей;
 - б) солнечной постоянной;
 - в) особенностей биотопа;
 - г) демографической структуры.
9. Число особей на единице пространства показывает:
- а) видовое разнообразие
 - б) плодовитость
 - в) численность популяции
 - г) плотность популяции.
10. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями:
- а) эколого-этологическая;
 - б) морфофизиологическая;
 - в) технологическая;
 - г) пространственная.
11. Выберите неверное(ые) утверждение(ия):
- а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями;
 - б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого;
 - в) изоляция – важный эволюционный фактор;
 - г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.
12. Численность популяции *не* зависит от:
- а) рождаемости;
 - б) смертности;
 - в) эмиграции;
 - г) иммиграции;
 - д) нет правильного ответа.
13. Эффективная величина популяции – это:
- а) минимальное число особей в популяции;
 - б) оптимальное число самок и самцов в популяции;
 - в) число особей в популяции, достаточное для простого воспроизводства;
 - г) часть успешно размножающихся особей в популяции.
14. Дополните перечень: на величину популяции влияют факторы:
- а) диапазон колебаний численности;
 - б);
 - в)

ЛЕКЦИЯ 6

ИЗОЛЯЦИЯ И СВЯЗЬ МЕДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ

План:

1. Пространственная изоляция.
2. Биологическая изоляция:
 - предотвращающая скрещивание и оплодотворение;
 - послепопуляционная (действующая после оплодотворения).
3. Связь популяций:
 - уровень связей между популяциями;
 - оценка сходства популяций.

Существование популяции как генетической системы предполагает ее изоляцию от других подобных групп. Действительно, любая популяция отделена от других популяций данного вида той или иной степенью тех или иных форм изоляции. Изоляция и связь между популяциями – две стороны одного и того же процесса обмена генетической и эпигенетической (например, этологической) информации между группами особей.

Формы изоляции и связей разнообразны. Можно обнаружить практически бесчисленное множество различных случаев и форм изоляции. Однако все они поддаются классификации (Э. Майр, 1963; Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1969; В. Грант, 1981). Прежде всего, их можно разделить на пространственные (физико-географические, или территориально-механические), при которых изолирующие барьеры находятся как бы вне популяции, и на биологические, при которых изолирующие барьеры основаны на возникновении различий между особями.

Пространственная изоляция. Форм такой изоляции может быть великое множество: водные преграды для сухопутных видов, барьеры суши для гидробионтов, возвышенности, изолирующие равнинные популяции, а равнины – горные популяции и т.д. Конечно, всякая пространственная, территориально-механическая изоляция, причины которой лежат «вне популяции», в конечном счете, связана, как и всякое проявление жизнедеятельности, с основными биологическими свойствами данных организмов.

При внешней простоте выделения такой изоляции в природе есть мало точных исследований препятствий распространению особей из-за каких-то физико-географических факторов. Сложность обнаружения такого типа изоляции заключается в том, что необходимы длительные (на протяжении не одного поколения) наблюдения по эффективности предполагаемой преграды распространения. Классическими примерами такой изоляции является разорванный ареал голубой сороки, вьюна, осоки в Палеарктике (Рис. 6.1), разорванный ареал серн, мозаичный ареал соболя, сетчатый ареал, связанный с речными поймами пластинчатозубой крысы в Средней Азии и др.

Территориально-механическая изоляция возможна в любых пространственных масштабах, в том числе и заметно меньших, чем те, которые мы сейчас показали.

Например, точные наблюдения обнаруживают существенное значение в ограничении передвижения особей и таких совсем небольших пространственных барьеров, как дороги, просеки для высоковольтных ЛЭП и др. Показательны в этом отношении наблюдения на небольшом (2,25 га) заброшенном поле, разрезанном пополам гравийной дорогой шириной 3 – 3,6 м с интенсивностью движения всего около 10 машин в день. На этом участке 9 лет велись наблюдения в общей сложности за 823 хлопковыми крысами и 1865 рыжебрюхими полевками.

Из них только 47 крыс (10,2%) и 23 полевки (0,9%) пересекли дорогу. При увеличении численности каждого вида достоверно возрастало число переходов через дорогу только крысы, но не полевки.

Косвенным подтверждением изолирующей роли оживленной автодороги Москва – Внуково служат существенные различия групп рыжих полевок, обитающих по ее сторонам. Описан случай, когда домовые мыши на протяжении нескольких поколений не пересекали пространство всего в 1 м внутри зернохранилища. Для другой популяции этого же вида была



Рис. 6.1. Разорванные (дизъюнктные) ареалы голубой сороки (1), обыкновенного вьюна (2)

показана полная изоляция на протяжении нескольких лет между группами мышей, живущими на первом и втором этажах здания (Р. Anderson, 1970). Отдельные группы диких голубей, обитающих в центре Москвы, эффективно разделялись на протяжении нескольких лет аркой дома – пространством в 30 – 40 м.

Пространственная изоляция может и не быть связанной с резкими очевидными барьерами. Так, на огромном пространстве Северной Евразии почти повсюду встречается береза бородавчатая. Для распространения ее семян и пыльцы, по-видимому, нет непреодолимых барьеров. Однако ясно, что практически невозможно скрещивание и обмен аллелями между березами, обитающими, например, на Урале и в Карелии. Такой обмен возможен лишь в чреде поколений, когда какое-то удачное генетическое изменение, подхваченное естественным отбором, как волна от брошенного в воду камня, будет распространяться по ареалу вида. Но для распространения этой «волны» на расстояние в тысячи радиусов репродуктивной активности нужно сотни и тысячи поколений, а за такое время исходная популяция существенно изменится. Так возникает проблема изоляции расстоянием.

Пространственная изоляция зависит от радиуса репродуктивной изменчивости. Если радиус репродуктивной изменчивости невелик по сравнению с размерами популяции и расстоянием между соседними популяциями, то степень давления изоляции будет относительно велика, и наоборот. К сказанному следует добавить, что усиливающееся в XX столетии антропогенное давление определяет все большее значение пространственной изоляции для все большего числа видов животных и растений вследствие фрагментации и инсуляризации местообитаний. В то же время для одомашненных видов это приводит к ликвидации территориально-механической изоляции (крысы, мыши, домовые воробьи).

Пространственная изоляция чаще должна быть в большей степени и более ярко выражена в периоды минимальной численности популяции, и именно в это время легче находить популяционные границы. Поскольку в природе гибнет, не доживая до половой зрелости, не менее 50 – 99% всех родившихся (за редким исключением), ясно, что природные популяции «наполнены» в основном особями, которые не будут принимать участия в передаче генов следующему поколению. Их пространственное распространение может быть непосредственно не связанным с изоляцией популяций. Не размножающиеся группы особей разных популяций могут сколь угодно полно смешиваться, что никак не скажется на изоляции исходных популяций. Возможно, именно так происходит у некоторых воробьиных птиц, неполовозрелые особи которых проводят 1–2 года вне мест гнездования, а затем возвращаются в места рождения.

Чтобы избежать трудностей разграничения подобных ситуаций в природе, целесообразно исследовать изоляцию популяций в природе, во-первых, в периоды половой активности, во-вторых, на низких фазах численности популяционного цикла.

Биологическая изоляция. Все формы биологической изоляции делятся на 2 формы – докопуляционная и посткопуляционная.

Докопуляционная изоляция включает *эколого – этологическую и морфофизиологическую*. Сущность *эколого – этологической изоляции* заключается в том, что у каких-то особей возникают генетически закрепленные различия в сроках репродуктивного периода или предпочитаемой территории для размножения.

Примеры:

- 1) Экологические группы белки *Sciurus vulgaris* в хвойных и широколиственных лесах Карпат несколько изолированы между собой в результате различий в сроках размножения;
- 2) Разница в микроклимате северных и южных склонов крупных оврагов – балок в степной зоне Евразии ведет к значительному расхождению в сроках спаривания насекомых с малым радиусом репродуктивной активности (одуванчиковый долгоносик, некоторые кузнечики);

3) Яровые и озимые расы у речных миног и некоторых лососевых рыб;

4) Различия в характере питания у жуков – листоедов;

5) Случаи генетически обусловленного сдвига цветения в природе (большой погребок);

6) Фенологическая изоляция между двумя группами сосны обыкновенной, произрастающей одна на верховом болоте, другая – на суходоле. На суходоле цветение мужских и женских побегов на 4 дня раньше, чем на болоте. Перекрывание фенофаз составляет не более 2,2%, что в принципе определяет возможность перекрестного опыления (Рис. 6.2). Однако способность к прорастанию пыльцы из суходола за 3 дня в 1,5 – 3 раза меньше, чем собственной пыльцы с болота.

7) Это уменьшает вероятность успешного перекрестного оплодотворения до 0,7 – 1,5% и свидетельствует о реальной биологической изоляции;

8) Этологические расы у кукушки, у которой репродуктивная изоляция популяций поддерживается за счет этологической изоляции по видам воспитателей и за счет уничтожения некоторыми видами воробьиных птиц недостаточно замаскированных яиц кукушек. В одних и тех же районах существует несколько «биологических рас» кукушек, различающихся по предпочтению к определенным видам воробьиных птиц и по генетически закрепленной окраске откладываемых яиц (Рис. 6.3);

9) Трудно улавливаемые детали ритуала ухаживания имеют огромное значение в успешности завершения акта спаривания.

Во всех случаях эколого–этологической изоляции снижается вероятность встречи половых продуктов во время репродуктивного периода. В случае же такой встречи оплодотворение происходит нормально. При морфофизиологической изоляции изменяется не вероятность встречи полов (или половых продуктов), а вероятность оплодотворения.

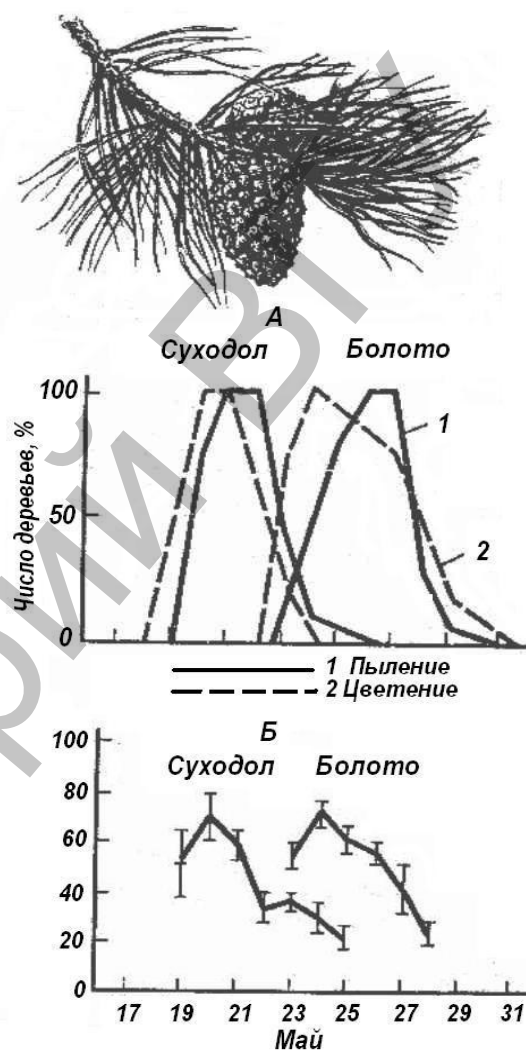


Рис. 6.2. Динамика фенофаз пыления (1) и цветения (2) деревьев (А) и прорастания пыльцы (Б) в суходольной и болотной группах растений сосны обыкновенной (из А.В. Яблокова, 1987)

У растений широко распространенным способом такой изоляции является гетеростилия – развитие у цветка разных по длине пестиков и тычинок, препятствующее самооплодотворению.

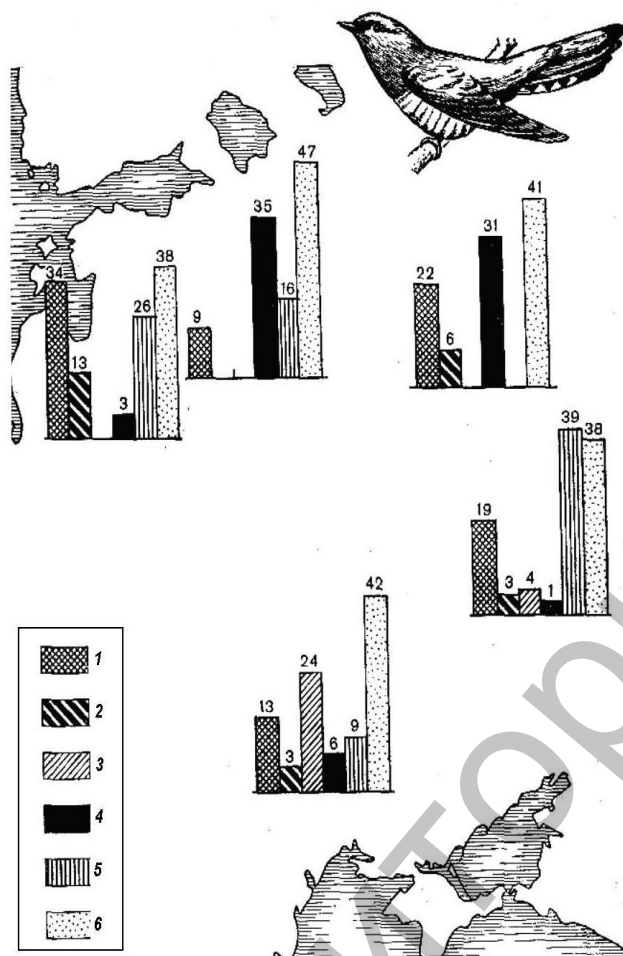


Рис. 6.3. Частота встреч (%) яиц отдельных «биологических рас» кукушки в гнездах основных видов – воспитателей в Восточной Европе: 1 - белая трясогузка; 2 – серая мухоловка; 3 – дроздовидная камышевка; 4 - зарянка; 5 – горихвостка; 6 – другие виды (по А.С. Мальчевскому, 1958)

К этому же типу изоляции у растений относятся генетические различия в скорости прорастания пыльцы, а также особенности строения генеративных органов, связанных со взаимоотношением растений с насекомыми – опылителями. У животных морфологическая изоляция связана в основном со строением мужских копулятивных органов. Морфологические различия в их строении наблюдаются у целого ряда насекомых.

Наконец, самой важной формой биологической изоляции является собственно генетическая изоляция. К ней относятся все те случаи, когда результаты эффективного скрещивания в той или иной степени оказываются ненормальными в результате снижения жизнеспособности, плодовитости, полной стерильности, отмирания на ранних ста-

диях развития.

Наиболее очевидными примерами собственно генетической изоляции являются различные случаи возникновения отличий в хромосомных наборах:

- у растений довольно часто возникают тетраплоидные формы (особенно при гибридизации);
- у животных также встречаются полиплоидные формы, генетически изолированные от предковых популяций, но это явление редкое (чаще у групп, где есть партеногенетическое развитие).

Во многих случаях наблюдается полная собственно генетическая изоляция между весьма близкими формами, хотя в то же время не удается найти какие-либо установленные кариотипические различия между ними. В качестве примера можно привести 2 очень близких вида божьих коровок - *Epilachna chrysomelina* и *E. Capensis*, имеющих микроскопически неотличимые наборы хромосом, но гибриды между ними отмирают на ранних эмбриональных стадиях.

Значение разных форм биологической изоляции для любой популяции огромно. Эта изоляция определяет одну из главных черт существования популяций в природе. Популяция не нуждается в географической (пространственной) изоляции, чтобы оказаться изолированными друг от друга. Они (популяции) могут жить как бы на «биологических островах». Любая форма и степень изоляции автоматически ведет к развитию более высокой степени изоляции в чреде поколений. Изоляция создает эволюционную независимость каждой популяции.

Связь популяций. Изоляция между популяциями может быть очень глубокой, но никогда, как правило, не бывает 100%-ной. Это неизбежно следует из того факта, что хотя каждая популяция и представляет собой относительно независимую от таких же популяций генетическую систему, она всегда входит в более крупную генетическую систему – вид в целом. В сущности изоляция между популяциями – это огромная сторона связей между ними, и одни и те же величины, которые характеризуют глубину изоляции, одновременно указывают и на уровень связей между популяциями.

По-видимому, теоретически универсальным показателем связи между популяциями является поток аллелей между ними в расчете на одно поколение. Это определить весьма трудно. Поэтому пока пользуются другим, менее точным показателем потоком мигрантов между популяциями. Итак, мера связи между популяциями – поток мигрантов между популяциями.

Уровень связи между популяциями. В любой популяции всегда существуют особи, которые размножаются далеко от мест рождения (так называемые «бродяги»). В ряде исследований показано, что способность к дальнейшим перемещениям у небольшого числа особей в популяции может быть детерминирована наследственно. Именно они и осуществляют связи между аллелофондами разных популяций.

Другая часть таких связей существует за счет время от времени происходящего сверхдальнего заноса особей, случайно оказавшихся в сфере влияния сильных водных или воздушных потоков, прикрепившихся к особям других видов, способных перемещаться на большие расстояния и т.д.

Это касается и малоподвижных, сидячих организмов. Однако и по отношению к широко мигрирующим особям это тоже сохраняет силу. Как правило, во время миграции группы особей из разных популяций сохраняют свою самостоятельность. В случае перемешивания на зимовках уро-

вень обмена особями оказывается невысоким, то есть не более нескольких процентов на поколение, обычно даже меньше.

Хорошо изучена связь между популяциями у морского котика. Три популяции этого вида размножаются, соответственно, на Алеутских островах, на острове Беринга (Командорские острова), на острове Тюлений (Сахалин).

В зимние месяцы особи всех трех популяций мигрируют на юг, вплоть до Японии. В результате многолетнего интенсивного мечения стало возможным определить порядок величин, характеризующих уровень обмена особями (Владимиров, 1978). Оказалось, что 99,1% всех самцов, помеченных на острове Тюленьем, вернулись сюда же, 0,82% встречены на Командорах, 0,07 – Алеутах (Рис.6.4). Таким же уровнем характеризуется и миграция животных на острове Тюлений.

Значительно меньшего масштаба мечение гренландского тюленя, образующего три популяции в Северной Атлантике, дало примерно такой же уровень обмена особями – 0,5%.

Было проведено немало интересных экспериментов по определению влияния разных уровней изоляции на развитие исходно единых популяций на дрозофилах и обыкновенной мухе. При абсолютной изоляции и интенсивном искусственном отборе необратимые генетические изменения наступали уже через несколько поколений.

В случае изоляции и отсутствия искусственного отбора генетические изменения наблюдались через десятки поколений. При неполной изоляции дифференциация популяций зависела от уровня отбора. При достаточно интенсивном отборе самостоятельные генетические системы (аналоги естественных популяций) возникали даже при уровне обмена особями между

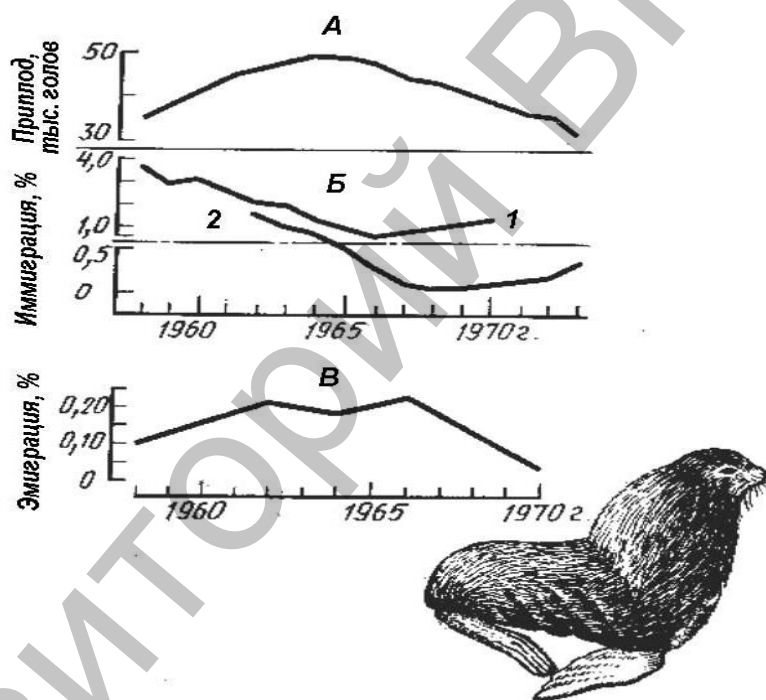


Рис. 6.4. Динамика численности приплода морских котиков на о. Тюленьем (А), уровень ежегодной иммиграции туда котиков – холостяков (Б) из популяций островов Прибылова (1) и Командорских (2), интенсивность эмиграции котиков – холостяков с острова Тюлений (В)

группами в 5-30% и даже 40%. ТО есть, при соответствующем давлении отбора даже поток особей в десятки раз больший, чем обнаружен между природными популяциями не способен разрушить популяционные системы. Это означает, что популяция оказывается не просто генетически изолированной, а устойчивой системой.

В природе вряд ли существует жесткий отбор. Поэтому можно в самом грубом приближении считать, что уровень обмена порядка 5% (от долей до десятка %) особей на поколение не нарушает самостоятельность популяционно-генетической системы. 5% - ный порог изоляции может рассматриваться как некая условная средняя, указывающая лишь на порядок величин.

Оценка сходства популяций. На современном уровне развития популяционной биологии точные и непосредственные данные о связях между популяциями получить трудно. Обычно о таких связях судят на основании либо распространения отдельных признаков-маркёров в группе соседних популяций, либо на вычислении коэффициента сходства (дивергенции).

Сейчас наиболее распространенный подход по первой позиции основан на суммарной оценке генетического (точнее фенетического) сходства между популяциями. При таком подходе возможно использование трех главных групп признаков-маркёров генотипического состава популяции:

- уникальные сочетания особенностей строения хромосом (строение ДНК, инверсионный полиморфизм, особенности исчерченности хромосом);
- биохимические особенности белков, определяемых либо с помощью электрофореза или иными методами;
- использование любых других фенетических признаков-маркёров (обычно не метрических вариаций) – фенов.

Однако исследователь может получить и количественные показатели такого сравнения. Одним из широко распространенных в настоящее время показателей такого рода являются коэффициент генетического сходства I и генетического расстояния D . Для оценки степени генетической дифференциации популяций необходимо знать частоты аллелей нескольких (чем больше, тем точнее) локусов.

Коэффициент генетического сходства (M. Nei, 1972):

$$I = I_{ab} / \sqrt{I_a I_b}$$

где $I_{ab} = \sum a_1 b_1 + a_2 b_2 + a_3 b_3 + \dots$ и т.д. Символы a_1, a_2, a_3 и т.д. обозначают частоты соответствующих аллелей в популяции А, b_1, b_2, b_3 – частоты соответствующих аллелей в популяции В. Соответственно,

$$I_a = \sum a_1^2 + a_2^2 + a_3^2 + \dots, I_b = \sum b_1^2 + b_2^2 + b_3^2 + \dots$$

Величину генетического расстояния между популяциями определяют по формуле: $D = - \ln I$.

Другим все более распространяющимся показателем можно считать специально разработанный для фенетических сравнений показатель Л.А Животовского (1982), выгодно отличающийся простотой расчетов и хорошей достоверностью. Если обозначить частоты различных вариантов в выборке из одной популяции как p_1, p_2, \dots, p_m , а в выборке из другой популяции как q_1, q_2, \dots, q_m , то показатель сходства популяций r вычисляется по формуле:

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m}$$

Значение показателя сходства равно 1 при идентичности популяций по частотам вариаций и равно 0, когда сравниваемые выборки не имеют ни одной общей вариации.

Определение уровня изоляции (уровня связи) между популяциями – одна из важнейших задач популяционного исследования в любой группе организмов. Все разнообразные формы и типы изоляции в конце концов ведут к ограничению обмена генетическим материалом между соседними популяциями. Точных данных такого рода для природных популяций крайне мало, но уже имеющиеся позволяют предполагать, что уровень обмена особями порядка 5% (от долей до 10%) на поколение, как правило, не способен нарушить своеобразие популяций как генетических систем при обычных давлениях отбора.



Литература: 1 (с.120 - 190); 3 (с. 72 – 91); 5 (с.119 - 141);
6(с.110-112).

Проверьте себя



1. Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы:
 - а) лососевые рыбы;
 - б) угорь;
 - в) бурый медведь;
 - г) полярная крачка.
2. Почему происходит колебание численности популяции?
 - а) изменяются условия существования;
 - б) изменяется плотность популяции;
 - в) стабилизируются рождаемость и смертность;
 - г) нет правильного ответа.
3. Эффективная величина популяции – это:
 - а) общая численность самок;
 - б) соотношение самцов и самок;
 - в) количество успешно размножающихся половозрелых особей;
 - г) нет правильного ответа.
4. Эффективная величина популяции не зависит от:
 - а) системы скрещиваний;

- б) возрастной структуры популяции;
 - в) половой структуры популяции;
 - г) величины ареала.
5. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет:
- а) 1000 особей;
 - б) 833 особей;
 - в) 924 особей;
 - г) нет правильного ответа.
6. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями:
- а) эколого-этологическая;
 - б) морфофизиологическая;
 - в) технологическая;
 - г) пространственная.
7. Для какой изоляции характерны полиплоидия и хромосомные перестройки?
- а) географической;
 - б) морфофизиологической;
 - в) генетической;
 - г) экологической.
8. Выберите неверное(ые) утверждение(ия):
- а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями;
 - б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого;
 - в) изоляция – важный эволюционный фактор;
 - г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.
9. Значение показателя сходства равное 0,8 свидетельствует о:
- а) абсолютной идентичности сравниваемых популяций;
 - б) об отсутствии в популяциях общей вариации;
 - в) популяции принадлежат разным видам;
 - г) о высокой степени генетического сходства популяций.
10. Выберите неверные утверждения:
- а) природные популяции – природные системы с четко очерченными границами;
 - б) величина и структура ареала определяются степенью подвижности особей;
 - в) достаточно определенно можно говорить лишь об ареалах островных популяций;
 - г) при определении величины популяции важное значение имеет репродуктивный ареал.
11. Степень пространственной изоляции определяется:
- а) территориально-механическими барьерами между популяциями;
 - б) расстоянием между популяциями;
 - в) различиями в фенологии особей;
 - г) радиусом репродуктивной и индивидуальной активности.
12. Можно ли утверждать, что лишь пространственная изоляция делает популяции абсолютно независимыми структурами?
13. Выберите из перечня примеры эколого-этологической формы изоляции между популяциями:

- а) на сенокосных лугах встречаются ранне- и позднецветущие формы погремка;
- б) предпочтения в выборе места для гнездостроения у дендрофильных птиц;
- в) появление пятихромосомных линий дрозофилы, интерстерильных при скрещивании с исходной четыреххромосомной формой;
- г) нет правильного ответа.

ЛЕКЦИЯ 7

ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ И УПРАВЛЕНИЯ

План:

1. Популяция – элементарная единица эволюции.
2. Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений.
3. Популяция и систематика.
4. Популяция как единица эксплуатации.
5. Популяция как единица регулирования численности.
6. Популяция как единица охраны.
7. Популяция как единица биомониторинга.

Основными концепциями популяционной биологии являются:

- популяция как единица эволюции;
- популяция как единица управления.

Популяция играет фундаментальную роль в процессе эволюции. Такое важное положение популяции в эволюционном процессе в значительной степени определяет возможность выделения популяционного уровня и возникновение всей популяционной биологии как самостоятельного направления исследований.

В любой области биологического исследования приходится, в конце концов, расчленять подлежащий изучению материал на какие-то единицы, далее разумно неподразделимые в контексте данной области исследования. В генетике такой единицей оказывается ген, в систематике вид. При изучении экосистем – биогеоценоз и т.д. В эволюционном исследовании такой далее неподразделимой единицей оказывается популяция. Несомненно, такое подразделение отражает дискретную природу жизни.

Любые изменения отдельных особей ни к каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут: индивидуально и дискретно возникающее изменение должно стать групповым, подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов. Это возможно лишь в рамках популяции как минимальной, длительно существующей, организованной группы особей, которая неподразделима без утраты ее целостности и других свойств (и в этом смысле элементарна) и обладает собственной эволюционной судьбой.

В природных популяциях либо постепенно, либо относительно резко меняется частота различных генотипов. Один набор и числовые соотноше-

ния генотипов сменяются другим набором и соотношением частот. Такое изменение популяционного аллелофонда – генотипического состава популяции – является элементарным эволюционным явлением. Не мимолетная флуктуация генетического состава популяции (происходящая повсеместно и непрерывно), а только достаточно длительное изменение можно считать элементарным эволюционным явлением. Критерием длительности является время (в числе поколений), необходимое для возникновения генотипического равновесия. Переход от одного генотипического равновесия к другому и будет элементарным эволюционным явлением.

Каждое такое явление возникает в природных популяциях не само по себе, а в результате воздействия элементарных факторов на элементарный материал. Элементарным эволюционным материалом оказываются мутации – дискретные изменения дискретных единиц наследственной информации – генов, хромосом, хромосомных наборов, и несущих генетическую информацию внеядерных (пластид, митохондрий).

Мутации влекут за собой изменения любых признаков и свойств фенотипа и в комбинациях и рекомбинациях определяют всю изменчивость живых организмов, а также гетерогенность природных популяций и различия между таксонами.

Элементарными эволюционными факторами, то есть причинами первично вызывающими изменения генотипического состава популяции оказываются следующие:

а) ненаправленно и стохастически меняющие генотипический состав популяции (генетико-автоматические процессы, дрейф генов)-

- мутационный процесс;
- колебания численности (популяционные волны);
- изоляция.

б) направленный фактор-
- естественный отбор.

Мутационный процесс и популяционные волны – факторы- «поставщики» элементарного эволюционного материала. Изоляция – фактор – «усилитель» возникающих генетических различий. Естественный отбор формирует адаптации.

Любая популяция постоянно подвержена совместному давлению всех элементарных факторов эволюции. Однако давление этих факторов может меняться независимо друг от друга и достаточно резко.

Давление мутационного процесса может меняться в связи с локальным повышением фона химических и физических мутагенов. В истории любой популяции время от времени происходит повышение или понижение численности. Изоляционные барьеры время от времени возрастают или снижаются.

Наконец, постоянно меняются и вектор (давление и направление) естественного отбора. По всей видимости, давление отбора в большинстве случаев оказывается выше суммарного давления всех остальных эволюционных факторов, что доказывается, например, быстрым возникновением устойчивости к инсектицидам у насекомых и т.п.

Следует подчеркнуть, что действие каждого из элементарных факторов эволюции необходимо рассматривать первично всегда по отношению к конкретной популяции, а не к виду в целом. Природные популяции каждого вида обычно находятся в различного рода взаимодействиях. Характер и степень этих взаимодействий определяется в основном степенью давления изоляции между смежными популяциями.

По биологическому содержанию такие взаимодействия могут быть двух типов. К первому относятся случаи односторонних или двухсторонних проникновений или взаимопроникновений особей отдельных интенсивно отбираемых генотипов из одной популяции в другую (диффузия аллелей). Так «прогрессивные» признаки и свойства распространяются в пределах ареала вида, пока не достигнут либо непреодолимых барьеров, либо адаптивных границ.

Кроме такой диффузии аллелей возможен другой тип взаимодействия между популяциями – вытеснение особей одной популяции особями другой. Этим путем происходит как бы расселение одной популяции за счет другой. Но в природных условиях наблюдаются все переходные варианты.

Описанные теоретически ясные микроэволюционные события, к сожалению, не подкреплены значительным числом изученных ситуаций в реальных природных популяциях.

Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений. Элементарное эволюционное явление лежит в основе всех дальнейших, более крупных механизмов и явлений в эволюции, составляя ее первый и исходный момент. Многие из особенностей популяции непосредственно или опосредованно влияют на формирование эволюционных явлений.

Величина популяции. Сокращение эффективной величины популяции и занимаемого популяцией ареала (при прочих равных условиях) должно ускорять протекание большинства возникающих изменений. При этом, как показывает практика и теоретические расчеты, будет существенно усиливаться роль стохастических факторов.

Изоляция. Понижение давления изоляции приводит к большему нивелирующему влиянию соседних популяций, как бы «разбавлению» специфического генотипического состава данной популяции.

Высокая степень изоляции повышает вероятность изменения генотипического состава популяции под влиянием стохастических факторов. Увеличение степени изоляции (при одновременном уменьшении размера

популяции) резко повышает вероятность выщепления рецессивных мутаций и ведет к повышению гомозиготизации популяции. Это, с одной стороны, может ускорить возникновение элементарного явления, а с другой резко ограничить потенциальные возможности изменения популяции при изменении давления и направления отбора, то есть поставит популяцию под угрозу вымирания.

В целом эффект изоляции оказывается благоприятным для быстрого формообразования. Анализ случаев быстрого формообразования некоторых островных форм однозначно свидетельствует об этом. Например, из 30 выделяемых в Великобритании подвидов мелких млекопитающих, 29 (97%) обнаружены именно на мелких островах (R. Berry, 1977).

Пространственное положение популяции. Популяции бывают центральные и периферические. Маленькие и сильно изолированные популяции, судя по многочисленным наблюдениям в природе, чаще встречаются на периферии видового ареала. На их основе могут возникать группы популяций, значительно отличающихся по генотипическому составу (и фенотипическому) от основной части вида.

С генетической точки зрения периферийные популяции оказываются чаще с меньшим размером генетического груза и, соответственно, с меньшим мобилизационным резервом изменчивости, с меньшим числом летелей и меньшей гетерозиготностью. Чаще именно на периферии видового ареала обнаруживаются полиплоидные формы и другие заметные отклонения.

Вероятно, каждая популяция на краю ареала может обладать меньшим объемом генетической изменчивости, но взятые вместе, краевые популяции будут более разнообразными, чем центральные.

Возрастная структура популяции. Состав популяций из многих возрастных групп приводит к одновременному существованию в популяции нескольких перекрывающихся поколений взрослых, размножающихся особей. Это может существенно усложнить скрещивание в такой популяции и ослабить изоляцию во времени между поколениями по сравнению с популяциями, включающими в момент размножения особей лишь данного поколения или одной возрастной группы. Такое положение, видно, может быть неблагоприятным для возникновения и закрепления элементарного эволюционного явления и последующего формообразования.

Малая популяционная изученность большинства видов не позволяет привести сравнительные данные по разным видам, но косвенным подтверждением этого вывода может служить явление, открытое М.В. Миной (1971): существует обратная связь между числом видов в роде и числом одновременно размножающихся возрастных групп и поколений, характерных для популяций видов данного рода (Рис. 7.1).

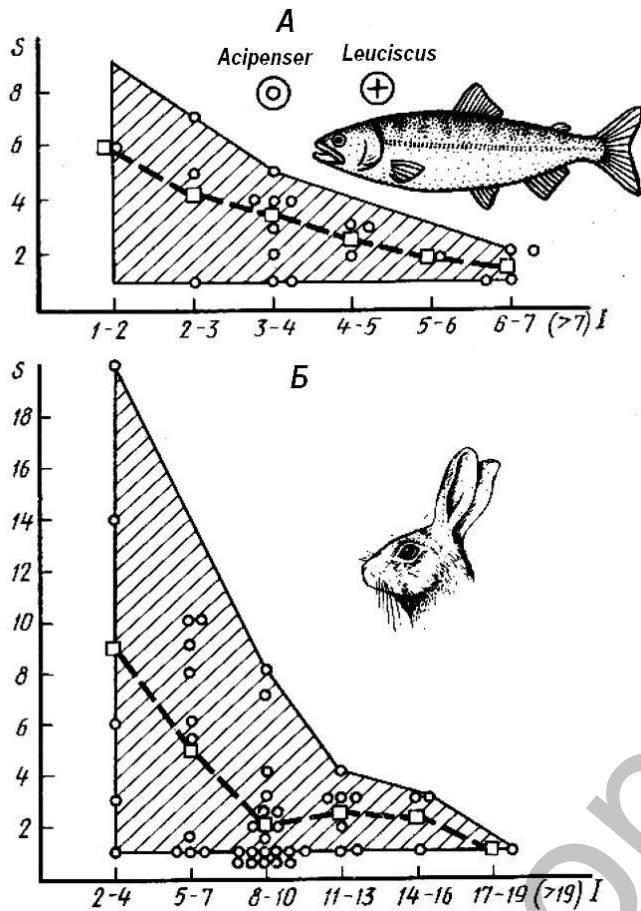


Рис. 7.1. Обратная связь между числом видов в роде и числом одновременно размножающихся поколений у рыб (А) и млекопитающих (Б) фауны Евразии (по М.В. Мине из Н.В. Тимофеева – Ресовского и др., 1977)

Процесс формообразования в целом и процесс эволюции кариотипа не обязательно должны совпадать во времени, хотя вероятность закрепления в процессе микроэволюции новой мутации в широком смысле слова, казалось бы, должна быть выше у форм с более сильной изоляцией во времени, то есть при меньшем числе перекрывающихся поколений и одновременно размножающихся возрастных групп.

Половая структура популяции. Между отклонением от исходного первичного соотношения полов 1:1 и особенностями формирования эволюционных явлений не прослеживается определенной связи. Резкие отклонения от равновесного соотношения полов являются, как правило, специальными адаптациями для определенных популяций и не влияют сами по себе на скорость или другие особенности процесса микроэволюции.

ции.

В то же время несомненно, что у агамных и партеногенетических форм возможности эволюционной апробации вновь возникающих наследственных изменений выше. У таких форм любая мутация сразу же проявляется, не будучи скрытой в гетерозиготном состоянии. Однако темпы эволюции таких форм совсем не выше, чем двуполых организмов. Повидимому, их широкие возможности приспосабливаться к резким изменениям условий тормозят прогрессивное развитие, связанное с приобретением адаптаций все более широкого значения.

Другим важным эволюционным качеством таких популяций оказывается способность переносить более резкие колебания численности. Возникновение новой популяции возможно от единственной споры или семени, сохраняющих порой жизнеспособность большой период времени.

Пространственно – генетическая структура популяции. Это важный фактор, влияющий на возникновение элементарных эволюционных явлений. В одном случае происходит разделение популяции на сохраняющие свою самостоятельность на протяжении ряда поколений группы демов, в другом – происходит эффективное «перемешивание» особей. Такое наблюдается, например, у некоторых уток с их огромным радиусом репродуктивной активности, или у рыб при наличии одного или немногих нерестилищ для всей популяции. Конечно, эти ситуации создают разный эволюционный фон для возникновения и распространения устойчивого изменения популяции. При прочих равных условиях в первом случае вновь возникшие генотипы оказываются локализованными на протяжении ряда поколений, во втором – могут быстро распространяться по всей популяции.

Однако в первом случае популяция может представлять собой мозаику генетических различных демов, из которой (при изменении вектора отбора) возможен быстрый выбор и размножение (с полным использованием потенциала геометрической прогрессии размножения) редкого генотипа. Во втором случае такой процесс будет явно замедлен.

С. Райт (1948) установил, что скорость микроэволюции должна быть больше в подразделенной на многие группы особей популяции в том случае, если каждая из групп подвержена собственному вектору естественного отбора. Ясно, что при прочих равных условиях разбивка популяции на мелкие группы особей является одним из реальных условий для быстрой эволюции.

В общей форме можно заключить, что пространственно-генетическая структура популяции будет определять и пространственно-генетическую структуру вида в целом. У видов с очень большим радиусом репродуктивной активности процессы формообразования замедлены (Грант, 1985).

Подводя итог, можно сказать, что особенности популяции, несомненно, должны влиять на скорость фиксации элементарных эволюционных явлений. Вопрос, однако, заключается в том, будет ли это влияние определяющим по сравнению с действием различных элементарных эволюционных факторов. Несомненно и то, что все популяции внутри вида обладают разными эволюционными потенциалами.

Популяция и систематика. Популяции являются низшими установившимися, длительно существующими в эволюции и занимающими определенный ареал, группами особей внутри вида. Все они неизбежно отличаются друг от друга какими-то особенностями и, в конечном счете, генетически уникальны. Возникает вопрос: нельзя ли популяцию как устойчивую и генетически уникальную группу особей считать элементарным, низшим таксоном? По всей видимости, нельзя, так как любой таксон характеризуется теми или иными морфо-физиологическими признаками и занима-

ет определенный ареал. Популяции тоже занимают ареал, но характеризуются не столько специфическими признаками, присущими большинству особей, сколько различным соотношением генотипов (аллелей). Они не обязательно выражаются в фенотипически установленном различии всех особей одной популяции от другой. Поэтому, являясь элементарным видовым населением, популяции автоматически не могут быть включены в систему внутривидовых таксонов.

В то же время в систематике необходимо считаться с популяциями. Иногда подвиды могут совпадать либо с отдельными популяциями, либо (что бывает чаще) с небольшой группой популяций. По мере расширения популяционных исследований число случаев, когда какие-то группы популяций будут отличаться от соседних на уровне 75%-ного различия особей (формальный ранг подвида в зоологической систематике), будет, несомненно, расти.

Итак, поскольку популяции оказываются элементарными эволюционными единицами (реальными структурами, где действуют элементарные эволюционные факторы, которые модифицируют элементарный эволюционный материал), то без их систематического изучения невозможно никакое обстоятельное микроэволюционное исследование. В то же время, надо ясно отдавать себе отчет в значительной сложности микроэволюционных ситуаций, складывающихся в природе. Все микроэволюционные факторы в своем действии взаимосвязаны, зависят и от собственных характеристик популяции, и от наличного эволюционного материала. На рис.7.2 по-

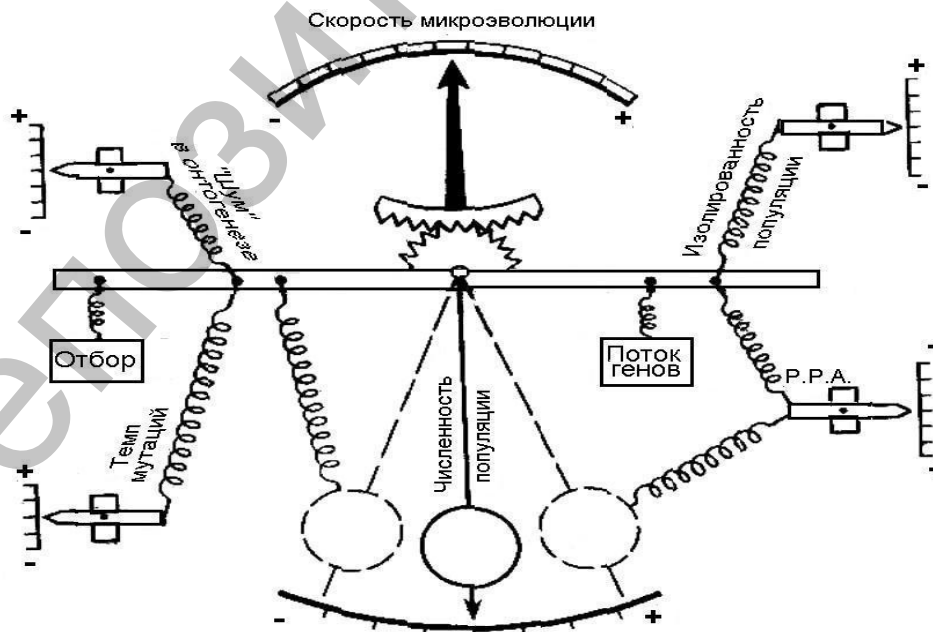


Рис. 7.2. Схема взаимодействия некоторых основных эволюционных факторов в популяции.

казаны некоторые из этих взаимодействий в конечно счете выражающиеся в скорости протекания микроэволюционного процесса, начиная от формирования популяций и кончая их вымиранием. Этим проблемам, несомненно, надо уделять больше внимания в полевых и экспериментальных исследованиях. Необходимо также упомянуть о неизбежно несколько разном эволюционном содержании популяции в разных крупных группах живых организмов.

Популяция как единица управления. По мере интенсификации использования живых природных ресурсов планеты и усиления антропогенного давления даже на прямо не эксплуатируемых видов живых организмов, управление популяциями становится условием эксплуатации и сохранения живой природы, а также регулирования численности направленно подавляемых популяций.

Популяция как единица эксплуатации. Авторегуляция. Биологической основой любого неистощимого промыслового изъятия является присущая любой популяции способность к геометрической прогрессии размножения, обеспечивающая избыток молодых особей. В естественных условиях этот избыток молодых крайне важен. Он обеспечивает, с одной стороны, постоянное давление жизни, ведущее к естественному отбору. С другой стороны, он же (избыток) обеспечивает наиболее полную реализацию скрытого наследственного разнообразия, что опять таки способствует интенсификации естественного отбора.

При эксплуатации любого живого природного ресурса избыток молодых оказывается тем резервом, на котором основано любое длительное изъятие особей человеком из природных популяций. Оказывается, что популяция в ответ на изъятие в определенных пределах может заметно увеличить воспроизводство, например, в результате ускорения полового созревания или непосредственного увеличения плодовитости.

Поэтому эксплуатация живых природных ресурсов основана на способности всякой популяции к авторегуляции: в ответ на изъятие части особей в популяции (в определенных пределах и при определенных условиях) может увеличиться темп размножения. Определить эти пределы и эти условия для каждой из эксплуатируемой популяции – важная задача прикладной популяционной биологии.

Определение границ эксплуатируемых группировок. Промысловая нагрузка должна распределяться в расчете не на мелкие внутривидовые группировки особей и не вид в целом. Только выделение в природе естественных, длительное время существующих независимо друг от друга, достаточно многочисленных и со своими биологическими параметрами групп особей – настоящих природных популяций – позволяет организовать неистощимую эксплуатацию живых природных ресурсов.

Примеры:

Успешное управление демографическими параметрами эксплуатируемой группировки *косуль* оказалось возможным на территории, не меньшей 10 тысяч га и при численности взрослых особей в несколько тысяч голов. Группировки меньших размеров и вид в целом управлению не подчинялись (Дёжкин, 1985). Если определять численность вида вообще и только исходя из него вести промысел, результат может быть только один – истребление, одна за одной, отдельных популяций, нарушение всей внутривидовой структуры и утеря этого вида как промыслового ресурса (эксплуатация ресурсов китообразных, атлантической сельди).

Определение демографических параметров управляемой популяции. Выделение популяций как единиц управления – важный, но не единственный шаг в подходе к популяции как единице управления. Важным моментом оказывается определение оптимальных размеров и других демографических параметров управляемой популяции. Одна и та же популяция по численности при разном возрастном и половом составе, разных способах изъятия оказывается способной давать различную по величине продукцию. При этом, возможны 2 главных подхода:

- стратегия поддержания популяции на уровне максимально устойчивого изъятия;
- поддержание популяции на уровне оптимальной устойчивой численности.

Вторая стратегия более применима для мало эксплуатируемых, находящихся под угрозой исчезновения популяций, первая – для большинства промысловых интенсивно эксплуатируемых видов. Конкретные параметры плодовитости в разном возрасте, продуктивности, выживаемости до определенного возраста, оптимальной продолжительности репродуктивного периода оказываются не только видоспецифичными, но и специфичными для отдельных популяций. Например, в популяции *лосося* на Аляске темп воспроизводства не нарушается при соотношении **10 самцов : 100 взрослых самок**, а в шведской популяции соотношение **10:20** соответственно резко понижало репродуктивные способности популяции, и оптимальным оказалось соотношение **10:10** или даже **11:9**. При этом надо учитывать характер местообитания и другие биогеоценотические связи. Расчеты показывают, что в мозаичных местообитаниях выгоднее поддерживать эксплуатируемую популяцию лосей на основе не долго живущих, более плодовитых лосих. В условиях стабильных местообитаний (или при наличии сильного пресса хищников) выгоднее иметь популяцию с большей продолжительностью генерации (до 10 лет) и рождением одного детеныша.

Не преувеличивая, можно все же сказать, что по отношению к ряду охотничье-промысловых млекопитающих, а также многим рыбам достигнуты положительные результаты, свидетельствующие о возможности длительной неистощимой эксплуатации природных популяций. При этом

важным инструментом управления популяции оказывалось селективное изъятие части особей (определенного пола, возраста, размера, в определенные сроки и т.п.). К сожалению, в ряде случаев селективность изъятия при современных способах добычи оказывается практически недостижимой (кроме сроков и мест охоты).

Алгоритм стратегии управления популяцией. Популяционный подход в управлении эксплуатируемыми популяциями должен быть основан, как минимум на 4 главных условиях или этапах (алгоритм) реализации этого подхода:

1. Выделение в качестве единиц управления отдельных популяций;
2. Определение необходимого набора демографических параметров управляемой популяции (темпов созревания, плодовитости на разных этапах онтогенеза, оптимального третичного соотношения полов, продолжительности генерации и т.д.);
3. Выбор стратегии управления популяцией с учетом ее биологических возможностей, экосистемных связей и экономических параметров;
4. Разработка методов влияния на биохорологическую, демографическую, генетическую, экологическую структуру популяции (в основном посредством точного селективного изъятия).

Популяция как единица регулирования численности. Концепция «Популяция как единица управления» важна не только для промысловых видов, но и для тех видов, которые оказываются объектами сдерживания численности, объектами подавления. К ним относится все растущее число видов в сельском, лесном, охотничьем и рыбопромысловом хозяйствах, а также в медицине. Масштабы проблемы обычно недооцениваются биологами. Потенциально опасными для сельского хозяйства считаются более 10 тысяч видов членистоногих, 1,5 тысяч нематод, 5 тысяч видов грибов, 30 тысяч видов растений, много простейших и вирусов. Это так называемые виды-вредители, что не совсем верно. Задачи популяционной биологии в отношении этой группы видов состоят также в управлении их численности, но посредством сдерживания, подавления массовых вспышек. К сожалению, современная прикладная биология не может похвастаться серьезными успехами. Отсутствие грамотного популяционного подхода дает обычно лишь кратковременный эффект мероприятий по подавлению численности, а в долговременном аспекте ведет к возникновению так называемых «сверхвредителей» и «сверхсорняков».

По отношению к любому сильнодействующему агенту в популяциях обычно есть индивидуальные генетические различия по чувствительности. Выжившие в результате применения ядов особи, дают потомство, которое оказывается устойчивым к применяемым ядам. Ныне нечувствительность к одному или нескольким пестицидам возникла более, чем у десятков тысяч популяций более 400 видов, приносящих ущерб в сельском и лесном хозяйствах, и более, чем у 100 видов в медицине.

В популяционной биологии нет готового решения, что же делать с быстро распространяющейся резистентностью к химическим средствам защиты. По-видимому, самым радикальным средством был бы полный отказ от применений химической защиты в силу стратегической безнадежности такой борьбы. В популяционной биологии накапливается все большее число фактов, свидетельствующих о совершенно разных генетических потенциалах популяций одного вида по отношению к применяемым химическим средствам защиты. Например, резистентность к антикоагуляту у крыс в разных популяциях определяется аллелями, по крайней мере, 7 разных генов.

Итак, несомненно, что при необходимости подавлять численность каких-то нежелательных видов единицей управления численностью должна быть естественная популяция. Поэтому научно обоснованное проведение любых мер по регулированию численности должно предваряться определением границ природных популяций вида – объекта подавления численности. Пока лишь в редких случаях это требование выполняется на практике, что зачастую делает всю работу по регулированию численности не эффективной.

Популяция как единица охраны. Противоположная по задачам группа прикладных проблем популяционной биологии связана с сохранением редких и исчезающих видов. Масштабы проблемы значительны. По-видимому, в настоящее время 1 вид исчезает в день, и этот темп может возрасти в ближайшее время до 1 вида в час. Десятки тысяч видов животных и растений требуют срочной охраны, сотни тысяч видов претерпевают резкие изменения, ведущие к опасному снижению их численности.

Но любой вид исчезает не сразу, а путем сокращения и исчезновения отдельных его популяций. Поэтому популяционно-биологические проблемы, связанные с охраной живой природы, сегодня оказываются не просто актуальными, а сверх важными. Исчезнувший вид восстановить невозможно. С каждым исчезающим видом беднеет биосфера и сужается спектр возможностей развития для человечества в целом. Понимание важности решения именно популяционных проблем охраны природы привело к развитию биологии охраны природы (M. Soule, B. Wilcox, 1980). Все многочисленные популяционные проблемы сохранения живого в той или иной степени отражаются в двух главнейших – изменение структуры популяции и изменение (обычно сокращение) численности составляющих популяцию особей.

Изменение структуры популяции. Реакция популяции на повреждающий фактор будет весьма различной при разной возрастной структуре. В одном случае для гибели популяции будет достаточно однократного влияния какого-либо фактора, устраняющего от размножения всех взрослых особей в период сезона размножения. Это возможно по отношению ко многим короткоживущим видам насекомых, мелких птиц и

млекопитающих с сезонным размножением один раз на протяжении жизни. Например, уничтожение или просто устранение от размножения весной всех взрослых бурозубок прекратит существование популяции, так как в это время популяция состоит исключительно из взрослых особей. В то же время даже полное уничтожение майских жуков не приведет к исчезновению популяции, поскольку большая часть популяции хруща существует в виде разновозрастных личинок в разных слоях почвы. Надо также добавить, что практически любая форма эксплуатации природных популяций включает селективное по отношению к разным возрастным группам антропогенное воздействие (сбор или семян, или только проростков, изъятие новорожденных у некоторых ластоногих, только взрослых у птиц и млекопитающих). Это обязательно необходимо учитывать при организации охраны вида.

Не менее важным для сохранения популяции оказывается и поддержание оптимальной половой структуры. В ряде случаев антропогенное давление направлено избирательно на один из полов, что серьезно нарушает половую структуру популяции.

Степень устойчивости природных популяций к антропогенным воздействиям в значительной степени оказывается связанной именно с сохранением и поддержанием ее структурированности. Антропогенное влияние не может не затрагивать возрастно-половую, пространственную и генетическую структуру популяции. При этом дробятся популяционные ареалы, снижается плотность населения, контакты между особями становятся спорадическими. Как следствие, снижается жизнеспособность популяции, происходит ее угасание, иногда сопровождающееся ускорением микроэволюционных процессов.

Связь структуры популяции с проблемами охраны живого делают неизбежным вывод о том, что именно популяция должна рассматриваться и в проблемах охраны природы как ключевая единица управления.

Изменение величины популяции. Популяция как естественно-историческая структура может существовать лишь при определенном размахе в определенном диапазоне величины. Верхние пределы, определяемые возможностью сокращения численности популяции, как генетической системы, в контексте проблемы охраны имеет лишь теоретическое значение. Главное внимание должно быть обращено на нижние пределы – проблема минимальной численности.

Прежде всего, при решении задачи определения минимальной величины популяции встают две разноплановые задачи:

- сохранить популяцию на какое-то время в контролируемых условиях, не допустив снижения жизнеспособности (это задание срочное и кратковременное);
- выработать у популяции адаптации к жизни в условиях измененной среды.

Иногда при этом возникает дилемма: надо ли стараться сохранить, например, зубра в неизменном виде или надо пытаться получить максимально похожую на зубра новую форму. Это две стороны одной и той же проблемы.

При определении минимальной численности популяции надо иметь в виду, что для решения этой задачи имеет значение не общее живущих, а число размножающихся особей, то есть эффективная величина популяции, которая обычно составляет 60 – 85% взрослых особей. Она резко колеблется в зависимости от генетического «вклада» размножающихся особей в генофонд следующего поколения, что бывает при сколько-нибудь сложной популяционной структуре. Практически минимальная величина популяции определяется, прежде всего, опасностью проявления отрицательных последствий близкородственного скрещивания - инбридинга. В селекции принимается обычно, что степень инбридинга в одном поколении не должна превышать 2 – 3%, иначе отбор не успеваеt устранить из популяции неблагоприятные аллели.

Практика животноводства говорит о возможности краткосрочного безопасного инбридинга в 1% на поколение (это соответствует эффективной величине популяции в 50 особей). Отсюда, в биологии охраны природы выводится правило краткосрочного выживания – правило 1% -ного инбридинга (M. Soule, 1980).

Для того, чтобы сохранить фенотип дикого животного, необходимо вести отбор по гораздо большему числу признаков и свойств, чем это делают в животноводстве. Это вызывает необходимость снижения степени инбридинга и увеличения численности популяции. Поэтому уровень эффективной величины популяции в 50 экземпляров оказывается неприемлемым для сохранения популяций диких видов.

Другой важный вывод из практики животноводства – заметное снижение плодовитости в небольших по размеру популяциях даже при величине коэффициента инбридинга в 0,5 – 0,6%. Эмпирическое обобщение таково: число поколений до вымирания в результате инбридной депрессии примерно в 1,5 раза больше эффективной величины популяции, то есть популяция из 10 размножающихся в каждом поколении взрослых животных угаснет через 15 поколений. Например, средний дятел из 15 – 20 пар, изолированных в Южной Швеции, через 10 поколений исчезла без изменения местообитания (Peterson, 1985). Учитывая это, эффективная величина популяции для высших позвоночных животных, обеспечивающая их надежное выживание, не должна быть меньше нескольких сот особей, а для беспозвоночных – нескольких десятков тысяч особей. Кроме того, теоретические расчеты показывают, что численность особей - основателей популяции имеет меньшее значение для выживания популяции, чем численность поддерживаемой в дальнейшем группы особей. Вывод о том, что численность дли-

тельно поддерживаемой группы важнее численности особей-основателей, крайне важен при практической организации сохранения редких форм в неволе.

Инсуляризация популяции. Антропогенный пресс на живую природу вызывает инсуляризацию пригодных для жизни местообитаний – разделение прежде единого или слабо разделенного ареала популяции на фрагменты, изолированные участки. После инсуляризации процесс исчезновения популяции происходит с тем большей скоростью, чем меньше площадь таких островков и сильнее их изоляция.

Таким образом, общий вывод из приведенных примеров по изменению численности и структуры популяции – именно популяция является единицей управления и при решении проблем охраны живой природы.

Популяция как единица биомониторинга. Изменения в окружающей природе, происходящие под влиянием антропогенных причин, становятся специальным объектом исследований с самых разных точек зрения. Промысловикам важно знать состояние природных популяций эксплуатируемых видов, их кормовой базы, состояние популяций хищников и конкурентов.

Те же вопросы возникают при разработке мероприятий по охране любого вида или мер подавления в случае необходимости сдерживания численности. Огромное значение приобретает наблюдение за состоянием популяций различных видов животных и растительных организмов в связи с проблемой качества окружающей человека природной среды.

Во всех этих случаях возникает необходимость биомониторинга – слежения за биологическими объектами. Процессы биомониторинга могут включать слежение за видовым составом природных сообществ и учет появления особей тех или иных видов, состоять в учете тенденций изменений численности особей какого-либо вида и изменения площади его ареала. В последнее время внимание исследователей привлек метод биологического мониторинга, основанный на анализе морфологической изменчивости в природных популяциях. Преимуществом популяционного мониторинга является возможность обнаружения даже незначительных изменений состояния популяции, еще не связанных с существенными нарушениями в жизнеспособности индивидуумов. Улавливаемые изменения в природных популяциях могут быть однозначно интерпретированы с позиции влияния каких-то внешних средовых факторов на уровень онтогенетической стабильности составляющих популяцию особей. Все сказанное свидетельствует о том, что популяция оказывается единицей управления, как при эксплуатации живых природных ресурсов, так и при любом регулировании численности видов, а также при проведении мероприятий по охране любых живых организмов. По существу уже возникла специальная отрасль популяционной биологии – прикладная популяционная биология.



Литература: 5 (с.250 -291); 6(с.108-122); 19 (с. 460 – 474).

Проверьте себя



1. Элементарным эволюционным материалом является (-ются):
 - а) генофонд популяции;
 - б) мутации;
 - в) адаптации;
 - г) генотипы отдельных особей.
2. Элементарными эволюционными факторами служат:
 - а) мутационный процесс;
 - б) популяционные волны;
 - в) сезонные миграции особей;
 - г) изоляция;
 - д) естественный отбор;
 - е) климатические факторы.
3. Увеличению скорости изменений генетического материала популяции способствуют:
 - а) сокращение эффективной величины популяции;
 - б) уменьшение степени изоляции;
 - в) сокращение ареала, занимаемого популяцией;
 - г) некоторое снижение численности;
 - д) увеличение числа одновременно размножающихся возрастных групп;
 - е) пространственная дифференциация демо в пределах ареала.
4. Какой из перечисленных способов увеличения численности популяций промысловых животных является наиболее эффективным? выберите правильный ответ и обоснуйте.
 - а) введение фиксированных квот (% особей от общего числа в популяции) на добычу;
 - б) введение запретов на промысел;
 - в) искусственное разведение;
 - г) улучшение условий местообитания и емкости среды;
 - д) добыча животных с учетом пространственной, демографической и экологической структуры популяции;
 - е) все ответы верны.
5. С 1949 по 1960 гг. для государств, промышленявших китов, действовали фиксированные годовые квоты на промысел, установленные Международной китобойной комиссией. Квоты были установлены на уровне МПУ – максимально поддерживаемого урожая (такая скорость изъятия особей из популяции, которая компенсируется благодаря собственному пополнению). Тем не менее численность китов неуклонно снижалась, существование популяций находилось под угрозой. Объясните, в чем причина наблюдаемых тенденций, предложите свой вариант промысловой стратегии.
6. Примером промышленяемой популяции может послужить один из видов трески, добываемый в арктических водах и в Норвежском море. До 1979 г. добыча этой рыбы производилась с интенсивностью промысла не ниже 45% при размере ячеи трала 120-125 мм. Ежегодные уловы составляли 900000 тонн. По данным исследований 1980 г. эта популяция и другие стада трески

в северной Атлантике в результате перепромысла серьезно пострадали. В конце 60-ых гг. XX века Д. Гарро и Б. Джонс разработали математическую модель эксплуатации популяции и на ее основе сделали прогноз влияния различной интенсивности промысла и разного размера ячеи трала на величину улова. Результаты моделирования показали, что наиболее благоприятный долгосрочный прогноз добычи можно ожидать при низкой интенсивности промысла и крупном (не менее 140 мм) размере ячеи. Проанализируйте данный пример, сделайте вывод, какие важнейшие составляющие популяции учли в своей модели управления популяций Д. Гарро и Б. Джонс.

ЛЕКЦИЯ 8,9

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

План:

1. Основные подходы к изучению природных популяций.
2. Генетический подход.
3. Экологический подход.
4. Биохимический подход, его достоинства и недостатки.
5. Онтогенетический подход.
6. Физиологический подход.
7. Этологический подход.
8. Фенетический подход

После того, как были описаны основные черты природных популяций, рассмотрены и определены основные свойства природных популяций, целесообразно рассмотреть реализованные в современной науке основные подходы к их изучению.

К настоящему времени в наибольшей степени развиты популяционная генетика и популяционная экология, но интенсивно развиваются также популяционная морфология, физиология, биохимия, в меньшей степени популяционная биогеография, этология и биология развития. Поэтому мы последовательно рассмотрим генетический, экологический, морфологический, биохимический, онтогенетический, физиологический, этологический и комплексный фенетический подходы в изучении популяций.

Генетический подход. Он занимает основополагающее место в исследованиях природных популяций. Главная задача популяционной генетики – выяснение закономерностей динамики генетической структуры популяции. Ее интересует не столько признаков, сколько его наследственная обусловленность и вероятность появления или исчезновения в чреде поколений.

Главный методический подход – выяснение статистики и динамики частот тех или иных аллелей и генотипического состава популяции. Большой вклад внесли Харди и Вайнберг, С.С. Четвериков, А.С. Серебровский и др.

Важное значение для понимания происходящих в популяции генетических процессов имеют следующие положения классической генетики:

1. Различные мутации затрагивают любые признаки фенотипа, начиная от общей жизнеспособности и кончая мельчайшими особенностями строения и функционирования любого органа;

2. Нет гена, изменение которого сказалось бы только на одном единственном признаке: всякое изменение генома затрагивает несколько признаков фенотипа (принцип плейотропии или принцип полифении). Справедливо и обратное положение – каждый фенотипический признак находится под действием нескольких генов (принцип полимерии). Отсюда вывод 1: нет фенотипического признака, который не был бы как-то отражен в генотипе;

3. Развитие каждого признака всегда находится под совместным влиянием генотипа и внешней среды. Из вывода 1 и факта 3 следует вывод 2: есть признаки, находящиеся под влиянием немногих генов (олиогенные) и есть признаки, находящиеся под влиянием большого числа генов (полигенные);

4. Один и тот же генотип в разных условиях способен привести к появлению разных фенотипов. Поэтому наследуется не сам признак, а возможность проявления спектра вариаций данного признака в определенном диапазоне колебаний внешних условий (принцип «нормы реакции»).

Работы в области популяционной генетики позволили сделать фундаментальное обобщение о насыщенности природных популяций скрытой генетической изменчивостью. Для любой популяции характерна гетерозиготность (генотип каждой особи должен содержать хотя бы одну вновь возникшую мутацию) и полиаллелизм (до 505 генов в популяции обычно представлены более чем одним аллелем, а каждая особь животных и растений переменна по десятку тысяч генов. Не менее важным является открытие генетического полиморфизма - регулярной и одновременной встречи в ареале популяции двух и более генетически резко различных форм с частотой, которая не может быть объяснена появлением лишь случайных мутаций. При этом различают гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Изучение внутрипопуляционного генетического полиморфизма является сейчас едва ли не одним из самых главных направлений популяционной генетики. Оно позволяет подойти к пониманию механизмов поддержания генетической структуры популяции.

Этому посвящено большое число работ. На их основании сформулированы 5 важных правил.

Правило 1. Все популяции различны по генетическому составу, что вытекает из уникальности аллелофонда каждой популяции.

Правило 2. Уровень различий между популяциями по сравниваемым генам (локусам) не всегда прямо связан с пространственной удаленностью (хотя обычно близко расположенные популяции сходны).

Правило 3. Аллелофонд системы популяций стабильнее аллелофонда отдельных популяций, то есть, чем крупнее популяционно-генетическая система, тем она устойчивее. Вид – максимально устойчивая система.

Правило 4. Близкие признаки могут обнаруживать как сходную, так и различную картину распределения в пространстве. Сходные частоты аллелей, обнаруживаемые в разных популяциях теоретически могут быть следствием двух различных воздействий: а) сходного давления отбора (конвергенции); б) нивелировки различий из-за генетического обмена (диффузия).

Правило 5. Все различия в генетическом составе популяций определяются, в конце концов, действием естественного отбора.

Задачи на будущее:

1.Выяснение диапазонов возможного действия и взаимодействия эволюционных факторов;

2.Выяснение различного уровня панмиксии в природных популяциях. Не исключено, что по мере накопления фактов представление о панмиксии может отойти в разряд мифов, а широчайшее распространение ассортативного скрещивания окажется всеобщим правилом. Среди множества примеров ассортативного скрещивания и не случайного образования пар, приведем один, связанный с человеческим обществом. По ряду признаков обнаружена значительная корреляция между супругами в Англии (R. Berry, 1977):

| Признак | Корреляция, % |
|----------------------------------|---------------|
| Память | 57 |
| Коэффициент умственного развития | 47 |
| Длина уха | 40 |
| Обхват талии | 38 |
| Масса | 28 |
| Цвет глаз | 26 |
| Величина шеи | 24 |

Если бы пары подбирались случайно, то корреляции между признаками партнеров не должно быть вообще;

3.Переход от изучения распространения в пространстве и времени определенных аллелей и генотипов к изучению популяции, как естественно-исторического образования;

4.Выявление условий, необходимых для сохранения генетической структуры популяции при постоянном давлении различных внешних и внутренних (мутационный процесс и т.п.) факторов, то есть поддержания генетического гомеостаза популяций;

5. Серьезной проблемой для популяционной генетики является изучение численно достаточно представительных выборок.

Но как фундаментальны ни были данные популяционной генетики, с одним генетическим подходом, без учета экологических особенностей популяции, нельзя сегодня решать проблемы популяционной биологии.

Экологический подход. Экология изучает закономерности взаимоотношения организма и окружающей среды. Организм – понятие широкое, включающее живые и биокосные слагаемые, начиная от отдельного индивидуума (особи) и кончая биосферой в целом. Экология, зародившись в недрах классической биологии, в настоящее время вышла далеко за ее рамки. Существуют экология человека, экология города, глобальная и многие другие разделы экологии. Классическую экологию теперь часто называют биоэкологией. В ней давно существовал раздел, посвященный изучению популяций. Однако под популяцией при этом имелось в виду любая группа индивидуумов, а не обязательно генетическая система в естественно-историческом смысле. Поэтому, хотя многое из сделанного в этом направлении полностью приложимо к изучению популяций как генетико-эволюционных систем, поставить знак равенства между экологией популяций или популяционной экологией в классическом ее смысле и экологическим подходом при изучении природных популяций как единиц эволюции и генетических систем было бы неправильно.

В популяционной биологии экологический подход означает выяснение связей популяции как целостной системы (своеобразного организма) с внешними по отношению к популяции факторами, как биотическими, так и абиотическими. Это означает исследование вещественно-энергетических и информационных параметров популяции, определение параметров экологического гиперпространства, формируемого популяцией. Это означает выяснение места популяции как консумента, продуцента или редуцента, места разных возрастно-половых групп в трофической сети конкретных биогеоценозов, а также иных, кроме трофических, связей популяции.

Говоря о вещественно-энергетических характеристиках популяции прежде всего имеются в виду общая численность и ее динамика, рождаемость, смертность, возрастная структура и соотношение полов, скорости популяционного роста и типы такого роста, плотность, биомасса, продукция и продуктивность и т.д.

Экологический подход связан с изучением возникновения приспособлений конкретной популяции как к физико-географическим факторам среды, так и к биотическим взаимоотношениям, использованию пространства, успешному размножению и сосуществованию с другими организмами.

Главными направлениями реализации экологического подхода при изучении природных популяций оказываются следующие:

- 1) специальное изучение экологической структуры популяции;

2) изучение экологических аспектов изоляции между популяциями, то есть взаимодействия разных популяций внутри вида;

3) выяснение связи пространственно-временных изменений генотипического состава популяции с изменением внешних условий.

Экологический подход крайне важен для понимания текущих в природе процессов на популяционном уровне. Более того, без такого подхода эти процессы вообще не могут быть поняты. Во-вторых, ни одно популяционно-экологическое исследование в чистом виде не будет так интересно, как комплексное эколого – генетическое. Насущным является введение генетической составляющей в любое экологическое исследование.

Успех и значимость экологического популяционного исследования в этих условиях определяет отделение существенного от несущественного. Это можно сделать, только выделяя в природе популяцию, как естественно-историческую, генетико-эволюционную систему, а не конгломерат особей, как это еще порой принимается, к сожалению, в биоэкологии.

Морфологический подход. Популяционная морфология как самостоятельное направление сформировалась около 50 лет назад. Основная ее задача состоит в изучении структуры, состава, статики и динамики популяций посредством выяснения морфологических признаков, то есть любых поддающихся сравнению структурных особенностей особей. Несомненно, что морфологический подход в изучении популяций частично перекрывается с генетическим, экологическим, фенетическим и онтогенетическим подходами. Так, например, любое изучение меланизма в природных популяциях бабочки или хомячка является, по существу, популяционно-морфологическим исследованием.

Морфологическим оказывается и изучение хромосомного полиморфизма – строения и числа хромосом, так как расширение изучения природных популяций в разных группах привело к тому, что были обнаружены, казалось бы, невероятные сочетания хромосом. Например, у серебряного карася встречаются особи с 100, 156, 160, 162, 166, и 206 хромосом, что не мешает им сохранять облик и экологию серебряного карася.

Круг проблем, затрагивающих популяционную морфологией, достаточно широк: выявление сходства и различия популяций и внутривидовых группировок, изучение структуры популяций, изучение микроэволюционных процессов посредством выявления действия отдельных эволюционных факторов.

В популяционной морфологии есть целый ряд специфических приемов и методов: метод суммы отклонений, метод морфологических профилей, морфологических индикаторов, разнообразные методы анализа показателей изменчивости, методы анализа географической изменчивости (методы изолиний и клинальной изменчивости).

Для популяционной морфологии непригодны мономорфные признаки, не изменяющиеся на видовом уровне. В анализе изменчивости морфологических признаков возможны 4 основных подхода:

- 1) изучение внутрииндивидуальной изменчивости (например, изменчивости сегментов тела);
- 2) изучение межиндивидуальной изменчивости;
- 3) изучение изменчивости разных признаков, как внутри популяции, так и между популяциями;
- 4) сравнение изменчивости разных популяций.

Примерами последних двух подходов являются следующие.

Изучение изменчивости отдельных признаков внутри популяции. Основой такого анализа служит аксиоматическое положение функциональной морфологии: *чем более функционально важны те или иные структуры, тем более жестко детерминируется их строение*. Например, изменчивость числа волос у млекопитающих огромна, а количество глаз – равно нулю.

Анализ потоков изменчивости. Нанесенные на график значения коэффициента вариации всех сравниваемых признаков (ранжированных по абсолютной величине среднего арифметического значения признаков) образуют определенную зону разброса значения, называемую *поток изменчивости*. При использовании достаточно многочисленной группы признаков (не менее 10) возникает возможность обнаружения тех из них, значения которых находятся на верхней или нижней границе этого

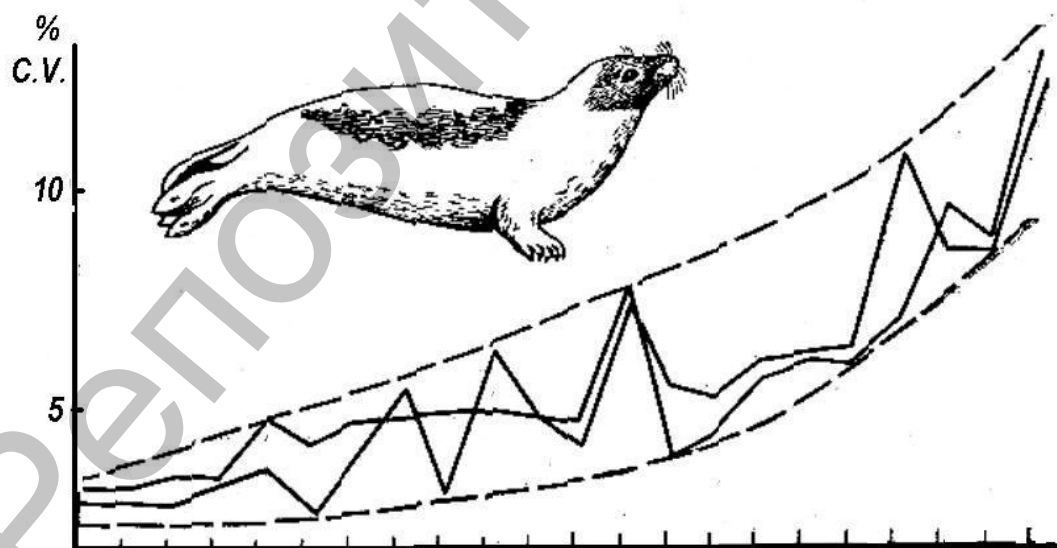


Рис. 8.1. Потоки изменчивости размеров черепа гренландского тюленя потока (то есть оказываются либо заметно более, либо заметно менее изменчивости, чем им «полагается» быть, судя по величине их среднего арифметического и сигмы. Как правило, функционально важные признаки

располагаются на нижней границе потока изменчивости и наоборот (Рис.8.1).

Нахождение признака на нижней границе потока изменчивости определенно свидетельствует о сильном стабилизирующем отборе. Расположение признака у верхней границы потока изменчивости допускает 2 предположения – либо признак находится под слабым давлением отбора, либо он находится под сильным давлением на повышенную изменчивость.

Анализ линейно-объемных отношений. Этот анализ основан на известном феномене соотношения изменчивости объема (веса), поверхности и линейных размеров органа как 3:2:1 (Шмальгаузен,1935). Если какие-либо конкретные показатели не находятся в предсказанном теоретическом соотношении, возникает реальная воз-

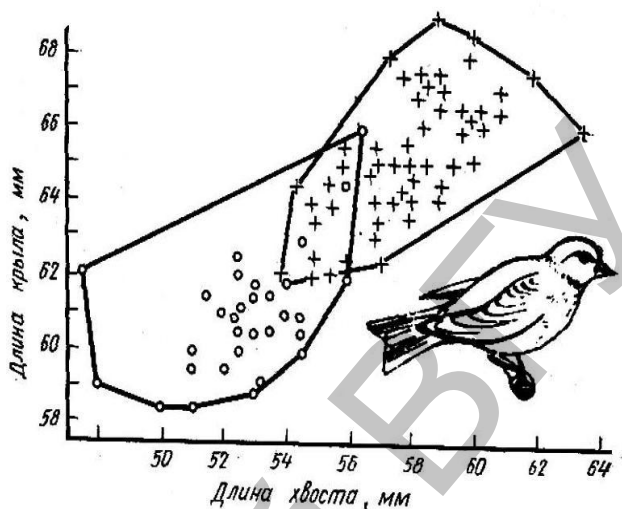


Рис. 8.2. Пример использования двумерной скаттер-диаграммы для графического различения популяционных групп (различие между самцами двух популяционных групп синицы)

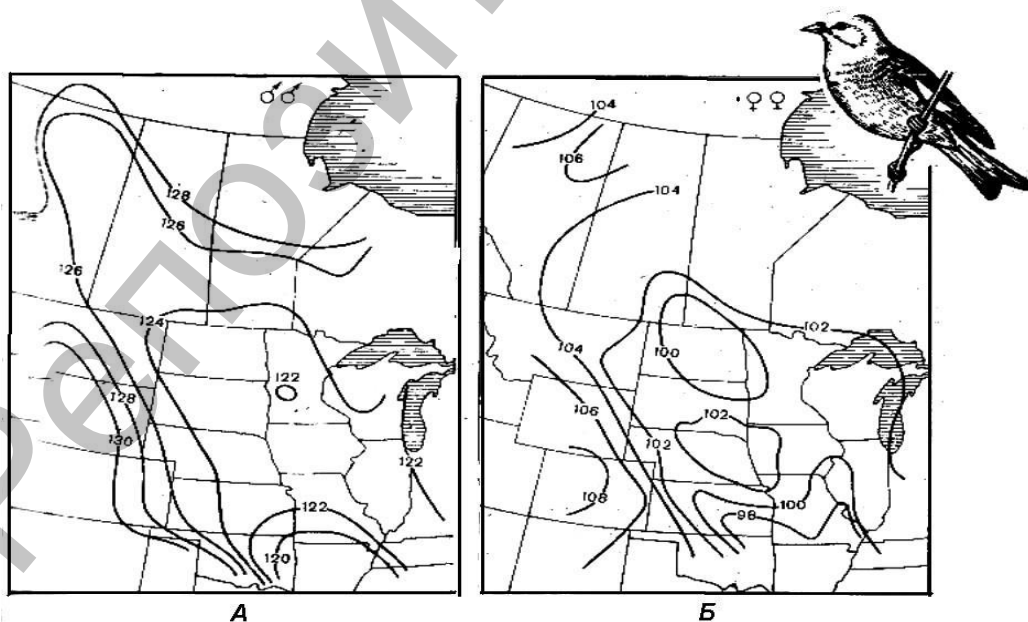


Рис. 8.3. Контурная диаграмма длины крыла самцов (А) и самок (Б) скворца

можность анализа отклонений с экологической точки зрения.

Изучение морфологических признаков в разных популяциях. При сравнении разных популяций популяционная морфология располагает значительным арсеналом методов. Среди них метод морфологических профилей. При сравнении разных групп по одним и тем же признакам сопоставляются не абсолютные значения признаков, а относительные значения среднего квадратического отклонения σ , отнесенные к значениям какой-то одной популяции, принятой за эталон сравнения.

Диаграммы рассеивания или скаттер диаграммы. Их использование порой позволяет избежать дополнительной математической обработки и дает четкую картину различия на графике (Рис.8.2).

Морфологические ландшафты, контурные диаграммы (Рис.8.3).

Метод морфологических индикаторов. Сравнение индексов размера массы различных внутренних органов. Этим методом можно выявить даже мельчайшие различия между сравниваемыми группами, хотя это часто может входить в норму реакции.

Анализ действия естественного отбора. Такой анализ может быть произведен посредством изучения клинальной изменчивости или же выявления направленной ассиметрии признаков (Рис.8.4, 8.5).

При сравнительной простоте морфологический метод изучения популяций иногда может иметь некоторые преимущества над другими. Конечно, морфологические исследования популяций всегда должны дополняться и эколого-генетическими подходами.

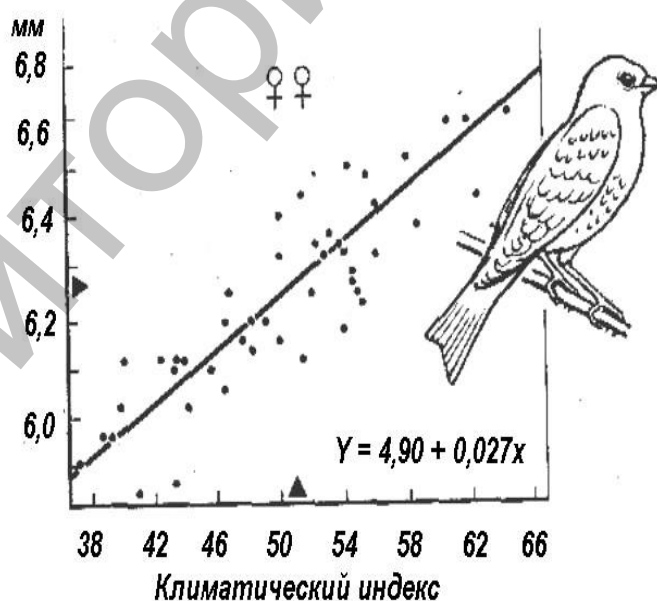


Рис. 8.4. Клинальная изменчивость ширины верхней челюсти самок краснокрылого скворца

Биохимический подход. При изучении природных популяций широко используется комплекс подходов (иммунология, электрофорез белков и т.п.), которые можно объединить как биохимические. Практически любое широкое исследование биохимической изменчивости внутри вида приводит к выделению определенных, сходных между собой групп популяций. Популяции оказываются сходными как по частотам определенных электроморф, так и по их набору

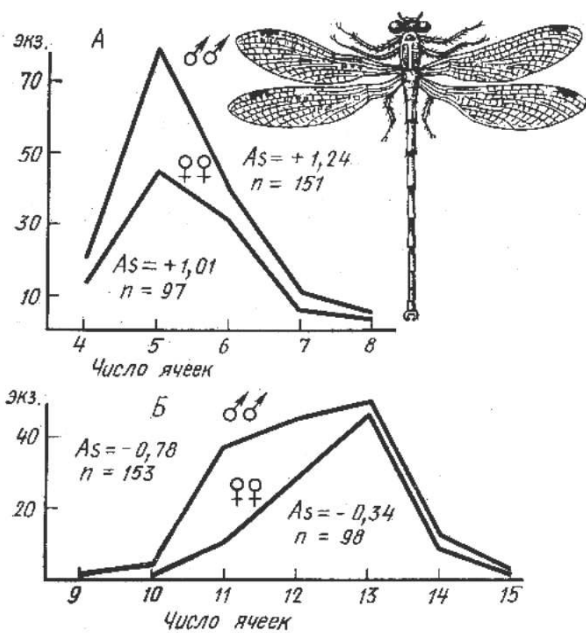


Рис. 8.5. Ассиметрия в распределении числа ячеек на двух разных участках крыла в популяции стрекозы лютки-стрелки

ского подхода часто преувеличивались, а недостатки приуменьшались.

Действительно, изучая белки, мы можем подойти к учету первичного действия гена, получаем возможность выделения гетерозиготных особей сразу и непосредственно, без обычного генетического анализа. Но это может быть при соблюдении как минимум двух условий.

Во-первых, необходимо, чтобы исследовалась достаточно репрезентативная выборка из всего спектра этих первичных генных продуктов. Если соблюдены эти условия, то при анализе биохимического полиаллелизма необходимо иметь в виду, по крайней мере, 4 возможных источника неправильной интерпретации данных:

- подвижность при электрофорезе одних и тех же белков из разных органов, в разные периоды онтогенеза и физиологического состояния неодинакова даже у одной и той же особи. Различной может оказаться подвижность белков у особей разного пола;

- некоторые из белков способны к быстрым изменениям под влиянием внешних условий. В эксперименте с вьюном после 30 дней пребывания рыб в воде при температуре 20° и 0° выявленное электроморфное различие на 20%;

- существуют мутации, понижающие ферментативную активность белков, которые неизбежно исказят исходную картину частоты данного аллеля;

- существуют чисто методические трудности адекватной интерпретации биохимического фенотипа – картин гель-электрофореза. Варьирова-

Исходя из генетической уникальности каждой популяции, можно предположить, что биохимический подход должен позволять выявлять любую отдельно взятую популяцию. Однако это становится возможным лишь при достаточно большом числе белков, взятых для анализа.

Работы по разграничению популяций с помощью электроморф начались еще в начале 60-тых годов двадцатого века, но широким фронтом развернулись после фундаментальных работ Дж Хабби и Р. Левонтина (1966) и Г. Харриса (1966). К сожалению, в популяционной биологии после этого возможности биохимического

ние условий электрофореза дает существенно различные результаты (величины R_H, разные гели и концентрации одного и того же геля, градиенты гелей, формы денатурации белка существенно влияют на выявление электроморф).

Наконец существует статистическая проблема репрезентативности выборки из популяции, особенно сложная для биохимических исследований. Для надежного суждения о частотах любого маркера ниже 5% необходим объем выборки в несколько сотен особей.

В заключение надо сказать, что изучение генетического полиморфизма, выраженного в частотах электроморф, дает интересные результаты при сравнении разных популяций и изучении внутривидовой структуры. Однако сомнительна возможность интерпретации электроморф как неких универсальных генетических маркеров. Видимо, их выраженность находится под более сильным воздействием факторов среды, чем это обычно подразумевается.

Онтогенетический подход. Суть онтогенетического подхода к изучению популяций заключается в использовании особенностей индивидуального развития (то есть любых особенностей роста и развития) для характеристики изучаемых популяций. Разные популяции могут различаться по характеру роста особей. Многочисленные данные по пресмыкающимся, земноводным, рыбам, млекопитающим, стрекозам и др. свидетельствуют о различии между популяциями в характере роста, скорости роста, инкубационного периода, скорости полового созревания. Эти онтогенетические подходы можно назвать «классическими».

В середине 70-х годов прошлого столетия возник и в настоящее время быстро распространяется еще один весьма перспективный подход в этой области. Речь идет о характеристике стабильности индивидуального развития, определяемой по встречаемости фенотипических (изменений) и показателю ассиметрии (В.М. Захаров, 1987).

Физиологический подход. Изучение физиологических особенностей особей с целью характеристики популяций и составляет содержание направления, которое может быть названо «популяционной физиологией».

Существует широкая внутривидовая изменчивость практически всех изученных физиологических параметров, начиная от характеристики крови и кончая особенностями газообмена, питания, размножения. В большом количестве такие данные содержатся в работах по экологической физиологии (И.А. Шилов). Разная чувствительность популяции к воздействию фактору оказывается обычной в природе.

В последние годы появилось много работ по выяснению нечувствительности отдельных популяций разных видов к паразитам и инфекциям. В настоящее время есть данные по различиям в инфекционной чувствительности для популяций десятков видов беспозвоночных и практически всех видов домашних животных к разным паразитам и инфекциям. Большое

число работ посвящено различиям в ряде физиологических показателей крови (число эритроцитов, РОЭ, содержание гемоглобина и т.д.). Как популяционные эти данные должны быть приняты с большой осторожностью из-за их большой лабильности (многие показатели крови меняются даже от эмоционального состояния организма на протяжении нескольких десятков минут). Различают популяции по сократимости и теплоустойчивости белков.

Большая работа по изучению теплоустойчивости белков была проведена Б.П. Ушаковым (1959-1983). Он даже отстаивал концепцию теплоустойчивости как видового признака (критерия), но потом стало ясно, что это лишь популяционный показатель.

Интересные результаты дают исследования различий в протяжении репродуктивного периода в разных популяциях одного вида. Например, в северных районах живородящая ящерица всегда живородящая, в южных — часть откладывает яйца.

При исследовании физиологических показателей для характеристики популяций и внутривидовых групп особей, видимо, важным условием надо считать выяснение того, что изучает исследователь: обратимые приспособления (акклимации), реализуемые в рамках широкой нормы реакции, или генетическую структуру популяций.

Этологический подход. Число работ в области популяционной этологии довольно велико и имеет тенденцию к увеличению (Е. Wilson, 1975; Е.Н. Панов, 1983). Два направления, реализуемых при экологическом исследовании популяций:

- 1) Сравнение особенностей поведения особей разных популяций и их групп;
- 2) Изучение индивидуальных (внутривидовых) особенностей поведения.

Одним из самых популярных объектов этологических популяционных исследований являются птицы (географическая изменчивость песни зяблика — одна из самых первых работ в этом направлении). Индивидуализация песен оказалась столь значительной, что позволила проследить передвижение отдельных птиц и их групп на путях миграции и на зимовках. Разделение по песенным диалектам было подтверждено существованием различий между такими группами и по частотам и по частотам биохимических электроморф.

Аналогичные данные по подразделенности видового населения по песенным диалектам давно известны для некоторых насекомых, а также бесхвостых амфибий, ряда китообразных.

Есть много работ, обнаруживших различие в других особенностях поведения у животных из различных популяций. Например, характер суточной активности полевого воробья (Рис.8.6) из разных географически удаленных популяций очень различен.

Интересные данные получены при использовании этологического подхода в случае активности живых организмов. Существенное различие по суточной активности популяций обнаружены, например, у полевок экономок, водяной, узкочерепной, пашенной, рыжей, красной полевок, полевой мыши, мыши-малютки.

Трудно переоценить роль этологического подхода при изучении одной из фундаментальных генетических характеристик популяций – системы скрещивания. Известно, что взрослые самцы горноста я оплодотворяют новорожденных, еще слепых самок прямо в гнезде, но неизвестно, характерно ли это положение для всех популяций, или только для прибалтийских, или же только в периоды понижения численности.

Несомненно, в ближайшем будущем исследования в области популяционной этологии будут значительно интенсифицированы, хотя бы потому, что они часто позволяют, не прибегая к изъятию животных из природных популяций, получать надежные популяционные характеристики, по существу, не отличающиеся от традиционных признаков-маркеров генотипического состава популяции – морфологических и биохимических.

По мере развития популяционной этологии будут расширяться возможности причинного анализа территориального размещения особей внутри популяции, формирования мелких группировок, распространения

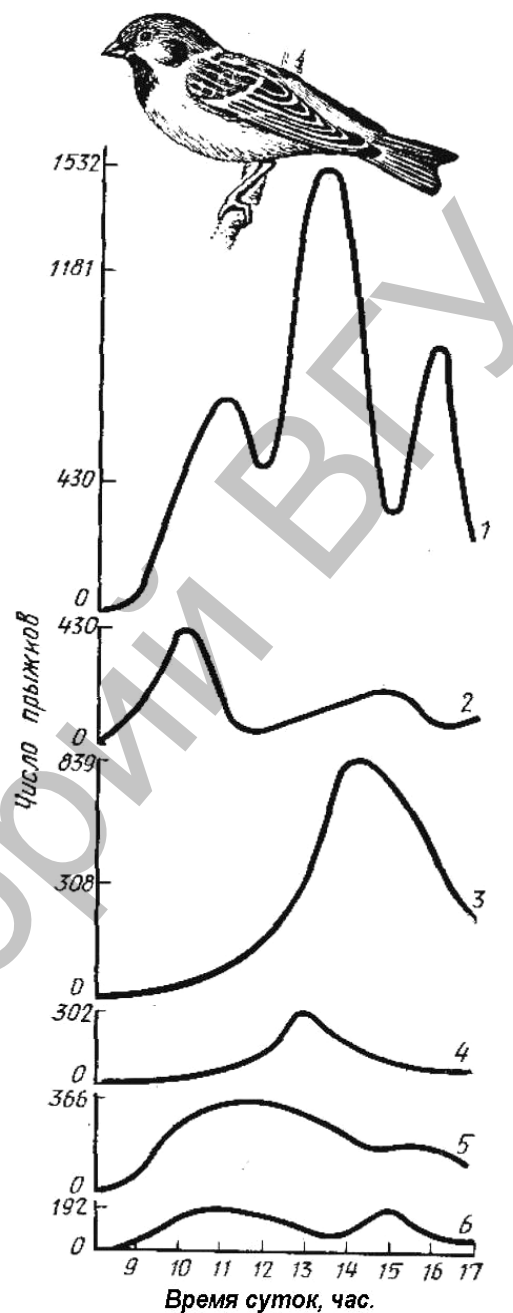


Рис. 8.6. Ритмы дневной активности полевых воробьев из разных (1-6) популяций

тех или иных систем скрещивания, возникновения той или иной пространственной структуры популяции.

Фенетический подход. Генетическое изучение видов, являющееся главным в изучении природных популяций, технически очень трудно или даже невозможно. Сейчас с генетической точки зрения изучено не более 200 видов животных (детально – 15-17), 70 видов растений. Выход из этого положения заключается в развитии фенетики.

Фенетика популяций – это распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, собственно генетическое изучение которых затруднено или невозможно. *Предмет фенетики* – внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения дискретных, альтернативных признаков-маркеров генотипического состава популяции – *фенов*.

Методы фенетики заключаются в вычленении различных фенов, характерных для изменчивости изучаемых форм, количественное и качественное изучение фенов. Теоретической основой таких исследований является правило гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.

Ключевым моментом в таком подходе оказывается выделение в общей изменчивости признаков признаков-маркеров генотипа. Такими оказались признаки, как правило, качественные, дискретные, альтернативные (остистость колоса, зазубренность ости, ломкость колосового стержня, окраска зерна), образ жизни (озимый яровой) и т.д.

Если какой-нибудь из этих признаков наследуется определенным образом у одного вида (популяции), то они должны вести себя близким образом у других близких видов или популяций. Так возникает реальная возможность (пусть даже в самом первом приближении) проанализировать с генетических позиций многократно более широкий спектр природных ситуаций, чем это возможно при собственно генетическом исследовании с анализом скрещивания. Сегодня использование неметричных вариаций – признаков-маркеров генотипического состава популяции становится все более обычным в самых разных группах. Несколько примеров выделения фенов приведены на рис. 8.7; 8.8. Фены могут быть не только морфологическими и онтогенетическими, но и физиологическими, этологическими и любыми другими.

Ген и фен. Фенами называются любые дискретные альтернативные вариации признаков и свойств особей, которые на всем имеющемся материале (обязательно многочисленном) далее не подразделимы без потери качества. Фены всегда отражают генетическую конституцию данной особи, а своей частотой – генетическую структуру популяции и других групп особей данного вида. Термин фен был введен В. Иогансенем для определения генетически обусловленного признака фенотипа.

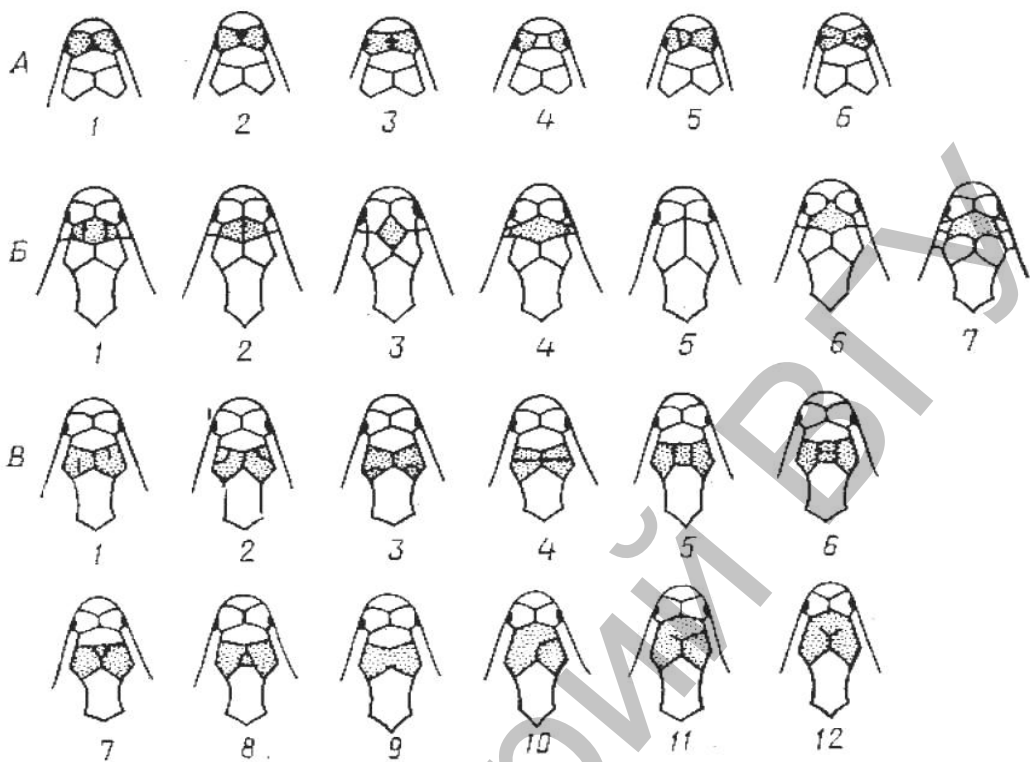


Рис. 8.7. Пример выделения фенотипов (1 – 12) по строению переднотергитов (А), лобно-носового (Б) и предлобного (В) щитков прыткой ящерицы.

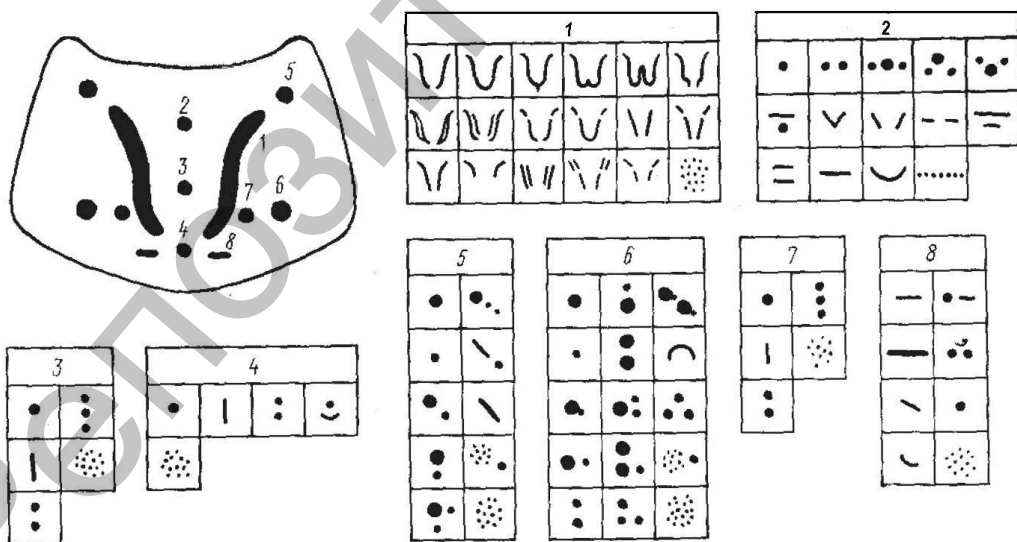


Рис. 8.8. Вариации рисунка на переднеспинке колорадского жука

Существуют 2 главных направления популяционных фенетических исследований: изучение структуры и динамики отдельных фенофондов и 2) изучение фенофондов в пространстве (феногеография). Основные задачи, решаемые при популяционно-фенетическом подходе в значительной степени являются общими для всей популяционной биологии:

- изучение внутривидовой структуры посредством выделения фенетически различных групп особей;

- выделение границ между популяциями по резкому и устойчивому перепаду частот генов;

- выделение групп сходных популяций посредством сопоставления популяционных фенофондов по большому числу особей;

- определение направления и давления естественного отбора, изоляции, волн численности, мутационного процесса и генетической комбинаторики посредством учета и анализа распределения частот отдельных фенов в пространстве и времени в разных возрастно-половых, экологических и пространственных группах;

Реконструкция микрофилогенеза (восстановление истории становления отдельных популяций и целых групп популяций) посредством анализа сходства и различия популяций по группам признаков в сочетании с анализом становления современных физико-географических характеристик регионов.

О выделении фенов. Опыт, накопленный при исследовании фенов в разных группах животных и растений, позволяет предложить следующий путь выделения фенов на материале природных популяций:

1. Сопоставление наблюдаемой изменчивости по отдельным комплексам признаков или свойств (окраске, рисунку, форме отдельных частей тела, вариантам строения отдельных органов и систем и т.п.).

2. Выделение среди них признаков, явно подверженных возрастным и половым изменениям. Обычно такие признаки не включаются в фенетическое исследование на животных, хотя могут быть с успехом использованы у растений;

3. Выделение в общей изменчивости признаков и свойств дискретных характеристик, их анализ на дальнейшую делимость (дробимость, подразделяемость);

4. Анализ данных по генетике филогенетически близких форм. Чтобы проанализировать, например, окраску рыжей полевки нужно познакомиться с работами по генетике окраски других грызунов;

5. Анализ косвенных данных о характере наследования отдельных признаков у данного вида (выраженность признака у родителей и потомков, в одном приплоде, группах семей и т.д.);

6. Проверка правильности выделения фенов на природном материале. Обычно правильно выделенные фены на достаточно разнообразном материале из природных популяций обязательно покажут или определенные

тенденции в распространении их в пределах ареала популяции и групп популяций, или какие-то тенденции изменения во времени.

Для решения сравнительно простых вопросов популяционного исследования иногда бывает достаточно одного фена. Например, в тех случаях, когда фен в одной популяции присутствует в высокой концентрации, а в другой – отсутствует или присутствует в ничтожных концентрациях. В этих случаях уже можно сделать обоснованное предположение о существовании границ между исследованными совокупностями особей. Для надежной и полной характеристики всего диапазона пространственной изменчивости надо учитывать многие десятки (а то и сотни) признаков.

Фены у разных организмов. Представляет интерес оценить суммарное, несомненно, минимальное число дискретных вариаций разных признаков и свойств в некоторых группах, уже реально используемых в популяционных фенетических исследованиях. Для млекопитающих – несколько тысяч (в основном морфологических). Кроме того, для человека известно около 4000 наследственных вариаций, лишь половина из которых относится к морфологическим. Для рептилий – несколько сотен, в основном, касающихся чешуйчатости (фолидоза) и окраски. Для амфибий – несколько десятков фенов, в основном касающихся окраски. Для рыб – несколько сотен, относящихся к строению скелета, окраске, кожному покрову. Для насекомых известно несколько тысяч фенов, в основном морфологических (окраска, жилкование и т.п.).

Для хвойных растений – около 300, касающихся строения пыльцы, иголок, шишек, древесины. Для пшеницы – около 1600 (число мутантных форм).

В любом виде животных и растений сегодня можно искать и находить десятки и сотни дискретных вариаций и использовать их при изучении природных популяций.

Если попытаться нарисовать сегодня схему популяционной биологии по подходам изучения, то она будет похожа на цветок с несколькими лепестками, сидящий на мощном стволе популяционной генетики (Рис.8.9).

В центре схемы поме-

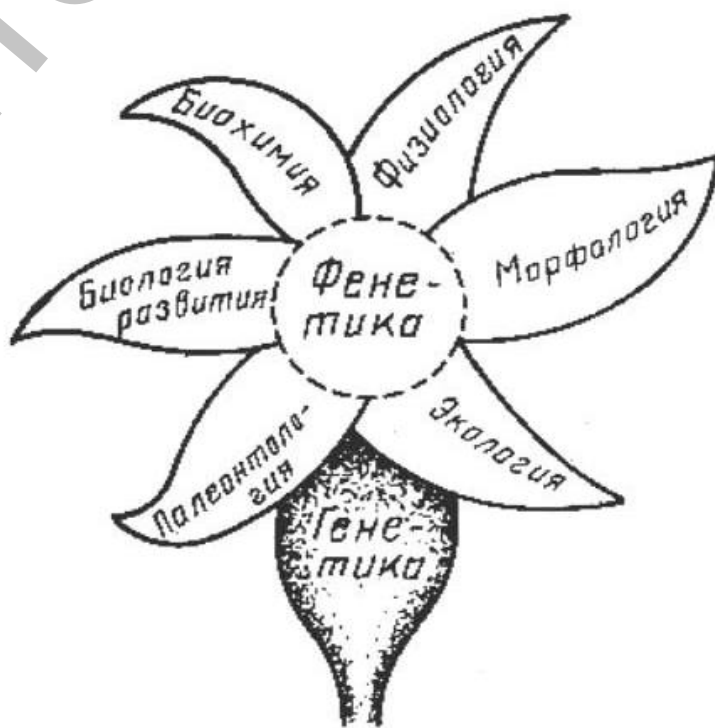


Рис. 8.9. Схема связи разных разделов популяционной биологии

щена фенетика популяций, как комплексное междисциплинарное направление исследований, служащее промежуточным звеном между генетикой популяций и любым другим из обозначенных на схеме направлений. В каждом из выделенных популяционных подходов (морфологическом, экологическом и др.) надо стараться шире использовать дискретные признаки, которые могут служить признаками-маркерами генотипического состава популяции. В таком случае популяционное исследование будет более точным и глубоким.



Литература: 5 (с.156 - 249); 4(136 с.); 25 (263 с.); 27 (160 с.).

Проверьте себя



1. Под генетическим полиморфизмом популяции понимают:
 - а) наличие в популяции морфологически различных особей;
 - б) наличие в ареале популяции двух и более генетически резко различных форм;
 - в) совокупность всех мутаций в популяции;
 - г) совокупность генотипов отдельных особей.
2. Выберите из перечня **неверное** утверждение:
 - а) аллелофонд каждой популяции уникален;
 - б) вид – максимально устойчивая генетическая система;
 - в) существует линейная зависимость между степенью генетических различий между популяциями и расстоянием, их разделяющим;
 - г) различия в генетическом составе популяции определяются действием разных форм естественного отбора.
3. Экологический подход к изучению природных популяций **не** предполагает:
 - а) изучения экологических ниш популяций в сообществах;
 - б) оценки многообразия формируемых популяциями экотипов;
 - в) характеристики сопряженности пространственно-временных изменений популяций с факторами внешней среды;
 - г) анализа анатомических и морфологических характеристик отдельных особей.
4. Какие из перечисленных приемов можно считать составляющими морфологического подхода к оценке популяций:
 - а) оценка коэффициента флуктуирующей асимметрии признаков;
 - б) анализ изменчивости счетных и мерных признаков среди особей популяции;
 - в) анализ дисперсий одного признака в различных популяциях;
 - г) сравнительная характеристика ферментативной активности белков у особей в популяции.
5. Сущность фенетического подхода заключается в следующем:
 - а) вычленении отдельных фенов в популяции;
 - б) изучении структуры и динамики отдельных фенофондов;
 - в) анализе распределения отдельных свойств и признаков особей у разных полов и возрастов в популяции;
 - г) нет правильного ответа.

6. Продолжите перечень: инструментами этологического подхода к изучению популяций служат:
 - а) изучение динамики активности живых организмов в популяциях как средства снижения конкурентного давления;
 - б) исследование поведенческих механизмов скрещивания;
 - в)
7. Предложите свой собственный прием (метод) исследования популяций.

Литература

Основная

1. Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990
2. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981
3. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М: Наука, 1973.
4. Яблоков А.В. Фенетика, эволюция, популяция, признак. – М., Высшая школа, 1987.
5. Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987.
6. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. 3-е изд. - М.: Высшая школа, 1989.
7. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни: Учеб. пособие для студ. пед. учеб.заведений. М., 2001.

Дополнительная

8. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984.
9. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и общество. Т. 1, 2. М.: Мир, 1989.
10. Животовский Л.Г. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991.
11. Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты.. М.: Мир, 1989.
12. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: КГУ, 1989.
13. Кайданов Л.З. Генетика популяций. – М.: Высшая школа, 1996.
14. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974.
15. Марков М.В. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во КГУ,

- 1986.
16. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963.
 17. Одум Ю. Основы экологии. Т. 1, 2. М.: Мир, 1986.
 18. Популяционные проблемы в биогеоценологии. /М.: Наука. 1988.
 19. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир. 1982.
 20. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988.
 21. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976.
 22. Чернова Н. М., Былова А. М. Экология. М.: Просвещение, 1988.
 23. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1990.
 24. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997.
 25. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.
 26. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980.
 27. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М., 1985.

Вопросы к зачету

1. Уровни организации жизни.
2. Популяционная биология как наука и предмет. Задачи популяционной биологии.
3. Структура популяционной биологии.
4. Методы популяционной биологии.
5. Основные подходы к определению понятия «популяция».
6. Популяция как биологическая макросистема. Важнейшие характеристики популяции.
7. Общие свойства популяции.
8. Популяционная структура вида. Формы популяционного ранга.
9. Половая структура популяции.
10. Возрастная структура популяции.
11. Возрастные пирамиды и возрастные спектры популяций.
12. Пространственная структура популяции.
13. Пространственная дифференциация особей и факторы, ее определяющие.
14. Функциональная интеграция особей в популяции.
15. Разнокачественность внутрипопуляционных группировок.
16. Генетическая структура популяции.

17. Особенности популяции как генетической системы.
18. Экологическая структура популяции.
19. Полиморфизм природных популяций, его экологическая и эволюционная роль.
20. Общие принципы популяционного гомеостаза.
21. Величина природных популяций.
22. Биологическая роль популяционных волн.
23. Факторы, определяющие величину популяций
24. Понятие об эффективной величине популяции.
25. Радиус репродуктивной активности.
26. Изоляция между популяциями. Формы изоляции.
27. Пространственная изоляция.
28. Биологическая изоляция и ее формы.
29. Связь популяций. Оценка сходства популяций.
30. Популяция – элементарная единица эволюции.
31. Эволюционный материал, факторы и явления, действующие в природных популяциях.
32. Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений.
33. Популяция и систематика.
34. Популяция как единица управления и эксплуатации.
35. Популяция как единица охраны.
36. Популяция как единица биомониторинга.
37. Генетический подход к изучению природных популяций.
38. Экологический подход к изучению природных популяций.
39. Биохимический подход, его достоинства и недостатки.
40. Онтогенетический подход к изучению природных популяций.
41. Физиологический подход к изучению природных популяций.
42. Этологический подход к изучению природных популяций.
43. Фенетический подход к изучению природных популяций.

Репозиторий ВГУ