

Раздел V
ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ
УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВИД. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

10.1. ПОНЯТИЕ О ВИДЕ

Видом называют совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), в природных условиях скрещивающихся исключительно между собой и при этом производящих плодовитое потомство.

Видовая принадлежность особи определяется по соответствию ее перечисленным критериям: морфологическому, физиолого-биохимическому, кариотипическому, этологическому, экологическому и др. Наиболее важные признаки вида — его **генетическая (репродуктивная) изоляция**, заключающаяся в нескрещиваемости особей данного вида с представителями других видов, а также **генетическая устойчивость в природных условиях**, приводящая к независимости эволюционной судьбы.

Ни один из перечисленных критериев не является абсолютным. Наиболее размыт географический (**экологический, территориальный**) критерий. Действительно, существует огромное количество видов, обитающих почти повсеместно. К ним относятся, например, птицы открытых водных пространств — морей и океанов — альбатросы, чайки. Всесветное расселение человечества и преобразование им природы привело к широчайшему распространению видов домашних животных и культурных растений, а также сорняков сельскохозяйственных культур и их вредителей. Благодаря человеку расширились ареалы ряда его паразитов, а также животных, обитающих в очеловеченной среде (синантропные виды), таких как воробьи, вороны, мыши и крысы.

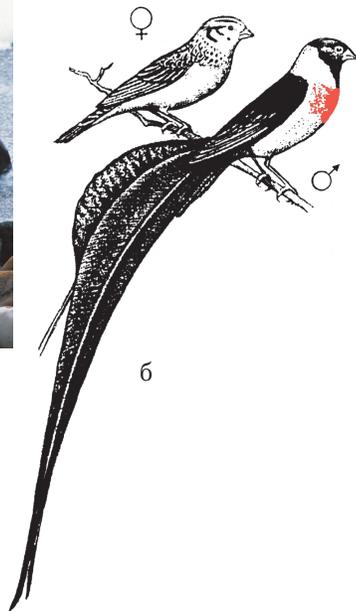
Морфологический критерий вида более четок, однако строение тела самок и самцов у раздельнополых животных отличается всегда. У полигамных видов, живущих обычно группами, состоящими из многих самок и одного самца, эти отличия наиболее выражены. Иногда они столь значительны, что особи разных полов кардинально отлича-

ются друг от друга как по строению и физиологии, так и по поведению (рис. 10.1, а, б). Известны исторические факты ошибочного описания самцов и самок одного вида как представителей разных. Неспециалист едва ли отнесет к одному виду самцов и самок таких видов, как глухарь, тетерев, фазаны и павиан-гамадрил. У общественных насекомых — термитов, муравьев — наблюдается формирование различных морфологических типов особей в зависимости от их функциональных обязанностей: самок, производящих потомство, разведчиков, строителей, солдат, особей, ухаживающих за потомством, самцов, оплодотворяющих самку, особей, добывающих корм и использующихся для его хранения (рис. 10.1, в). В то же время моногамные виды, живущие парами на протяжении всей жизни, характеризуются слабовыраженным половым диморфизмом. Действительно, самцы и самки ворон, лебедей и голубей отличаются друг от друга в основном по поведению только во время брачного периода. Крайние формы моногамии, наоборот, часто характеризуются наиболее ярко выраженным половым диморфизмом. Так, у некоторых глубоководных рыб в связи со сложностью поиска половых партнеров самцы и самки, найдя друг друга на ранних стадиях развития, соединяются попарно и срастаются. У самцов при этом развивается практически только половая система, и они ведут паразитический образ жизни на собственных самках, их размеры по сравнению с самками необычайно малы (рис. 10.1, г).

Физиологический и биохимический критерии вида более четкие, но и они неоднозначны. Так, особенности физиологических процессов и обмена веществ у разных неродственных видов иногда могут разительно совпадать. Известно, что конечным продуктом распада азотсодержащих веществ у рыб является аммиак, у земноводных и большинства млекопитающих — легко растворимая мочеви́на, а у птиц и пресмыкающихся — мочева́я кислота. Человекообразные обезьяны и человек наряду с мочевиной, возникающей при распаде аминокислот, в качестве конечного продукта диссимиляции пуриновых оснований образуют мочева́ю кислоту, которая в виде солей — уратов выделяется с мочой. Эта особенность метаболизма характерна также для собак породы далматин. В связи с тем, что мочева́я кислота слабо растворима, ее избыток может накапливаться в разных структурах, в частности, в суставах, вызывая как у человека, так и у собак этой породы болезненное состояние, называемое подагрой. У остальных млекопитающих подагра, естественно, не встречается.



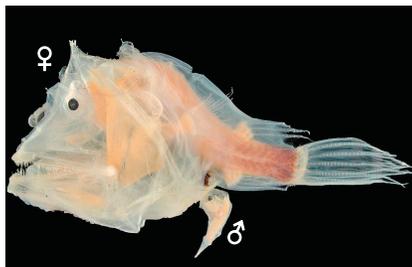
а



б



в



г

Рис. 10.1. Разнообразие фенотипов организмов в пределах вида: половой диморфизм: а — у морских котиков; б — у райских вдовушек; в — морфофизиологический диморфизм у медовых муравьев; г — у глубоководных удильщиков

Видовые особенности поведения представляют собой важный **этологический критерий**. По нему, в частности, легко отличаются близкие виды, родственные по происхождению: своеобразное пение разных видов птиц, специфические способы постройки гнезд, особенности ухаживания самцов за самками позволяют особям одного вида находить себе подобных. Однако известно, что сходные поведенческие реакции организмов могут в процессе эволюции многократно возникать у неродственных форм, относящихся к разным систематическим группам — классам (рис. 10.2) и даже типам. Так, ритуальное кормление самок самцами широко известно не только в типе Хордовых, но и среди беспозвоночных, например у насекомых и паукообразных.

Даже такой важный критерий вида, как **цитогенетический**, не всегда однозначно характеризует видовую принадлежность организмов. В ряде случаев набор хромосом и их строение оказываются сильно отличающимися у организмов, сходных морфологически, физиологически и даже способных скрещиваться друг с другом, давая плодовитое потомство. Об этом свидетельствуют данные цитогенетического анализа вида грызунов *Ellobius talpinus*, число хромосом в диплоидном наборе которого может варьировать в очень широких пределах (подробнее см. гл. 13, рис. 13.4.). С другой стороны, среди малярийных комаров рода *Anopheles* с одинаковым хромосомным набором обнаруживается много видов, отличающихся друг от друга только локализацией хромосом в ядрах интерфазных клеток и особенностями их фиксации к внутренней поверхности ядерной оболочки. Этих отличий, кажущихся незначительными, оказывается достаточно для обеспечения репродуктивной изоляции видов.

Со времен К. Линнея вид является основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обусловлено тем, что это та группировка, в которой отдельные особи существуют реально. В составе вида в природных условиях особь рождается, достигает половой зрелости и выполняет свою главную биологическую функцию: участвуя в репродукции, обеспечивает продолжение рода. В отличие от вида таксоны надвидового ранга, такие, как род, отряд, семейство, класс, тип, не являются ареной реальной жизни организмов. Выделение их в естественной системе органического мира отражает результаты предшествующих этапов исторического развития живой природы. Распределение организмов по надвидовым таксонам указывает на степень их филогенетического родства.



Рис. 10.2. Примеры конвергенции в поведенческих реакциях неродственных видов: а — ритуальное кормление; б — дарение цветов; в — поцелуй у птиц рода *Podiceps* и человека (по В.Р. Дольнику. — М., 2004)

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит **половой процесс**. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом. Это ведет к рекомбинации в каждом поколении генов (аллелей), составляющих генотипы отдельных особей. В результате достигается **нивелировка различий между организмами внутри вида** и длительное сохранение основных морфологических, физиологических и прочих признаков, отличающих один вид от другого. Благодаря половому процессу происходит также объединение генов (аллелей), распределенных по генотипам разных особей, в **общий генофонд** (аллелофонд)¹ вида. Этот генофонд включает в себе весь объем наследственной информации, которым располагает вид на определенном этапе его существования.

Определение вида, приведенное выше, не может быть применено к агамным (размножающимся бесполом путем) видам (некоторые микроорганизмы, сине-зеленые водоросли), самооплодотворяющимся и строго партеногетическим организмам. Группировки таких организмов, эквивалентные виду, выделяют по сходству фенотипов, общности ареала, близости генотипов по происхождению. Практическое использование понятия «вид» даже у организмов с половым размножением нередко затруднено. Это обусловлено **динамичностью видов**, проявляющейся во внутривидовой изменчивости, «размытости» границ ареала, образовании и распаде внутривидовых группировок различного объема и состава (популяций, рас, подвидов). Динамичность видов — следствие действия элементарных эволюционных факторов (см. гл. 11).

10.2. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

В природных условиях организмы одного вида расселены неравномерно. Имеет место чередование участков повышенной и пониженной концентрации особей (рис. 10.3). В результате вид распадается на группировки или популяции, соответствующие зонам более плотного заселения. «Радиусы индивидуальной активности» отдельных особей ограничены. Так, виноградная улитка способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, ондатра — в несколько сотен метров, песец — в несколько сотен километров. Благодаря этому размножение (репро-

¹ Объем генетической информации, которой располагает вид или популяция, обусловлен совокупностью наследственных задатков во всех аллельных формах. Таким образом, более полно объем наследственной информации отражает термин «аллелофонд», но более употребим — «генофонд».

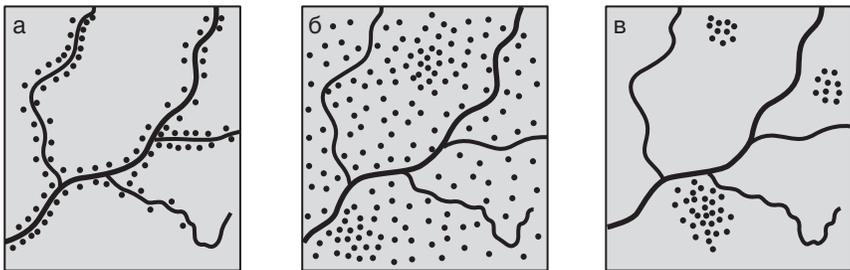


Рис. 10.3. Неравномерное расселение особей по ареалу вида: а — ленточный ареал; б — пятнистый ареал; в — островной ареал

дуктивные ареалы) в основном приурочено к территориям с повышенной плотностью организмов.

Вероятность случайных скрещиваний (панмиксии), обеспечивающих из поколения в поколение эффективную рекомбинацию генов, внутри «сгущений» оказывается выше, чем в зонах между ними и для вида в целом. Таким образом, в репродуктивном процессе генофонд вида представлен генофондами популяций.

Популяцией называют минимальную самовоспроизводящуюся группу особей одного вида, населяющих определенную территорию (ареал) достаточно долго (в течение многих поколений). В популяции фактически осуществляется сравнительно высокий уровень панмиксии, и она в определенной степени отделена от других популяций той или иной формой изоляции¹.

10.2.1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Экологически популяция характеризуется величиной, оцениваемой по занимаемой территории (ареалу), численности особей, возрастному и половому составу. **Размеры ареала** зависят от радиусов индивидуальной активности организмов данного вида и особенностей природных условий на соответствующей территории. **Численность особей** в популяциях организмов разных видов различается. Так, число стрекоз *Leucorrhinia albifrons* в популяции на одном из подмосковных озер достигало 30 тыс., тогда как численность земляной улитки *Sepaea nemoralis* оценивалась в 1000 экземпляров. Существуют минимальные значения

¹ Определение справедливо для видов с половым размножением.

численности, при которых популяция способна поддерживать себя во времени. Сокращение численности ниже этого минимума приводит к вымиранию популяции. Примером могут быть популяции морских птиц, образующих так называемые птичьи базары на скалистых островах в морях и океанах. Для успешного воспроизводства во время размножения они должны постоянно наблюдать вокруг себя множество спаривающихся особей. При отсутствии этого условия у них подавляются рефлексы взаимного ухаживания и гнездостроения. Вероятно, исчезновение с лица Земли американского странствующего голубя — самого многочисленного известного вида птиц, насчитывавшего многие сотни миллионов особей еще в середине XIX века, было результатом охоты на него европейских переселенцев с помощью огнестрельного оружия. Отстрелять всех птиц данного вида, разумеется, было невозможно, однако, уменьшение числа особей ниже критической массы привело к остановке их дальнейшего размножения. Величина большинства популяций постоянно колеблется, что зависит от изменений экологической ситуации. Так, осенью благоприятного по кормовым условиям года популяция диких кроликов на одном из островов у юго-западного побережья Англии состояла из 10 тыс. особей. После холодной малокормной зимы число особей снизилось до 100.

Возрастная структура популяций организмов разных видов варьирует в зависимости от продолжительности жизни, интенсивности размножения, возраста достижения половой зрелости. В зависимости от вида организмов она может быть то более, то менее сложной. Так, у стадных млекопитающих, например дельфинов белух *Delphinapterus leucas*, в популяции одновременно представлены детеныши текущего года рождения, подростки молодняк прошлого года рождения, половозрелые, но, как правило, не размножающиеся животные в возрасте 2–3 лет, взрослые размножающиеся особи в возрасте 4–20 лет. С другой стороны, у землероек *Sorex* весной рождаются 1–2 приплода, после чего взрослые особи вымирают, так что осенью вся популяция состоит из молодых неполовозрелых животных. Оба типа популяций с точки зрения эволюционных перспектив имеют свои преимущества и недостатки. Популяции первого типа, или асинхронные, более устойчивы во времени, менее зависимы от действия случайных факторов, в них возможна передача жизненного опыта из поколения в поколение. Второй, или синхронный тип популяций, постоянно подвержен риску исчезновения под действием неожиданных изменений условий. Преимущество таких популяций — наиболее широкие возможности комбинативной

изменчивости в связи с одновременным достижением половой зрелости практически всеми членами популяции.

Половой состав популяций обусловлен эволюционно закрепленными механизмами формирования первичного (на момент зачатия), вторичного (на момент рождения) и третичного (во взрослом состоянии) соотношения полов. В качестве примера рассмотрим изменение полового состава популяции людей. На момент рождения оно составляет 106 мальчиков на 100 девочек, в возрасте 16–18 лет выравнивается, в возрасте 50 лет насчитывает 85 мужчин на 100 женщин, а в возрасте 80 лет — 50 мужчин на 100 женщин.

У абсолютного большинства видов животных генетический механизм определения пола сходен с таковым у человека. Однако у полигамных видов, таких, как морские котики, птицы семейства куриных, а также гориллы и некоторые другие высшие обезьяны, несмотря на первичное соотношение полов 1/1, к оплодотворению самок допускаются только наиболее сильные и успешные самцы. Преимущества популяций с равным количеством самцов и самок заключаются в свободе выбора партнера при размножении и возможностях проявления комбинативной изменчивости в максимальной степени. Преимущества же популяций полигамных видов заключаются в быстром распространении и закреплении в следующих поколениях генов и признаков наиболее успешных самцов, обеспечивших им победу в борьбе за самок. Человечество на протяжении длительной эволюции постепенно и асинхронно осуществляет переход от полигамии к моногамии. В ряде восточных культур полигамия остается нормой и в настоящее время. Следствие этого — относительно малое разнообразие мужчин по хромосоме Y на территории Средней Азии и прилегающих районов. Существует предположение о том, что наиболее частый вариант азиатской хромосомы Y ведет свое происхождение от потомков Чингис-хана.

10.2.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Генетически популяция характеризуется своим генофондом (аллелофондом). Он представлен совокупностью аллелей, образующих генотипы организмов данной популяции. Генофонды природных популяций отличает наследственное разнообразие (генетическая гетерогенность, или полиморфизм), генетическое единство, динамическое равновесие доли особей с разными генотипами.

Наследственное разнообразие заключается в присутствии в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Первично оно создается мутационным процессом. Рецессивные мутации, не влияя на фенотипы гетерозиготных организмов, сохраняются в генофондах популяций в скрытом от естественного отбора состоянии. Накапливаясь, они образуют **резерв наследственной изменчивости**. Благодаря комбинативной изменчивости этот резерв используется для создания в каждом поколении новых комбинаций аллелей. Объем такого резерва огромен. Так, при скрещивании организмов, различающихся по 1000 локусов¹, каждый из которых представлен десятью аллелями, число вариантов генотипов достигает 10^{1000} , что превосходит число электронов во Вселенной.

Генетическое единство популяции обусловлено достаточным уровнем панмиксии. В условиях случайного подбора скрещивающихся особей источником аллелей для генотипов организмов последовательных поколений является весь генофонд популяции. Генетическое единство проявляется также в общей генотипической изменчивости популяции при изменении условий существования, что обеспечивает как выживание вида, так и образование новых видов.

10.2.3. ЧАСТОТЫ АЛЛЕЛЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ. ЗАКОН ХАРДИ–ВАЙНБЕРГА

В пределах генофонда популяции доля генотипов, содержащих разные аллели одного гена, при соблюдении некоторых условий из поколения в поколение не изменяется. Эти условия описываются основным законом популяционной генетики, сформулированным в 1908 г. английским математиком Дж. Харди и немецким врачом-генетиком Г. Вайнбергом. «В популяции из **бесконечно большого числа свободно скрещивающихся особей в отсутствие мутаций, избирательной миграции** организмов с различными генотипами и **давления естественного отбора** первоначальные частоты аллелей сохраняются из поколения в поколение».

Допустим, что в генофонде популяции, удовлетворяющей описанным условиям, некий ген представлен аллелями A_1 и A_2 , обнаруживаемыми с частотой p и q . Так как других аллелей в данном генофонде не встречается, то $p + q = 1$. При этом $q = 1 - p$.

¹ Число локусов (генов) у человека превышает эту цифру в 30–50 раз.

Соответственно особи данной популяции образуют p гамет с аллелем A_1 и q гамет с аллелем A_2 . Если скрещивания происходят случайным образом, то доля половых клеток, соединяющихся с гаметами A_1 , равна p , а доля половых клеток, соединяющихся с гаметами A_2 , — q . Возникающее в результате описанного цикла размножения поколение F_1 образовано генотипами A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 , число которых соотносится как $(p + q) \cdot (p + q) = p^2 + 2pq + q^2 = 1$ (рис. 10-4). По достижении половой зрелости особи A_1A_1 и A_2A_2 образуют по одному типу гамет — A_1 или A_2 — с частотой, пропорциональной числу организмов указанных генотипов (p^2 и q^2). Особи A_1A_2 образуют оба типа гамет с равной частотой $2pq/2$.

Таким образом, доля гамет A_1 в поколении F_1 составит $p^2 + 2pq/2 = p^2 + p(1-p) = p$, а доля гамет A_2 будет равна $q^2 + 2pq/2 = q^2 + q(1-q) = q$.

Так как частоты гамет с разными аллелями в поколении F_1 в сравнении с родительским поколением не изменены, поколение F_2 будет представлено организмами с генотипами A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 в том же соотношении $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Благодаря этому очередной цикл размножения произойдет при наличии p гамет A_1 и q гамет A_2 . Аналогичные расчеты можно провести для локусов с любым числом аллелей. В основе сохранения частот аллелей лежат статистические закономерности случайных событий в больших выборках.

Уравнение Харди–Вайнберга в том виде, в котором оно рассмотрено выше, справедливо для аутосомных генов. Для генов, сцепленных с полом, равновесные частоты генотипов A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 совпадают с таковыми для аутосомных генов: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Для самцов (в случае гетерогаметного пола) в силу их гемизиготности возможны лишь два генотипа A_1- или A_2- , которые воспроизводятся с частотой, равной частоте соответствующих аллелей у самок в предшествующем поколении: p и q .

		Яйцеклетки	
		A_1 частота p	A_2 частота q
Сперматозоиды	A_1 частота p	A_1A_2 p^2	A_1A_2 pq
	A_2 частота q	A_2A_1 pq	A_2A_2 q^2

Рис. 10.4. Закономерное распределение генотипов в ряду поколений в зависимости от частоты образования гамет разных типов (закон Харди–Вайнберга)

Из этого следует, что фенотипы, определяемые рецессивными аллелями сцепленных с хромосомой X генов, у самцов встречаются чаще, чем у самок.

Так, при частоте аллеля гемофилии, равной 0,0001, это заболевание у мужчин данной популяции наблюдается в 10 тыс. раз чаще, чем у женщин (1 на 10 тыс. у первых и 1 на 100 млн у вторых).

Еще одно следствие общего порядка заключается в том, что в случае неравенства частоты аллеля у самцов и самок разность между частотами в следующем поколении уменьшается вдвое, причем меняется знак этой разницы. Обычно требуется несколько поколений для того, чтобы возникло равновесное состояние частот у обоих полов. Указанное состояние для аутосомных генов достигается за одно поколение.

Закон Харди–Вайнберга описывает условия **генетической стабильности популяции**. Популяцию, генофонд которой не изменяется в ряду поколений; называют **менделевской**. Генетическая стабильность менделевских популяций ставит их вне процесса эволюции, так как в таких условиях приостанавливается действие естественного отбора. Выделение менделевских популяций имеет чисто теоретическое значение. В природе такие популяции не встречаются. В законе Харди–Вайнберга перечислены условия, закономерно изменяющие генофонды популяций. К указанному результату приводят, например, факторы, ограничивающие свободное скрещивание (панмиксию), такие, как конечная численность организмов в популяции, изоляционные барьеры, препятствующие случайному подбору брачных пар. Генетическая инертность преодолевается также благодаря мутациям, притоку в популяцию или оттоку из нее особей с определенными генотипами, отбору.

10.2.4. МЕСТО ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Вследствие общей адаптивной (приспособительной) направленности эволюции виды, возникающие в результате этого процесса, являются совокупностями организмов, так или иначе приспособленных к определенной среде. Эта приспособленность сохраняется на протяжении длительного ряда поколений благодаря наличию в генофондах и передаче потомству при размножении соответствующей биологической информации. Из этого следует, что при мало меняющихся условиях обитания сохранность вида во времени зависит от стабильности, консерватизма его генофонда. С другой стороны, стабильные генофонды не обеспечи-

вают выживания в случае изменения условий жизни в историческом развитии планеты. Такие генофонды дают меньше возможностей для расширения ареала вида и освоения новых экологических ниш в текущий исторический период.

Популяционная структура вида позволяет совместить долговременность приспособлений, сформировавшихся на предшествующих этапах развития, с эволюционными и экологическими перспективами. Генофонд вида фактически распадается на генофонды популяций, каждый из которых отличается собственным направлением изменчивости. Популяции — это генетически открытые в рамках вида группировки организмов.

Межпопуляционные миграции особей, сколь бы незначительными они ни были, препятствуют углублению различий и объединяют популяции в единую систему вида. Однако в случае длительной изоляции некоторых популяций от остальной части вида первоначально минимальные различия нарастают. В конечном итоге это приводит к генетической (репродуктивной) изоляции, что и означает появление нового вида. В эволюционный процесс непосредственно включены отдельные популяции, а завершается он образованием вида.

Таким образом, **популяция** является элементарной эволюционной единицей, тогда как **вид** — качественным этапом эволюции, закрепляющим ее существенный результат.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные признаки биологического вида.
2. Объясните, в чем заключается реальность вида.
3. Дайте определение популяции. Каковы экологические и генетические характеристики популяции?
4. Сформулируйте закон Харди-Вайнберга.
5. Каково значение популяций в эволюционном процессе?

ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ПРИРОДЕ. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

Согласно синтетической теории эволюции (**неодарвинизм**), **элементарное эволюционное явление**, с которого начинается видообразование, заключается в изменении генетического состава (генетической конституции, или генофонда) популяции. События и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций и приводящие к изменению их генофондов, называют **элементарными эволюционными факторами**. Важнейшие из них: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор.

11.1. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных мутаций происходят постоянно. Особое место принадлежит **генным мутациям**. Они приводят к возникновению серий аллелей и, таким образом, к разнообразию содержания биологической информации.

Вклад мутационного процесса в видообразование носит двоякий характер. Изменяя частоту одного аллеля по отношению к другому, он оказывает на генофонд популяции прямое действие. Еще большее значение имеет формирование за счет мутантных аллелей резерва наследственной изменчивости. Это создает условия для варьирования аллельного состава генотипов организмов в последовательных поколениях путем комбинативной изменчивости. Благодаря мутационному процессу поддерживается высокий уровень наследственного разнообразия природных популяций. Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный **элементарный эволюционный материал**. В процессе видообразования он используется как основа действия других элементарных эволюционных факторов.

Хотя отдельная мутация — событие редкое, общее число мутаций значительно. Допустим, что некая мутация возникает с частотой 1 на 100 000 гамет, количество локусов в геноме составляет 10 тыс., численность особей в одном поколении равна 10 тыс., а каждая особь производит 1000 гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде вида произойдет 10^6 мутаций. За среднее время существования вида, равное нескольким десяткам тысяч поколений, количество мутаций составит 10^{10} . Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особей неблагоприятное действие. В силу рецессивности мутантные аллели обычно присутствуют в генофондах популяций в гетерозиготных по соответствующему локусу состояниях.

Благодаря этому достигается тройственный положительный результат:

- исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном;
- сохраняются нейтральные мутации, не имеющие приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но которые смогут приобрести такую ценность в будущем;
- накапливаются некоторые неблагоприятные мутации, которые в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов (эффект гетерозиса).

Таким образом создается резерв наследственной изменчивости популяции.

Доля полезных мутаций мала, однако их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на 1 млн вредных. Тогда в рассматриваемом выше примере среди 10^6 мутаций за одно поколение одна будет полезной. За время существования вида его генофонд обогатится 10^4 полезными мутациями.

Мутационный процесс, играя роль элементарного эволюционного фактора, происходит постоянно на протяжении всего периода существования жизни, а отдельные мутации возникают многократно у разных организмов. Генофонды популяций испытывают **непрерывное давление мутационного процесса**. Это обеспечивает накопление мутаций, несмотря на высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

Вклад хромосомных, геномных мутаций, а также межвидовой горизонтальный перенос генетического материала в процесс видообразования также имеет большое значение.

11.2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

Популяционными волнами или **волнами жизни** (С.С. Четвериков) называют периодические или аperiodические колебания численности организмов в природных популяциях. Это явление распространяется на все виды животных и растений, а также на микроорганизмы. Причины колебаний часто имеют экологическую природу. Так, размеры популяций «жертвы» (зайца) растут при снижении давления на них со стороны популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечаемое в этом случае увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что, в свою очередь, интенсифицирует истребление жертвы (рис. 11.1).

Вспышки численности некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX–XX вв. это относится к популяциям кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элодеи в Евразии. В настоящее время существенно возросли размеры популяций домовой мухи, находящей прекрасную кормовую базу в виде разлагающихся пищевых отходов вблизи поселений человека. Напротив, численность популяций домовых воробьев в городах упала вследствие прекращения широкого использования лошадей. Масштабы колебаний численности организмов разных видов варьируют. Для одной из зауральских популяций майских жуков отмечены изменения количества особей в 10^6 раз.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При росте численности организмов наблюдается **слияние ранее разобщенных популяций и объединение их генофондов**. Так как популяции по своему генетическому составу уникальны, в результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными по сравнению с исходными частотами аллелей. В условиях возросшей численности **интенсифицируются межпопуляционные миграции особей**, что также способствует перераспределению аллелей. Рост численности обычно сопровождается **расширением занимаемой территории**.

На гребне популяционной волны некоторые группы особей **выселяются за пределы ареала вида и оказываются в необычных усло-**

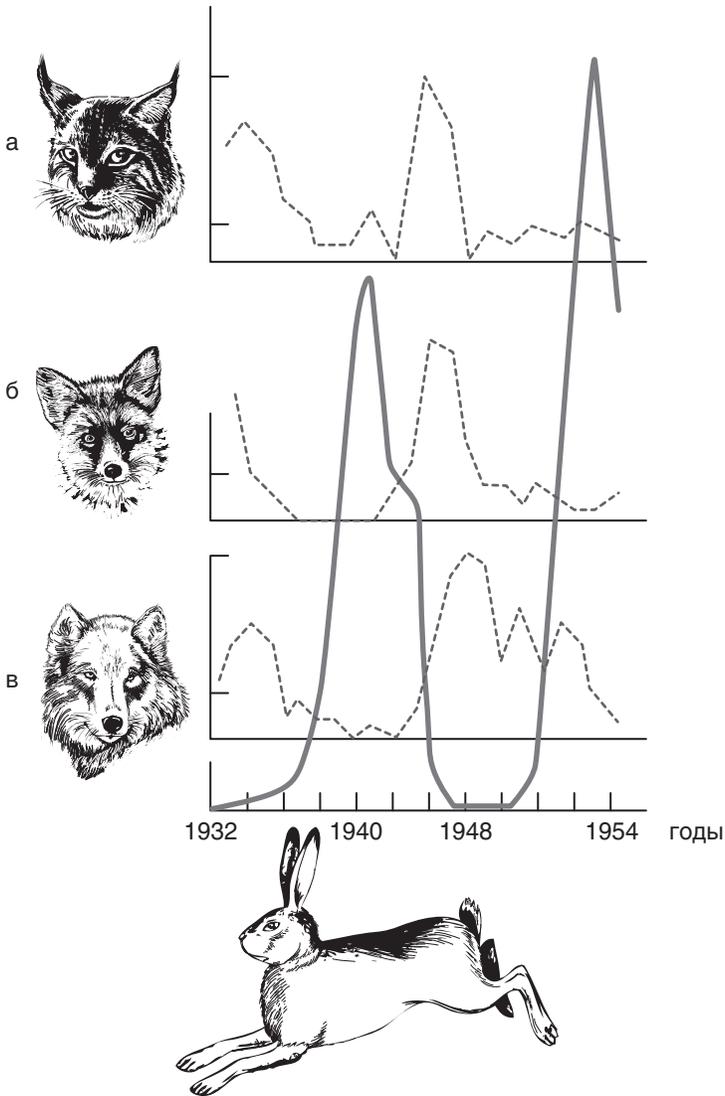


Рис. 11.1. Колебания численности особей в популяциях жертвы (заяц-беляк, сплошная линия) и хищников (а — рыси; б — лисицы; в — волка). Численность особей выражена в процентах к минимальному из зарегистрированных значений, принятому за 100%)

виях существования. В таком случае они испытывают действие новых факторов естественного отбора. Повышение концентрации особей в связи с ростом их численности **усиливает внутривидовую борьбу за существование.**

При спаде численности наблюдается **распад крупных популяций.** Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов **редкие мутантные** аллели могут быть генофондом потеряны. При сохранении редкого аллеля его концентрация в генофонде малочисленной популяции автоматически возрастает. На спаде волны жизни часть популяций, как правило, небольших по размерам, остается за пределами обычного ареала вида. Чаще они, испытывая действие необычных условий жизни, вымирают. Реже, при благоприятном генетическом составе, такие популяции переживают период спада численности. Будучи изолированными от основной массы вида, существуя в необычной среде, они нередко становятся родоначальниками новых видов.

Популяционные волны — эффективный фактор преодоления генетической инертности природных популяций. Вместе с тем их действие на генофонды не направленно. В силу этого они, так же как и мутационный процесс, подготавливают эволюционный материал к действию других элементарных эволюционных факторов.

11.3. ИЗОЛЯЦИЯ

Ограничение свободы скрещиваний (панмиксии) организмов называют **изоляцией.** Снижая уровень панмиксии, изоляция приводит к увеличению доли близкородственных скрещиваний. Сопутствующая этому гомозиготизация усиливает особенности генофондов популяций, которые создаются вследствие мутаций, комбинативной изменчивости, популяционных волн. Препятствуя снижению межпопуляционных генотипических различий, изоляция является необходимым условием сохранения, закрепления и распространения в популяциях генотипов повышенной жизнеспособности.

В зависимости от природы факторов ограничения панмиксии различают географическую, биологическую и генетическую изоляцию. **Географическая изоляция** заключается в пространственном разобщении популяций благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида — наличию водных преград для «сухопутных» организмов, участков суши для видов-гидробионтов, чередованию возвышенных участков и рав-

нин. Ей способствует малоподвижный или неподвижный (у растений) образ жизни. Так, на Гавайских островах популяции наземных улиток занимают долины, разделенные невысокими гребнями. Сухость почвы и редколесье затрудняют преодоление этих гребней моллюсками. Выраженная, хотя и неполная, изоляция в течение многих поколений привела к осязательным различиям фенотипов улиток из разных долин. В горах острова Оаху, например, один из видов улиток *Achatinella mustelina* представлен более чем сотней рас, выделяемых по морфологическим признакам.

Пространственная изоляция может происходить и в отсутствие видимых географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у прибрежной рыбы бельдюги *Zoarces viviparus* от устья к концу фьорда уменьшается число позвонков и лучей некоторых плавников. Сохранение изменчивости объясняется оседлым образом жизни бельдюги. Такая изменчивость наблюдается и у подвижных видов животных, например перелетных птиц с гнездовым консерватизмом. Молодь ласточек, например, возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда. Скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей. В отличие от **разделения барьерами** эту разновидность географической изоляции обозначают как **разделение расстоянием**.

Биологическая изоляция возникает вследствие внутривидовых различий организмов и имеет несколько форм. К **экологической изоляции** приводят особенности окраски покровов или состава пищи, размножение в разные сезоны, у паразитов — использование в качестве хозяина организмов разных видов. Так, в Молдове есть две несмешивающиеся популяции мышей — желтогорлая лесная мышь и степная. Фактор их разделения — состав пищи: лесная мышь питается преимущественно семенами деревьев, а степная — трав. Разобщение популяций способствовало выявлению и усилению особенностей фенотипа степных мышей. Они мельче и имеют иную форму черепа. В описанном примере экологическая изоляция дополняется территориальной. Сезонные расы, выделяемые по месту и времени икротетания, описаны у лососевых, осетровых, карповых рыб.

Длительная экологическая изоляция способствует дивергенции популяций вплоть до образования новых видов. Так, предполагают, что человеческая и свиная аскариды, морфологически очень близкие, произошли от общего предка. Их расхождению, согласно одной из гипотез,

способствовал запрет на употребление человеком в пищу свиного мяса, который по религиозным соображениям распространялся длительное время на значительные массы людей.

Небольшие изолированные географически и экологически популяции крупных и средних по размеру млекопитающих в связи с ограниченностью в первую очередь пищевых ресурсов обычно состоят из более мелких особей по сравнению с организмами тех же видов, но занимающих обширные ареалы на материках. Примерами могут быть популяции ряда домашних животных — коров, коз и овец, оставленных европейцами на малых необитаемых островах Индийского и Тихого океанов в период Великих географических открытий, одичавших там и сильно измельчавших. Известные карликовые лошади-пони также имеют островное происхождение. Популяция мамонтов острова Врангеля, вымершая около 2000 лет назад, состояла из карликовых особей, рост которых составлял 2–2,5 м. Самый необычный пример, иллюстрирующий результат островной изоляции, — обнаруженные на малом острове Флорес ископаемые останки карликового вида человека *Homo floresiensis*, вымершего около 25 тыс. лет назад (подробнее см. гл. 15). Интересно, что описанное измельчение островных животных обычно не затрагивает пресмыкающихся и мелких млекопитающих, для которых характерно противоположное явление — островной гигантизм. Популяции крыс и других грызунов на островах обычно состоят из очень крупных особей, а самые крупные черепахи обитают на Земле на малых тихоокеанских островах Галапагосского архипелага и на Сейшельских островах в Индийском океане. Это явление обычно связывают с отсутствием хищников на малых островах.

Этологическая (поведенческая) изоляция существует благодаря особенностям ритуала ухаживания, окраски, запахов, «пения» самок и самцов из разных популяций. Так, подвиды щеглов — седоголовый *Carduelis carduelis carduelis* и черноголовый *C. c. brevirostis* — имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны *Corvus corone comix* из крымской и североукраинской популяций, внешне неразличимые, отличаются карканьем.

При **физической (механической) изоляции** препятствием к скрещиванию являются различия в структуре органов размножения или просто разница в размерах тела. У растений такая форма изоляции возникает при приспособлении цветка к определенному виду опылителей.

Описанные формы изоляции, особенно в начальный период их действия, снижают, но не исключают полностью межпопуляционные скрещивания.

Генетическая (репродуктивная) изоляция создает более жесткие, иногда непреодолимые барьеры скрещиваниям. Она заключается в несовместимости гамет, гибели зигот непосредственно после оплодотворения, стерильности или малой жизнеспособности гибридов.

Иногда разделение популяции сразу начинается с генетической изоляции. К этому приводят полиплоидия или массивные хромосомные перестройки, резко изменяющие хромосомные наборы гамет мутантов по сравнению с исходными формами. Полиплоидия распространена среди растений (рис. 11.2). Разные виды плодовой мухи нередко различаются хромосомными перестройками. Гибриды от скрещивания близкородственных форм со сниженной жизнеспособностью известны для серой и черной ворон. Указанный фактор изолирует популяции этих птиц в Евразии (рис. 11.3). Чаще генетическая изоляция развивается вторично вследствие углубления морфологических различий организмов из популяций, длительно разобщенных другими формами изоляции — географической, биологической. В первом случае генетическая изоляция предшествует дивергенции признаков и начинает процесс видообразования, во втором — она его завершает.

Изоляция в процессе видообразования взаимодействует с другими элементарными эволюционными факторами. Она усиливает генотипические различия, создаваемые мутационным процессом и генетической комбинаторикой. Возникающие благодаря изоляции внутривидовые группировки отличаются по генетическому составу и испытывают неодинаковое давление отбора.

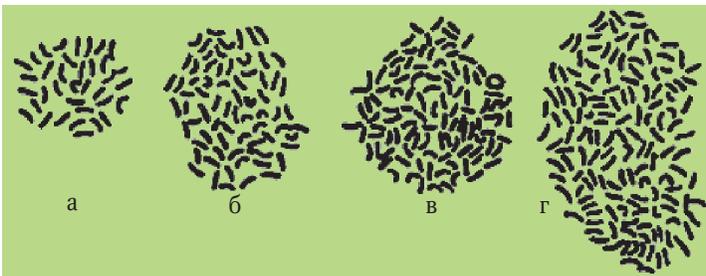


Рис. 11.2. Наборы хромосом в соматических клетках черного паслена *Solanum nigrum*: а – г – 36, 72, 108 и 144 хромосомы



Рис. 11.3. Сниженная жизнеспособность гибридов как фактор разделения популяций серой и черной ворон: 1 — ареал серой вороны; 2 — ареал черной вороны

11.4. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

В природных популяциях организмов, размножающихся половым способом, существует большое разнообразие генотипов и, следовательно, фенотипов. Благодаря индивидуальной изменчивости в условиях конкретной среды обитания приспособленность разных генотипов (фенотипов) различна. В эволюционном контексте **приспособленность** определяют как произведение жизнеспособности в данной среде, обуславливающей большую или меньшую вероятность достижения репродуктивного возраста, на репродуктивную способность особи. Различия между организмами по приспособленности, оцениваемой передачей аллелей следующему поколению, выявляются в природе с помощью **естественного отбора**. Главный результат отбора заключается не просто в выживании более жизнеспособных, а в относительном вкладе таких особей в генофонд дочерней популяции.

Необходимая предпосылка отбора — борьба за существование: конкуренция за пищу, жизненное пространство, партнера для спаривания. Естественный отбор происходит на всех стадиях онтогенеза организмов. На дорепродуктивных стадиях индивидуального развития, например в эмбриогенезе, преобладающим механизмом отбора служит **дифференциальная (избирательная) смертность**. В конечном итоге отбор обеспечивает **дифференциальное (избирательное) воспроизведение (размножение) генотипов**. Благодаря естественному отбору аллели (признаки), повышающие выживаемость и репродуктивную способность, накапливаются в ряду поколений, изменяя генетический состав популяций в биологически целесообразном направлении. В природных условиях естественный отбор осуществляется исключительно по фено-

типу. Отбор генотипов происходит вторично через отбор фенотипов, которые отражают генетическую конституцию организмов.

Как элементарный эволюционный фактор естественный отбор действует в популяциях. Популяция является **полем действия**, отдельные особи — **объектами действия**, а конкретные признаки — **точками приложения** отбора.

Эффективность отбора по качественному и количественному изменению генофонда популяции зависит от величины давления и направления его действия. **Величину давления отбора** выражают **коэффициентом отбора** S , который характеризует интенсивность устранения из репродуктивного процесса или сохранения в нем соответственно менее или более приспособленных форм по сравнению с формой, принятой за стандарт приспособленности. Так, если некий локус представлен аллелями A_1 и A_2 , то популяция по генотипам делится на три группы: A_1A_1 ; A_1A_2 ; A_2A_2 . Обозначим приспособленность этих генотипов W_0 , W_1 , W_2 . Выберем в качестве стандарта первый генотип, относительная приспособленность которого максимальна и равна 1. Тогда приспособленности других генотипов составят доли этого стандарта:

$$\begin{array}{ccc} A_1A_1 & A_1A_2 & A_2A_2 \\ W_0 & W_1 & W_2 \end{array}$$

или $W_0 / W_0 = 1$, $W_1 / W_0 = 1 - S_1$, $W_2 / W_0 = 1 - S_2$.

Величины S_1 и S_2 означают пропорциональное снижение в очередном поколении воспроизводства генотипов A_1A_2 и A_2A_2 сравнительно с генотипом A_1A_1 .

Отбор особенно эффективен в отношении доминантных аллелей при условии их полного фенотипического проявления и менее эффективен в отношении рецессивных аллелей, а также в условиях неполной пенетрантности. На результат отбора влияет исходная концентрация аллеля в генофонде. При низких и высоких концентрациях отбор происходит медленно. Изменение доли доминантного аллеля в сравнении с рецессивным приведено в табл. 11.1.

Таблица 11.1. Изменение доли доминантного аллеля в популяции при коэффициенте отбора 0,01

Возрастание, %	Число поколений
0,1–1	250
1–50	500
50–98	5000
98–99,9	90 000

В теории, упрощая ситуацию, допускают, что отбор через фенотипы действует на генотипы благодаря различиям в приспособительной ценности отдельных аллелей. В реальной жизни приспособительная ценность генотипов зависит от влияния на фенотип и взаимодействия всей совокупности генов. Оценка величины **давления отбора** по изменению концентрации отдельных аллелей технически часто невыполнима. Поэтому расчет проводят по изменению концентрации организмов определенного фенотипа.

Пусть в популяции присутствуют организмы двух фенотипических классов A и B в отношении $C_A/C_B = U_1$. Вследствие различий по приспособленности происходит естественный отбор (селекция), который изменяет соотношение особей с фенотипами A и B . В следующем поколении оно станет $C_A/C_B = U_2 = U_1 (1 + S)$, где S — коэффициент отбора. Отсюда $S = U_2/U_1 - 1$. При селективном преимуществе фенотипа A $U_2 > U_1$, а $S > 0$. При селективном преимуществе фенотипа B $U_2 < U_1$ и $S < 0$. Если приспособленность фенотипов A и B сопоставима, $U_2 = U_1$, а $S = 0$. В рассмотренном примере при $S > 0$ отбор сохраняет в популяции в ряду поколений фенотипы A и устраняет фенотипы B , при $S < 0$ имеет место обратная тенденция. Отбор, сохраняющий определенные фенотипы, по своему направлению является **положительным**, тогда как отбор, устраняющий фенотипы из популяции, — **отрицательным**.

В зависимости от результата различают стабилизирующую, движущую и дизруптивную формы естественного отбора (рис. 11.4). **Стабилизирующий отбор** сохраняет в популяции средний вариант фенотипа или признака. Он устраняет из репродуктивного процесса фенотипы, уклоняющиеся от сложившейся адаптивной «нормы», приводит к преимущественному размножению типичных организмов. Так, сотрудник одного из университетов США подобрал после снегопада и сильного ветра 136 оглушенных воробьев *Passer domesticus*. Из них 72 выживших воробья имели крылья средней длины, тогда как 64 погибшие птицы были либо длиннокрылыми, либо короткокрылыми. Стабилизирующая форма соответствует **консервативной роли естественного отбора**. При относительном постоянстве условий среды благодаря этой форме сохраняются результаты предшествующих этапов эволюции.

Движущий (направленный) отбор приводит к последовательному изменению фенотипа в определенном направлении, что проявляется в сдвиге средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления. При смене условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде.

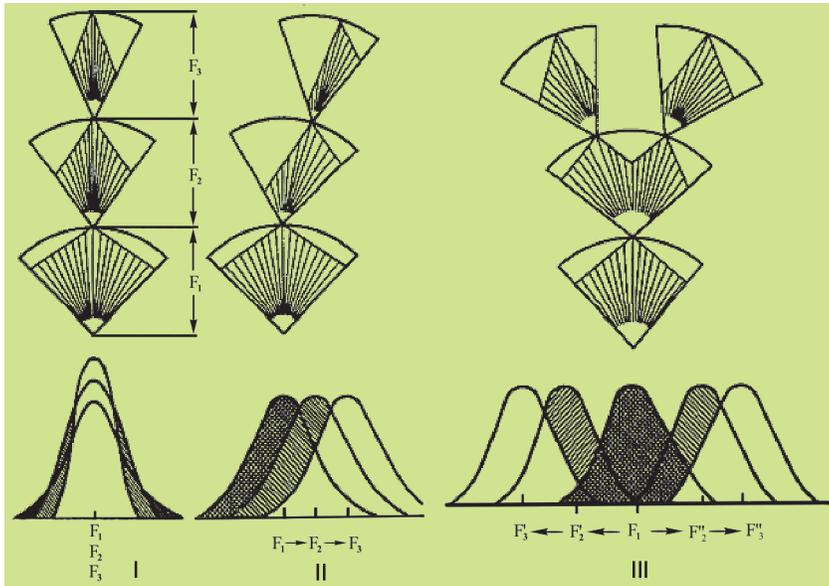


Рис. 11.4. Формы естественного отбора: I — стабилизирующая; II — движущая; III — дизруптивная; $F_1 - F_3$ — последовательные поколения особей

После того как новое значение признака придет в оптимальное соответствие условиям среды, движущая форма отбора сменяется стабилизирующей. Пример такого отбора — замещение в популяции гавани Плимут (Англия) крабов *Carcinus maenas* с широким головогрудным щитком животными с узким щитком в связи с увеличением количества ила.

Направленный отбор составляет основу искусственного отбора. Так, в одном эксперименте на протяжении ряда поколений из популяции шестинедельных мышей отбирали для скрещивания наиболее тяжелых и наиболее легких животных. Избирательное воспроизведение по признаку массы тела привело к образованию двух самостоятельных популяций, соответственно с возрастающей и убывающей массой тела (рис. 11-5). По окончании опыта, занявшего 11 поколений, ни одна из этих популяций не вернулась к первоначальной массе.

Дизруптивный (разрывающий) отбор сохраняет несколько разных фенотипов с равной приспособленностью. Он действует против особей со средним или промежуточным значением признаков. Так, в зависимости от преобладающего цвета грунта улитки одного и того же вида

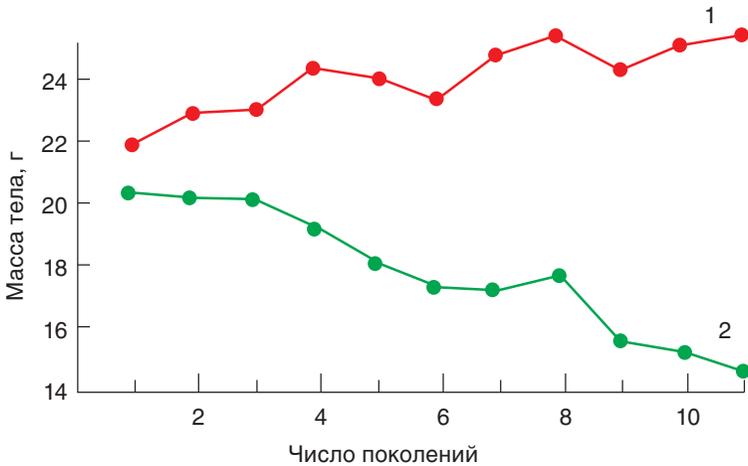


Рис. 11.5. Изменение массы тела мышей из двух популяций в последовательных поколениях вследствие отбора по этому признаку: 1 — тяжелые животные; 2 — легкие животные

могут приобретать разный цвет раковин (коричневой, желтой, розовой окраски), а в случае обитания на пестром грунте раковины их оказываются пестрыми. Дизруптивная форма отбора «разрывает» популяцию по определенному признаку на несколько групп. Она поддерживает в популяции состояние генетического полиморфизма (см. п. 11.7). В связи с этим отбор такого рода может быть назван диверсифицирующим, то есть создающим морфологическое и физиологическое многообразие.

Нередко разные мутации на фоне естественного отбора у одних и тех же видов организмов могут разными путями приводить к возникновению одинаковых адаптаций. Известно, что у насекомых — вредителей сельского хозяйства и переносчиков возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний резистентность к пестицидам может быть обусловлена как мутациями, приводящими к нарушению их проникновения через клеточные мембраны с использованием специфических мембранных рецепторов, так и мутациями, снижающими число мембранных рецепторов (рис. 11.6).

В зависимости от формы отбор сокращает масштабы изменчивости, создает новую или сохраняет прежнюю картину разнообразия. Как и другие элементарные эволюционные факторы, естественный отбор вызывает изменения в соотношении аллелей в генофондах популяций. Осо-

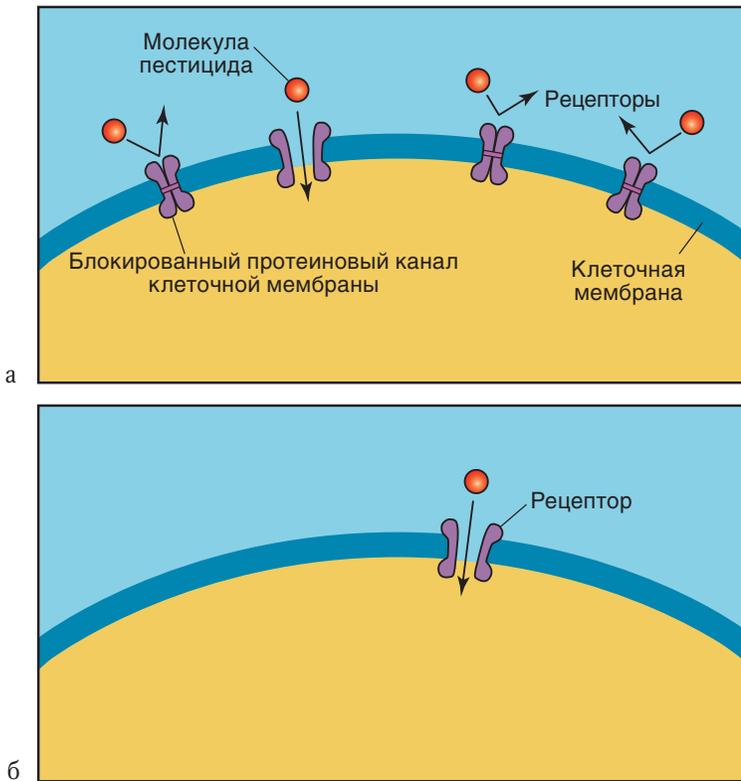


Рис. 11-6. Возникновение резистентности к пестицидам у насекомых за счет разных генетических механизмов: а — мутация гена *pen* снижает проникновение пестицида через протеиновые каналы клеточной мембраны; б — мутация гена *Kdr* уменьшает количество протеиновых рецепторов клеточной мембраны

бенность его действия состоит в том, что эти изменения направлены. Отбор приводит генофонды в соответствие с критерием приспособленности. Он осуществляет обратную связь между изменениями генофонда и условиями обитания, накладывает на эти изменения печать биологической целесообразности (полезности). Естественный отбор действует совместно с другими эволюционными факторами. Поддерживая генотипическое разнообразие особей в ряду поколений, мутационный процесс, а также популяционные волны, комбинативная изменчивость создают для него необходимый материал.

Естественный отбор нельзя рассматривать как «сито», сортирующее генотипы по приспособленности. В эволюции ему принадлежит **творческая роль**. Исключая из размножения генотипы с малой приспособительной ценностью, сохраняя благоприятные генные комбинации разного масштаба, он преобразует картину генотипической изменчивости, складывающуюся первоначально под действием случайных факторов, в биологически целесообразном направлении. Результатом творческой роли отбора является процесс органической эволюции, идущей в целом по линии прогрессивного усложнения морфофизиологической организации (арогенез), а в отдельных ветвях — по пути специализации (аллогенез).

11.5. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ (ДРЕЙФ ГЕНОВ)

Мутации и комбинативная изменчивость, периодические колебания численности организмов, изоляция изменяют генофонды популяций случайным образом. Их совместное действие с естественным отбором в процессе видообразования придает биологической изменчивости в целом приспособительный характер. Выполнению отбором упорядочивающей роли препятствуют изменения частот аллелей, зависящие от случайных причин. Таковыми в данном случае являются причины, обуславливающие преимущественное размножение генотипов вне связи с их приспособительной ценностью. Так как динамика частот аллелей в генофондах последовательных поколений носит статистический характер (см. закон Харди–Вайнберга), размах случайных колебаний этого показателя возрастает по мере снижения численности особей в популяции.

Расчеты показывают, что при воспроизведении 5000 потомков родительской популяции с частотой некоего аллеля $p = 0,50$ колебания концентрации этого аллеля в 99,994% вариантов дочерних популяций в силу случайных причин (в отсутствие отбора по этому аллелю) не выйдут за пределы 0,48–0,52. Если же родительская популяция мала и воспроизводит 50 потомков, то размах случайных колебаний концентрации наблюдаемого аллеля в том же проценте вариантов дочерних популяций составит 0,30–0,70. Случайные, но не обусловленные действием естественного отбора колебания частот аллелей называют **генетико-автоматическими процессами**, или **дрейфом генов**.

При значительном размахе колебаний в последовательных поколениях создаются условия для потери популяцией некоторых аллелей и