

А.С. Северцов

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

УДК 562
ББК 28.691
С28

Северцов А.С. Эволюционная экология позвоночных животных.
Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 347 с.

Книга посвящена анализу существующей структуры экологических взаимодействий, влияющих на микроэволюционные процессы в популяциях позвоночных животных. Микроэволюция рассмотрена с позиций эпигенетической теории. Особое внимание уделено адаптациям в пределах нормы реакции. С этих позиций обсуждаются: структура и границы популяций; влияние внутривидовых, биоценотических и абиотических факторов; динамика численности; формы и эффективность естественного отбора; роль экологических взаимодействий в процессах филоценогенеза.

Книга адресована биологам, экологам, студентам биологических вузов и всем, кто интересуется проблемами эволюции.

Автор будет благодарен читателям за любую конструктивную критику.

ISBN 978-5-87317-925-1

© Северцов А.С., текст, 2013
© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2013

Глава 1.

ПОПУЛЯЦИЯ

Термин «популяция» введен в биологию, точнее в генетику, Иогансенем в 1903 г. Он назвал популяцией (лат. *populatio* — население) группу гетерозиготных особей, чтобы отличить такие группы от чистых линий — групп гомозиготных особей. Общепринято, что популяция — это часть вида. Экологи рассматривают популяцию как функциональную единицу существования вида (см. напр., Беклемишев, 1960; Шилов, 1977, 1997; Пианка, 1981; Бигон и др., 1989; Щипанов, 2003). С этих позиций популяция — это результат предшествующей эволюции. В эволюционной теории (наиболее ярко это выражено в синтетической теории эволюции) популяция считается элементарной единицей эволюции (Майр, 1968; Dobshansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Воронцов, 1999; и др.). В этом аспекте популяция — основа дальнейшей эволюции. С точки зрения эволюции, популяция должна обладать вполне определенными свойствами: своеобразным, только ей присущим генофондом, быть достаточно многочисленной и существовать в длительной череде поколений. Своеобразие генофонда, обеспечиваемое изоляцией, создает собственное направление эволюции данной популяции, отличное от направления эволюции любой другой популяции того же вида. Многочисленность, с одной стороны, обеспечивает генетическое разнообразие и, тем самым, материал для естественного отбора, с другой — повышает устойчивость популяции. Вероятность выживания многочисленной популяции выше, чем малочисленной. Длительность существования создает условия для долговременного тренда эволюции и, тем самым, для возможности возникновения нового вида. Этим требованиям соответствует определение популяции с точки зрения синтетической теории эволюции: «Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение

достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с.40–41).

1.1. ГРАНИЦЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Экологический и эволюционный подходы объединяет трактовка популяции как единицы, т.е. более или менее обособленной части населения вида. Возникает вопрос: как выделить такую единицу в природе? Подобный вопрос не возникает при наличии барьеров, предотвращающих или серьезно затрудняющих обмен мигрантами между соседними популяциями. Пространственная изоляция во многих случаях служит достаточным критерием выделения популяций. Кавказский и номинативный подвиды бурого медведя (*Ursus arctos caucasicus* и *U. a. arctos*) разделены степной зоной. Популяции амфибий сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* и дальневосточной квакши *Hyla japonica*, населяющие Сахалин и некоторые Курильские острова, изолированы от материковых популяций этих видов. Также изолированы друг от друга и от материковых популяций популяции песцов *Alopex lagopus* Командорских островов. Островные популяции полевки экономки *Microtus oeconomus* на Рыбинском водохранилище полностью изолированы от береговых популяций этого вида (Шилов и др., 1975). Популяции сибирской лягушки *Rana amurensis*, населяющие бассейны Лены, Яны, Индигирки и Колымы, разделены горными хребтами. Подобных примеров географической изоляции более или менее крупных частей видового населения существует множество.

Однако в большинстве случаев при отсутствии четких географических барьеров выделение популяций как элементарных структурных и (или) микроэволюционных единиц населения видов затруднительно. Существуют три критерия выделения популяций: пространственная обособленность, своеобразие генофонда, тесно связанное с пространственной обособленностью, и независимая динамика численности.

Равномерное распределение животных по территории едва ли встречается в природе. Агрегированное распределение, на первый взгляд, позволяет выделять популяции на местности. Очень заманчиво проводить границы между популяциями по территориям с низкой плотностью населения, очерчивая группировки с высокой плотностью. Однако адекватность такого подхода зависит от численности населения данного вида в момент исследования и от структуры населения. При сокращении численности животные группируются в рефугиумах (стациях переживания). Тогда границы очевидны. При подъеме и на пике численности расселяющиеся зверьки занимают большую территорию. Тогда границы популяций выделить едва ли возможно. Иллюстрацией может служить динамика распределения по территории полевки Брандта (*Microtus brandti*) в Монголии (Дмитриев, 2006).

У мелких млекопитающих, изучение которых в последние десятилетия дает основной объем данных по популяционной экологии, структура населения меняется и по ходу динамики численности в межгодовом масштабе (Попов и др., 1989; Краснов, Хохлова, 1994; Щипанов, Касаткин, 1996; Щипанов, 2003; и др.) и по ходу годового цикла и расселения молодых особей (Евсиков и др., 1999; Рогов, 1999; Ефимов, 2000; Жигальский, Белан, 2006; и др.)

В ряде случаев даже при более или менее сплошном расселении удается провести границу между двумя соседними популяциями. Н.А. Щипанов (Щипанов, Касаткин, 1992; Щипанов, 2003) привел подобный пример из собственных исследований на Чукотке. Две популяции полевки экономки *Microtus oeconomus*, разграниченные вполне преодолимым для них ручьем, по-разному реагировали на искусственное изменение плотности.

Независимые изменения численности соседних популяций были впервые показаны Наумовым (1934) на крупных общностях белки (*Sciurus vulgaris*) в Восточной Сибири. Эти общности довольно точно приурочены к подзонам тайги. В то же время, по наблюдениям Щипанова и др. (2002) две группировки оседлых самок средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) демонстрировали разную динамику численности, хотя представляли собой, несомненно, единую популяцию, т.к. обе группы постоянно посещали одни и те же не резидентные самцы.

Большинство публикаций по кариологии, аллозимному анализу и молекулярно-генетическим различиям направлено на проверку

и уточнение вопросов таксономии на уровне близких видов и подвигов, или гетерозиготности генетического состава популяций. В немногих исследованиях сравнивается изменчивость в разных, подчас удаленных друг от друга точках ареала вида, или материковые и островные популяции. Констатируя различия (или их отсутствие) такие работы не позволяют судить о размерах популяций или их границах.

Согласно синтетической теории эволюции, генетическое своеобразие популяций обусловлено слабостью потоков генов между популяциями, когда обмен мигрантами недостаточен для выравнивания частот аллелей в их генофондах. Однако миграция не только нарушает изоляцию. Щипанов (2003) высказал мнение, что нерезидентные особи у мелких млекопитающих играют важную роль. Они поддерживают единство населения на той территории, которую они посещают в зависимости от радиуса их индивидуальной активности. Землеройки, мыши, хомячки перемещаются на 1–3 км (Щипанов, 2003). У сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* миграции молодых особей отмечены на расстоянии 700 м – 1 км (Орлов, 1980; Чернявский, Ткачев, 1982). Белки *Sciurus vulgaris* при бескормице мигрируют на расстояние до 500 км (Сокольский, Теплова, 2000). Взрослые кабаны иногда уходят на расстояние до 24 км от своего участка. Известны случаи миграции кабанов-одиночек на 200–250 км (Данилкин, 2002). На северо-восточной окраине ареала в Кировской и Пермской областях отмечены дальние, до 330 км миграции молодых секачей. Самцы лося смещаются от точки мечения на 20–25 км, известен случай перемещения на 125 км (Перовский, 1975). Известен случай добычи на Аляске песца, помеченного на полуострове Ямал (Васильев, 2005).

Удалось найти мало данных о межпопуляционных миграциях птиц. Большинство видов птиц кочуют в послегнездовой период. Между кочевками особей оседлых видов, сезонными кочевками к местам зимовок и дальними сезонными перелетами нет четких границ. Миграции и филопатрию изучают при помощи кольцевания. Однако для целей выяснения межпопуляционной миграции годятся только сведения о возвратах колец от птиц, окольцованных на гнездовьях, но полученных из других частей гнездового ареала вида. Так на территории России добыты кряквы *Anas platyrhynchos*, окольцованные птенцами в Испании, чирки свистунки (*A. crecca*), окольцованные во

Франции, связь (*A. penelope*), окольцованная в Исландии (Миграции птиц..., 1997). Вместе с тем, у чаек, воробьиных, дневных хищных птиц, сов и др. существует филлопатрия. Во многих случаях при отсутствии выраженных границ между популяциями, точнее локальностями, подвергнутыми изучению, выявляются экологические, морфологические, кариологические, аллозимные и другие различия (Большаков и др., 1996; Лобков, 1999; Bulatova et al., 2000; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Bulatova et al., 2002; Wojcik et al., 2003; Жигальский, Белан, 2006; и др.). Очень наглядны результаты изучения Васильевым (2005) популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в пойменных лесах р. Урал выше Оренбурга. Показано, что две популяции на притоке Урала реке Сакмаре и на самом Урале, изолированные 40-километровым степным водоразделом этих рек, различаются по ряду признаков примерно так же, как крайние выборки из популяции полевок, непрерывно населяющих пойменный лес Урала на протяжении 150 км. Поэтому различия между изучаемыми локальностями без изучения промежутков между этими группами не обязательно свидетельствуют о существовании границ популяций. Между локальностями может существовать клинальная изменчивость, обусловленная изоляцией расстоянием.

Представление об изоляции расстоянием было введено Райтом (Wright, 1943). Оно подразумевает, что генетические различия нарастают по мере увеличения дистанции между выборками на сплошном ареале вида. Как сказано выше, равномерное распределение особей на территории если и встречается, то редко. По-видимому, существуют три группы факторов, обуславливающих агрегацию организмов. Население группируется в более благоприятных местообитаниях, что создает локальные повышения его плотности. Второй фактор состоит в том, что на таких территориях формируется сигнальное поле (Наумов, 1971, 1973, 1977; Шилова, 1993; Шилов, 1997; Никольский, 2003; Щипанов, 2003; и др.), т.е. система визуальных, звуковых и химических сигналов, оповещающих о соседях, границах занимаемых ими территорий, их перемещениях, физиологическом состоянии и т.д. и т.п. Сигнальное поле облегчает знакомство с территорией, смягчает агонистические взаимодействия, делает неслучайной встречу полов, уменьшает вероятность гибели от хищников. Существование сигнального поля облегчает перемещения не только по знакомой, но и по незнакомой территории, на которой оно играет роль знаков

дорожного движения. Третий фактор — личное знакомство соседей, облегчающее не только агонистические взаимодействия на границах индивидуальных участков, но и групповые синергетические взаимодействия в случае опасности или вторжения чужаков.

Структура населения, а тем самым, и сигнального поля зависят от множества условий: биогеоценотических, локальной плотности населения в данное время в данном месте, разных аспектов структуры популяции (полового, возрастного и генетического ее состава), поведенческой иерархии и т.д. и т.п. Другими словами, структура населения определяет организацию сигнальных полей, а сигнальные поля модулируют структуру населения. Кроме того, структура населения таксоноспецифична, видоспецифична, а внутри вида может различаться в разных частях ареала. Например, зеленые лягушки рода *Rana* (*R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*) имеют индивидуальные участки. Они маркируют свою территорию визуальными контактами, звуковой сигнализацией, возникают и агонистические взаимодействия на границах участков. Бурые лягушки того же рода: *Rana temporaria* и *R. arvalis* не имеют индивидуальных участков, хотя их перемещения во время летнего нагула очень невелики (Северцов, 1993). Весной бурые лягушки образуют хоры самцов на нерестилищах. Зеленые лягушки, как и травяная, на зимовках собираются в наиболее подходящих для них местах водоемов. В европейской России остромордая лягушка зимует на суше поодиночке. В восточной части ареала этого вида, где остромордая лягушка зимует в водоемах, по-видимому, существуют и зимовочные скопления особей этого вида. Другими словами, структура населения видоспецифична и меняется на ареале. Лягушки приведены в качестве примера потому, что сигнальное поле у них очень простое. Есть только зрительная и слуховая сигнализация. У птиц оба эти типа сигнализации существенно совершеннее. У млекопитающих добавляется химическое мечение территории, а в ряде случаев долговременные и зрительные, и запаховые метки — задиры на деревьях у медведей, чесалки у кабанов и т.п.

Локальная структура населения, определяемая сезонными изменениями биогеоценотических факторов и поведения самих животных, изучена у многих видов млекопитающих. Литература, посвященная расположению индивидуальных участков, изменениям полового и возрастного состава групп, механизмам взаимодействия особей, иерархическим отношениям, сигнализации и т.д. и т.п. необозрима.

Количество только отечественных обобщающих публикаций исчисляется десятками, хотя млекопитающие изучены, по-видимому, полнее, чем птицы, а птицы — полнее, чем рептилии и амфибии. Однако даже очень детальные исследования структуры населения не позволяют очертить границы популяций. Показательно, что во многих исследованиях, в заглавии которых есть термин «популяция», вопрос о ее границах не обсуждается. Исследователи, по сути дела, работают с выборкой — совокупностью организмов, доступных для изучения на данной территории. Смит (Smith, 1990) отметил, что границы популяций проводят сами экологи.

Этот подход обусловлен не столько техническими возможностями полевых экологов, сколько объективным отсутствием этих границ. Локальная популяция как элементарная единица эволюции — плод теоретической мысли. Даже в тех случаях, когда популяция является группой организмов, изолированной от других таких же групп, требование синтетической теории эволюции, согласно которому она должна сохранять свою обособленность в течение длительной чреды поколений, выполняется далеко не всегда.

Противоречие между трактовкой популяции как изолированной элементарной единицей эволюции и реальной континуальностью населения многих видов ставит вопрос о механизмах внутривидовой дифференциации, ведущей к возникновению подвидов и экологических рас.

1.2. ИЕРАРХИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ЕЕ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ СЛЕДСТВИЯ

Добжанский (Dobzhansky, 1951, 1970) был, по-видимому, первым, обратившим внимание на иерархичность популяционных структур вида. Он рассматривал иерархию популяций сверху вниз: от вида к подвиду и к локальной популяции. Независимо от Добжанского, Н.П. Наумов в серии статей (1967, 1971, 1972, 1974, 1975, 1979; Naumov, 1975) обосновал представление о том, что видовое население образовано системой иерархически соподчиненных популяций. Он рассматривал популяционную иерархию снизу вверх. Низшей ступенью этой иерархии, в его представлениях, является парцелла — большая семья, общность особей, объединенных и родством

и местообитанием. Впервые парцеллы были выделены у большой песчанки (*Rhombomys opimus*), как стабильные поселения, включающие несколько взрослых особей обоих полов и их потомство до расселения молодняка. Парцеллы устойчивы по составу в течение годового цикла и существуют в данном месте в течение ряда лет. Как правило, такие поселения приурочены к наиболее благоприятным местообитаниям — станциям переживания. В дальнейшем парцеллы были выявлены Наумовым у мышей, полевок, беличьих, копытных, ластоногих, рукокрылых, ряда видов хищных, а среди птиц — у куриных и врановых.

Более многочисленные группы — элементарные популяции, они же микропопуляции, представляют собой системы парцелл, дополняемые временными, часто сезонными, поселениями, а у кочевых видов — группами холостяков, стадами и одиночными особями, не участвующими в размножении. Обычно, не репродуктивная составляющая элементарных популяций представлена молодыми особями, а также популяционным резервом — животными, не имеющими собственных участков или не входящими в репродуктивную группу. Обе выделенные категории часто неразличимы. Экстерриториальные группы и особи, не вошедшие в группировки кочевых, обычно состоят из молодых животных.

Элементарные популяции объединяются в систему следующего ранга — экологические популяции, которые устойчивы в течение хотя бы одного цикла динамики численности (Наумов, 1967). Экологические популяции объединяются в географические, устойчивые в пространстве и во времени, т.е. в череде поколений. На местности географические популяции выделяются по приуроченности к ландшафтно-географическим выделам, а у кочевых — по сезонным местообитаниям и стабильным путям миграции.

Разные авторы (Беклемишев, 1960; Шварц, 1967; Hanski, 1991, 1998; и др.) обращали внимание на дифференциацию уровней популяционной структуры вида, называя их демами, субпопуляциями, микропопуляциями, метапопуляциями, состоящими из изолированных «локальных» популяций, которые по численности более соответствуют элементарным популяциям. Шилов (1997) подчеркнул, что географические популяции не соответствуют подвидовому рангу, а их границы определяются единством ритмов динамики населения. Концепцию Наумова критиковал Шварц (1967, 1968),

отметивший неустойчивость во времени низших ступеней популяционной иерархии и неуниверсальность парцеллярной организации среди млекопитающих.

В популяционной генетике и синтетической теории эволюции (СТЭ) видовое население обычно рассматривают, как систему викарирующих на ареале локальных популяций, более или менее четко изолированных одна от другой географическими преградами (Майр 1968, 1974; Dobzhansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Ли, 1974; Яблоков, 1987; и др.). Локальные популяции объединяются в подвиды или в экологические расы и более или менее соответствуют экологическим и (или) географическим популяциям Наумова и метапопуляциям Хански (2010). Внутри- и межвидовая изменчивость численности и территории популяций не позволяет установить точное соответствие микроэволюционного и экологического подходов. Основное требование такого подхода с точки зрения эволюции — устойчивость в чреде поколений — выполняется не только на уровне экологических и (или) географических популяций, но и на более низких уровнях популяционной иерархии. Динесман (1968, 1977) показал, что поселения сурков и сусликов, более или менее соответствующие парцеллам, могут непрерывно существовать в одних и тех же норах в течение тысячелетий.

Надо согласиться с мнением Шварца о неуниверсальности предложенной Наумовым градации уровней популяционной структуры вида. Однако представление об иерархии популяций является альтернативой представлению о виде как системе более или менее равноценных локальных популяций. Важно само существование популяционной иерархии, а не ее детали, зависящие от таксономической принадлежности вида, от специфики самого вида и от условий его существования на данной части ареала.

Ниже приведен краткий и неизбежно поверхностный обзор популяционной иерархии у позвоночных животных.

1.2.1. Популяционная структура населения позвоночных животных

У рыб разные авторы выделяли несколько уровней популяционных структур (обзор см. Мина, 1986). Некоторые ихтиологи, вслед за Лебедевым (1967), выделяли элементарные популяции — более или менее одновозрастные группировки, синхронно нерестящиеся на

одном нерестилище. Выделение элементарных популяций критиковали многие ихтиологи. В ряде случаев удается объективно выделить «расы» — совокупности особей, отличающиеся по морфометрическим признакам и экологии (Кирпичников, 1935, цит. по: Мина, 1986). По меньшей мере, три уровня иерархии популяций выявлены у байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Смирнов и др., 2009). Три котловины Байкала населяют три крупные популяции: северобайкальская, селенгинская и посольская. В каждой из этих популяций различаются несколько популяций более низкого ранга, характеризующихся своеобразием морфологии, поведения, местами нагула в озере и сроками нереста. Поскольку у байкальского омуля показан хоминг, можно, вслед за Смирновым с соавторами, считать, что каждой нерестовой реке и речке, впадающей в Байкал, свойственна своя «микрорасу». Трехуровневая иерархия популяций выявлена у кеты *Oncorhynchus keta* Сахалина и южных Курильских островов по изменчивости микросателлитной ДНК (Афанасьева и др., 2008; Рубцова и др., 2008; Шитова и др., 2009). Нижний уровень иерархии представляют собой группировки рыб, нерестящиеся в каждой данной речке. Уровень стрейнга не превышает 1–2%. Следующий уровень — рыбы из разных частей побережья Сахалина: юго-западного, южного, юго-восточного и северо-восточного. Показательно, что эти различия свойственны не только кете, нерестящейся в естественных условиях, но и выращенной на рыбзаводах. Верхний уровень иерархии составляют рыбы, нерестящиеся в реках всего острова. Кета Сахалина на 6% отличается от кеты южных Курил, различаются и кета Кунашира и Итурупа.

При детальном изучении видов в пределах их ареалов, выявляются видовые комплексы — сложные и не однотипные на ареале иерархии популяций, часть которых по своему своеобразию превышает внутривидовой уровень. Такова структура ленков *Brachimystax lenok* в пределах Палеарктики (Мина, 1986); таков самый сложный комплекс арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Савваитова, 1989); такова структура микижи *Parasalmo mykiss* (Павлов и др., 2001). В этих комплексах выделяются географические и экологические расы, проходные и туводные формы, приуроченные к разным типам водоемов: речные, озерные, ручьевые. Тугорослые и быстрорастущие морфы (являющиеся формами полового диморфизма или распространяющиеся на оба пола) могут быть модификантами или генетически

детерминированными. Во всяком случае, там, где это подробно изучено, вид у рыб нельзя представить как систему более или менее равноценных друг другу локальных популяций. Мне не удалось найти описаний у рыб группировок, аналогичных парцеллам. Однако сложная иерархия популяций существует.

Популяционная структура амфибий изучена недостаточно. Существует мнение, что у тритонов, лягушек и жаб, размножающихся в небольших водоемах, каждое скопление на нересте представляет собой микропопуляцию (Glandt, 1986; Мантейфель, Бастаков, 1989; Берман, Сапожников, 1994; Dodd, 1994). Эти микропопуляции объединяются в метапопуляции (Мантейфель, Решетников, 1997). Такая структура соответствовала бы элементарным и экологическим популяциям Наумова. Однако, согласно нашим наблюдениям на Звенигородской биостанции МГУ, распределение кладок икры травяной лягушки по нерестовым водоемам зависит от условий весны: сроков вскрытия льда, обводненности луж, времени выхода лягушек с зимовки и других подобных факторов. Это не позволяет считать скопления на нересте четко выраженными элементарными (или микро-) популяциями. Вместе с тем, в летний период бурые лягушки оседлы (Леонтьева, Глазов, 1977; Хмелевская и др., 1989; Северцов, 1993), а зеленые — и оседлы, и обладают индивидуальными участками. Сеголетки бурых лягушек по выходе на сушу мигрируют за 1–1,5 месяца примерно на 1 км. Исходя из этих данных и учитывая перемешивание лягушек на зимовках, можно все же предполагать, что у амфибий существуют популяционные структуры ранга более низкого, чем локальные популяции. Сами локальные популяции, соответствующие в данном случае географическим популяциям Наумова, описаны у ряда видов (Боркин и др., 1981; Пикулик, 1985; Мазанова, Черная, 2001).

У рептилий основное внимание исследователей было обращено на территориальность и репродуктивное поведение (Bouwens, Veregen, 1983; Семенов, Шенброт, 1985; Польшова, 1990). Мне известна только одна статья (Целлариус, Целлариус, 2001), в которой содержится описание поселения скальных ящериц, *Lacerta (Darevskia) saxicola*, в точности соответствующее элементарной популяции Наумова. На склоне хребта солнечный прогрев лучше, но меньше пищи и меньше убежищ для этих ящериц. На дне ущелья пищи и убежищ достаточно, но тень под пологом леса затрудняет прогрев. Поэтому поселение

ящериц на дне ущелья приурочено к просвету в кронах деревьев, обеспечивающему прямое освещение солнцем. В этом месте существует стабильное замкнутое поселение взрослых территориальных животных. Ювенильные особи вытесняются из него в субоптимальные местообитания на склонах. При наступлении летней жары ящерицы мигрируют на дно долины, однако постоянное поселение сохраняет замкнутость. Самцы из этого поселения могут скрещиваться с самками, эмигрировавшими со склонов, но эмигрировавшие со склонов самцы не спариваются с самками из постоянного поселения. Поиски низших ступеней популяционной иерархии могут быть, по-видимому, оправданными и у других видов рептилий. В изолированной популяции обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) на о. Кизи Онежского озера, несмотря на то, что популяция обитает в зоне песимума, на севере ареала вида, численность постоянно высокая. Внутри популяции отсутствуют более мелкие объединения змей. За лето гадюки перемещаются максимум до 2 км. Скоплений на зимовках нет, благодаря обилию удобных для этого мест — гряд камней, вынесенных с полей и уложенных по их краям и вдоль дорог (Коросов, 2010).

Как сказано выше, Наумов обосновал существование парцелл и элементарных популяций у врановых и куриных птиц. Однако у первых существование элементарных популяций, по-видимому, зависит от экологической обстановки в данной части ареала вида. Так, в Европе колонии грачей редко превышают два–три десятка гнезд, но существуют десятилетиями, а в старинных английских парках — столетиями. Напротив, в Барабинской лесостепи грачевники насчитывают до 1000 гнезд, но недолговечны. Они сохраняются на одном месте не более 10 лет. За это время почва под березами колка, в котором располагается колония, настолько обогащается азотом из фекалий, что березы засыхают, а колония грачей либо перемещается, либо распадается (Блинов, 1998).

Рассматривая гнездовые поселения воробьев (Passeridae) и ткачиков (Ploceidae), Иваницкий (1997) показал существование у обоих семейств континуума от одиночного гнездования до суперколониального. Он отметил, что у видов, гнездящихся, как правило, поодиночке, встречается групповое гнездование. Некоторую структурированность поселений толстоклювой кайры *Uria lomvia* на птичьих базарах о. Врангеля отметил Стишов (1991). Она обусловлена

неравномерностью распределения удобных для откладывания яиц скалистых береговых обрывов. Вероятно, некоторая структурированность поселений свойственна многим колониальным и полуколониальным видам, но в большинстве орнитологических исследований на нее не обращают внимания. Можно предполагать, что существование парцелл и (или) элементарных популяций не ограничивается только куриными и врановыми.

Более высокие ранги популяционных структур — экологические и географические популяции свойственны большинству и оседлых, и перелетных птиц. Филопатрия и постоянство путей миграций характерны для очень многих видов (Соколов, 1991). Даже у речных уток, многим видам которых присуща широчайшая, на тысячи километров, дисперсия молодых птиц, существуют излюбленные трассы пролета, излюбленные зимовки и филопатрия (Миграции птиц..., 1997). В целом, даже поверхностное знакомство с орнитологической литературой, позволяет прийти к заключению о существовании у птиц иерархической организации популяций.

Популяционная структура у млекопитающих изучена полнее, чем у птиц. У многих видов выявляются и парцеллы, и элементарные популяции. У видов, изученных менее подробно или привлекавших внимание исследователей другими аспектами их экологии, низшие ступени популяционной иерархии не описаны. По мере изучения они выявляются подчас даже у видов, у которых этого трудно было ожидать. Прайд львов служит ярким примером парцеллы. Тигр ведет одиночный образ жизни. Однако у амурского тигра в Лазовском заповеднике показаны полигамия территориальных самцов (Животченко, 1976) и отношения доминирования-подчинения между самцами в случае частичного перекрытия их индивидуальных участков (Брагин, 1986). От львов тигры отличаются только отсутствием групповой охоты и совместного отдыха, что едва ли влияет на структуру генофонда.

Как и у птиц, существование или отсутствие парцелл зависит от особенностей экологии вида в данной части его ареала. Так, у домашних мышей *Mus musculus* в Калмыкии, на сенобазах формируются устойчивые парцеллы с жестким контролем спариваний со стороны самца-доминанта. Чужаки в парцеллу не допускаются. На Чукотке этот же вид образует группировки, в которых индивидуальные участки самцов широко перекрываются, а величина этих участков зависит

от индивидуальных особенностей данной особи. Участки самок также перекрываются и между собой, и с участками самцов. Агрессивность самцов понижена. Обмен мигрантами с соседними поселениями значителен (Краснов, Хохлова, 1994). Результаты цитированной работы показывают, что в Калмыкии у домовых мыши существуют парцеллы. Такие же парцеллы существуют у этого вида и в зернохранилищах в Англии (Petras, 1967). На Чукотке парцелл нет, но есть элементарные популяции. Вероятно, это связано с более жесткими экологическими условиями и недавним, в 50–60-х годах XX века, освоением мышами этой территории (Краснов, Хохлова, 1994).

У лосей (*Alces alces*) в летнее время самцы держатся по одиночке, а самки — с лосятами. Иногда возникают группы из 3–4 взрослых особей. Зимой, особенно при глубоком снеге, лоси скапливаются в наиболее кормных биотопах. Существуют спонтанные миграции одиночных животных. В ряде мест происходят сезонные миграции в более кормные местообитания. Самцы агрессивны во время гона, а самки — при охране телят (Филонов, 1983). Рожков и др. (2001) очертили примерные границы распространения пяти подвидов лося на территории России. Внутри подвидов они выделили популяции “IV” ранга. Насколько можно судить, эти 11 популяций более или менее соответствуют географическим популяциям Наумова.

У сайгака *Saiga tatarica* казахстанская и калмыцкая популяции разобщены географически. В калмыцкой популяции структура населения зависит от кормности территории и сезона года. После гона, происходящего в декабре, стада или группы сайгаков обоих полов состоят примерно из 20 особей. Часто встречаются группы, состоящие только из самцов. Весной, с началом кочевки к местам отела, группы объединяются в стада по 60–100 голов. Во время отела самцы уходят. Немногие из них остаются среди самок. Самки после отела покидают родильные дома и разбредаются группами в поисках корма. Самцы тоже держатся группами. Крупные стада, более 100 особей формируются в сентябре (Жирнов, 1982). Возможно, обоеполые группы, порядка 20 сайгаков, можно рассматривать в качестве нижней ступени популяционной иерархии.

Более высокие уровни популяционной иерархии описаны у многих видов (обзор см. Шилов, 1997).

Из вышеизложенного краткого обзора можно заключить, что иерархическая организация популяционной структуры видов

свойственна всем позвоночным. Ее низшая ступень — парцелла, по-видимому, не обязательный уровень организации популяций. Возможно, он отсутствует у анамний, а у амниот существует не у всех видов. Даже у тех видов, у которых этот уровень представлен, наличие парцелл зависит от конкретной экологической обстановки в данной части ареала. Элементарные популяции, по-видимому, свойственны всем позвоночным, так же как экологические и географические. Биотопическая приуроченность и единство сезонных и суточных ритмов жизни как основные признаки экологических популяций — выявляются почти во всех популяционных исследованиях. Сложность состоит в том, что одни и те же признаки присущи разным географическим популяциям многих видов, а у столь же многих видов географически обусловленные различия существуют в пределах одной географической популяции.

Границы между подвидами, то есть таксономически различимыми совокупностями иногда более или менее выражены, но столь же часто не выражены. Во втором случае различия нарастают клинально. Границы между микропопуляциями, экологическими популяциями, географическими популяциями обусловлены либо биотопическими различиями, либо географическими преградами. Широкое распространение клинальной изменчивости у видов со сплошным ареалом свидетельствует о том, что дискретность границ — далеко не обязательный атрибут популяционной структуры. Клинальная изменчивость обусловлена градиентами условий существования. Пластичные признаки фенотипа (признаки с широкой нормой реакции) непосредственно подстраиваются к значению этих условий в данной части ареала.

Например, половая зрелость у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в северной Испании и в Ирландии наступает обычно в возрасте двух лет. В европейской России и в Белоруссии лягушки приступают к размножению обычно в трехлетнем возрасте. В высокогорье Альп (2800 м над ур.м.) и на Ямале — в четырехлетнем возрасте. Эти различия обусловлены климатическими градиентами. Рост и половое созревание лягушек определяются продолжительностью теплого сезона года (Кабардина, 2004). Признаки жестко детерминированные демонстрируют клинальную изменчивость благодаря потоку генов, сглаживающему генетические различия вдоль градиентов среды. Примером клинальной изменчивости по генетически

детерминированному признаку может служить изменение концентрации эстеразы сыворотки крови (Est-1) у малого чукучана *Catostomus clarki*. У этой пресноводной рыбы на протяжении 800 км с севера на юг США концентрация аллеля плавно меняется с 0,82 до 0, что тоже связано с климатическим градиентом (Koehn et al., 1971, цит. по: Кайданов, 1996). Если адаптация к локальным условиям преобладает над градиентными изменениями условий существования, то и при непрерывном ареале формируются более или менее выраженные мозаичные различия популяций. Так Алтуховым (1974) были выделены локальные популяции морского окуня (*Sebastes mentella*) в западной Атлантике в районе Ньюфаунленда.

Представление об иерархии популяций хорошо согласуется с концепцией изоляции расстоянием, но не подразумевает существования изоляции ни между уровнями иерархии, ни между популяциями одного уровня. Наличие или отсутствие различий между сравниваемыми совокупностями организмов зависит от особенностей данного вида, от условий его обитания на данной территории и от того, какие признаки анализирует исследователь. Надо подчеркнуть, что отсутствие выраженных границ между популяциями не означает отсутствия самих популяций. Видовое население сложно структурировано, эта структура много сложнее, чем совокупность пространственно изолированных локальных популяций. Популяционная структура — результат взаимодействия экологических и эволюционных процессов. О роли последних писал еще Дарвин, обсуждая распределяющую роль естественного отбора.

Немногие генетики (de Jong et al., 1994; Алтухов, 1999) вслед за Райтом (Wright, 1931, 1943) анализировали подразделенные, но иерархически не соподчиненные популяции. Сторонники биологической концепции вида рассматривают видообразование как следствие дивергенции популяций при практически полной их изоляции друг от друга географическими барьерами (Майр, 1974). На таком подходе основано отрицание симпатрического видообразования (подробнее см. Гриценко и др., 1983; Мина, 1986). Как сказано выше, на практике представление о популяции, как о неструктурированной внутри себя совокупности особей, сводится к молчаливому отождествлению популяции с репрезентативной выборкой. Состав выборки может быть любым — от плотности населения при маршрутном учете, до частот аллелей при аллозимном анализе. Такой подход общепринят,

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Популяция	9
1.1. Границы популяций.....	10
1.2. Иерархия популяций и ее микроэволюционные следствия.....	15
1.2.1. Популяционная структура населения позвоночных животных..	17
1.3. Значение иерархии популяций для микроэволюции.....	25
1.4. Пространственно-этологическая структура популяций.....	34
1.5. Пространственно-этологическая структура и устойчивость популяции.....	57
Глава 2. Факторы, влияющие на популяцию	68
2.1. Абиотические факторы.....	69
2.2. Биотические факторы.....	75
2.2.1. Хищник и жертва.....	75
2.2.1.1. Влияние хищников на популяции жертв.....	76
2.2.1.2. Избирательность добычи хищниками жертв.....	88
2.2.2. Влияние паразитов.....	92
2.2.3. Конкуренция.....	98
2.2.3.1. Внутривидовая конкуренция.....	98
2.2.3.2. Межвидовая конкуренция.....	101
Глава 3. Динамика численности	112
3.1. Динамика численности рыб.....	115
3.2. Динамика численности амфибий и рептилий.....	117
3.3. Динамика численности птиц.....	121
3.4. Динамика численности млекопитающих.....	124
3.5. Попытки обобщения.....	136
Глава 4. Изменчивость и норма реакции	141
4.1. Генетическая изменчивость, как материал эволюции.....	141
4.2. Норма реакции.....	144
4.2.1. Пределы нормы реакции.....	145

<i>Оглавление</i>	347
4.2.2. Эволюция нормы реакции	150
Глава 5. Естественный отбор	159
5.1. Формы естественного отбора	161
5.2. Контрбаланс векторов движущего отбора	170
5.2.1. Контрбаланс векторов движущего отбора в популяциях травяной лягушки.....	171
5.2.2. Контрбаланс векторов движущего отбора у других позвоночных животных	177
5.2.3. Соотношение контрбаланса векторов движущего отбора и стабилизирующего отбора.....	180
5.2.4. Нарушения контрбаланса векторов движущего отбора и их следствия	181
Глава 6. Адаптация	188
6.1. Математические оценки приспособленности	188
6.2. Экологические подходы к оценке приспособленности	190
6.3. Адаптации подсистем организмов.....	193
6.4. Групповые адаптации.....	196
6.4.1. Формирование групповых адаптаций на основе индивидуального отбора	199
6.4.2. Формирование групповых адаптаций на основе группового отбора	203
6.5. Внутривидовое разнообразие, как адаптация и как механизм поддержания эволюционного стазиса.....	206
6.6. Комплексность адаптивных преобразований организмов.....	212
Глава 7. Экологическая ниша	216
7.1. Формирование фундаментальной ниши.....	217
7.2. Реализованная ниша. Бурые лягушки	219
7.3. Структура реализованной ниши позвоночных	237
Глава 8. Роль позвоночных в экосистемах и процессах филоценогенеза	247
8.1. Вводные замечания	247
8.2. Механизмы эволюции экосистем.....	253
8.2.1. Соотношение дарвиновской эволюции и филоценогенеза..	254
8.2.2. Роль позвоночных в экосистемах.....	257
8.2.3. Филоценогенез в сообществах позвоночных.....	271
Заключение	280
Благодарности	293
Список литературы	294