

## Глава III. Популяции и виды

Особи одного вида обладают общим **генофондом**, т. е. общей совокупностью генов и их аллелей, которые постоянно перераспределяются при половом размножении или в результате полового процесса (§§26-27).

Организмы, принадлежащие к одному виду, имеют одинаковые приспособления к окружающей среде, существуют в очень близких условиях и распределены внутри определенного **ареала** (лат. area - пространство), или области обитания.

В пределах ареала особи вида расселены неравномерно. Обычно можно выделить участки, на которых они образуют плотные группы. Между ними представители данного вида встречаются редко или не встречаются вообще. Вероятность контакта особей внутри подобной группы гораздо выше, чем организмов из соседних групп. Такие более или менее изолированные поселения особей одного вида называют **популяциями** (лат. populus - население).

Особи внутри популяции генетически разнообразны и в разной степени приспособлены к окружающей среде. Благодаря разнообразию популяция способна существовать длительное время, возобновляясь за счет особей новых поколений.

Вопросы, связанные с взаимоотношениями особей одного вида, их пространственным и временным распределением относительно друг друга и по отношению к внешним условиям изучаются **популяционной биологией**. Ее основы были заложены в 20-30-х годах XX века Феодосием Добржанским, Сьюэллом Райтом, Сергеем Сергеевичем Четвериковым и другими.

### §31. Генетическая и фенотипическая структура популяции

Популяции всех видов, размножающихся половым путем, генетически неоднородны. Это означает, что любая особь из популяции обычно отличается от любой другой как по своему генотипу, так и по фенотипу.

Каждая популяция имеет свой специфический набор генотипов, свой генофонд.

Для характеристики популяции можно использовать **частоты аллелей** (количественное соотношение аллелей одного гена) и **частоты генотипов**.

Эти частоты характеризуют **генетическую структуру** популяции. Для описания популяции могут быть так же использованы признаки, имеющие несколько четко различимых вариантов, наследование которых определяется одним или несколькими генами. Их описание и анализ обычно не представляют особых трудностей. Такие признаки вслед за датским биологом Вильгельмом Иогансенем можно называть **фенами**. Их частоты отражают **фенотипическую структуру** популяции.

У ряда видов выделены немногочисленные четко различающиеся формы, так называемые **морфы**. Например, красные и черные формы у многих божьих коровок (рис. 31 - 1), разное количество полос на раковинах некоторых наземных моллюсков (рис. 31 - 2). Все это проявления **полиморфизма** (т.е. многообразия). Полиморфизм можно наблюдать по самым различным дискретным признакам не только морфологическим, но и физиологическим, биохимическим, поведенческим.

Изучение популяций часто показывает полиморфизм по белкам, в частности, ферментам, которые выполняют одинаковую функцию в клетках, но немного отличаются по первичной структуре и, следовательно, по электрофоретической подвижности. Их называют **изоферментами**.

В популяции можно наблюдать изменчивость и по количественным признакам. Она имеет непрерывный характер. Например, рост или вес особей популяции (рис. 31 - 3). Распределение особей с количественными признаками обычно имеет колоколообразную форму. Наиболее многочисленная группа представлена особями со средним значением признака.

Многие признаки носят приспособительный характер. Например, наличие нескольких цветовых форм у двуточечной коровки (рис. 31 - 1) трактуется следующим образом: красная окраска связана с приспособлением к успешной зимовке, а черная - это адаптация к интенсивному размножению летом.

У наземных улиток из рода цепэа (рис. 31 - 2) существует три типа окраски (желтая, коричневая и розовая) и 7 вариантов полосатости (от ее отсутствия до 6 отчетливых полос). Установлено, что эти признаки имеют различную приспособительную ценность, обеспечивая маскировочную окраску. Наиболее заметные особи чаще истребляются хищниками, например, дроздами. Коричневая же окраска связана с более прохладными местообитаниями.

Хорошо известен полиморфизм по группам крови у человека (§25). Если сопоставить группы людей из разных мест, можно видеть весьма существенные различия. Так, в Западной Европе преобладает группа А, среди индейцев Северной Америки необычно много людей с группой крови 0, а в Средней Азии и Сибири увеличена доля обладателей группы В (рис. 31 - 4). Считается, что группы крови связаны с различной устойчивостью к ряду заболеваний и отличия в частотах аллелей являются следствием избирательной гибели людей во время эпидемий.

В популяциях ползучего клевера выявлен полиморфизм по способности выделять синильную кислоту при нарушении целостности тканей. Это свойство

части растений, видимо, носит защитный характер и основано на ферментативной реакции одного из соединений, связанной с образованием цианистого водорода.

Фенотипическое разнообразие особей внутри популяций является следствием генотипической неоднородности.

Однако в природе можно встретить популяции, в которых значительная часть особей генетически однородна. Это популяции организмов, размножающихся бесполом или партеногенетическим путем. Так, некоторые сосудистые растения имеют четко выраженную клональную структуру популяций, когда все поселение состоит из вегетативных потомков одной или немногих родительских особей. Это, например, знаменитая секвойя вечнозеленая. После отмирания старого дерева из корневой поросли образуется новая группа особей и т.д. Такие клоны могут существовать тысячелетия, а доля особей, принадлежащих в одному клону (т.е. генетически однородных), может достигать 80%. Подобные примеры известны и для других растений. Так, один клон североамериканской осины занимал территорию в 40 га и включал 47 тысяч особей.

Своеобразие генетической структуры каждой популяции определяется, во-первых, так называемым **эффектом основателя**, т.е. генофондом тех особей, которые когда-то ее сформировали, во-вторых, текущими изменениями, которые для каждой популяции протекают по-разному.

В качестве примера можно привести одну из замкнутых баптистских общин в Пенсильвании (США), изначально малочисленную и изолированную. Ее члены оказались резко отличными как от населения восточной части США, так и Германии, откуда они эмигрировали, по многим признакам, в частности, по соотношению аллелей определяющих группы крови:

| Популяция             | Частота аллелей |            |            |
|-----------------------|-----------------|------------|------------|
|                       | $\Gamma^A$      | $\Gamma^B$ | $\Gamma^0$ |
| Германия              | 0,29            | 0,07       | 0,64       |
| США (восточная часть) | 0,26            | 0,04       | 0,70       |
| Баптистская община    | 0,38            | 0,02       | 0,60       |

Изменение частот аллелей может идти в результате мутационного процесса. Возникающие мутации, как правило, являются рецессивными. Большая часть мутантных аллелей является неблагоприятными, в том числе и летальными (лат. *letalis* - смертельный). Это так называемый **генетический груз** популяции. Пока их частота невелика и они находятся в гетерозиготном состоянии, они не проявляются фенотипически. С.С.Четвериков подчеркивал, что каждая популяция "как губка" накапливает огромный фонд скрытых мутаций.

В 1928 году он опубликовал работу "Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы". В природной популяции было отловлено более 300 самок плодовых мушек *Drosophila melanogaster*. Они отложили яйца в лабораторных условиях (каждая в свою пробирку), и из них вылупились мухи, которые потом скрещивались между собой (потомки каждой самки скрещивались только между собой, а не с потомками других самок). Такое скрещивание позволяет выявить рецессивные аллели (фенотипически проявляющиеся только в гомозиготе), так как у потомков близкородственных скрещиваний гены часто оказываются в гомозиготном состоянии.

В исследовании Четверикова оказалось, что мухи, полученные путем близкородственных скрещиваний, гомозиготны по рецессивным мутациям (это проявляется в наличии у них необычных признаков). Это означает, что и родители, и отдаленные предки этих мух - фенотипически нормальные насекомые, отловленные в природных популяциях, содержали в своем генотипе мутации в гетерозиготном состоянии. Четвериков показал, что часто таких мутаций очень много и что любая особь гетерозиготна по большому числу рецессивных мутаций.

Если мы будем исследовать какую-то конкретную популяцию, то обнаружим, что ее фенотипическая и генетическая структуры могут оставаться постоянными в течение длительного времени. Ключ к пониманию этого явления лежит в свободном скрещивании диплоидов. Это было установлено С.С. Четвериковым.

Простейшая модель, позволяющая это понять, связана с так называемым **принципом**, или **правилом Харди-Вайнберга**. Его суть состоит в том, что при неограниченно большом размере популяции, **панмиксии** (греч. *pan* - всё, *mixis* - смешивание), т.е. неограниченной возможности перекрестного скрещивания, отсутствии мутаций, отбора, миграций (а также перекрывания поколений) частоты генотипов диплоидных обоеполюх организмов будут сохраняться постоянными на протяжении многих поколений.

Рассмотрим эту модель. Есть два аллеля одного гена (соответственно *A* и *a*). Если частота аллеля *A* в популяции равна  $p$ , то частота аллеля *a* будет равна  $1 - p = q$ . Фактически эти частоты ( $p$  и  $q$ ) равны вероятностям образования соответствующих гамет. Тогда после

формирования зигот в следующем поколении частота генотипа AA будет  $p^2$ , генотипа aa -  $q^2$ , а гетерозигот -  $2pq$  (рис. 31 - 5). Несложно рассчитать, что в следующем поколении эти соотношения останутся прежними. Таким образом поддерживается в равновесии значительное генетическое разнообразие любой популяции диплоидных организмов, размножающихся половым путем.

Очевидно, что в природе условия соблюдения правила Харди-Вайнберга никогда не выполняются, так как, во-первых, невозможно существование неограничено больших популяций, во-вторых, каждая популяция в природе подвергается разнообразнейшим воздействиям и, в-третьих, обычно отсутствует возможность скрещивания между любыми двумя особями. Тем не менее, в природных популяциях часто легко можно определить частоты аллелей, пользуясь данными о частотах генотипов.

При сравнении популяций человека кроме АВ0-системы, часто используется MN-система (рис. 31 - 6). Она очень удобна для анализа, так как существует всего два аллеля: M и N, и гетерозиготы отличаются по иммунным характеристикам от обеих гомозигот. Легко можно проверить соответствие числа наблюдаемых генотипов соотношению Харди-Вайнберга. Например, в одной из популяций было проанализировано пять тысяч особей и полученные результаты проверены на соответствие теоретически ожидаемым частотам:

| Численность генотипов | Группа крови |      |        | Общая численность |
|-----------------------|--------------|------|--------|-------------------|
|                       | M            | MN   | N      |                   |
| Наблюдаемая           | 1515         | 2474 | 1011   | 5000              |
| Ожидаемая             | 1512,5       | 2475 | 1012,5 | 5000              |

Использование специального математического метода показало, что с вероятностью 99,9% наблюдаемое соотношение соответствует теоретически ожидаемому при  $p=0,55$ ,  $q=0,45$ .

Серьезные отклонения от равновесия по Харди-Вайнбергу вызывает неслучайность скрещивания, в частности инбридинг. Пусть некая популяция в исходном поколении состоит исключительно из гетерозигот *Aa*, размножающихся с помощью самооплодотворения. В первом поколении соотношение генотипов составит:

*AA* - 25%  
*Aa* - 50%  
*aa* - 25%.

В последующих поколениях будет наблюдаться равномерное сокращение доли гетерозигот, а в седьмом поколении они уже почти исчезнут. Произойдет **гомозиготизация** популяции. Следует отметить, что частоты аллелей при этом не изменятся.

Выдающуюся роль в изменении генофонда часто играют случайные (т.е. независимые от приспособленности генотипов)

процессы. У многих животных и растений - это, конечно, межпопуляционное расселение.

Другое широко распространенное явление - это **генетико-автоматические процессы**, или **дрейф генов**, сущность которого была установлена одновременно американским генетиком С. Райтом и нашими соотечественниками Николаем Петровичем Дубининым и Дмитрием Дмитриевичем Ромашовым. Дрейф генов обычно приводит к снижению разнообразия генофонда и изменению соотношения частот аллелей. Он является следствием резкого сокращения численности популяции в результате стихийного бедствия (внезапного похолодания, пожара, эпидемии и т.п.). Оставшиеся немногочисленные особи, во-первых, представляют только небольшую часть исходного генофонда, а во-вторых, резко увеличивается вероятность близкородственного скрещивания и соответствующей гомозиготизации. Чем меньше размер исходной популяции, тем больше вероятность случайных перестроек.

Распределение частот аллелей и соответственно фенотипов может быть использовано для математической оценки сходства популяций и соответственно для оценки возможных связей между соседними и удаленными друг от друга поселениями одного вида. Способов такой оценки много, а результаты анализа получающихся показателей часто очень интересны. Нередко они подтверждают представления о значительной обособленности популяций даже активно мигрирующих видов.

## Вопросы

- Что такое генофонд, частоты генотипов, частоты аллелей?
- Можно ли утверждать, что фенотипическое разнообразие полностью отражает генетическое разнообразие? Поясните.
- Существует исходная популяция, в которой все особи гетерозиготны (**Aa**). Гомозиготы по рецессивному аллелю имеют пониженную приспособленность по сравнению с гетерозиготами и доминантными гомозиготами. Какой будет частота аллелей **A** и **a** через 5 поколений, если в каждом поколении половина особей с генотипом **aa** погибает, не давая потомства?
- Рассчитайте соотношение генотипов вплоть до седьмого поколения в потомстве гетерозиготного растения при условии самооплодотворения.

## §32. Пространственно-временная, поло-возрастная и функциональная структура популяции

Каждую популяцию можно охарактеризовать не только по генотипам и фенотипам входящих в нее особей, но и по другим параметрам. Важными показателями являются **численность** особей и **плотность** их размещения. Характер пространственного размещения особей и то, как оно меняется со временем, отражает **пространственно-временную** структуру популяции.

Обычно в состав популяции входят особи, принадлежащие к разным полам (у раздельнополых организмов) и находящиеся на разных стадиях жизненного цикла. Следовательно, можно говорить о ее **поло-возрастной структуре**.

Популяции животных с элементами общественного поведения характеризуются **функциональной структурой**, отражающей разделение ролей между членами популяций.

Внутри популяции особи могут распределяться равномерно, случайным образом или мозаично, т.е. образуя скопления на отдельных участках. Часто генетически единая популяция разделяется в пространстве на **субпопуляции**.

Существование внутривидовых пространственных структур определяется в первую очередь тем, что даже самый маленький участок поверхности Земли неоднороден. Для почвенных насекомых и клещей длиной меньше нескольких миллиметров существенными могут быть различия в микрорельефе высотой и шириной в несколько сантиметров (рис. 32 - 1). Часто плотность распределения особей зависит от количества корма и контролируется специальными механизмами. Один из них - это **территориальность**, явление, связанное с защитой определенного участка от других особей того же вида.

Занимая определенный участок, самцы многих видов животных защищают его от приближающихся самцов своего вида и стараются привлечь на него самку. У млекопитающих они метят границы участка своими выделениями. У птиц обычно допустимая дальность для соседа определяется по слышимости пения самца. Иногда территориальность характерна для целой семьи или стада (рис. 32 - 2).

В какой-то степени сходное явление - это регуляция размещения в пространстве растений одного и того же вида с помощью биологически активных веществ, которые большинство растений выделяют в окружающую среду. Например, шалфей так сильно воздействует на другие растения, что вокруг его куртин образуются голые участки. Часто подобная регуляция осуществляется более простым путем: многие растения не способны развиваться в тени своих более зрелых родичей.

На одной и той же территории могут существовать фактически разные популяции. Например, у лососевых рыб, которые размножаются в

двухлетнем возрасте, нерест происходит в одних и тех же реках, популяции четных и нечетных лет не смешиваются друг с другом.

Другим подобным примером являются семнадцатилетние и тринадцатилетние цикады в Северной Америке, получившие соответствующие названия от количества лет, занимаемых личиночной стадией. В одном районе часто живут представители нескольких популяций, взрослые формы которых появляются в разные годы и, следовательно, не скрещиваются друг с другом. Тем не менее обычно есть особи, вылупляющиеся не в свое время. Таким путем обеспечивается обмен генетической информацией между популяциями разных лет.

Популяции могут занимать различные местообитания на одной и той же территории. Их называют **экологическими расами** (итал. *razze* - порода). Например, яблонная плодожорка, завезенная когда-то с культурной яблоней в Северную Америку, через 26 лет освоила и грецкий орех. Позже была выявлена раса, заселяющая груши. Взрослые особи спариваются на растении-хозяине и здесь же откладывают яйца. Обмен генетической информацией между такими расами затруднен.

Поло-возрастная структура популяции в первую очередь характеризует такое важное ее свойство, как самовоспроизведение. Более простой структурой обладают популяции многих беспозвоночных животных с одним размножением в течение жизни и отсутствием перекрывания поколений.

Наиболее сложна поло-возрастная структура долго живущих и многократно размножающихся форм таких как крупные млекопитающие и деревья.

Поло-возрастную структуру оценивают, когда хотят определить судьбу популяции: находится она в стабильном состоянии или ей грозит вымирание. Не вызывающей беспокойства считается ситуация, когда молодых особей несколько больше чем старых (рис. 32 - 3). Очень низкая доля или полное отсутствие молодых особей должны вызвать большую тревогу, так как это означает, что естественное возобновление популяции приостановилось. Соотношение полов также является показателем нормального состояния популяции. Обычно количество мужских и женских особей примерно равно (рис. 32 - 3), при этом организмов мужского пола может быть несколько больше (особенно среди более молодых особей).



У многих живых существ поло-возрастная структура включает покоящиеся стадии, на которых происходит переживание неблагоприятных условий.

У большинства одноклеточных прокариот, протист, водорослей, споровых растений и грибов - это **споры** (греч. spora - семя). Возникают они по-разному, но обычно имеют плотные и надежные оболочки, защищающие от перепадов температур, влажности, воздействия различных химических веществ. Семена семенных растений во многом напоминают споры.

Фактически это резерв популяции, своего рода долговременные вложения. Так, в подмосковных лесах в почвах на 1 кв. м обнаружено до 750 жизнеспособных семян березы.

В жизненных циклах животных также нередко можно обнаружить покоящуюся стадию. Очень часто это яйцо (разные черви, членистоногие, моллюски, рептилии, птицы), снабженное прочными оболочками и богатое питательными веществами. Большая часть насекомых имеет дополнительную покоящуюся стадию - куколку, появление которой нередко приурочено к началу неблагоприятного периода.

В любой популяции в той или иной степени присутствует "разделение труда" между особями. В самом простом виде это определяется ее поло-возрастной структурой, так как молодые особи в основном накапливают энергию (за счет питания или фотосинтеза), а взрослые - ее расходуют, особенно при размножении. У многих животных такое разделение прослеживается очень четко. Таковы, например, насекомые с полным превращением (жуки, бабочки, мухи и др.), взрослые особи которых могут часто вообще не питаться.

Часто особи одной из возрастных стадий выполняют расселительную функцию. У многих морских беспозвоночных такой стадией является личинка, у других - специальное поколение (у ряда кишечнополостных - медузы, а у насекомых расселительной может быть взрослая стадия. У наземных растений расселительной стадией часто являются семена, нередко снабженные разнообразными приспособлениями в виде крылаток, парашютиков, зацепок и т.п. (рис. 32 - 4).

Обычно более четкое функциональное разделение прослеживается у животных со сложным поведением и образующим какие-либо группы (стаи, стада, семьи) внутри популяции.

В стаях и стадах четкого функционального деления особей нет. **Стая** - это, как правило, временное объединение животных для достижения какой-либо цели.

Группировки такого типа очень характерны для рыб, птиц и некоторых насекомых. **Стадо** же обычно объединяет особей на протяжении длительного промежутка времени или даже постоянно (дикие северные олени, павианы). В целом входящие в стадо животные выполняют все основные функции вида: питание, размножение, воспитание молодняка и т.п. Обычно выделяется какая-то особь (или их группа), которая определяет общее поведение стада: направление и скорость его перемещения, выбор места для ночевки или пастбы и т.п. Чаще всего это бывает наиболее опытная (либо самая сильная) особь.

В **семьях** функциональное разделение более четкое. Примером могут служить общественные насекомые. Как правило, их семьи включают самок и самцов, которые обеспечивают размножение, и рабочих, в обычной ситуации не размножающихся. (рис. 32 - 5). У термитов рабочие - это личинки, а у перепончато-крылых (некоторые пчелы, осы, муравьи) - особая группа самок (27). Среди рабочих также могут быть представлены разные функциональные группы, во многих случаях различающиеся по строению. Например, солдаты или специальные муравьи-бочки. В колониях же кишечнорастворимых функциональная специализация особей может быть настолько большой, что часто такие образования могут рассматриваться как единый супер-организм (рис. 32 - 6).

## Вопросы

- Что такое территориальность? Приведите известные вам примеры.
- Попробуйте определить, как изменится численность и какова будет половозрастная структура популяций через 50 лет (рис. 32 - 3), параметры рождаемости и смертности останутся прежними
- Какую роль в популяции играют различные функциональные группы?
- Вспомните ботанику и зоологию и приведите примеры переживания неблагоприятных условий различными организмами.

## § 33. Динамика популяции

Все популяции изменяются во времени. Меняется генетическая структура, наблюдаются колебания общей численности, соотношения мужских и женских особей, личинок и взрослых, активных и покоящихся стадий. Всю совокупность таких изменений обычно называют **динамикой популяции**. Зная динамику, можно оценить, что популяцию ждет в будущем.

На динамику любой популяции влияют многообразные абиотические и биотические факторы, как внешние, так и внутрипопуляционные, в том числе особенности генофонда.

Увеличение числа особей в популяции зависит от рождаемости и смертности, т.е. переселения особей из других популяций, а уменьшение – от смертности и эмиграции.

В зависимости от динамики можно выделить два противоположных типа популяций: **стабильный** и **нестабильный**. В действительности между

ними есть все возможные переходы. Стабильный тип характерен в первую очередь для видов со значительной продолжительностью жизни, низкой средней плодовитостью и выживанием большей части потомков. Резких колебаний численности и других популяционных параметров обычно не наблюдается. Нестабильные популяции характеризуются очень резкими перепадами численности (обычно в десятки и даже сотни, а иногда и тысячи раз). Нередко они сопровождаются существенными изменениями других параметров. Такие популяции свойственны видам с небольшой продолжительностью жизни, очень высокой плодовитостью и значительной смертностью.

Примеры видов со стабильными поселениями - разнообразные древесные породы, крупные млекопитающие - слоны, тигры и др. Нестабильные популяции характерны для разнообразных насекомых и грызунов, а также многих травянистых растений.

Если использовать очень простую модель роста численности популяции, в которой через одинаковые промежутки времени количество особей удваивается, а гибель их не происходит, то можно видеть, что численность популяции будет возрастать резко, даже катастрофически. Так, если бактерия будет делиться каждые 20 мин, то при сохранении этих темпов через 36 ч ее потомки покроют весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через 2 ч - 2 м!

Это так называемый экспоненциальный рост (рис. 33 - 1). Он описывается уравнением:

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где  $N_0$  - исходная численность,  $N_t$  - численность во время  $t$ ,  $e$  - основание натуральных логарифмов (2,7183),  $r$  - показатель, характеризующий темпы размножения (**врожденная скорость роста**, т.е. приращение численности за единицу времени в пересчете на одну особь).

Именно такие расчеты были когда-то использованы английским исследователем Томасом Мальтусом для оценки роста народонаселения на Земле.

Численность любой популяции может нарастать экспоненциально. Это в первую очередь справедливо для теоретических построений (рис. 33 - 1) как характеристика потенциально возможного роста популяции. В природе такой рост может иногда наблюдаться на отдельных этапах её развития.

Численность популяции зависит не только от рождаемости, но и от других факторов. В общем виде численность популяции в некое время  $n$  обычно оценивается по следующей формуле:

$$N_n = N_t + B - D + C - E,$$

где  $N_n$  - количество особей в момент  $n$ ,  $N_t$  - количество особей в предыдущий момент времени  $t$ ,  $B$  - число особей, родившихся в промежутке  $t-n$  (**рождаемость**),  $D$  - число погибших за это же время

(**смертность**),  $C$  - количество иммигрантов (особей, вселяющихся из других мест обитания) и  $E$  - количество эмигрантов (особей, покидающих популяцию) за этот же временной промежуток. Количество мигрирующих особей, как правило, в меньшей степени влияет на изменение численности по сравнению с величинами рождаемости и смертности.

У разных видов доля особей, доживших до репродуктивного возраста, различна: у бактерий она составляет миллионную часть процента, у млекопитающих - десятки процентов. Соотношение между рождаемостью и смертностью может быть представлено в виде **кривых выживания**.

Существует три основных типа этих кривых (рис. 33 - 2). Кривая I типа характеризует популяцию, в которой смертность особей очень мала вплоть до достижения ими какого-то критического возраста. Такой тип распределения свойствен многим насекомым, а также более или менее крупным млекопитающим. Кривая II типа соответствует постоянной, независимой от возраста, смертности. Это типично для бактерий, многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних трав. Кривая III типа отражает массовую гибель особей в начальный период их жизни и относительно низкую смертность зрелых особей. Такой тип распределения характерен для морских организмов с очень мелкими личинками, а также для ряда насекомых.

Значительный отпечаток на характер динамики популяции накладывает средняя продолжительность жизни особей в популяции и то, сколько раз они способны размножиться на протяжении своей жизни. Последнее, в частности, определяет, перекрываются ли разные поколения этого вида. Например, у большинства насекомых они не накладываются, а у большинства млекопитающих и деревьев - всегда перекрываются.

В регуляции динамики обычно участвуют и сложные физиолого-поведенческие механизмы. Например, в периоды наибольшей численности половозрелость у полевок-экономок может наступать на 9-11-й месяцы, а в период нарастания численности - на 20-25-й день!

Динамика популяций каждого вида во многом определяется и случайными процессами, такими как демографическая неопределенность (связанная со случайными изменениями в картине выживания и воспроизводства), средовая неопределенность (определяемая существованием непредсказуемых перемен погоды, других абиотических и биотических факторов), генетическая неопределенность (порождаемая случайными ненаправленными изменениями генетического состава популяций).

В качестве одного из регуляторов динамики популяции может выступать внутрипопуляционная конкуренция. Ее значение резко возрастает, когда какой-либо ресурс (особенно пища) ограничен, а численность претендующих на него особей велика. В результате одна часть популяции выживает и дает потомство, а другая - гибнет (рис. 33 - 3). Динамика таких популяций хорошо описывается так называемой **логистической** (сигмоидной, S-образной) **кривой** (рис. 33 - 4, А). В этом случае характер роста популяции зависит от ее численности. С ее увеличением скорость роста падает, а кривая приближается к величине **К - поддерживающей емкости среды**, и выходит на плато. Это стабильные популяции.

Существуют виды, у которых изменение численности популяций отражает J-образная кривая (рис. 33 - 4, Б). Численность таких популяций вначале определяется величиной рождаемости и быстро увеличивается, превышая значение поддерживающей емкости среды. Затем смертность начинает преобладать над рождаемостью, и численность популяции резко снижается. У таких видов периоды нарастания и падения численности чередуются (нестабильные популяции). В результате можно наблюдать очень характерные циклические изменения численности (рис. 33 - 5).

Эти колебания численности популяций С.С. Четвериков назвал "волнами жизни". Волны жизни, или популяционные волны, могут приводить к генетическому дрейфу. Часто резкие колебания численности сопровождаются изменением границ популяций (рис. 33 - 6).

Двум типам популяционной динамики соответствуют две противоположные жизненные стратегии: **К** (от **К** - поддерживающей емкости среды) и **г** (от **г** - врожденной скорости роста). Стабильные популяции свойственны К-стратегам, а нестабильные - г-стратегам.

Основные различия между этими жизненными стратегиями приведены в таблице.

| <b>Признак</b>                          | <b>г-стратег</b>                                | <b>К-стратег</b>                          |
|---|---|---|
| Численность популяции                   | Очень изменчива, может быть больше К            | Обычно близка к К                         |
| Оптимальный тип климата и местообитаний | Изменчивый и(или) непредсказуемый               | Более или менее постоянный, предсказуемый |
| Смертность                              | Обычно катастрофическая                         | Небольшая                                 |
| Размер популяции                        | Изменчивый во времени, неравновесный            | Относительно постоянный, равновесный      |
| Конкуренция                             | Часто слабая                                    | Обычно острая                             |
| Онтогенетические особенности            | Быстрое развитие, раннее размножение, небольшие | Относительно медленное развитие, позднее  |

|                          |  |  |
|--------------------------|--|--|
|                          | размеры, единственное размножение, много потомков, короткая жизнь (менее 1 года) | размножение, крупные размеры, многократное размножение, мало потомков, долгая жизнь (более 1 года) |
| Способность к расселению | Быстрое и широкое расселение   | Медленное расселение   |

Если число особей ниже какого-либо определенного предела (разного для различных групп), то их генетическое разнообразие может оказаться недостаточным для успешного существования популяции. Поэтому оценка численности широко используется в разработке мероприятий по охране природы, в частности для того, чтобы определить необходимость включения вида в число охраняемых. Например, для многих млекопитающих критической считается численность примерно в 200 особей репродуктивного возраста.

### Вопросы

- Какой тип динамики численности наблюдается в популяциях человека?
- Зачем необходимо оценивать численность популяции?
- Приведите примеры влияния абиотических и биотических факторов на изменение численности популяции?
- Проанализируйте рис. 33 - 5 и попытайтесь объяснить, почему колебания численности гусениц и рыси отстают по времени от таких колебаний растений и зайцев? Почему численность рыси всегда намного меньше численности зайцев?

### § 34. Вид как система популяций

Некоторые виды расселены чрезвычайно широко. Их ареалы могут охватывать сотни тысяч кв. км. На этой территории (или акватории) вид существует при различных сочетаниях экологических факторов и заселяет разнообразные участки. Чем больше ареал, тем больше это разнообразие. Разнообразны и генетические структуры популяций, так как каждая популяция существует в определенных эколого-географических условиях на протяжении многих поколений, ее генофонд сложился под влиянием этих условий.

Внутри ареала вида обычно есть район (или районы), где условия оптимальны. Здесь численность популяций велика и более вероятны миграции. На окраинах ареала вида популяции обычно занимают небольшие

участки, явно изолированы друг от друга и характеризуются генетическими различиями.

Миграции особей обеспечивают обмен генетической информацией между популяциями. Поэтому можно говорить о **виде как системе популяций**. Популяционные системы разных видов не похожи друг на друга.

Есть довольно большая группа широко расселенных видов, ареалы которых занимают сотни и даже миллионы тысяч кв. км (рис. 34 - 1). Среди них есть даже **космополиты** (греч. kosmopolites - гражданин мира). Но очевидно, что видов, расселенных по всей поверхности Земли нет. Есть формы, встречающиеся на всех континентах (кроме Антарктиды) либо во всех океанах. Их и называют космополитами. Таких видов немного. Большинство же форм ограничено в своем распространении каким-либо участком поверхности Земли - континентом или океаном, а чаще - каким-то меньшим районом. Есть, например, тундровые, степные и пустынные животные и растения (рис. 34 - 2).

Если весь ареал вида располагается внутри какого-то сравнительно небольшого района, то такой вид называют **эндемичным** (греч. endemos - местный). Эндемиков особенно много в горах (рис. 34 - 3). Хорошо известны многочисленные эндемики озера Байкал: разнообразные беспозвоночные, рыбы.

Когда вид заселяет участки, удаленные друг от друга на такое большое расстояние, что связь между ними явно невозможна, говорят о **разорванном ареале**. Чаще всего это связано с историческим разрывом первоначально единой области распространения. Существуют виды, часть ареала которых приурочена к лесным районам Европы, а другая - к Восточной Азии (рис. 34 - 4). Причины возникновения такого разрыва, по-видимому, связаны с былыми наступлениями ледников и разрушением когда-то единой широколиственно-лесной зоны. Другой пример - виды, расселенные в северной части континента (лесная зона) и в высокогорьях его юга. Вероятная причина разрывов такого типа - северо-южные смещения природных зон и их обитателей во время потеплений и похолоданий, которые приводят к колебаниям границ ареалов (рис. 34 - 5).

Как правило, там, где условия наиболее благоприятны, популяции вида занимают все или почти все пригодные участки, а ближе к краям ареала популяции разрежены и часто отстоят друг от друга на большие расстояния.

Для растений общая картина распределения поселений внутри ареала была впервые описана русским ботаником Василием Васильевичем Алехиным как **правило предварения**. Суть его заключается в том, что если вид в степной зоне живет на равнине, то севернее он встречается на хорошо прогреваемых южных склонах, а, распространяясь на юг, занимает северные склоны.

Несколько позже другой наш соотечественник - энтомолог Григорий Яковлевич Бей-Биенко установил правило **зональной смены местообитаний** (рис. 34 - 6). Так, если мы возьмем какой-то широко распространенный вид, например небольшое саранчовое - короткокрылого конька, и посмотрим, как его поселения распределены в разных частях ареала, то обнаружим следующую картину:

В северной части ареала поселения приурочены к сухим и возвышенным, хорошо прогреваемым участкам. Обычно они небольшие и удалены друг от друга. В центре области распространения популяции встречаются во всех пригодных местах. Численность особей обычно наиболее велика, а соседние поселения часто смыкаются. На юге же поселения вида смещаются во влажные и относительно прохладные местообитания, например, в речные долины, а иногда еще и в средне- и высокогорья.

Распределение популяций вида внутри ареала позволяет выявить районы, наиболее благоприятные (оптимальные) для его существования. В этих районах популяции наиболее многочисленны и расположены близко одна от другой.

Внутри ареала каждого вида можно часто обнаружить различия между популяциями, заселяющими его оптимальную часть, и краевыми. Для последних нередко свойственна повышенная доля гомозигот (результат инбридинга), совершенно своеобразные наборы признаков (очевидно, связанные по происхождению с небольшим набором основателей каждой из таких популяций).

У растений в своеобразных условиях формируются так называемые **экоципы**, т.е. наследственно закрепленные внутривидовые формы (рис. 34 - 7).

В каждой части области распространения можно наблюдать своеобразный характер связей между соседними популяциями: обмен генами где-то выражен лучше, где-то хуже или вообще отсутствует. Чем дальше поселения друг от друга, тем менее вероятен обмен генетической информацией между ними. Однако возможна ее передача по цепи поселений от одного края ареала до другого. Это означает возможность объединения некоторых популяций в группы и позволяет говорить об **иерархическом строении популяционной системы**.

Часто между популяциями, занимающими крайние положения в популяционной системе, можно проследить постепенный переход от одного варианта какого-то признака к другому, так называемую **клину** (греч. klino - наклонение) (рис. 34 - 8). Иногда различия между популяциями, заселяющими разные части ареала вида, могут быть очень



существенными, а клинальный переход может отсутствовать. Часто в таких случаях внутри вида выделяют **географические расы** (итал. *razze* - порода) или **подвиды**, т.е. группы более или менее обособленных популяций с присущими для них общими признаками.

## Вопросы

- Приведите примеры широко распространенных, эндемичных видов и видов с разорванным ареалом.
- Почему эндемиков много в горах?
- Какие случаи клинальной изменчивости вы знаете?
- Оцените, как будет изменяться доля нового рецессивного аллеля **a** в процессе его переноса от одной соседней популяции к другой приследующих условиях:
  - есть ряд из 5 популяций (А, Б, В, Г и Д),
  - каждая популяция состоит из 10000 особей,
  - расселение идет один раз в поколение и всегда группами по 1000 особей (т.е. в первом поколении - из А в Б, во втором - из Б в В и т.д.),
  - в популяции А частота аллеля **a** - 100%,
  - в популяциях Б-Д исходная частота этого аллеля равна 0,
  - свойства каждой популяции соответствуют условиям правила Харди-Вайнберга.

## §35. Вид и его экологическая ниша

Вид (как и любая популяция) может быть охарактеризован с экологической точки зрения как некое целое.

Именно для этого был введен термин **экологическая ниша**. Она описывает положение, которое вид занимает по отношению к другим видам и абиотическим факторам. По образному выражению американского ученого Юджина Одумма, экологическая ниша - это "профессия" вида, а местообитание - его "адрес".

Каждая такая ниша может быть охарактеризована по предельным значениям параметров, определяющих возможности существования вида (температуры, влажности, кислотности и т.п.). Если для ее описания использовать много ( $n$ ) факторов, то можно представить себе нишу как некий  $n$ -мерный объем, где по каждой из  $n$  осей отложены параметры соответствующей зоны толерантности и оптимума. Экологические ниши различаются у разных видов.

Совокупность приспособлений вида (в первую очередь морфолого-анатомических и поведенческих), позволяющих ему успешно существовать в тех или иных экологических обстановках, называется его **жизненной формой**. Часто разные виды (в том числе не родственные, но заселяющие

сходные местообитания) очень близки по жизненной форме, можно сказать, что они принадлежат к одному типу жизненных форм. Многие такие типы имеют хорошо знакомые всем народные названия, например, деревья, кустарники, грызуны и т.д.

Жизненная форма в значительной степени определяет экологические возможности вида. Часто по его облику можно определить характер его приспособления к окружающей среде. Так, например, насекомые, обитающие в кронах деревьев, обычно хорошо летают. Живущие на злаках организмы чаще всего узкие, вытянутые, нередко окрашены в соломенные или зеленоватые тона. Цветковые растения тундры обычно приземисты, а их почки возобновления спрятаны в почву.

Для растений (в первую очередь высших) известно несколько подходов к выделению жизненных форм. Наиболее часто используют классификацию, предложенную датским экологом Кристеном Раункиером и основанную преимущественно на положении органов возобновления (рис. 35 - 1):

**Фанерофиты** (греч. phaneros - открытый и phyton - растение) - это в основном деревья и кустарники, почки возобновления которых расположены высоко над поверхностью почвы и защищены от неблагоприятных воздействий чешуйками и иными подобными образованиями.

**Хамефиты** (греч. chamai - на земле) - невысокие растения - кустарнички и полукустарнички, почки их возобновления размещаются близко к почве, зимой они покрываются снегом; примеры хамефитов - брусника и черника.

**Гемикриптофиты** (греч. hemi - полу, kryptos - скрытый) - это травянистые многолетники. Их надземные части отмирают, прикрывая почти возобновления, находящиеся на уровне почвы; таковы крапива двудомная и одуванчик лекарственный.

**Криптофиты** - растения с почками возобновления или верхушками видоизмененных побегов, скрытыми под землей или в другом субстрате; это различные луковичные, клубненосные и корневищные виды.

**Терофиты** (греч. theros - лето) - однолетние растения, переживающие неблагоприятные условия на стадии семян или спор.

Разнообразие жизненных форм грибов невелико. Особенно важны свободноживущие формы, образующие крупные плодовые тела и существующие в мутуалистических отношениях с семенными растениями. Как правило, при этом образуется **микориза** (греч. mykes - гриб и rhiza - корень), связанная с формированием непосредственного контакта корней растений с грибами. Другая широко распространенная симбиотическая (греч. symbiosis - совместная жизнь) форма существования грибов - это лишайники - стабильные объединения грибов с водорослями или цианобактериями.

Еще одно характерная группа грибов - это плесени, небольшие быстроразвивающиеся грибы с мелкими плодовыми телами, использующие для питания различные богатые органикой субстраты. К ним близки другие водные и

наземные грибы, перерабатывающие мертвые остатки других организмов. Очень велико значение паразитических грибов, поражающих как растения, так и животных.

Многие типы жизненных форм животных очевидны, но общеупотребительных названий обычно не имеют. Удобно отдельно рассмотреть обитателей суши и вод. Для первых к числу наиболее распространенных жизненных форм относятся (рис. 35 - 2):

**Аэриобионты** (греч. aer - воздух) - активно летающие виды (многие птицы, летучие мыши, насекомые), обладающие приспособлением к полету.

**Дендро- и тамнобионты** (греч. dendron - дерево, thamnion - куст) - это обитатели деревьев и кустарников (многие млекопитающие, рептилии, насекомые, паукообразные). Чаще всего животные средних и мелких размеров, обычно способные к лазанию по веткам и стволам.

**Хортобионты** (греч. chortos - трава) - животные, живущие в толще травянистого покрова (многие насекомые, паукообразные, млекопитающие).

**Герпетобионты** (греч. herpeton - пресмыкающееся) - это обитатели подстилки и ее поверхности, в первую очередь насекомые, многоножки, клещи. Нередко они хорошо бегают, но не способны летать.

**Педобионты** (греч. pedon - грунт) - почвенные формы, в частности, некоторые насекомые, клещи, дождевые черви, млекопитающие, круглые черви. Такие виды обычно либо обладают копательными приспособлениями, либо имеют тонкое и длинное тело и способны как бы пронизывать почву. Но некоторые настолько малы, что почвенные частицы не являются для них препятствием.

Животные и одноклеточные эукариоты, обитающие в воде, могут быть разделены на три основные группы жизненных форм (рис. 35 - 3):

**Планктобионты, или планктеры** (греч. planktos - блуждающий), - обычно мелкие и пассивно плавающие животные и одноклеточные, чаще всего сосредоточивающиеся в верхних слоях воды (ракообразные, жгутиконосцы, инфузории, диатомеи, различные личинки). Как правило, они обладают приспособлениями для парения в толще воды.

**Нектобионты** (греч. nektos - плавающий) - активно плавающие обитатели толщи воды (рыбы, водные насекомые, головоногие, крупные ракообразные).

**Бентобионты** (греч. benthos - глубина) - это формы, живущие на дне, даже нередко прикрепленные к нему либо закапывающиеся в грунт (многие кишечнополостные, моллюски, черви, мшанки, иглокожие).

Естественно, можно выделить и другие группы, например, обладающие приспособлениями к жизни в быстро текущих горных реках, обитателей коралловых рифов и т.п.

Известно, что одни виды способны существовать только в очень узких пределах условий, т.е. зона их толерантности (§ 30) узка. Это **стенобионты** (греч. stenos - узкий, bios - жизнь) (рис. 35- 4). Другие, наоборот, заселяют крайне разнообразные место-обитания. Последних часто называют **эврибионтами** (греч. euryus - широкий).

Реально можно говорить об экологической нише как общей сумме приспособлений вида, популяции или даже отдельной особи. Ниша - это

характеристика возможностей организма при освоении окружающей среды.

У многих видов на протяжении жизненного цикла фактически происходит смена экологических ниш, причем ниши личинки и взрослой особи могут различаться очень резко. Например, личинки стрекоз - типичные донные хищники водоемов, тогда как взрослые стрекозы, хотя и являются хищниками, но обитают в воздушном ярусе, изредка приземляясь на растения.

Экологическую нишу какого-то конкретного вида можно описать в виде своеобразной фигуры в n-мерном пространстве, где по каждой оси откладываются значения биотических и абиотических факторов, которые определяют жизнь особей вида (рис. 35 - 5). Обычно, по крайней мере, для животных, для описания экологической ниши достаточно трех оценок - место обитания, пища и время активности. Иногда говорят только о пространственной и трофической нишах. Для растений и грибов более существенно отношение к абиотическим экологическим факторам, временной характер развития их популяций и прохождение жизненного цикла.

Сравнение экологических ниш близких видов демонстрирует уникальность каждого из них (рис. 35 - 6).

Для каждого вида можно выделить **реализованную** и **потенциальную (фундаментальную)** экологические ниши. Первая характеризует экологическое n-мерное "пространство", в котором вид сейчас существует. Вторая - "пространство", в котором вид мог бы существовать, если бы на его пути не было бы каких-нибудь непреодолимых в данное время препятствий или важных врагов. Это особенно существенно для прогноза возможного расселения того или иного вида.

Часто новые популяции появляются за пределами свойственной виду области распространения в результате деятельности человека. Часть из них (особенно когда они оказываются в благоприятных условиях) формируют многочисленные поселения с высоким уровнем численности.

Многочисленны примеры переноса через Атлантический океан - из Евразии в Северную Америку и обратно. Из Северной Америки в Евразию были завезены и животные (ондатра, колорадский жук - рис. 35 - 7), и растения (синяк, люпин, американский клен). В противоположном направлении распространились зверобой продырявленный, бабочки - толстоголовка линейчатая и непарный шелкопряд. Даже ставший редким в Евразии и занесенный в "Красную Книгу" кузнечик - степная дыбка нашел благоприятные условия в Северной Америке.

При перекрывании экологических ниш друг с другом (особенно при использовании ограниченного ресурса, - например, пищи) может

начаться конкуренция. Поэтому если два вида сосуществуют, то их экологические ниши должны как-то различаться. Именно об этом говорит **закон конкурентного исключения**, основанный на работах русского эколога Георгия Францевича Гаузе: два вида не могут иметь в точности одну и ту же экологическую нишу.

Совокупность сосуществующих видов с очень похожими нишами в каком-либо сообществе называют **гильдией** (нем. Gilde - корпорация) (рис. 35 - 8). Живые существа, принадлежащие к одной гильдии, сильно взаимодействуют друг с другом и слабо - с остальными видами.

Виды, занимающие очень похожие ниши, но в разных районах, являются **экологическими эквивалентами**. Такие формы часто не родственны друг другу. Так, нишу крупных травоядных в прериях Северной Америки занимают бизоны и так называемые американские антилопы, в степях Евразии - сайгаки и дикие лошади, а в саваннах Австралии - крупные кенгуру.

## Вопросы

- Вспомните 20 видов комнатных и 20 видов огородных растений.
- Определите их жизненные формы по размеру и сравните распределения для тех и других. Попробуйте объяснить различия.
- Приведите примеры эври- и стенобионтов
- В каких случаях у одного вида может быть несколько резко отличающихся экологических ниш?
- Приведите примеры экологических эквивалентов среди растений и животных для лесных и пустынных местообитаний.
- Как называются жизненные формы личинок и взрослых особей стрекоз?