



УДК 575.82

Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

*Петрозаводский государственный университет,
ivanter@petsu.ru*

Ключевые слова:

периферические популяции

Аннотация:

Анализируются микроэволюционные явления, протекающие в периферических популяциях политипических видов животных. Характерные для периферии ареала структурно-популяционные перестройки видового населения и резкие и неритмичные флуктуации численности способствуют усилению генетического оборота и повышению наследственной изменчивости. Наряду с ужесточением отбора, учащением хромосомных рекомбинаций и оживлением мутационных и генетико-автоматических процессов это активизирует эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 июня 2012 года

Опубликована: 08 июля 2012 года

Введение

Проблема популяционной организации видового населения включает множество аспектов, в том числе и кардинальный вопрос о так называемом системном эволюционном прогрессе, проявляющемся в прогрессивном усложнении системной организации природы и формировании соответствующих надорганизменных биосистем – от популяций и биоценозов до биосферы в целом. Но если идея о прогрессивной морфофизиологической эволюции традиционно, еще со времен Ж. Ламарка и Ч. Дарвина, уделялось и уделяется достаточно большое внимание (позднее она нашла достойное воплощение в классических работах А. Н. Северцова, 1925, 1939; И. И. Шмальгаузена, 1940, 1946; Дж. Г. Симпсона, 1948 и др.), то концепция системного прогресса как важнейшей составляющей единого процесса органической эволюции по-прежнему остается почти не затронутой исследованиями. Между тем эволюционный процесс, исходя и из концепции того же Ч. Дарвина, и в еще большей мере из самых современных научных представлений, целиком и полностью протекает не на уровне организма, а в недрах видовых населений (популяций), которые, как известно, и являются элементарными единицами эволюции (Тимофеев-Ресовский, 1974; Майр, 1968, 1974; Dobzhansky, 1937, 1970). Настоящее сообщение посвящено именно таким микроэволюционным явлениям, протекающим в популяциях мегаареальных политипических видов организмов и одновременно являющимся прямым следствием их сложной пространственной структуры. При этом сама усложненная популяционная организация политипических видов, являясь результатом прогрессивной эволюции, с одной стороны, придает виду требуемую адаптивную устойчивость и функциональную лабильность, а с другой – обеспечивает необходимую микроэволюционную активность, способность к адаптивному преобразованию и широкой экспансии за границы ареала.

Результаты

Согласно современным представлениям (Haldane, 1955; Mayr, 1963, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), размеры, форма и географическое положение ареала отражают обычно не только биологические свойства вида, но и направления и характер его исторического расселения. Этим, а также экологическими особенностями популяции, обусловленными ее местонахождением в структуре ареала, определяются величина, конфигурация, плотность и динамика популяционного населения, а также масштаб и характер генетико-автоматических процессов (дрейф генов, межпопуляционный генетический обмен и т. п.).

В географическом центре видового ареала чаще всего располагаются комплексы оптимальных физико-географических и биоценотических условий для особей данного вида. Поэтому именно здесь наблюдаются наибольшая средняя плотность населения и максимальные размеры популяционных ареалов и численностей особей в популяциях, а также наибольшая насыщенность различными, в основном доминантными мутациями.

Проведенный нами анализ популяционной организации большого ряда политипических видов млекопитающих и птиц, и прежде всего детальное изучение их северных приграничных популяций, показал, что на периферии ареала условия для жизни вида обычно резко ухудшаются, в связи с чем наблюдается проявление мозаичного распределения как самих популяций внутри вида, так и их собственного населения, формирование популяций с относительно небольшими по размерам ареалами и малой численностью особей, а также гораздо чаще происходит характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. Все это существенно стимулирует протекающие на периферии ареала активные микроэволюционные процессы. У видов, продолжающих активно расселяться в определенном направлении, популяции близ той границы видового ареала, которая расположена в направлении расселения, могут быть достаточно большими как по ареалу, так и по численности особей. Отсюда и особый характер наследственной изменчивости периферических популяций, на что обращал внимание еще Н. И. Вавилов (1935). На периферии видовых ареалов повышается вероятность существования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает и вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций.

Периферия видового ареала характеризуется, таким образом, двумя основными особенностями. С одной стороны, уменьшение размеров популяции и увеличение давления изоляции между ними повышает вероятность случайного выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций и полиплоидов и тем самым появляются условия для оживления явлений первичного формообразования. С другой стороны, по периферии видовых ареалов обычно наблюдаются экстремальные для данного вида абиотические и биотические условия среды обитания, что, в свою очередь, может способствовать возникновению географической изменчивости, характеризующей внутривидовые таксоны, путем изменения векторов отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Из работ Дж. Холдейна (Haldane, 1955) и Э. Майра (Mayr, 1963, 1970) известно, а теперь подтверждено более поздними, в том числе и нашим исследованием, что давление отбора на периферии не только сильнее, но и отличается по характеру отбора от его давления в центре ареала. Центральные популяции, находясь в наиболее благоприятных для вида экологических условиях, обычно достигают большей численности, регулируемой главным образом зависящими от плотности факторами. В популяциях же с низкой численностью, обитающих в экстремальных условиях периферии ареала, действует главным образом отбор на приспособленность к факторам, не зависящим от плотности. Большую роль в обновлении генофонда периферических популяций играют и характерные для них популяционные волны – резкие и неритмичные перепады численности.

Следует иметь в виду и то обстоятельство, что относительная структурная гомозиготность на периферии ареала создает, согласно работам Х. Карсона (Carson, 1958, 1965), возможность для повышения числа хромосомных рекомбинаций. При этом предполагается, что краевые популяции, обитающие не только в более суровых для вида, но и более колеблющихся условиях, способны, благодаря большему числу хромосом, участвующих в свободной рекомбинации, к лучшей генетической адаптации к новым условиям. Наконец, как отмечал М. Уайт (White, 1959), уменьшение полиморфизма и сбалансированности гетерозигот, которое мы находим в периферических (а особенно в изолированных) популяциях, снижает генетический гомеостаз и уменьшает эволюционную инертность этих популяций. Они гораздо более способны ответить на новое и усиленное давление отбора и, следовательно, воспользоваться новыми эволюционными возможностями, чем популяции из «самого сердца» вида. Таким образом, периферия ареала предоставляет видовому населению все три необходимых эволюционных фактора – во-первых, более широкую наследственную изменчивость в лице

учащенных мутационных и хромосомных вариаций, во-вторых, усиленный, благодаря экстремальной и изменчивой, среде пресс естественного отбора и, в-третьих, более выраженные и многообразные по форме процессы изоляции. К этому следует добавить и характерные для периферии ареалов популяционные волны, ведущие к значительному оживлению генетико-автоматических процессов.

Нами проведен анализ географических особенностей популяционной организации и многолетней динамики численности ряда широко распространенных, политипических видов мелких млекопитающих Палеарктики. В основном это виды, относящиеся к так называемым г-стратегам, т. е. организмам с низкой индивидуальной стойкостью, компенсируемой приобретенной в процессе эволюции высокой популяционной стойкостью – сложной популяционной организацией, ведущей к появлению эффективных компенсаторных (авторегуляторных) механизмов популяционной адаптации. Среди них рыжая, красная и темная полевки, лесная мышовка, лесной лемминг, водяная полевка, обыкновенная, малая и средняя бурозубки. Кроме них в анализ включен и ряд охотничье-промысловых видов, таких как белка, ондатра, летяга, заяц-беляк, крот, куница, лось и глухарь, многие из которых представляют К-стратегов, т. е. виды с высокой индивидуальной стойкостью и, соответственно, с низкими темпами популяционной динамики и слабой выраженностью компенсаторных популяционных механизмов. Эти исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видовой ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). Для центра ареала характерны относительно регулярные, ритмичные, небольшой амплитуды (не более 15–20 крат) колебания, находящиеся в более высоком диапазоне численности, а для периферии – резкие (амплитуда до 100 и более крат) и расположенные в низком диапазоне колебания с нерегулярным рваным ритмом, связанные в основном с соответствующими изменениями экзогенных внешних факторов.

Итак, в условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяция более устойчива и ритмична. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более эффективными механизмами компенсаторной регуляции, приводящей плотность популяции в соответствие с ресурсами биоценоза.

Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и, наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структуры, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда, обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. О генетических предпосылках этих явлений мы уже говорили. Остается пояснить экологические факторы дополнительной эволюционной активности периферических популяций, связанные с упомянутой выше перестройкой их пространственной и возрастной структуры.

В первом случае речь идет о закономерной смене характера территориального размещения населения с равномерного при высокой численности на неравномерный, мозаичный, формирующий постоянные резерваты и их изоляцию при снижении численности, а во втором – о динамической смене возрастных аспектов популяции мелких грызунов, служащей эффективным механизмом авторегуляции численности (Ивантер, 1975, Ивантер и др., 1985).

К периферии видовой ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование небольших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. На периферии видových ареалов, как уже говорилось, повышается возможность формирования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видовой ареала может поставлять «кандидатов» для процессов первичного формообразования. Более выражены и гораздо четче и рельефнее проявляются в периферийных зонах видовой ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект А. Деннеля, упомянутый выше процесс закономерной смены сезонно-возрастных генераций, компенсаторная нейро-гуморальная (через стресс) авторегуляция численности и ряд других (Ивантер, 1975, 2010, Ивантер и др., 1985; Ивантер, Макаров,

2001).

Заключение

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации вида определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии видового ареала. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционно-экологических функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, его места и биоценотических функций в экосистеме, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые же составляют эволюционный потенциал и резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций постоянно находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к микроэволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

Библиография

- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М.: Сельхозгиз, 1935. 410 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.
- Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты микроэволюционного процесса // Чарльз Дарвин и современная биология. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 277–281.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 273 с.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во Думнова, 1925. 139 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 358 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Carson H. L. The population genetics of *Drosophila robusta* // Adv. Genet. 1958. Vol. 9. P. 1–40.
- Carson H. L. Chromosomal morphism in geographically widespread species of *Drosophila* // The Genetics of Colonizing Species. New York: Academic Press, 1965. P. 87–105.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 2th ed. New York: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Haldane J. B. S. Populations genetics // New Biol. 1955. Vol. 18. P. 34–51.
- Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1963. 870 p.
- Mayr E. Populations, species, and evolution. Cambridge: Press of Harvard University, 1970. 457 p.
- White M. J. D. Speciation in animals // Austral. J. Sci. 1959. Vol. 22. P. 32–39.

Peripheral populations of polytypic species and its role in the evolutionary process

**IVANTER
Ernest**

Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:

peripheral populations

Summary:

Microevolutional phenomena proceeding in the peripheral populations of polytypic animal species were analyzed. It was shown that the structural and population rearrangement of species population typical for the periphery of the natural habitat and the sharp and irregular number fluctuations contribute both to the enhancement of genetic turnover and to

the increase of hereditary variability. Along with more strict selection, more frequent chromosomal recombination and the enhancement of the mutation and genetical automatic processes it activate the evolutionary changes leading to the gain of new territories by the species, the change of an ecological niche and the formation of new populations and even species. Peripheral populations are the most important outposts of the species evolution. It is here that the major evolutionary events unfold, resulting in the adaptive morphogenesis and opening the way for further moving of species.