

Структура вида и внутривидовая изменчивость

Как уже отмечалось, большинство видов являются политипическими, т.е. в различной степени дифференцированными на формы и группы. Причины могут быть разными и возникать на любой основе: биохимической, физиологической, половой, возрастной, экологической и т.д.

Со времен Линнея длительное время разновидность была единственным подразделением вида и под ней понимали все, что отличалось от идеального типа вида. Разновидность долго была единственной категорией для регистрации морфологической изменчивости в пределах вида и в то же время доказательством наличия такой изменчивости. Когда сравнительные морфологические и анатомические исследования видов стали дополняться экологическими, генетическими, биохимическими, появилась возможность исследовать структурные единицы вида.

Популяция как элементарная единица эволюции

Обычно каждый вид имеет свою область распространения - ареал, границы которого определяются границами пригодных для данного вида условий обитания. Космополитами - видами, обитающими повсеместно - являются, прежде всего, человек, сумевший освободиться из-под влияния окружающей среды, и некоторые обитающие совместно с ним животные, такие как серая крыса и рыжий таракан. Родина рыжего таракана - южная Азия, откуда в XVIII столетии он был завезен в Европу, и расселился благодаря человеку по всему земному шару. Родина серой крысы - Юго-Восточная Азия. В Европу она попала в XVI веке, расселяясь на торговых кораблях. Сейчас серая крыса распространена на всех континентах, кроме Антарктиды.

Границы ареалов видов со временем могут меняться. Как правило, это связано с изменением условий существования, миграциями, а также с адаптацией видов к новой среде обитания. В настоящее время ареалы многих видов меняются под влиянием хозяйственной деятельности человека.

Как правило, в пределах своего ареала животные, растения, грибы или микроорганизмы распространены неравномерно, так как в природе нет идентичных условий для существования и размножения. В процессе своей эволюции и становления вид приспособляется к среде и занимает наиболее благоприятные местообитания в ареале. Например, колонии кротов встречаются лишь в отдельных луговинах, заросли крапивы — по оврагам и канавам, лягушки одного озера бывают отделены от другого соседнего озера и т. д.

Население вида распадается на естественные группировки и можно выделить отдельные «пятна высокой плотности» - популяции. Каждая популяция может объединять несколько локальных поселений. Однако эти разграничения не устраняют возможности скрещивания между особями, занимающими

пограничные участки. Таким образом, популяция — это форма существования вида в конкретных условиях среды и наименьшая эволюционирующая единица.

Популяция представляет собой совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, длительно существующих на определенной части ареала внутри вида и относительно обособленных от других популяций. Особи одной популяции обладают наибольшим сходством по всем признакам, вследствие того, что возможность скрещивания внутри популяции выше, чем между особями соседних популяций, и они испытывают одинаковое давление отбора. Несмотря на это популяции генетически неоднородны и гетерогенны вследствие непрерывно возникающей наследственной изменчивости.

Поскольку популяции до некоторой степени репродуктивно изолированы друг от друга, их генофонды уникальны. Для каждой популяции характерен свой генофонд - совокупность генотипов всех особей популяции. Генофонды разных популяций даже одного вида могут различаться. В то же время, популяция — открытая генетическая система и благодаря миграции особей способна обмениваться генами с другими популяциями того же вида.

Как правило, на практике границы локальных популяций определить достаточно сложно. Существует ряд подходов в решении данной проблемы. Одним из самых распространённых для оседлых видов является ориентация на изменение плотности населения. Там, где плотность ниже, условно намечают границу. Для мигрирующих особей ориентацией являются территории, предпочитаемые для размножения. Это могут быть птичьи базары, лежбища моржей или котиков и т.д. Но такой подход не всегда оказывается эффективным. В некоторых случаях для выявления популяционной структуры используют анализ динамики численности. В разных популяциях в разных частях ареала изменения численности, как правило, не совпадают.

В последнее время для изучения популяций активно используют методы кариологии, секвенирования ДНК или электрофореза белков. Таким образом, выявляют генетическое своеобразие популяций. Разрешающая способность данных методов очень велика. Результаты подобных исследований свидетельствуют о существовании сложной иерархии генетической структуры населения вида.

Процесс образования новых видов начинается внутри популяции, то есть популяция является элементарной единицей эволюции. Почему же именно популяцию, а не вид или отдельную особь рассматривают как элементарную (наименьшую) единицу эволюции?

Особь не может эволюционировать. Индивидуальное развитие любого организма запрограммировано, и генотип остаётся неизменным. Продолжительность жизни особей предопределяется генетически, хотя у различных видов она варьирует (от нескольких минут до нескольких тысяч лет), организмы отмирают. Т.е. организменный уровень организации во временном отношении является закрытой системой.

Особь в ходе развития может изменяться, приспособляясь к условиям внешней среды. Но эти изменения не эволюционные, так как они не передаются по наследству (модификационная изменчивость). Вид, как правило, неоднороден и состоит из ряда популяций. Популяция относительно самостоятельна и может длительное время существовать вне связи с другими популяциями вида. В популяции протекают все эволюционные процессы: у особей возникают мутации, между особями происходит скрещивание, действуют борьба за существование и естественный отбор. В результате генофонд популяции со временем изменяется, т.е. эволюционирует, и популяция становится родоначальником нового вида. Именно поэтому элементарная единица эволюции - популяция, а не вид.

Таким образом, с эволюционных позиций популяция, как элементарная, наименьшая единица эволюции, должна обладать двумя основными неотъемлемыми свойствами. Во-первых, генофонд популяции должен отличаться от генофондов других популяций того же вида, т.е. должна быть частичная репродуктивная изоляция. Во-вторых, численность популяции должна быть достаточной для обеспечения устойчивого существования в чреде поколений. Способность к саморегулированию численности, поддержанию плотности популяции на оптимальном уровне является важнейшим свойством популяции и свидетельствует о целостности и объективности существования популяций в природе.

Популяционная структура видов часто бывает довольно сложной, и локальные поселения могут объединяться в более крупные группировки.

Многочисленные локальные популяции связаны друг с другом происходящими между ними скрещиваниями, образуя расы и биологические виды. Эти популяционные системы представляют собой воспроизводящиеся группы более крупного ранга, чем локальные популяции. Популяционные системы высокого ранга, объединяющие несколько более мелких единиц, стабильны во времени, и могут обладать собственной эволюционной судьбой.

Локальная популяция, таким образом, представляет собой одну из составных частей более обширной популяционной системы; она принадлежит к определённой расе и определённому виду.

Как мы уже отмечали, члены данной локальной популяции имеют общий генофонд. Более крупная система локальных популяций — раса — также имеет единый генофонд, но более обширный. Еще более масштабным и разнообразным генофондом обладает биологический вид, представляющий собой сумму скрещивающихся между собой рас. Однако скрещивание между популяциями и расами не выходит за пределы, которые соответствуют границам вида. В отличие от внутривидовых популяционных систем, вид является закрытой генетической системой.

Для описания пространственных взаимоотношений между локальными популяциями и между популяционными системами в биологии используют термины «аллопатрия» и «симпатрия».

Аллопатрия. Популяции или виды, обитающие в разных неперекрывающихся ареалах, называют аллопатрическими («алло» - врозь, «патриа» - местообитание). Уровень скрещивания между такими популяциями зависит от пространственного расстояния между ними. Географические расы аллопатричны. В случае смежных географических рас интерградация (процесс возникновения промежуточных популяций между первоначально изолированными группировками) может быть более или менее непрерывной; если такие расы разобщены, то степень скрещивания между ними снижается и интерградация прерывается.

Симпатрия. Популяции, область обитания которых в большей или меньшей степени перекрываются или даже совпадают, называют симпатрическими («сим» - вместе, «патриа» - местообитание). Как правило, симпатрическими могут быть экологические расы одного вида. Нескрещивающиеся между собой виды, сосуществующие в пределах одной и той же территории, также симпатричны.

Парапатрия. Эта третья ситуация носит промежуточный характер. Две популяции называют парапатрическими, если они занимают смежные, но неперекрывающиеся области и скрещивание между ними ограничено.

В силу того, что разные популяции в большей или меньшей степени изолированы друг от друга, между ними накапливаются генетические и морфологические различия, т.е. формируется *внутривидовая изменчивость*. Пространственные взаимоотношения между локальными популяциями и между популяционными системами в значительной степени определяют степень происходящего между ними скрещивания, следовательно, и тип создающейся изменчивости.

Внутривидовая изменчивость

Различные типы изменчивости, существующие в природе, в зависимости от причин возникновения и характера проявления, делятся на три основных класса, которые в дальнейшем мы рассмотрим по отдельности: 1) непрерывная географическая изменчивость или *клинальная*, 2) прерывистая *географическая* изменчивость, 3) дифференциация экологических рас или *экологическая* изменчивость. В природе разные типы изменчивости нередко бывают перемешаны. Характер изменчивости данного вида может быть различным в разных частях занимаемого им ареала.

Клиная изменчивость - непрерывное постепенное изменение признака вида, как правило, сопряженное с географической широтой, долготой или высотой над уровнем моря. Подобный тип изменчивости характерен для свободно скрещивающихся организмов, образующих большие непрерывные популяции. Обычно клиная изменчивость носит адаптивный (приспособительный) характер и связана с плавным изменением условий среды.

Таким образом, клиную изменчивость рассматривают как результат адаптации популяций к грациям каких-либо абиотических или биотических

факторов среды. Например, обычное увеличение размеров тела внутри ареала вида с юга на север или потемнение особей в теплых и влажных областях и т.д.

Существует несколько правил, описывающих закономерности клинальной изменчивости. Согласно *правилу Бергмана* у теплокровных животных (птиц и млекопитающих) особи из северных популяций вида крупнее, чем из южных. Такая закономерность объясняется особенностями терморегуляции: теплопродукция пропорциональна объему тела, а теплоотдача - его поверхности. Удельная поверхность тела (отношение площади поверхности к объему) меньше у крупных животных. Поэтому на севере «полезно» быть крупным, чтобы больше производить тепла и меньше его отдавать, а на юге - мелким.

Правило Аллена - у млекопитающих особи из северных популяций вида имеют более короткие выступающие части тела (уши, хвост, лапы), а на юге - более длинные. Это правило, как и правило Бергмана, объясняется механизмами терморегуляции - выступающие части увеличивают удельную поверхность тела и способствуют теплоотдаче.

Правило Глогера - у теплокровных животных особи из популяций, обитающих в районах с теплым и влажным климатом, имеют более насыщенную окраску, а в местностях с холодным и сухим климатом - более тусклую. Физиологический смысл этого явления не совсем ясен и, вероятно, связан с особенностями синтеза пигментов.

Наиболее ярко непрерывная географическая изменчивость волка проявляется в изменении линейных размеров тела. Наиболее крупные северные волки - тундровые и таежные. Вес их тела достигает 50 кг и более. Наиболее мелкие волки - пустынные: их вес не превышает 35 кг. Такая изменчивость объясняется правилом Бергмана.

Кроме изменчивости в размерах тела существует и изменчивость окраски. Тундровые волки светло-серые с голубоватым оттенком, лесные - темно-серые с буроватым оттенком, окраска степных и пустынных волков - песочного цвета. Эту изменчивость можно объяснить покровительственной окраской: для удачной охоты волки должны быть незаметными на фоне окружающей среды.

Непрерывная географическая изменчивость лисицы соответствует правилам Бергмана и Аллена. Линейные размеры тела южных лисиц примерно на 10 -15 % меньше, чем у северных. Кроме того, южные лисицы имеют относительно более длинные уши и хвост.

Наиболее ярко клинальная изменчивость лисицы проявляется в окраске. Лисы из северных лесных районов имеют наиболее яркую рыжую окраску, тогда как окраска степных и пустынных лис более тусклая - песочного или серого цвета. Изменчивость окраски лисицы можно частично объяснить правилом Глогера, частично - покровительственной окраской.

Сорока - хорошо известная птица, имеющая яркую черно-белую окраску. Проявляется слабая клинальная изменчивость - с запада на восток происходит редукция черной и развитие белой окраски на первостепенных маховых перьях. В

западной части ареала у большинства птиц вершины первостепенных маховых (включая концы внутренних опахал) чёрные, в восточной (Тянь-Шань) много птиц с белыми вершинами внутренних опахал первостепенных маховых. Внутренние второстепенные маховые перья обычно имеют синий блеск.

Географическая внутривидовая изменчивость возникает там, где области обитания популяций одного вида в рамках ареала относительно малы и разделены большими промежутками или какими-либо географическими барьерами (географическая изоляция). В результате вид представлен рядом разобщённых и отличающихся друг от друга географических рас, приспособленных к условиям своей локальной среды.

Примеры подобного прерывистого распределения местообитания: острова, образующие архипелаг, — для наземных организмов, цепи озер — для водных организмов, вершины гор — для альпийских видов, выходы горных пород на травянистой равнине и т. п.

В результате уменьшается поток генов между группами и под действием отбора или отбора в сочетании с дрейфом генов в пределах каждой колонии формируется географическая внутривидовая изменчивость. Данные популяции аллопатричны.

В некоторых случаях, особенно у видов с достаточно большим ареалом, у которых внутривидовая географическая изменчивость носит не плавный, а прерывистый характер, все популяции внутри ареала вида можно объединить в несколько групп, заметно отличающихся друг от друга по внешнему виду особей. Такие группы популяций, каждая из которых имеет свой ареал, называются подвидами. Основная причина, приводящая к возникновению морфологических различий, заключается в длительной географической изоляции подвидов друг от друга. Географическая изоляция со временем может привести к видообразованию, и подвиды часто рассматривают как зарождающиеся виды.

Например, выделяют несколько подвидов обыкновенной белки, хорошо отличающиеся друг от друга по окраске. Западный подвид (украинские белки) имеет ярко-рыжую окраску, белки из центральных частей ареала (восточноевропейские и западносибирские подвиды) светло-серые, а восточные подвиды - темно-серые. Эти различия в окраске сформировались в результате длительной изоляции популяций белок друг от друга и сами по себе не имеют приспособительного значения.

Выделяют 14 подвидов желтой трясогузки, различающихся друг от друга по окраске головы.

Фазан - оседлая птица, населяющая пойменные леса по долинам горных рек Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока. В результате климатических изменений его некогда сплошной ареал распался на несколько географических изолятов, существующих независимо друг от друга на протяжении нескольких тысячелетий. В результате длительной изоляции сформировалось несколько подвидов фазана. Поскольку основные различия между подвидами выражаются в

брачной окраске самцов, они сформировались, вероятно, вследствие полового отбора, имеющего разное направление в разных популяциях.

Экологическая изменчивость - третий из основных типов внутривидовой изменчивости — это дифференциация экологических рас. Скрещивающиеся между собой расы приспособлены к разным местообитаниям в пределах одной и той же территории. Как правило, это могут быть временные (сезонные) адаптации и пространственные (на разных ярусах одного ареала). Таким образом, эти экологические расы симпатричны. Характерной чертой экологических рас является синхронность жизненных циклов.

Экологические расы принимают разнообразные формы: это светлюбивые и тенелюбивые расы у видов, обитающих в саванне; расы, приуроченные к разной высоте, у горных видов; расы, различающиеся по растению-хозяину, у насекомых и сезонные расы у организмов, размножающихся в разное время года.

Расы по хозяину обычны у насекомых. Во многих группах насекомых каждый вид имеет очень узкий круг хозяев, на которых он может кормиться и размножаться.

Например, в Северной Америке местная плодовая мушка яблонная пестрокрылка приспособилась к обитанию на яблоне, завезённой в Америку. Первые случаи заражения яблони этим насекомым отмечены в 1866 году. Яблонная пестрокрылка - американский по происхождению вид. До завоза яблони в Америку она жила на боярышнике местных видов. В настоящее время расы этого вида, обитающие на яблоне и боярышнике, не скрещиваются между собой, даже если яблоня и боярышник, на которых есть представители этого вида, растут рядом. Поскольку во многих местах яблони и боярышник растут в тесной близости, расы по хозяину симпатричны.

Дальнейшая судьба выше рассмотренных популяций любого вида организмов неизвестна - пойдет ли их обособление дальше, или же барьеры, разделяющие популяции, нарушатся, и восстановится обмен генами между разными популяциями. В первом случае изолированные популяции могут дать начало новым самостоятельным видам, во втором они вновь объединяются в один вид. Так или иначе, судьба отдельных популяций зависит в первую очередь от дальнейших изменений среды, которые, как правило, непредсказуемы.

Структура вида у животных и растений

Единодушие в терминологии и классификации структурных единиц вида до сих пор нет. Но все признают, что любой вид это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуровневой иерархией групп.

Как было показано выше, популяция является наименьшей эволюционной единицей, но далеко не однородной с точки зрения структуры. Внутри популяции всегда можно выделить группы особей, объединённых более тесным генетическим родством. Рассмотрим более подробно.

Безусловно, наиболее очевидной единицей жизни в природе является особь. С эволюционных позиций особь - единица отбора, то есть то, что либо гибнет, либо передает свой геном следующему поколению. В природе особи объединяются в более или менее плотные группировки, разные по численности, занимаемому пространству и плотности населения.

Структура видового населения наиболее детально изучена у высших позвоночных. Как правило, родители и их потомство, до достижения самостоятельности в добывании пищи, занимают индивидуальные участки, то есть территорию, необходимую для прокормления такой семьи и снабженную убежищами. В таком случае мы можем говорить о семье как группе особей.

Потомство, по достижении самостоятельности, обычно мигрирует, вступая во взаимодействие с другими особями данной популяции. Хотя часто семейные группы сохраняются в целостности на более длительный срок. У волков семья обычно состоит из пары родителей, потомства данного сезона и потомства предыдущего года - переярковок. Иногда, зимой, к такой семейной стае присоединяются другие взрослые волки, возможно, тоже родственники. Формируются уже семейные группы. У животных такие группы часто называют демами.

Более крупные объединения, состоящие из нескольких родственных или (и) тесно связанных поведением особей, представлены, например, прайдом у львов, кланами у пятнистых гиен, колониями сурков и т.д. Генетическое родство особей в подобных структурных образованиях может способствовать фиксации тех или иных наследственных особенностей, отличающих данную группу от других.

Объединению семейных групп в более крупные образования способствует неоднородность условий среды, в результате чего повышается плотность населения в тех местах, где лучше пищевые и защитные характеристики. Также поведенческие связи способствуют более эффективному поиску пищи, защите от хищников и встрече полов.

Подобные группировки, более или менее устойчивые в чреде поколений могут играть заметную роль в микроэволюционном процессе. Например, столетиями сохраняются колонии грачей в старинных парках в Англии. Однако, их обычно рассматривают в качестве микропопуляций, субпопуляций, демов, то есть частей популяций более высокого ранга.

Более крупным объединением, включающим в себя несколько микропопуляций, считается локальная (местная) популяция. Внутривидовыми структурами выше популяционного уровня у животных являются расы и подвиды, о которых мы говорили выше.

Таким образом, у животных существует сложная, подвижная во времени и пространстве структура видового населения, которая может быть представлена в виде иерархии популяционных группировок. Эти группировки, как и вся иерархия, видоспецифичны и обладают более или менее выраженным морфологическим, физиологическим, биохимическим и генетическим сходством.

А.С. Баранов (1986) предложил следующую многоуровневую систему у животных: особь – семья – дем - группа демов - популяция – группа популяций (расы) – подвид – полувид – вид – надвид.

При этом самостоятельную эволюционную судьбу могут иметь только популяции и группы популяций разного ранга.

В отличие от животных, высшие растения обладают свойствами, затрудняющими анализ их популяционной структуры. Растения не могут активно перемещаться и выбирать среду обитания. Поэтому у них развита модификационная изменчивость, которая не позволяет надежно пользоваться морфологическими и физиологическими признаками для выделения обособленных генетических общностей.

Наиболее подробную и логичную систему иерархически соподчиненных популяций семенных растений предложил К. М. Завадский. Рассмотрим ее основные положения с учётом современных представлений по данной проблеме.

Элементарной группой организмов, объединённых тесным генетическим родством, считается биотип. С позиции современной науки биотипом можно считать потомство одного растения. У животных аналогичным объединением является семья или дем.

Более многочисленное объединение особей составляет морфобиологическая группа или изореагент - морфологически различимая группа внутри популяции, имеющая сходный ритм развития и одинаково реагирующая на условия среды. Подобная группа может представлять собой и модификацию и более обособленную генетически группировку, на фенотипы которой модификация накладывает свой отпечаток. Как правило, изореагенты не способны к самостоятельному существованию вне популяций и эволюции.

Например, выделяют изореагенты по предпочтению к определенному составу почвы или ее кислотности (эдафогруппы), по конкурентоспособности (ценогруппы), по срокам размножения и ритмам вегетации (феногруппы).

Морфобиологические группы, согласно К. М. Завадскому, объединяются в экоэлементы - внутрипопуляционные формы, обладающие единым, нерасщепляющим генетическим комплексом и отличающиеся морфофизиологическими признаками, обусловленными особенностями экологических условий узкого местообитания. Это может быть форма и размер куста, темп роста и развития и т.д. Экоэлементы объединяются в локальную популяцию, соответствующую локальной популяции у животных.

Экотип - (от греч . oikos - жилище, местопребывание и тип), группа однородных популяций в пределах одного и того же вида растений, у которых в процессе приспособления к условиям местообитания выработались наследственно закрепленные морфологические, физиологические, биохимические и другие особенности. Чем обширнее ареал вида и разнообразнее экологические условия, тем больше у него число экотипов (например, у сосны обыкновенной выделяют 36 экотипов).

Наглядный пример существования нескольких экологических рас у одного вида описан у растения ястребинки - обычный экотип этого вида ястребинок, растущий в лесах с травянистым покровом, обитающий на прибрежных песчаных дюнах и горный экотип. Все они отличаются морфологией листьев, стебля и т.д.

Благодаря экотипам вид максимально использует разнообразные условия среды и приобретает высокую устойчивость. При элиминации одного экотипа вид сохранится в других экотипах. Экологическая раса как самостоятельная внутривидовая единица, обладающая собственным ареалом, способна в ходе эволюции выйти на уровень нового вида.

Подвид – сформированная географическая или региональная экологическая раса, представляет собой совокупность популяций или одну суперпопуляцию, обитающих на территории с более или менее одинаковыми климатическими, почвенными и другими физическими и биогеографическими особенностями среды. В зависимости от местообитания выделяют подвиды горные, равнинные, островные и т. д.

Таким образом, несмотря на все трудности, обусловленные особенностями биологии растений, можно утверждать, что для них, как и для животных, характерна сложная и лабильная иерархическая структура популяций.

Особенность этой системы состоит в том, что единицы, стоящие выше популяции (экотип, подвид), представляют собой викарирующие (т.е. пространственно взаимоисключающие друг друга), или аллопатрические, группы, а единицы, стоящие ниже популяции по рангу (экоэлемент, изореагент, биотип) – симпатрические, существующие совместно на одной и той же территории.

При этом, так же как и у животных главным структурным элементом вида и наименьшей эволюционной единицей признаётся локальная популяция.

Биологический вид — общая совокупность всех рас — представляет собой наиболее важную популяционную систему в природе и в эволюционной биологии. Биологические виды сохраняют обособленность благодаря механизмам репродуктивной изоляции, которые предотвращают или сильно снижают обмен генами между ними. Барьеры, препятствующие размножению, действительно существуют и обуславливают прерывистость в характере изменчивости, которая обозначает границы между видами. Репродуктивная изоляция наиболее очевидна и выражена у симпатрических популяционных систем организмов, размножающихся половым путем. По существу такие системы представляют собой самостоятельные биологические виды. Сохранение различных сочетаний признаков в условиях симпатрии — это наилучший критерий видового статуса рассматриваемых популяционных систем.

Меньше ясности и определенности в случае аллопатрических видов. Нет сомнения, что выраженные биологические виды могут обитать на разных территориях. Однако не всегда обособленные аллопатрические популяционные системы представляют собой сформировавшиеся биологические виды, поскольку такие системы могут быть также разобщёнными географическими расами,

обладающими сходными чертами. К какому рангу принадлежат различающиеся между собой аллопатрические популяции, зависит от степени различия между ними, а это — понятие относительное; кроме того, оно зависит от наличия или отсутствия репродуктивной изоляции, что в таких случаях обычно невозможно бывает установить без специальных дальнейших исследований.

В сложную единую иерархическую систему популяций вид объединяет поток генов. При нарушении этих связей, т.е. при возникновении изоляционного барьера, из одной генетической системы возникают две.

Внутривидовое разнообразие на всех уровнях, от индивидуальной изменчивости до экоэлементов и более крупных группировок, имеет значение не только как материал или этап эволюции, но и как фактор, защищающий вид от локальных, кратковременных и циклических изменений среды, т.е. обуславливающий эволюционную стабильность видов на данной территории во всём спектре пространственного и временного разнообразия среды обитания.

Только когда имеющееся внутривидовое разнообразие станет не способным поддерживать численность вида в меняющихся условиях, т. е. когда будет нарушена экологическая устойчивость данной популяции или вида, изменчивость из фактора эволюционной стабильности станет материалом эволюции и эволюционная стабильность сменится процессом выработки адаптаций к новым условиям.

Итак, как правило, вид политипичен и представляет собой целостную интегрированную систему соподчиненных популяций.

Внутривидовые отношения являются одновременно результатом и объектом эволюции, а их противоречивость — источником и движущей силой их эволюции.

Стоит отметить, что межвидовые отношения — это качественно иной тип отношений, по сравнению с внутривидовыми, т.к. они возникают на другой основе. Основой для возникновения и формирования внутривидовых отношений является воспроизведение вида, для межвидовых — трофические связи в пределах биоценозов. Любой биоценоз формируется и перестраивается главным образом через изменения пищевых связей (цепей питания).

Популяционные единицы и таксономические категории представляют собой отдельные стадии процесса эволюционной дивергенции. Высшие таксономические категории представляют собой продукты макроэволюции. Дивергенция на уровне популяций и групп популяций относится к проблемам видообразования.

Типы видов

Описание новых видов часто сталкивается с определенными сложностями, связанных как с неоднозначным соответствием критериев вида друг другу, так и с постепенностью и незавершенностью процесса видообразования. В зависимости

от того, какого рода сложности возникали при выделении видов и каким образом они были решены, выделяют так называемые "типы видов".

Монотипический вид. Виды, у которых различные географические популяции незначительно отличаются морфологическими признаками, называются монотипическими. Такие виды обычно обладают неразорванным ареалом, на протяжении которого географическая изменчивость выражена слабо. Глухарь - пример монотипического вида.

Политипический вид. Виды, распадающиеся на крупные группировки географических или экологических рас, подвидов, хорошо морфологически отличающихся от других популяций данного вида, называются политипическими.

Нередко с помощью морфологического критерия выделяется целая группа близкородственных форм, обитающих, как правило, в сильно расчлененной местности (в горах, либо на островах). Каждая из этих форм имеет свой ограниченный ареал. Если между сравниваемыми формами существует географический контакт, то возможно применение критерия репродуктивной изоляции: если гибриды не возникают, либо относительно редки, этим формам придается статус самостоятельных видов; в противном случае описывают разные подвиды одного вида.

Когда же анализируемые формы географически изолированы, оценка их статуса довольно субъективна и происходит только на основании морфологического критерия: если различия между ними очевидны, то перед нами - разные виды, если нет - подвиды.

Не всегда в группе близкородственных форм удается однозначно определить статус каждой формы. Иногда группа популяций замыкается в кольцо, охватывающее горный массив или земной шар. В таком случае может оказаться, что выраженные (обитающие совместно и не гибридизирующие) виды связаны друг с другом цепью подвидов.

Например, ареал комплекса больших белоголовых чаек охватывает широким кольцом северное полушарие земного шара - кольцевой ареал чаек. На берегах Северного и Балтийского морей обитают два вида чаек – серебристая чайка и чайка-клуша. Эти два вида объединяются друг с другом на другом краю ареала, образуя цепь связанных популяций. В пределах комплекса выделяют до 15 различных форм, различающихся по окраске спины и крыльев, цветом ног и окологлазничного кольца. Их таксономический статус невозможно установить, так как обитающие совместно и негибридизирующие виды (серебристая чайка и чайка-клуша) оказываются связанными друг с другом цепью скрещивающихся подвидов. Кольцевые перекрытия являются наиболее убедительными доказательствами географического видообразования, о котором более подробно поговорим позже.

Полиморфный вид. Иногда в пределах единой популяции вида существуют две или несколько морф - групп особей, резко отличных по окраске, но способных свободно скрещиваться друг с другом. Как правило, генетической основой

полиморфизма является действие разных аллелей одного гена. Причины и пути возникновения этого явления могут быть различны. В связи с этим различают адаптивный полиморфизм и гибридогенный полиморфизм.

Примером адаптивного является полиморфизм богомола. У богомола существует зеленая и бурая морфы. Первая плохо заметна на зеленых частях растений, вторая - на ветках деревьев и сухой траве. В экспериментах по пересаживанию богомолов на фон не соответствующий их окраске удалось показать, что полиморфизм в данном случае мог возникнуть и поддерживается благодаря естественному отбору: зеленая и бурая окраска богомолов является защитой от хищников и позволяет этим насекомым меньше конкурировать друг с другом.

У самцов испанской каменки существуют белогорлая и черногорлая морфы. Характер соотношения этих морф в разных частях ареала позволяет предположить, что черногорлая морфа образовалась в результате гибридизации с близкородственным видом - каменкой-плешанкой. Это пример гибридогенного полиморфизма.

Виды-двойники - виды, обитающие совместно и не скрещивающиеся друг с другом, но практически не отличающиеся морфологически. Чаше виды-двойники встречаются среди групп животных, использующих для поиска полового партнера запах (насекомые, грызуны) и реже - у тех, которые пользуются зрительной и акустической сигнализацией (птицы).

Одним из немногочисленных примеров видов-двойников среди птиц являются два вида клестов: клест-еловик и клест-сосновик. Обитая совместно на значительной территории, охватывающую Северную Европу и Скандинавский полуостров, эти виды не скрещиваются друг с другом. Морфологические различия между ними незначительные и выражаются в размерах клюва: у сосновика он несколько толще, чем у еловика.

Домовая и курганчиковая мыши внешне неразличимы. Тем не менее, их образ жизни сильно различается, и в природе они не скрещиваются. Домовая мышь строго территориальна, курганчиковая мышь живет поселениями, формируя "курганчики" с многочисленными норами. Домовая мышь терпима к человеку и часто проникает в дома, курганчиковая мышь не может жить по соседству с человеком.

"Полувиды". Видообразование - длительный процесс, и поэтому можно столкнуться с такими формами, статус которых нельзя оценить объективно. Иногда в природе встречаются популяционные системы, которые нельзя отнести ни к хорошим видам, ни к хорошим расам. Примером таких систем следует считать промежуточные стадии дифференциации между разобщенными географическими расами и аллопатрическими видами или между экологическими расами и симпатрическими видами. Они еще не являются самостоятельными видами, поскольку скрещиваются в природе, но это уже и не подвиды, так как морфологические различия между ними весьма существенны. Традиционных

категорий «раса» и «вид» недостаточно для того, чтобы подвести под них все встречающиеся в природе ситуации.

Такие формы называются "пограничными случаями", "проблемными видами" или "полувидами". Э.Майр предложил называть родственные формы, которые на основании имеющихся данных трудно определить как подвиды или самостоятельные виды, "полувидами", а группу родственных полувидов - "надвидом".

Формально им приписываются бинарные латинские названия, как у "нормальных" видов, и в таксономических списках они помещаются рядом друг с другом. "Полувиды" встречаются не так уж и редко.

Обыкновенная и белошапочная овсянки - два хорошо различающихся вида. Область их совместного обитания простирается на 2,5 тыс. км. с запада на восток (от Уральских гор до Байкала) и на 2 тыс. км. с севера на юг. При этом между ними существует регулярная гибридизация: на разных участках зоны перекрывания ареалов гибриды составляют от 3 до 50% численности популяции.

Поскольку эволюция непрерывна, исследователи иногда застают системы популяций на таком этапе их дивергенции, когда трудно считать вид единым, но, в то же время, дивергирующие группировки еще не достигли полной обособленности и им трудно придать ранг самостоятельных видов. Именно такие системы часто трактуют, как надвиды, а входящие в них группировки - как полувиды. Примерами надвидов, состоящих из полувидов, могут служить дифференциация у больших синиц и у черной и серой ворон.

В Западной Европе отсутствует серая ворона, ее заменяет близкий вид - черная ворона. Зона гибридизации серой и черной ворон проходит по территории Германии, Чехии, Австрии и границе Италии. Гибридная зона существует, по-видимому, уже несколько тысяч лет, но ее ширина, тем не менее, не превышает 100 км. Причины сохранения гибридной зоны в настоящее время окончательно не ясны и представляют интересную и важную научную проблему.

Вопросы для повторения:

1. Почему популяцию считают элементарной единицей эволюции?
2. Почему нельзя считать особь единицей эволюции?
3. Какие популяционные системы называют аллопатрическими и симпатрическими?
4. Назовите типы внутривидовой изменчивости.
5. Какие структурные единицы вида можно выделить у животных и растений?
6. Какое эволюционное значение имеет внутривидовое разнообразие?
7. Какие виды называют видами-двойниками, полиморфными видами?

Задание: заполните таблицу «Внутривидовая изменчивость»

Тип внутривидовой изменчивости	Характеристика	Примеры

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ