

УДК 591.5;591.9;591.95

КОЛОНИЗАЦИЯ: ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОЛОНИСТОВ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ

© 2023 г. А. В. Чабовский^а, *, Е. Н. Суркова^а, О. Н. Батова^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Поступила в редакцию 10.07.2023 г.

После доработки 28.07.2023 г.

Принята к публикации 06.08.2023 г.

Деятельность человека порождает новые глобальные процессы, в том числе изменения ареалов, вызванные трансформацией ландшафтов, биологическими инвазиями и изменениями климата. В ходе расширения ареала происходит освоение видом или популяцией новых пространств – колонизация. Исследование причин и процессов, сопровождающих колонизацию, а также ее последствий бурно развивается в последние 20 лет на стыке между такими областями биологии, как: пространственная экология, экология перемещений, экология инвазий, теория метапопуляций, поведенческая экология, эволюционная экология, популяционная генетика, теория персональности. В своем обзоре мы суммируем теоретические представления и эмпирические исследования, нацеленные на поиск ответов на два главных вопроса: что отличает колонистов от их сородичей и в чем специфика демографических и генетических процессов, протекающих на волне экспансии популяции?

Ключевые слова: колонизация, расширение ареалов, расселение, генетическая структура, демография, персональность

DOI: 10.31857/S0044513423100033, **EDN:** PUWBAN

“Варвар, который сумел постичь Равенну, и женщина-европейка, отдавшая предпочтение пустыне, могут показаться антагонистами. Однако же оба они оказались пленниками тайного порыва, порыва куда более глубокого, нежели доводы разума, и оба повиновались этому порыву, которого не сумели бы даже объяснить”.

(История воина и пленницы, Х. Борхес)

Колонизация, т.е. освоение новых пространств (см. Словарь) – неотъемлемая часть эволюционной истории любого биологического вида, а в современном, быстро меняющемся на наших глазах мире мы можем наблюдать ее воочию. Любые эволюционные или экологические изменения и инновации в популяциях, будь то формирование, возникновение новых культурных традиций или колонизация новых территорий, начинаются с отдельных особей. Сам собой возникает вопрос: отличаются ли *колонисты* (первопроходцы, первопоселенцы, см. Словарь) от других своих сородичей? И если да, то чем? Или же колонисты – это случайная выборка из *материнской популяции* (см. Словарь)? Не менее интересен и важен вопрос о последствиях колонизации на популяционном уровне, а именно: в чем специфика процессов, протекающих на волне экспансии (см. Словарь) ареала и в популяциях колонистов, в

сравнении с резидентными популяциями? В своем обзоре мы суммируем теоретические представления и эмпирические исследования, нацеленные на поиск ответов на эти вопросы. Кроме того, мы обсудим методологические проблемы исследования процесса колонизации.

Исследование колонизации – это междисциплинарная область биологии с очень широким кругом вопросов и методологических подходов. В своем обзоре мы ограничимся обсуждением двух тем: (1) фенотипическими (индивидуальными) особенностями колонистов и (2) последствиями колонизации на популяционном уровне, а именно их демографическими, генетическими и эволюционными аспектами. Вопросы об экологических последствиях на уровне сообществ, экосистем, ландшафтов, биоценозов мы оставляем за скобками, отсылая к соответствующим книгам и обзорам (см., например, Clobert et al., 2012; Дгебугадзе, 2014). Мы не будем подробно рассматривать непосредственные (экологические) и отдаленные (эволюционные) причины эмиграции. Преимущества и недостатки переселения на новые территории, как и влияние внешних условий в принятии решения “уйти или остаться” – это специальные области (см., например, Bowler, Benton, 2005; Matthysen, 2012; Edelaar et al., 2017). Хотя

они прямо связаны с исследованием колонизаций, мы оставляем их за рамками поставленных нами вопросов: нас интересуют не внешние драйверы, а индивидуальные фенотипические отличия, которые могут влиять на принятие решения уйти, успех переселения и освоения пустующих пространств при прочих равных условиях. Предположение о том, что разная склонность к дальним перемещениям — это внутренне присущее индивидуальное свойство, обосновано и теоретически, и практически (Clobert et al., 2001; Ronce, 2007; Matthysen, 2012; Chuang, Peterson, 2016). Этим аспектом мы и ограничимся.

Колонизацию и связанные с ней феномены исследуют у самых разных организмов и даже на клеточном уровне. Обсуждая конкретные примеры, мы сосредоточимся, в основном, на позвоночных, изученных в этом отношении в значительно меньшей степени, чем беспозвоночные (прежде всего, членистоногие), быстрый жизненный цикл которых и маленький размер позволяют исследовать их в экспериментальных популяциях (Miller, Inouye, 2013; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019).

ПОЧЕМУ НУЖНО ИССЛЕДОВАТЬ КОЛОНИЗАЦИЮ?

Мы живем в быстро изменяющемся мире во многом благодаря человеческой деятельности, которая порождает новые процессы, в т.ч. изменения ареалов видов в результате антропогенной трансформации ландшафтов, биологических инвазий и изменения климата (Формозов, 1959; Динесман, Савинецкий, 2000; Алимов и др., 2004; Хляп, Варшавский, 2010; Kokko, López-Sepulcre, 2006; Дгебуадзе, 2014; Markov et al., 2019; Sage, 2020). Расширение ареалов на видовом уровне как предмет исследований в биогеографии неразрывно связано с процессами на индивидуальном и популяционном уровнях: расселением отдельных особей в свободные местообитания, вызывающим экспансию популяции и формирование колоний на новых территориях. Перемещения особей в пространстве — ключевой процесс в динамике метапопуляций и включает три составляющие: эмиграцию, миграцию и иммиграцию (вселение в уже занятое местообитание) или колонизацию (вселение в свободное местообитание) (Ims, Yoccoz, 1997) (см. Словарь). Термин «колонизация» как освоение незанятых местообитаний и формирование новых популяций в явном виде был впервые введен Левинсом в его модели метапопуляции (Levins, 1969) и получил широкое распространение в популяционной биологии вслед за пониманием пятнистой структуры фрагментированных ландшафтов и популяций (метапопуляций) (Hanski, 1994; Hanski, Gaggiotti, 2004).

Исследование механизмов, а также экологических и эволюционных последствий колонизации стало особенно популярным в последние 10–20 лет. Сейчас эта тема продолжает бурно развиваться на стыке между такими областями биологии, как: пространственная экология, экология перемещений, экология инвазий, теория метапопуляций, поведенческая экология, эволюционная экология, популяционная генетика, теория персональности (personality), теория темпа жизни (pace-of-life theory) (Ims, Yoccoz, 1997; Hanski, Gaggiotti, 2004; Pavlov et al., 2006; Réale et al., 2007; Clobert et al., 2009; Amundsen et al., 2012; Chuang, Peterson, 2016; Rajora, 2019). Изучение колонизации важно не только с фундаментальной точки зрения, но также имеет большое значение для решения прикладных задач управления видами, находящимися под угрозой исчезновения, с одной стороны, а с другой — видами, имеющими экономическое и медицинское значение (Welles, Dlugosch, 2019).

Освоение популяциями новых пространств зависит от склонности и способности особей к перемещению из одного места в другое, иначе говоря, *расселению* (см. Словарь) (Holt, 2003; Kokko, López-Sepulcre, 2006; Welles, Dlugosch, 2019). Расселение — одна из самых фундаментальных черт жизненного цикла любого организма, которая влияет на динамику и эволюцию пространственно структурированных популяций, поток генов, распространение видов и их способность осваивать новые благоприятные условия (Наумов, 1955; Clobert et al., 2001, 2009; Bowler, Benton, 2005; Dobson, 2013). В контексте глобальных изменений (изменение климата, деградация и фрагментация ландшафтов, биологические инвазии) *расселение на дальние дистанции* (см. Словарь) — это ключевой механизм, позволяющим видам реагировать на изменяющиеся условия окружающей среды (Cote et al., 2010). Вместе с тем экспансия ареалов и колонизация должны иметь важные экологические и эволюционные последствия, в частности способствуя пространственной и генетической дифференциации популяций, микроэволюционным процессам и выработке адаптаций (Nichols, Hewitt, 1994; Bowler, Benton, 2005; Le Galliard et al., 2012; Orsini et al., 2013; Welles, Dlugosch, 2019). Таким образом, колонизация объединяет в себе процессы разных пространственно-временных масштабов на индивидуальном и популяционном уровнях: эволюционные процессы, приводящие к разнокачественности особей по склонности к расселению и способности к освоению новых пространств, процессы годового и жизненного циклов (расселение как сезонное явление и как стадия развития), формирование жизненной тактики и стратегии в новых экологических и социальных условиях за счет фенотипической пластичности или отбора, а также популяционную динамику.

Несмотря на хорошо развитую теорию, механизмы колонизации, а также процессы, протекающие в популяциях колонистов на краю расширяющихся ареалов, слабо изучены по сравнению с динамикой резидентных *материнских популяций* (см. Словарь), особенно среди позвоночных (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Chuang, Peterson, 2016; Welles, Dlugosch, 2019). Для того чтобы понять, какие фенотипические признаки влияют на тенденцию и способность особей к расселению и освоению новых территорий, с одной стороны, и какие демографические и генетические процессы происходят на волне экспансии — с другой, необходимо связать теоретические представления с эмпирическими исследованиями процесса колонизации, которых не хватает. Смещение ареалов и инвазии в ныне быстро меняющихся условиях среды открывают такие возможности (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Rajora, 2019).

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ: ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КОЛОНИСТОВ

Предполагают, что склонность и способность к расселению и, соответственно, колонизации обусловлены индивидуально устойчивыми характеристиками: поведенческими, физиологическими, нейрофизиологическими и морфологическими признаками, генетически обусловленными и/или формирующимися в процессе развития. Если эти признаки или какие-то из них оказываются скоррелированы (что далеко не всегда удается обнаружить, см. ниже), то они образуют “синдром расселения” (dispersal syndrome, см. Словарь) (Clobert et al., 2001, 2009; Ronce, 2007; Cote et al., 2010; Matthysen, 2012; Ronce, Clobert, 2012; Chuang, Peterson, 2016).

Начало этим представлениям положило большое экспериментальное исследование Майерс и Кребса (Myers, Krebs, 1971). Исходя из идеи о том, что популяции животных представляют собой совокупность разнокачественных особей, они сравнили оседлых и расселившихся на искусственно освобожденные участки полевков двух видов (*Microtus pennsylvanicus* и *Microtus ochrogaster*) по целому набору признаков (масса тела, пол, возраст, репродуктивный статус, исследовательская активность, активность в открытом поле и агрессивность) и обнаружили существенные различия между резидентами и переселенцами. С развитием исследований *персональности* у животных (см. Словарь) в последние два десятилетия, и особенно в последние годы, интерес к этой теме быстро растет. Появляются теоретические обоснования, модели и новые данные о том, что при прочих равных условиях успех расселения определяется индивидуальными особенностями, и успешно расселяющиеся особи, обеспечивающие экспансию популяции, — это не случайное подмноже-

ство фенотипов материнской популяции (Bowler, Benton, 2005; Ronce, 2007; Clobert et al., 2009; Chuang, Peterson, 2016; Markov, Ivanko, 2022). При этом большинство эмпирических исследований проведено в экспериментальных условиях, тогда как в природных популяциях отдельные признаки синдрома расселения до сих пор были показаны лишь для небольшого числа видов (Duckworth, Badyaev, 2007; Sih et al., 2004; Bowler, Benton, 2005; Ronce, 2007; Cote et al., 2010; Debeffe et al., 2014).

Физические характеристики

Расселение, а тем более перемещение на дальние расстояния с пересечением матрикса, т.е. непригодных местообитаний, с последующим вселением в уже занятые или свободные от сородичей местообитания (колонизация) связаны с рисками и требуют значительных энергетических затрат. Исходя из этих соображений, одним из важных фенотипических признаков переселенцев считают хорошее физическое состояние, в частности крупный размер и большую массу тела (Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016). Физические кондиции важны, как на первом этапе переселения — эмиграции, чтобы вынести тяготы дальнейшего пути, так и на последнем — на момент иммиграции в конкурентную среду или колонизации незнакомого пространства. Понятно, что затраты на перемещение, вселение и освоение нового участка могут ослабить физическое состояние настолько, что оно в итоге окажется хуже, чем у оставшихся в материнской популяции резидентов, но достаточным, чтобы успешно закрепиться на новом месте. Поэтому, строго говоря, сравнивать физические кондиции *иммигрантов* или *колонистов* с *резидентами* (см. Словарь) не всегда корректно. Например, у полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) не было выявлено различий в массе тела между колонистами и резидентами материнской популяции с учетом пола и возраста (Чабовский и др., 2023). Однако неясно, говорит ли отсутствие различий о том, что будущие колонисты исходно не отличались от резидентов.

Тем не менее, поскольку физические параметры — удобные и легкие в измерении характеристики особи, сравнительных исследований, которые их оценивают корректно, т.е. на разных стадиях расселения, довольно много. Например, у сусликов *Spermophilus beldingi* расселяющиеся зверьки на момент эмиграции были тяжелее, чем не расселяющиеся (Holekamp, Sherman, 1989). В экспериментальном исследовании зеленые лягушки (*Rana clamitans*) которые колонизировали искусственно созданные пустые пруды, отличались более крупным размером от резидентов, населяющих пруды — источники эмиграции. Более того, размер тела увеличивался с дистанцией от материнской популяции, указывая, что более

крупные лягушки более успешны в колонизации на дальних расстояниях (Searcy et al., 2018). Другой пример — инвазия жаб-аг (*Rhinella marina*) в Австралии, где на волне экспансии было больше длинноногих особей (Phillips et al., 2006). Размер тела и конечностей может коррелировать с локомоторной активностью, так что более крупные особи, вероятно, способны преодолевать большие расстояния. Тогда на волне распространения теоретически можно ожидать более крупных особей по сравнению с обитателями центральных областей (Chuang, Peterson, 2016), подтверждением чему служат рассмотренные нами примеры эмпирических исследований.

Индивидуальные особенности поведения

Начиная с первых работ, посвященных синдрому расселения как совокупности устойчивых фенотипических признаков, основное внимание уделяли поведенческим особенностям расселяющихся особей (Myers, Krebs, 1971; Bekoff, 1977). С развитием теории персональности у животных и с экспоненциальным ростом числа эмпирических данных на эту тему в самых разных областях биологии в последние 20 лет (Васильева, 2021; Laskowski et al., 2022), эта теория стала одной из главных и в исследованиях расселения, колонизации, экспансии ареалов и инвазий (Clobert et al., 2001, 2009; Ronce, 2007; Ronce, Clobert, 2012; Carere, Gherardi, 2013; Chuang, Peterson, 2016; Duckworth et al., 2018).

Чаще всего склонность к расселению и способность к колонизации у представителей разных таксонов (беспозвоночные, рыбы, рептилии, птицы и млекопитающие) связывают с общей активностью, исследовательской активностью и смелостью (или шире — рискованным поведением, risk-taking behaviour) вместе (как “синдромом исследователя”) или по отдельности (Duckworth, Badyaev, 2007; Cote et al., 2010; Le Galliard et al., 2012; Debeffe et al., 2014; Chuang, Peterson, 2016; Duckworth et al., 2018). Например, у европейской косули (*Capreolus capreolus*) расселившиеся особи исходно демонстрировали более высокий уровень исследовательской активности и энергетического обмена по сравнению с филопатричными (Debeffe et al., 2014). Домовые мыши (*Mus musculus*) с более высокой исследовательской активностью впоследствии расселялись раньше менее активных в этом отношении (Krascow, 2003). Рыжие полевки-колонисты (*Myodes glareolus*) демонстрировали более высокий уровень подвижности и активности, чем оседлые полевки в материнских популяциях (Ebenhard, 1987). Однако связь “синдрома исследователя” с расселением подтверждается не всегда. Например, у полевок *Microtus pennsylvanicus* и *Microtus ochrogaster* расселившиеся самцы демонстрировали более низкую исследовательскую активность, чем резиденты, при том,

что сам признак был высоко индивидуально устойчив и воспроизводим в последовательных тестах (Myers, Krebs, 1971). У обыкновенной гамбузии (*Gambusia affinis*) “синдром исследователя”, объединяющий скоррелированные и устойчивые во времени индивидуальные признаки (общую активность, исследовательское поведение и смелость), не был связан с дистанцией расселения (Cote et al., 2010a).

Один из знаменитых примеров в этой области — серия работ по результатам многолетнего изучения расселения в зависимости от индивидуальных различий в поведении у больших синиц (*Parus major*) в природной популяции в Нидерландах (Verbeek et al., 1994; Dingemanse et al., 2003; van Oers et al., 2004; Fidler et al., 2007). Сначала авторы показали, что исследовательская активность и смелость (склонность к рискованному поведению) особей коррелируют друг с другом. Более того, оказалось, что оба эти признака — устойчивые индивидуальные характеристики, изменчивость которых в последовательных тестах у одной особи меньше, чем их изменчивость между разными особями (Verbeek et al., 1994). Корреляция индивидуально устойчивых поведенческих признаков — надежный критерий поведенческого синдрома (Sih et al., 2004). Далее было показано, что в природной популяции исходный уровень исследовательской активности молодых и их родителей коррелирует с дистанциейnatalного расселения и выше у иммигрантов, чем резидентов (Dingemanse et al., 2003). Затем, проведя в лаборатории отбор синиц в четырех поколениях, авторы получили две линии — активно исследующих и смелых птиц, а также птиц несмелых, с низким уровнем исследовательской активности — и доказали, что эти признаки генетически связаны и наследуемы (van Oers et al., 2004). И наконец, они нашли генетическую основу межиндивидуальной изменчивости исследовательской активности, показав, что ее уровень определяется полиморфизмом гена дофаминавого рецептора, Drd4, некоторые варианты однонуклеотидных замен в котором коррелируют со склонностью к поиску новизны и рискованному поведению (Fidler et al., 2007). Впрочем, более позднее исследование, хотя и подтвердило зависимость между полиморфизмом Drd4 и исследовательской активностью в той же популяции синиц, не обнаружило ее в трех других популяциях, что запутывает представления о связи Drd4 со склонностью к расселению (Korsten et al., 2010). Тем не менее с полиморфизмом гена дофаминавого рецептора связывают и дистанцию расселения людей из Африки: чем выше частота аллелей 2R и 7R в полиморфном участке гена в популяциях разных народов, тем дальше они расселились за пределы Африки (Matthews, Butler, 2011). Та же закономерность показана для племен Южной Америки, где частота аллелей “поиска новизны” гена Drd4

коррелировала не только с дистанцией расселения, но и с образом жизни в недавнем прошлом: среди некогда охотников и собирателей она была выше, чем у племен, занимавшихся сельским хозяйством (Tovo-Rodrigues et al., 2010).

Связь расселения с агрессивностью и социальностью как чертами личности исследована хуже, а результаты исследований более разнородны и противоречивы (Le Galliard et al., 2012). С одной стороны, менее агрессивные особи с большей вероятностью будут вытеснены за пределы поселения или популяции в результате локальной конкуренции за ресурсы или партнеров. С другой стороны, агрессивность должна способствовать успешному закреплению в новой популяции или сообществе, обеспечивая более высокую конкурентоспособность на внутри- и межвидовых уровнях (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016). Так, у западных сиалий (*Sialia mexicana*) агрессивность и склонность к расселению — это устойчивые индивидуальные признаки, связанные фенотипически и генетически. В результате, на волне расширения ареала более агрессивные птицы встречаются чаще, облегчая дальнейшую колонизацию и вытеснение местного близкого вида (Duckworth, Badyaev, 2007; Duckworth, Kruuk, 2009). При этом на фенотип колониста влияют материнские эффекты, а именно порядок откладки яиц, который определяет изменчивость выросших птенцов в агрессивности и склонности к расселению. Самцы, вылупляющиеся из первых отложенных самкой яиц в кладке (“ранние самцы”), крупнее, более агрессивны и расселяются далеко, в отличие от более мелких, миролюбивых и филопатричных самцов, вылупляющимися последними (“поздние самцы”). Более того, когда ресурсы ограничены, а конкуренция за места гнездования высокая, самки производят больше “ранних самцов” — потенциальных эмигрантов и колонистов и, наоборот, — больше филопатричных “поздних самцов”, когда конкуренция низкая. В основе этой цепочки последовательных эффектов, влияющих на фенотип потомства, лежит гормональный фон матери, задаваемый внешними условиями (конкуренцией за ресурсы), а ее следствием — эмиграция и колонизация новых территорий агрессивными птицами с последующим снижением агрессивности в череде поколений колонистов в условиях низкой конкуренции в колониях (Duckworth, 2009; Duckworth et al., 2015). Более высокая агрессивность расселяющихся особей отмечена также у полевок разных видов, хотя и не у всех (Le Galliard et al., 2012a). В нескольких исследованиях была найдена генетическая основа корреляции между агрессивностью и расселением (Zera, Brisson, 2012). В частности, у макак-резусов и домовых мышей было обнаружено, что склонность к расселению связана с заменами в полиморфном некодирующем участке гена транспортера серотонина SLC6A4,

контролирующего агрессивное поведение (Trefilov et al., 2000; Krackow, Konig, 2008).

Более редки исследования роли социальности как индивидуальной черты поведения в расселении и колонизации, а их результаты еще более противоречивы. Бекофф в 1977 г. (Beckoff, 1977) предложил “гипотезу социальной сплоченности” (the social cohesion hypothesis), которая предсказывала, что более социализированные, более интегрированные в социальное окружение особи будут менее склонны к расселению. Она была подтверждена при исследовании желтобрюхих сурков (*Marmota flaviventris*), у которых самки, более вовлеченные в социальные взаимодействия в группе, впоследствии покидали группу с меньшей вероятностью, чем самки, избегающие партнеров по группе (Blumstein et al., 2009). Самки красно-серых полевок (*Myodes rufocanus*), расселившиеся на большие дистанции, активнее избегали конспецификов после расселения, чем более филопатричные самки (Ims, 1990). Низкая социальность коррелировала с дистанцией расселения у обыкновенной гамбузии, так что на волне экспансии было больше асоциальных особей (Cote et al., 2010a). Недавний обзор имеющихся немногочисленных работ показывает, что в целом более социальные особи более склонны к филопатрии (Taborsky, 2021), однако исключения из этого правила не редки (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010; Le Galliard et al., 2012).

В целом, можно заключить, что эмпирические данные подтверждают, хотя и далеко не всегда, что устойчивые генетически обусловленные индивидуальные поведенческие признаки (черты личности) определяют склонность и способность особей к расселению и могут играть свою роль в экспансии популяций и колонизации. К этим признакам, прежде всего, относятся общая активность, исследовательская активность и смелость, часто формирующие синдром связанных признаков, что предполагает наличие некой единой основы (Sih et al., 2004). Роль социальности и агрессивности в определении склонности и способности к расселению остается неясной, возможно в силу очень разных мотивационных основ и того, и другого поведения, меняющихся в зависимости от ситуации. Кроме того, оценки агрессивности и социальности в тестах и сами тесты значительно менее стандартизированы, чем измерения активности, исследовательского поведения или смелости в стандартных тестах открытого поля, тестах на новизну, испуг или выход из укрытия — обычных и довольно унифицированных процедур в исследованиях личности (Krebs et al., 2019; Laskowski et al., 2022). Вариативность процедур и способов оценки поведенческих признаков может вносить свой вклад в неоднородность и противоречивость результатов.

Несмотря на значительный интерес к теме и ее востребованность, исследований роли персо-

нальности в расселении, колонизации и экспансии ареалов до сих пор очень мало, и в основном это экспериментальные данные (Chuang, Peterson, 2016). Причина понятна: непросто наблюдать за расселением особей и распространением популяции в природе и одновременно оценивать индивидуальные поведенческие особенности резидентов и мигрантов. Более того, для этого надо оказаться в нужном месте в нужное время. Связанная с этим проблема — необходимость повторных измерений особей до и после расселения или, хотя бы, до расселения. В ином случае трудно, если возможно, связать разницу в поведении между колонистами и резидентами материнской популяции с разницей в их индивидуальных свойствах, а не в условиях “на родине” и “в колонии”. Например, в цитированной выше работе про больших синиц (Dingemanse et al., 2003) остается неясным, связана ли большая исследовательская активность, показанная в стандартном тесте иммигрантами по сравнению с местными резидентами, с исходно присущим им, еще до расселения, любопытством или это результат повышенной мотивации к исследованию в новой среде? Справедливости ради, надо отметить, что авторы в другой своей работе (van Oers et al., 2004) доказали наследуемость любопытства у больших синиц. В обзоре 20 сравнительных исследований личности у резидентов и переселенцев (Cote et al., 2010) поведение переселенцев до расселения было оценено в 13 работах, после расселения — в 10 и лишь в 4 как до, так и после расселения. Таким образом, неоднородность и противоречивость результатов исследований личности в связи с расселением и колонизацией во многом проистекают из дефицита и методологических трудностей наблюдений, особенно в природных популяциях.

Уровень глюкокортикоидов, стресс-реактивность и поведение

Межиндивидуальные различия в поведении — признаки личности — могут быть связаны на проксимальном уровне с индивидуальными различиями в гормональном ответе на стресс (Clobert et al., 2009; Ronce, Clobert, 2012). В частности, в нескольких работах проверяли, как соотносится стресс-реактивность с такими особенностями поведения, как смелость и исследовательская активность, которые в свою очередь связывают со склонностью и способностью к расселению и колонизации (Koolhaas et al., 1999; Carere et al., 2003; Cote et al., 2010). Например, у смелых и активно исследующих особей большой синицы (*Parus major*) уровень кортикостерона после социального стресса повышался меньше, чем у робких и мало исследующих птиц (Carere et al., 2003). Более низкие уровни глюкокортикоидов в экскрементах были зарегистрированы у смелых

особей суслика Ричардсона (*Urocitellus richardsonii*), в то время как исследовательская активность не зависела от концентрации глюкокортикоидов (Clary et al., 2014).

Вместе с тем расселяющиеся особи могут демонстрировать более высокую стресс-реактивность. Связь между уровнем подъема кортикостерона в ответ на стрессор и исследовательской активностью была проверена в популяции домового воробья (*Parus domesticus*), в Кении, где он захватывает новые области. Оказалось, что и уровень исследовательской активности, и сила реакции на стресс увеличивались с дистанцией от центра популяции к переднему краю ее распространения (Liebl, Martin, 2012). Авторы считают, что повышенная стресс-реактивность помогает осваивать новые пространства, позволяя лучше идентифицировать, различать и запоминать стрессоры в незнакомой среде.

Было также обнаружено, что склонность к расселению может зависеть от уровня гормонов стресса у матери (Meylan, Clobert, 2005; Cote et al., 2010). Например, у живородящих ящериц (*Lacerta vivipara*) хронически высокий уровень кортикостерона у матери негативно сказывался на расселении потомства, ухудшая его физическое состояние (Meylan et al., 2002). В другом недавнем исследовании грызунов (Kamenewa et al., 2022) была обнаружена обратная закономерность. Было показано, что стресс, испытываемый матерью, повышает уровень серотонина в плаценте и плоде, что приводит к сокращению размера медулы надпочечников, вызывая устойчивые и необратимые изменения в поведении у потомства. Дети таких матерей демонстрировали более низкие уровни агрессивности, территориальности, возбудимости и стресс-реактивности. Более того, сокращение размера медулы у мигрантов по сравнению с резидентами было обнаружено в природной популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на фоне пика численности, т.е. высокого уровня внутривидового стресса.

Таким образом, глюкокортикоиды могут влиять как на поведенческий профиль (агрессивность, активность, социабельность), так и на склонность к расселению и, тем самым, потенциально служат проксимальным механизмом, связывающим личность со склонностью к расселению и колонизации (Cote et al., 2010). Тем не менее связь уровня глюкокортикоидов с поведенческим синдромом расселения обнаруживается далеко не всегда (Ronce, Clobert, 2012). Например, у мухоловок-белощеек (*Ficedula albicollis*) уровень кортикостерона не коррелировал ни с реакцией на новизну, ни с агрессивностью, ни с решительностью — скоррелированными индивидуальными признаками, характерными для расселяющихся особей (Garamszegi et al., 2012a). Схожие отрицательные результаты получены в природной популяции суслика Белдинга (*Urocitel-*

lus beldingi) (Dosmann et al., 2015). Общая активность, исследовательская активность и смелость демонстрировали устойчивые межиндивидуальные различия и коррелировали друг с другом, формируя поведенческий синдром. Уровень глюкокортикоидов также был индивидуален, т.е. демонстрировал устойчивость и различался между особями, однако он не коррелировал ни с одним из поведенческих признаков. Авторы приходят к заключению, что индивидуальные поведенческие признаки относительно консервативны и независимы от состояния особи.

Очевидно, что исследование стресс-реактивности, которая может определять черты персональности и склонность к расселению, — чрезвычайно трудная задача, что объясняет противоречивость данных. Во-первых, уровень глюкокортикоидов очень изменчив и, хотя показано, что он может быть индивидуален (Dosmann et al., 2015), оценить его устойчивость как индивидуальное свойство очень трудно, поскольку он зависит от множества внешних и внутренних факторов. Это требует выверенных высоко стандартизированных условий, чего трудно добиться не только в природных, но и в экспериментальных популяциях.

Возникает вопрос — насколько универсальны и устойчивы признаки синдрома расселения? Как они меняются, если меняются, на протяжении жизни, и в какой степени они видоспецифичны? Значительная часть набора признаков, определяющих склонность и способность к расселению и колонизации, была сформирована *a priori*, исходя из теоретических соображений и здравого смысла: крупный размер, смелость, высокая активность и подвижность, любопытство, агрессивность и пр. Соответственно их считают достаточно универсальными для разных таксонов. Более того, пусть и не всегда, но эти признаки удается обнаружить при исследовании разных организмов — от членистоногих до млекопитающих (Clobert et al., 2009, 2012; Ronce, Clobert, 2012; Chuang, Peterson, 2016), что подкрепляет представление об их универсальности. С другой стороны, результаты, полученные при исследовании разных видов, противоречивы (см. выше), а в значительной части работ не удалось показать различия между расселяющимися особями или колонистами и резидентами (Chuang, Peterson, 2016). Это подвергает сомнению всеобщую универсальность признаков, связанных с расселением, и предполагает, что они могут быть видоспецифичны. Однако нам неизвестны специальные сравнительные исследования на эту тему. Сравнительных исследований персональности и поведенческих синдромов вообще очень мало, а мета-анализ показал, что степень выраженности синдромов видоспецифична (Garamszegi et al., 2012). Можно ожидать, что, имея общие черты, синдром расселения и синдром колониста (см. ниже) или отдельные их признаки будут варьировать в зависимости от

биологии вида, в частности от жизненной стратегии, социальности, параметров годового цикла, темпа жизни.

Существование устойчивых генетически обусловленных индивидуальных признаков, связанных со склонностью к расселению и колонизации, сейчас вызывает мало сомнений, хотя их далеко не всегда удается обнаружить (Chuang, Peterson, 2016). Другой вопрос — насколько они, как и другие черты персональности, пластичны и могут меняться в зависимости от стадии онтогенеза, текущего состояния особи, контекста и условий (Clobert et al., 2009). Ответ — пластичны (например, межиндивидуальная изменчивость объясняет менее 40% общей изменчивости поведения (Bell et al., 2009)), но степень пластичности тоже индивидуальна, так что устойчивость поведения в сочетании с ее пластичностью формируют “поведенческие нормы реакции особей” (*behavioural reaction norms of individuals*) (Dingemanse et al., 2010; O’Dea et al., 2022).

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ

Демографические аспекты колонизации

Теория и некоторые эмпирические исследования говорят, что состав колонистов — это не случайная выборка из материнской популяции, а их особенности могут специфически влиять на пространственно-временную динамику популяций. И наоборот: популяционные процессы в колониях могут вызывать изменения в жизненных циклах населяющих их особей (Ronce, 2007; Clobert et al., 2009; Amundsen et al., 2012; Chuang, Peterson, 2016). Однако динамика демографической структуры в процессе колонизации и последствия смещения демографического состава популяции колонистов для ее устойчивости изучены на практике плохо, что связано с недостатком прямых наблюдения за процессом колонизации в реальном времени (Welles, Dlugosch, 2019).

Половозрастная структура

Обычно считают, что молодые особи более склонны к расселению, потому что менее конкурентоспособны по сравнению с взрослыми (Hamilton, May, 1977; Шилов, 1998), и, оставляя место недавнего рождения, они теряют меньше, чем взрослые, имеющие постоянный и давно освоенный, “проверенный жизнью” участок (Clark, 1994). Поэтому можно ожидать, что среди колонистов будет больше молодых. Однако связь между возрастом и расселением не такая однозначная. Например, для разных видов полевок показано, что ни доля эмигрантов, ни дистанция расселения не зависит от возраста (Le Galliard et al., 2012a).

Дифференцированное по полу расселение вносит свой вклад в смещение состава популяции ко-

лонистов. Так, у млекопитающих, как правило, чаще и дальше расселяются самцы, тогда как самки более филопатричны (Greenwood, 1980). Соответственно, теоретически можно ожидать, что филопатрия самок будет смещать соотношение полов в популяциях колонистов в пользу самцов (Bowler, Benton, 2005; Clobert et al., 2012; Li, Kokko, 2019). Строго говоря, это ожидание оправдано лишь отчасти: большая или меньшая склонность самцов и самок к расселению в первую очередь будет определять соотношение полов среди *эмигрантов*, т.е. на первом этапе расселения. Тогда как половой состав колонистов зависит, кроме того, от дифференцированного по полу успеха на последующих этапах (в процессе *перемещения* и *вселения* в новое местообитание) (Bowler, Benton, 2009), которые изучены значительно хуже (Le Galliard et al., 2012a).

Кроме того, соотношение полов среди колонистов может определяться разной склонностью самцов и самок к перемещению на короткие или длинные дистанции. Расселение самцов у млекопитающих традиционно связывают с конкуренцией за партнеров и избеганием инбридинга: при условии, что самки филопатричны, выселение самцов с нательного участка увеличивает доступ к неродственным самкам, снижая конкуренцию (Greenwood, 1980; Wolff, 1994). При этом доступность неродственных самок будет увеличиваться сразу по мере увеличения расстояния от нательного участка, минимизируя риск инбридинга уже на небольших дистанциях даже в пределах нательного поселения (Batova et al., 2021). Самки, в отличие от самцов, конкурируют в большей степени не за партнеров, а за ресурсы (корм и/или места размножения — Andersson, 1994) и сильнее зависят от родственных связей (Wolff, 1994). Поэтому склонность к расселению у них выражена меньше: выселение с родного участка разрывает родственные связи и совсем не гарантирует доступ к большему количеству ресурсов, по сравнению с количеством уже имеющихся. Однако, если локальная плотность и конкуренция за ресурсы очень высоки, то переселение может оказаться выгодным. При этом подходящие условия с большей вероятностью можно найти на дальних расстояниях, в другом поселении или в вакантном местообитании. Таким образом, причины расселения на короткие и длинные дистанции различаются, определяя различия между полами в дистанции расселения (Ronce et al., 2001; Rousset, Gandon, 2002). Для самцов теоретически должно быть более характерно расселение на короткие дистанции, обеспечивающее избегание инбридинга, а для самок — расселение на дальние дистанции, позволяющее избегать переуплотнения и конкуренции за ресурсы, способствуя тем самым колонизации новых местообитаний (Ronce et al., 2001; Fontanillas et al., 2004; Lawson Handley, Perrin, 2007). Поэтому самок называют “колони-

зирующим полом” (Kerth, Petit, 2005; Gauffre et al., 2009).

Эти теоретические соображения были подтверждены на практике. Например, у полевых мышей *Trichosurus vulpecula* перемещения между поселениями были более характерны для самцов, тогда как в колонизации свободных местообитаний самцы и самки участвовали в равной степени (Ji et al., 2001). Среди грызунов у видов, способных быстро восстанавливать численность после депопуляции, значительный вклад в заселение свободных местообитаний вносят беременные самки, в отличие от видов, не способных к быстрому восстановлению (Щипанов, 2003). В экспериментальном исследовании обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) (Gauffre et al., 2009) было показано, что самцы, хотя и расселялись значительно чаще самок, перемещались в основном внутри поселений и реже между поселениями (расстояние между поселениями в среднем равнялось 12,7 км). Расселяющиеся самки, наоборот, в подавляющем большинстве случаев сменяли поселение и очень редко оседали в его пределах. Однако большая, чем у самцов, склонность самок к перемещениям на дальние расстояния не всегда находит подтверждение. Так, анализ пологоспецифичных генетических маркеров у землероек *Sorex antinorii* показал обратную зависимость дистанции расселения от пола: расселение на дальние расстояния было сильно смещено в пользу самцов, тогда как на локальном уровне чаще расселялись самки (Yannic et al., 2012). У белозубок *Crocodylus russula* расселение внутри популяции также было смещено в сторону самок, однако между популяциями оно было сбалансировано между полами (Fontanillas et al., 2004).

Таким образом, дифференцированная по полу склонность к расселению, зависящая от дистанции, разный успех расселения у самцов и самок, а также стохастические эффекты (Miller et al., 2011; Miller, Inouye, 2013) приводят к тому, что соотношение полов на переднем крае экспансии может быть сильно смещено в сторону того или иного пола или может быть примерно равным. Были предложены математические модели экспансии популяций в зависимости от степени полового диморфизма в расселении, которая определяет соотношение полов на волне распространения и, соответственно, скорость ее движения (Miller et al., 2011; Shaw et al., 2018). Эти теоретические модели были подтверждены в исследовании расширения ареала у бабочек, смоделированного в экспериментальных условиях. При этом оказалось, что при смещении расселения в сторону самок скорость распространения популяции увеличивалась, нивелируя стохастические колебания в соотношении полов в зоне экспансии (Miller, Inouye, 2013). Согласно результатам упомянутого выше экспериментального исследования обыкновенных полевок, несмотря на то, что самки пе-

ремещались на большие расстояния, среди иммигрантов все равно было больше самцов, поскольку они расселялись интенсивнее (Gauffre et al., 2009). В основном исследования соотношения полов на волне экспансии носят теоретический характер, реже — экспериментальный, а прямых наблюдений в природных популяциях практически нет.

Размножение, динамика популяции
на волне экспансии и особенности
жизненного цикла колонистов

Сильное смещение соотношения полов в пользу того или иного пола в сочетании с низкой плотностью на волне экспансии может негативно влиять на интенсивность размножения, рост и распространение популяции колонистов за счет демографического эффекта Олли — дефицита партнеров противоположного пола (Courchamp et al., 1999; Gascoigne et al., 2009; Miller et al., 2011; Li, Kokko, 2019). Трудность найти партнера может замедлить, отложить или вовсе остановить экспансию популяции. Этот эффект усиливается особенностями брачных отношений: у моногамных видов выбор партнеров сильно ограничен, и в этом отношении виды с полигиноандрией имеют большое преимущество и более успешны в колонизации при прочих равных условиях (Shaw et al., 2018). Учитывая, что у животных с конвенциональными половыми ролями самки, как правило, — лимитирующий пол (Andersson, 1994), смещение полов в сторону самок в популяции колонистов ускоряет экспансию популяции (Miller, Inouye, 2013).

Низкая плотность, ниже емкости среды — неотъемлемая черта популяции на границе расширяющегося ареала, и сама по себе, безотносительно смещенного соотношения полов, может сдерживать экспансию в результате действия популяционного эффекта Олли (Allee et al., 1949; Courchamp et al., 1999, 2008; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). В соответствии с принципом Олли падение плотности ниже критического порога нарушает отрицательную обратную связь между плотностью и ростом численности. В этом случае низкая плотность приводит не к росту, а к дальнейшему падению численности по принципу положительной обратной связи, что может привести либо к фиксации численности на очень низком уровне (слабый эффект Олли), либо к коллапсу популяции (сильный эффект Олли, Courchamp et al., 1999). Если на переднем крае волны экспансии плотность оказывается ниже критического значения, эффект Олли будет сдерживать распространение популяции (Chuang, Peterson, 2016). Из этого следует простое правило: экспансия популяции свидетельствует об отсутствии сильного эффекта Олли на ее границах.

Однако если низкая плотность на волне распространения не достигает пороговой низкой величины, можно ожидать обратного эффекта — интенсивного размножения, роста и дальнейшей экспансии популяции, поскольку негативное влияние плотности на рост численности, характерное для насыщенного особями ядра популяции, будет ослаблено (“escape from negative density dependence”). Положительный эффект низкой плотности будет действовать до тех пор, пока численность не достигнет емкости среды, или иные, внешние, факторы, например, пресс конкурентов, хищников или паразитов не остановит экспансию (Burton et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019).

Например, у полуденных песчанок (*Meriones meridianus*), расширяющих сейчас свой ареал в Калмыкии в связи с новым циклом опустынивания (Суркова и др., 2022), фертильность самок в зоне экспансии оказалась выше, а состав населения моложе, чем в материнской популяции (Чабовский и др., 2023). Более высокая продуктивность песчанок-колонистов может быть обусловлена как более интенсивным размножением, так и лучшей выживаемостью молодых за счет ослабленной конкуренции, меньшего пресса хищников и паразитов, что считают одной из причин эмиграции животных из материнских популяций (Chuang, Peterson, 2016). Действительно, песчанки в колониях были практически свободны от блох в отличие от резидентов в материнской популяции, где зараженность составляла 20–30%, что говорит не только о низкой паразитарной нагрузке, но и низком риске развития эпизоотий. Высокая фертильность самок и молодость популяции колонистов на волне экспансии свидетельствуют о том, что она не испытывает негативных последствий низкой численности (эффект Олли), и хорошо объясняют ее быстрый рост и распространение (Чабовский и др., 2023).

Градиент плотности в расширяющихся популяциях (высокая плотность в насыщенных местообитаниях в ядре, и низкая, ниже емкости среды в зоне колонизации) создает условия, благоприятствующие разным жизненным стратегиям, r или K (MacArthur, Wilson, 1967; Reznick et al., 2002), в разных частях популяции: r -стратегии с быстрым жизненным циклом, высокой продуктивностью и низкой конкурентоспособностью в зоне экспансии и альтернативной K -стратегии в насыщенном ядре популяции (Burton et al., 2010; Amundsen et al., 2012). Таким образом, в теории “синдром колониста” (см. Словарь) должен объединять, с одной стороны, склонность к расселению, а с другой — особенности жизненного цикла, связанные с обитанием в ненасыщенных местообитаниях: раннее развитие и созревание, а также высокую плодовитость, что определяет быстрый рост популяции колонистов (Ronce, Clobert, 2012). Эти теоретические соображения

были подтверждены в некоторых моделях и редких эмпирических исследованиях.

Используя индивидуально-ориентированную модель, Бертон с соавторами (Burton et al., 2010) показали, что эффект низкой плотности в зоне экспансии приводит к отбору на склонность к расселению и одновременно к формированию признаков *r*-стратегии: увеличению вклада в репродукцию за счет снижения конкурентоспособности. В ядре расширяющейся популяции или в пределах стационарного ареала склонность к расселению и интенсивность размножения падают, а конкурентоспособность растет, в соответствии с *K*-стратегией.

Изучение колонизации озер европейской ряпушкой (*Coregonus albula*) в Норвегии в течение 20 лет показало, что рыбы в популяции колонистов были мельче, моложе, росли медленнее, созревали раньше, были более плодовиты, а смертность среди них была выше, чем в популяции-источнике (Amundsen et al., 2012). При этом с течением времени, размер и скорость роста колонистов уменьшались в отличие от обитателей материнской популяции. Эти результаты согласуются с теоретическими моделями, предсказывающими, что низкая плотность и низкая конкуренция на краю расширяющегося ареала должны благоприятствовать *r*-стратегии и быстрому темпу жизни: большим затратам на репродукцию за счет меньших затрат на соматические нужды (Burton et al., 2010; Amundsen et al., 2012).

Генетические и эволюционные последствия колонизации

Следующий важный вопрос — какие генетические процессы вызывает расширение ареалов и колонизация новых пространств? Как экспансия вида влияет на генетическую структуру популяции, ее динамику и дифференциацию? Изучение генетических процессов, происходящих во время расширения ареала и в результате инвазий, позволяет понять эволюционные последствия этих событий, которые происходят все чаще и чаще (Chuang, Peterson, 2016; Welles, Dlugosch, 2019).

Расширение ареала может приводить к возникновению градиентов частот аллелей нейтральных локусов, способствовать распространению редких вариантов на колонизированных территориях, формировать генетическую структуру видов, приводить к смешению генотипов и возникновению новых адаптаций (Excoffier et al., 2009). До сих пор большая часть наших знаний о том, как генетическая структура изменяется во времени и пространстве при расширении ареала, была получена из моделей, симуляций и экспериментов в микро- и мезомире (Williams et al., 2019). Для того чтобы проверить действие этих закономерностей в природных популяциях, которые ор-

ганизованы более сложно, необходимы эмпирические исследования, которых не хватает (Graciá et al., 2013; Welles, Dlugosch, 2019).

Недавние достижения в популяционной генетике и необходимость понять и объяснить процессы расширения ареалов видов и их последствия стимулировали дальнейшее развитие специальной области знаний — генетики колонизации, возникшей более 50 лет назад (Baker, Stebbins, 1965; Lewontin, 1965). Ее основная задача — выявление механизмов, лежащих в основе генетической дифференциации популяций и эволюционных изменений в процессе колонизации (Rajora, 2019; Welles, Dlugosch, 2019). Генетика колонизации предсказывает, что распространение генотипов из исходных популяций на новые территории часто должно быть связано со значительными изменениями генетической структуры, вызванными дрейфом (эффектами основателя и бутылочного горлышка, серфинга аллелей), а также адаптациями к новой среде (Baker, Stebbins, 1965; Nei et al., 1975; Excoffier et al., 2009; Barrett, 2015). Понимание генетических и эволюционных аспектов колонизации играет центральную роль в решении многих открытых вопросов биологии распространяющихся и инвазивных видов, в частности вопроса о том, какие факторы могут способствовать или препятствовать успеху колонистов. Эти вопросы обычно касаются роли, которую играет каждый из основных механизмов эволюции (отбор, поток генов, генетический дрейф и мутации) в формировании фенотипов колонистов в новой среде обитания (McEachern et al., 2011; Welles, Dlugosch, 2019).

Теория популяционной генетики колонизации хорошо разработана и ставит много важных и до сих пор открытых вопросов на каждом этапе процесса колонизации (Welles, Dlugosch, 2019):

— Каковы масштабы эффектов бутылочного горлышка, основателя и инбридинга в уже укоренившихся популяциях колонистов?

— Смешиваются ли генотипы из разных источников, и существует ли поток генов между разными линиями колонистов?

— Какие адаптации возникают на волне распространения популяции?

Дрейф

Как в процессе основания колонии, так и в процессе ее дальнейшей экспансии небольшой эффективный размер популяции, низкое генетическое разнообразие и/или инбридинг на волне распространения могут вызвать сильный дрейф генов. Прохождение через бутылочное горлышко во время колонизации и серийные эффекты основателя могут уменьшать генетическое разнообразие, способствовать инбредной депрессии (Nei et al., 1975; Frankham, 1995; Williams et al., 2019) и

препятствовать способности популяции адаптироваться к изменениям окружающей среды (Frankham et al., 1999; Hale, Briskie, 2007). Поэтому вопрос о том, какова сила этих эффектов и достаточна ли она для того, чтобы препятствовать успешной колонизации и/или адаптации колонистов к новым условиям — один из важных вопросов современной экологии и генетики колонизаций (Welles, Dlugosch, 2019).

Математические и имитационные модели распространения популяции подтверждают, что расширение ареала может создавать градиенты частот аллелей, вызванные повторяющимися эффектами основателя при ограниченном потоке генов и в отсутствие смешения генотипов (Excoffier et al., 2009). Обычно эти эффекты изучают с помощью методов исторической демографии по их генетическим следам в прошлом, методов моделирования или в экспериментальных популяциях (Williams et al., 2019). Прямые исследования эффектов дрейфа в природных популяциях до, во время и после прохождения через демографическое бутылочное горлышко, основанные на использовании подробных генетических и демографических характеристиках резидентов и иммигрантов, очень редки даже для резидентных популяций (McEachern et al., 2011).

В своем исследовании расселения людей из Африки Dershpande et al. (2009) обнаружили, что уменьшение числа основателей усиливает совокупный эффект бутылочного горлышка, что исходит генетического разнообразия, которое резко падает по оси расширения ареала. Экспансия рыжих полевок (*Myodes glareolus*) в Северной Ирландии сопровождалась снижением аллельного разнообразия и гетерозиготности вдоль оси расширения ареала в результате последовательных эффектов основателя и стохастических процессов (White et al., 2013). Таким образом, уменьшение генетического разнообразия вдоль пространственной оси — один из признаков расширения ареала и индикатор его направления. Вместе с тем модели показывают, что положительная связь между плотностью и расселением, способствующая постоянному притоку иммигрантов из перуплотненного ядра популяции, может ослаблять дрейф, увеличивая генетическое разнообразие на волне экспансии (Birzu et al., 2019).

Другой эффект генетического дрейфа во время колонизации — это “аллельный серфинг” (см. Словарь), при котором частота исходно редких аллелей (или мутаций), оказавшихся случайно на переднем крае волны экспансии, растет в соответствии с силой дрейфа, а не отбора. В этом случае гомозиготность будет расти, а потеря генетического разнообразия может вызвать генетический дрейф в том же направлении, что и колонизация. Тогда исходно редкие аллели, даже вредные, будут распространяться дальше и могут зафиксироваться, что будет снижать приспособ-

ленность популяции колонистов и маскировать признаки локальной адаптации (Hallatschek, Nelson, 2008; Excoffier et al., 2009; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). При этом на разных участках волны экспансии могут быть подхвачены разные аллели и тогда генетическая дифференциации на переднем крае усиливается (Excoffier, Ray, 2008; Peischl et al., 2015). Соответственно, с расширением ареала должен увеличиваться и индекс фиксации для всей популяции (Excoffier et al., 2009).

Исследование эффектов серфинга аллелей важно как для понимания закономерностей генетической дифференциации популяций и эволюционных процессов в ходе колонизации, так и механизмов устойчивости и распространения популяций инвазивных видов (Welles, Dlugosch, 2019). Тем не менее теоретически хорошо обоснованные эффекты аллельного серфинга во время колонизации исследовали в единичных эмпирических работах (Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). В частности, аллельный серфинг наблюдали в популяциях рыжих полевок (White et al., 2013, см. выше) и черепах *Testudo graeca* из северной Африки, колонизировавших северо-восток Испании (Graciá et al., 2013). Авторы обнаружили снижение генетического разнообразия вдоль оси расширения ареала в Испании, клинчатую изменчивость частот аллелей, распространение исходно редких африканских аллелей, которые стали обычными в краевых популяциях, и большую пространственную дифференциацию генетической структуры в зоне экспансии по сравнению с исходным ареалом — признаки аллельного серфинга.

Негативные последствия эффектов основателя, прохождения через бутылочные горлышки, последствия аллельного серфинга в процессе колонизации могут быть ослаблены потоком генов между разными генетически дифференцированными популяциями колонистов, притоком иммигрантов из ядра популяции и смешением генотипов (admixture), происходящих из разных материнских популяций. Все в целом и по отдельности будет способствовать восстановлению разнообразия, утраченного на фронте распространения в результате дрейфа (Blackburn et al., 2015; Welles, Dlugosch, 2019). Поток генов между колонизирующими популяциями, происходящими из разных исходных популяций, может сильно влиять на генетику и успех колонистов (Sakai et al., 2001; Kolbe et al., 2004; Lavergne, Molofsky, 2007). Более того, теоретически, поток генов в сочетании со смешением генотипов колонистов из популяций с разным происхождением может обеспечить очень благоприятные генетические комбинации (Welles, Dlugosch, 2019).

Отбор

Переселение в новые местообитания — важное условие для успешного размножения, и поэтому склонность и способность особей к расселению может подвергаться сильному отбору на краю ареала и эволюционировать (Kokko, López-Sepulcre, 2006). Один из признаков, способствующих расселению, — крупный размер тела и более длинные конечности, позволяющие перемещаться дальше и быстрее. Эти теоретические соображения были подтверждены до сих пор немногочисленными примерами эволюции признаков, связанных с расселением, в процессе колонизации новых областей. Так, в популяции кустарниковых сверчков на фронте расширяющегося ареала в Соединенном Королевстве больше длиннокрылых особей, способных к более длительным перелетам, что еще сильнее способствует распространению популяции (Simmons, Thomas, 2004). Пашенные полевки (*Microtus agrestis*), колонизирующие острова Стокгольмского архипелага, крупнее, а их конечности длиннее относительно размера тела, чем у полевок на материке. Оба параметра увеличиваются с дистанцией от материка и генетически обусловлены (Forsman et al., 2011). В исследовании процесса колонизации кумжой (*Salmo trutta* — один из самых инвазивных в мире видов) островов архипелага Кергелен в Индийском океане, который прослежен от самого начала в течение 60 лет, было обнаружено, что рыбы, заселяющие пустые реки, крупнее, чем в материнских популяциях, однако в следующих поколениях размер уменьшается. Крупный размер рыб-первопоселенцев связывают с их большей способностью к расселению, а последующее уменьшение размера — с отбором в условиях постепенно растущей плотности (Aulus-Giacosa et al., 2021).

Знаменитый пример быстрой эволюции, связанной с расширением ареала, — жабы-аги (*Bufo marinus*), завезенные в Австралию и быстро распространившиеся по континенту. На переднем крае волны экспансии больше длинноногих жаб, и они успешнее расселяются (Phillips et al., 2006). Более того, у жаб последующих генераций, идущих за первопроходцами, задние ноги короче (Hudson et al., 2016). Такая пространственная сортировка (spatial sorting, см. Словарь) фенотипов должна приводить к тому, что склонные к расселению особи, оказавшиеся на переднем крае экспансии, скрещиваются между собой. В результате частота фенотипов колонистов на переднем крае возрастает, что увеличивает скорость распространения популяции (Shine et al., 2011) и способствует дальнейшей эволюции признаков, связанных со способностью к расселению, по принципу положительной обратной связи (Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). Действительно, с 1940-х до ранних 2000-х скорость распространения аг

выросла в пять раз, а длина ног у потомков жаб на переднем крае увеличивалась (Phillips et al., 2007; Phillips, 2009), формируя следующее поколение с еще большей способностью к расселению и усиливая пространственную сортировку фенотипов. Этот пример демонстрирует так называемый “эффект олимпийской деревни”, предполагающий, что у выдающихся спортсменов, оказавшихся в едином пространстве именно в силу своих способностей, будут рождаться дети с еще большими способностями (Chuang, Peterson, 2016).

Таким образом, на краю расширяющегося ареала как сила дрейфа, так и отбора может усиливаться или снижаться, а их баланс определяет изменчивость формы (крутая/пологая) и скорости движения волны экспансии (Williams et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ

Исследование механизмов и последствий колонизации популяциями новых областей — очень интересная, важная и востребованная тема в разных областях биологии. Колонизация — это естественный, пусть часто и спровоцированный человеком эксперимент, все чаще происходящий на наших глазах. Зона экспансии — это природная лаборатория, позволяющая проверить теоретические соображения и открыть новые закономерности и механизмы динамики и эволюции популяций, а также адаптаций организмов. Однако это очень трудное направление исследований и в отношении усилий и затрат времени, и методологии, и научной удачи. Неудивительно, что, несмотря на огромный интерес и востребованность, эта область во многом остается теоретической, а основными инструментами до сих пор остаются модели и эксперименты, тогда как исследований в природе крайне мало (Chuang, Peterson, 2016; Rajora, 2019; Welles, Dlugosch, 2019; Williams et al., 2019). На методологических проблемах изучения природных популяций мы и остановимся в заключение.

Повторные измерения

Первая и трудно разрешимая проблема, осложняющая интерпретацию результатов, — потребность в повторных измерениях необходимых параметров (индивидуальных или популяционных), которые надо получить на разных стадиях расселения/колонизации (до, во время и после) на относительно больших пространственных масштабах.

Условия (экологические и социальные) в материнской популяции и в колониях разные. Соответственно, требования к качествам резидентов и колонистов различаются — собственно, эту разницу мы и хотим оценить. Однако расселение включает три этапа, и на каждом этапе (эмигра-

ция, перемещение, иммиграция/колонизация) требования к индивидуальным качествам, как и издержки, которые платят особи, разные, хотя и взаимосвязаны (Bonte et al., 2012; Cote et al., 2017). Иными словами, фенотип эмигранта (склонность уйти, а не остаться) не обязательно соответствует фенотипу иммигранта/колониста (способности преодолеть расстояние и в конечном итоге закрепиться на новом месте), тогда как многие модели ошибочно ставят знак равенства между эмигрантом и иммигрантом (Cote et al., 2017). Т.е., иммигрант — это, конечно, эмигрант, но не всякий эмигрант становится иммигрантом/колонистом, и свойства выборки колонистов не равны свойствам выборки эмигрантов. Например, низкая агрессивность (низкая конкурентоспособность) способствует выселению (эмиграции), но мешает вселению (иммиграции) и освоению новой среды. Поэтому сравнивать фенотип состоявшихся колонистов с фенотипом резидентов материнской популяции на предмет их склонности к расселению — один из подходов в практических исследованиях колонизации, строго говоря, нельзя: колонисты — это те эмигранты, что дошли, а исходно эмигранты могли быть случайной выборкой из резидентов.

Кроме того, индивидуальные свойства, необходимые на разных стадиях расселения, могут быть сложно связаны между собой. Например, эволюция, направленная на снижение затрат на перемещение (т.е. лучшей способности преодолевать расстояние), способствует выработке большей склонности к эмиграции и наоборот. Однако эта взаимосвязь нелинейна (Travis et al., 2012). Разная природа затрат и рисков на разных этапах расселения может приводить к эволюции разных стратегий; например, расселения на короткие или длинные дистанции в зависимости от степени фрагментации ландшафта. При этом в одном и том же сильно фрагментированном ландшафте могут быть эффективны и могут стабильно сосуществовать обе стратегии (Cote et al., 2017). Оценивая свойства колонистов по отношению к “контрольной” группе оседлых резидентов материнской популяции, мы получаем итоговый фенотип успешного переселенца с неизвестной стратегией, не имея возможности выделить в нем черты, которые важны на каждом из трех этапов процесса расселения и которые могут входить в противоречие друг с другом. Иначе говоря, зная только свойства колонистов, мы не можем предсказать, кто ими станет, а кто нет, заранее, до эмиграции или во время перемещения.

Другая проблема — собственно различие условий в материнской популяции и на новом месте. Фенотип — это результат взаимодействия генотипа со средой, поэтому мы не можем сказать, отличаются ли колонисты от резидентов (если отличаются), потому что они разные, или потому что условия разные. Например, любопытство коло-

нистов может быть вызвано незнакомой средой, а не присущей им исходно склонностью к исследованию, которая и подвигла их на эмиграцию, могла переселиться и освоиться на новом месте.

Третья проблема связана с пониманием персональности как устойчивых в разных контекстах и воспроизводимых во времени индивидуальных поведенческих характеристик. Тестирование на персональные качества обязательно требует повторных измерений, чтобы можно было установить, что межиндивидуальная изменчивость какого-либо поведения превышает внутрииндивидуальную (Dingemanse, Dochtermann, 2013) — тогда и только тогда это поведение можно считать индивидуально устойчивым и отражающим персональность (Dingemanse, Wright, 2020). Иными словами, более любопытная и/или смелая или более стресс-реактивная особь в материнской популяции должна сохранить это качество и в колонии, и эта воспроизводимость должна быть продемонстрирована. В ином случае мы не сможем отнести различия фенотипов резидентов и колонистов к индивидуальным свойствам.

Для того чтобы решить все три проблемы, необходимо и, вероятно, достаточно сравнивать выборки фенотипов на всех стадиях переселения, но как минимум на начальной, т.е. до эмиграции, и на конечной — в колонии. Для того чтобы этого достичь, надо, во-первых, наблюдать колонизацию в реальном времени, а во-вторых, проводить массовое индивидуальное мечение, что необычайно трудно, хотя и выполнимо. Примером может быть работа по расселению больших синиц, в которой за 7 лет наблюдений удалось получить 227 возвратов расселившихся птиц — 5% от всех помеченных птенцов (Dingemanse et al., 2003). Неудивительно, что таких работ почти нет.

Наблюдения в реальном времени

Наблюдение за колонизацией в реальном времени решает и другие проблемы, хотя такие наблюдения, как мы видели, очень редкое событие и чаще используют реконструкции, сравнивая прошлое и настоящее состояние популяции или ядро популяции и ее периферию уже после колонизации на временном срезе. Если мы хотим понять, чем отличаются колонисты от резидентов, то, сравнивая ядро популяции с зоной экспансии, которая уже состоялась, мы сталкиваемся с двумя проблемами. Первая заключается в том, что в этом случае мы не можем отделить колонистов-первопроходцев, т.е. тех, кто готов и способен освоить свободные от сородичей области, от иммигрантов — последователей колонистов (см. Словарь). Вторая проблема заключается в том, что после состоявшейся колонизации невозможно отличить первое поколение колонистов от их потомков. Смешение колонистов и иммигрантов, а также поколений колонистов спутывает оцен-

ки. Для того чтобы решить эти проблемы, нужно оказаться на самом переднем крае волны колонизации, в идеале заранее предусмотрев возможные ее пути. Это позволит не реконструировать события (что не всегда получается), а наблюдать и фиксировать их, параллельно собирая нужный набор параметров. Понятно, что для этого нужно определенное везение или тонкий расчет, а также долговременный мониторинг: примеров продолжающихся экспансий, колонизаций, инвазий много — просто надо выбрать нужное место и нужное время. Нам удалось это сделать, наблюдая в течение почти 30 лет за динамикой популяции полуденной песчанки в Калмыкии, что открыло перспективу для исследования синдрома колониста (Суркова и др., 2022; Чабовский и др., 2023).

Долговременные наблюдения за колонизацией в реальном времени от ее начала и до формирования устойчивой укоренившейся популяции дают дополнительные преимущества, позволяя разделить эффекты процессов, происходящих в разных временных масштабах — от индивидуального жизненного цикла до формирования адаптаций. Опираясь на временный срез, т.е. сравнивая обитателей колоний с резидентами и найдя между ними какие-то различия, как отделить фенотипическую пластичность от генетически обусловленной изменчивости? Как узнать, высокая фертильность колониста — это исходное его свойство, следствие низкой плотности в колонии или изменения в параметрах жизненной стратегии, вызванные быстрой эволюцией в условиях низкой конкуренции? Помочь могут геномные исследования, однако возможности ретроспективного анализа достаточно ограничены (Welles, Dlugosch, 2019). Возможность наблюдать за появлением, формированием, движением и развитием колоний в череде поколений позволяет отслеживать изменения индивидуальных и популяционных показателей, динамику демографической и генетической структуры, микроэволюционные процессы и адаптации, как например, в многолетних исследованиях колонизации у жаб-аг (Phillips et al., 2007; Phillips, 2009), сиалий (Duckworth et al., 2018) или кумжи (Aulus-Giacosa et al., 2021) и некоторых других рассмотренных нами видов. Тогда можно будет отделить индивидуальные свойства от влияния среды и оценить, насколько эти свойства устойчивы или зависимы от условий. Например, если уровень глюкокортикоидов у колонистов будет падать с увеличением возраста колонии, значит высокий уровень стресса у первопоселенцев определялся новизной обстановки, а не исходно присущей им высокой стресс-реактивностью.

Прослеживая историю колоний в череде поколений, можно будет ответить на вопросы о наследуемости признаков, свойственных колонистам. С увеличением возраста колонии (и, соответственно, плотности) частота фенотипов колонистов

должна снижаться, как, например, у кумжи (Aulus-Giacosa et al., 2021). Другой пример — западные сиалии, у которых агрессивные птицы более склонны к расселению, и именно они заселяют новые области. При расселении внутри старых, давно сформировавшихся популяций репродуктивный успех агрессивных птиц ниже, чем у менее агрессивных филопатричных особей, тогда как в новых популяциях этот успех выше. Однако с увеличением возраста колонии репродуктивный успех агрессивных птиц — фенотипа, основавшего колонию, снижается. Соответственно, падает частота агрессивного фенотипа колониста, и общая агрессивность внутри популяции снижается, благоприятствуя миролюбивым филопатричным птицам (Duckworth, 2012). Для того чтобы получить такие поразительные результаты, нужны долговременные исследования либо широкий набор популяций с известным возрастом.

Исследование колонизации — захватывающая тема, интересная и важная как для науки, так и для прикладных целей. До сих пор в основном ее разрабатывают в теоретических моделях или в экспериментальных условиях, но есть удивительные примеры наблюдений за природными популяциями, открывающие новые перспективы в понимании механизмов и последствий расселения, экспансии видов, колонизаций и инвазий. Методологические трудности чрезвычайно востребованных исследований природных популяций велики, но преодолимы. Преимущество дают наблюдения за колонизацией в реальном времени, однако они требуют многолетнего мониторинга. Кроме того, часто невозможно проследить прошлое колонистов, и это серьезная методологическая проблема. Вместе с тем наблюдения за развитием уже сформировавшихся колоний в сравнении с материнскими популяциями очень продуктивно для понимания синдрома колониста, а также демографических, генетических и эволюционных процессов на волне распространения популяции.

СЛОВАРЬ

Колонизация — освоение новых, свободных от конспецификов областей и формирование в них новых поселений (колоний). Возникновение колоний может происходить как внутри, так и за пределами ареала вида или границами популяции. В последнем случае колонизация приводит к *расширению ареала* вида или, соответственно, к *экспансии популяции* в пределах ареала. Процесс колонизации протекает на индивидуальном и популяционном уровнях и на разных временных масштабах. **Расселение** особей (см. Словарь) обеспечивает колонизацию, а популяционные процессы на **волне экспансии** (см. Словарь) и в сформировавшихся колониях влияют на демографическую и генетическую структуру и могут

приводить к фенотипической изменчивости и/или специфическим адаптациям.

Расселение — перемещение, приводящее к потоку генов в пространстве, часто из места рождения к месту размножения (натальное расселение, natal dispersal) или из места размножения к месту следующего размножения (breeding dispersal). Процесс расселения подразумевает смену “места жительства” и включает три стадии: *выселение* (departure), или *эмиграция*, *перемещение* (transience, transfer) и *вселение* (оседание — settlement) (Ronce, 2007; Clobert et al., 2009). Новое место жительства может располагаться в пределах той же популяции (поселения) и тогда особь остается ее **резидентом**, в другой популяции (**иммигрант**) или в свободном от конспецификов местообитании (**колонист**).

Расселение на длинные дистанции (long-distance dispersal) предполагает выселение особи за пределы *географической области* распространения популяции (geographic range) и/или *генетического окружения* (genetic neighbourhood) — области, пропорциональной дистанции расселения потомства, в пределах которой скрещивание может быть случайным внутри одного поколения (Jordano, 2017). Размер области генетического окружения может быть больше размера географической области распространения и наоборот. Расселение на длинные дистанции — относительно редкое явление и часто предполагает пересечение матрикса — непригодных местообитаний (Baguette et al., 2013). **Расселение на короткие дистанции** происходит в пределах генетического окружения (Jordano, 2017). Расселение на длинные дистанции, как правило, необходимое условие колонизации (Ronce et al., 2001).

Материнская (или родительская) популяция — популяция-источник эмиграции (source population) в терминах теории метапопуляций (Hanski, Gaggiotti, 2004).

Колонисты в узком смысле это первооселенцы или первопроходцы, эмигранты из ядра или периферии популяции, осевшие в свободных от конспецификов местообитаниях, первооснователи колоний. **Иммигранты** в контексте колонизации — эмигранты, переселившиеся в уже освоенные сородичами местообитания, т.е. присоединившиеся к колонистам-первооснователям поселений (Clobert et al., 2009). **Колонисты** в широком смысле — это все обитатели колоний, объединяющие первопроходцов (колонистов в узком смысле) и иммигрантов, а также потомков тех и других. На практике выделить колонистов в узком смысле среди населения колонии очень трудно (см. текст). **Резиденты** — обитатели материнской (родительской) популяции (поселения).

Волна экспансии (распространения) (wave of expansion) — поток особей, движущийся из ядра или периферии популяции за ее границу на новые

территории. Волна экспансии включает: *передний край*, или *фронт* (leading edge, front), *край* (edge) — фронт и примыкающие к нему сзади демы, а также *срединную область* (intermediate region) — область за краем волны до ядра популяции) (Chuang, Peterson, 2016). Форма волны (высокая и крутая или мелкая и пологая), влияя на баланс дрейфа и отбора, определяет характер и скорость генетических процессов в зоне колонизации (Williams et al., 2019). Если **расселение на длинные дистанции** происходит достаточно часто, то популяция будет распространяться не сплошной волной, а “прыжками”, формируя отдельные более или менее изолированные поселения — очаги дальнейшего распространения (Nichols, Hewitt, 1994; Markov, Ivanko, 2022).

Персональность (личность, персоналия, темперамент) (personality) — совокупность индивидуальных черт поведения *устойчивых во времени и в разных контекстах*, внутриндивидуальная изменчивость которых меньше, чем межиндивидуальная. К основным признакам персональности относят смелость (решительность), любопытство (исследование), агрессивность, активность и социальность (Réale et al., 2007).

Поведенческий синдром (behavioural syndrome) — совокупность *скоррелированных* между собой индивидуальных персональных поведенческих признаков. Например, смелость часто коррелирует с любопытством и агрессивностью.

Синдром расселения (dispersal syndrome) — совокупность скоррелированных между собой фенотипических черт (морфологических, поведенческих, физиологических и др.), свойственных расселяющимся особям и отличающих их от резидентов (Ronce, Clobert, 2012). Развитие исследований **персональности** (см. Словарь) позволило предположить, а в некоторых случаях и доказать индивидуальную устойчивость и генетическую обусловленность совокупности поведенческих признаков, связанных со склонностью и способностью к расселению (Chuang, Peterson, 2016) (см. текст).

Синдром колониста объединяет, с одной стороны, признаки **синдрома расселения** (см. Словарь), а с другой — особенности жизненного цикла, возникшие в результате фенотипической пластичности или адаптаций в условиях ненасыщенных местообитаний: раннее развитие и созревание, а также высокая плодовитость и другие признаки *r*-стратегии (Ronce, Clobert, 2012).

Серфинг аллелей (allele surfing) — при экспансии популяции частота исходно редких аллелей или мутаций, оказавшихся на переднем крае, может увеличиться в результате дрейфа. Тогда редкие аллели будут распространяться дальше с волной и могут зафиксироваться, чего не произошло бы в ядре популяции, где их частота крайне низка. На разных участках волны могут быть подхва-

чены разные аллели и, таким образом, будет усилена генетическая дифференциация популяции колонистов и всей популяции в целом.

Пространственная сортировка (spatial sorting) — упорядоченное распределение в пространстве фенотипов колонистов вдоль оси распространения популяции с преобладанием таких фенотипов на краю волны экспансии, что приводит к преимущественному скрещиванию колонистов между собой, способствуя дальнейшей эволюции связанных с расселением признаков и распространению популяции с возрастающей скоростью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны М.Е. Гольцману за обсуждение темы и ценные замечания к рукописи и А.В. Тиуну за идею эпиграфа из Х. Борхеса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И., Зайцев В.Ф., Резник С.Я. и др., 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий. КМК. 436 с.
- Дебугадзе Ю.Ю., 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Васильева Н.А., 2021. Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции // Зоологический журнал. Т. 100. № 9. С. 969–983.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б., 2000. Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 388–396.
- Наумов Н.П., 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 533 с.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные Земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8 (1284). С. 13–20.
- Формозов А.Н., 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С. 172–194.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2010. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. Т. 3. № 3. С. 73–91.
- Чабовский А.В., Суркова Е.Н., Савинецкая Л.Е., Кулик А.А., 2023. Расширение ареала и особенности популяции на волне расселения: пример полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas 1773, Muridae, Rodentia) в Калмыкии // Зоологический журнал. Т. 103. № 4. С. 443–452.
- Шилов И.А., 1998. Экология: Учебник для биологических и медицинских специальностей вузов. М.: Высшая Школа. 512 с.
- Щипанов Н.А., 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 450–469.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P., 1949. Principles of animal ecology. WB Saundere Co. Ltd. 837 p.
- Amundsen P.A., Salonen E., Niva T., Gjelland K.Ø., Præbel K., Sandlund O.T. et al., 2012. Invader population speeds up life history during colonization // Biological Invasions. V. 14. P. 1501–1513.
- Andersson M., 1994. Sexual selection. Princeton, NJ: Princeton University Press. 599 p.
- Aulus-Giacosa L., Guéraud F., Gaudin P., Buoro M., Aymes J.C., Labonne J., Vignon M., 2021. Human influence on brown trout juvenile body size during metapopulation expansion // Biology Letters. V. 17. № 10. P. 20210366.
- Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M., Turlure C., 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks // Biological Reviews. V. 88. № 2. P. 310–326.
- Baker H.G., Stebbins G.L. (Eds), 1965. The Genetics of Colonizing Species. New York: Academic Press. 588 p.
- Barrett S.C., 2015. Foundations of invasion genetics: the Baker and Stebbins legacy // Molecular Ecology. V. 24. P. 1927–1941.
- Batova O.N., Vasilieva N.A., Titov S.V., Savinetskaya L.E., Tchabovsky A.V., 2021. Female polyandry dilutes inbreeding in a solitary fast-living hibernator // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 75. P. 1–13.
- Bekoff M., 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes // The American Naturalist. V. 111. № 980. P. 715–732.
- Bell A.M., Hankison S.J., Laskowski K.L., 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // Animal Behaviour. V. 77. № 4. P. 771–783.
- Birzu G., Matin S., Hallatschek O., Korolev K.S., 2019. Genetic drift in range expansions is very sensitive to density dependence in dispersal and growth // Ecology Letters. V. 22. № 11. P. 1817–1827.
- Blackburn T.M., Lockwood J.L., Cassey P., 2015. The influence of numbers on invasion success // Molecular Ecology. V. 24. № 9. P. 1942–1953.
- Blumstein D.T., Wey T.W., Tang K., 2009. A test of the social cohesion hypothesis: interactive female marmosets remain at home // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 276. № 1669. P. 3007–3012.
- Bonte D., Van Dyck H., Bullock J.M., Coulon A., Delgado M., et al., 2012. Costs of dispersal // Biological Reviews. V. 87. № 2. P. 290–312.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biological Reviews. V. 80. № 2. P. 205–225.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2009. Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: the

- effects of age, sex and resource availability // *Journal of Animal Ecology*. V. 78. № 6. P. 1234–1241.
- Burton O.J., Phillips B.L., Travis J.M., 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion // *Ecology Letters*. V. 13. № 10. P. 1210–1220.
- Carere C., Gherardi F., 2013. Animal personalities matter for biological invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 28. № 1. P. 5–6.
- Carere C., Groothuis T.G.G., Möstl E., Daan S., Koolhaas J.M., 2003. Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress // *Hormones and Behavior*. V. 43. № 5. P. 540–548.
- Chuang A., Peterson C.R., 2016. Expanding population edges: theories, traits, and trade-offs // *Global Change Biology*. V. 22. № 2. P. 494–512.
- Clark C.W., 1994. Antipredator behavior and the asset protection principle // *Behavioral Ecology*. V. 5. № 2. P. 159–170.
- Clary D., Skyner L.J., Ryan C.P., Gardiner L.E., Anderson W.G., Hare J.F., 2014. Shyness–Boldness, but not Exploration, Predicts Glucocorticoid Stress Response in Richardson's Ground Squirrels (*Urocitellus richardsonii*) // *Ethology*. V. 120. № 11. P. 1101–1109.
- Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds), 2012. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford: Oxford University Press. 462 p.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., Nichols J.D. (Eds), 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press. 452 p.
- Clobert J., Le Galliard J.F., Cote J., Meylan S., Massot M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // *Ecology Letters*. V. 12. № 3. P. 197–209.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S., Sih A., 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. № 1560. P. 4065–4076.
- Cote J., Fogarty S., Weinersmith K., Brodin T., Sih A., 2010a. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. № 1687. P. 1571–1579.
- Cote J., Bestion E., Jacob S., Travis J., Legrand D., Baguette M., 2017. Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes // *Ecography*. V. 40. № 1. P. 56–73.
- Courchamp F., Clutton-Brock T., Grenfell B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 14. № 10. P. 405–410.
- Courchamp F., Berec L., Gascoigne J., 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press. 255 p.
- Debeffe L., Morellet N., Bonnot N., Gaillard J.M., Cargnelutti B., et al., 2014. The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 281. № 1790. P. 20140873.
- Deshpande O., Batzoglou S., Feldman M.W., Luca Cavalli-Sforza L., 2009. A serial founder effect model for human settlement out of Africa // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 276. № 1655. P. 291–300.
- Dingemanse N.J., Both C., van Noordwijk A.J., Rutten A.L., Drent P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*) // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 270. № 1516. P. 741–747.
- Dingemanse N.J., Kazem A.J., Réale D., Wright J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 25. № 2. P. 81–89.
- Dingemanse N.J., Dochtermann N.A., 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches // *Journal of Animal Ecology*. V. 82. № 1. P. 39–54.
- Dingemanse N.J., Wright J., 2020. Criteria for acceptable studies of animal personality and behavioural syndromes // *Ethology*. V. 126. № 9. P. 865–869.
- Dobson F.S., 2013. The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) seminal contribution // *Animal Behaviour*. V. 85. № 2. P. 299–304.
- Dosmann A.J., Brooks K.C., Mateo J.M., 2015. Within-individual correlations reveal link between a behavioral syndrome, condition, and cortisol in free-ranging Belding's ground squirrels // *Ethology*. V. 121. № 2. P. 125–134.
- Duckworth R.A., 2009. Maternal effects and range expansion: a key factor in a dynamic process? // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 364. № 1520. P. 1075–1086.
- Duckworth R.A., 2012. Evolution of genetically integrated dispersal strategies // *Dispersal Ecology and Evolution* Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 83–94.
- Duckworth R.A., Badyaev A.V., 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 104. № 38. P. 15017–15022.
- Duckworth R.A., Belloni V., Anderson S.R., 2015. Cycles of species replacement emerge from locally induced maternal effects on offspring behavior in a passerine bird // *Science*. V. 347. № 6224. P. 875–877.
- Duckworth R.A., Kruuk L.E., 2009. Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird // *Evolution*. V. 63. № 4. P. 968–977.
- Duckworth R.A., Potticary A.L., Badyaev A.V., 2018. On the origins of adaptive behavioral complexity: developmental channeling of structural trade-offs // *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press. V. 50. P. 1–36.
- Ebenhard T., 1987. High activity in bank voles in relation to colonization ability // *Oikos*. P. 297–302.
- Edelaar P., Jovani R., Gomez-Mestre I., 2017. Should I change or should I go? Phenotypic plasticity and matching habitat choice in the adaptation to environmental heterogeneity // *The American Naturalist*. V. 190. № 4. P. 506–520.
- Excoffier L., Foll M., Petit R.J., 2009. Genetic consequences of range expansions // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 40. P. 481–501.
- Excoffier L., Ray N., 2008. Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 23. № 7. C. 347–351.
- Fidler A.E., van Oers K., Drent P.J., Kuhn S., Mueller J.C., Kempenaers B., 2007. Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 274. № 1619. P. 1685–1691.
- Fontanillas P., Petit E., Perrin N., 2004. Estimating sex-specific dispersal rates with autosomal markers in hierar-

- chically structured populations // *Evolution*. V. 58. № 4. P. 886–894.
- Forsman A., Merilä J., Ebenhard T., 2011. Phenotypic evolution of dispersal-enhancing traits in insular voles // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 278. № 1703. P. 225–232.
- Frankham R., 1995. Conservation genetics // *Annual review of genetics*. V. 29. № 1. P. 305–327.
- Frankham R., Lees K., Montgomery M.E., England P.R., Lowe E.H., Briscoe D.A., 1999. Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? // *Animal Conservation Forum*. Cambridge University Press. V. 2. № 4. P. 255–260.
- Gauffre B., Petit E., Brodier S., Bretagnolle V., Cosson J.F., 2009. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 276. № 1672. P. 3487–3494.
- Garamszegi L.Z., Markó G., Herczeg G., 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: Mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables // *Evolutionary Ecology*. V. 26. № 5. P. 1213–1235.
- Garamszegi L.Z., Rosivall B., Rettenbacher S., Markó G., Zsebők S. et al., 2012a. Corticosterone, avoidance of novelty, risk-taking and aggression in a wild bird: No evidence for pleiotropic effects // *Ethology*. V. 118. № 7. P. 621–635.
- Gascoigne J., Berec L., Gregory S., Courchamp F., 2009. Dangerously few liaisons: A review of mate-finding Allee effects // *Population Ecology*. V. 51. P. 355–372.
- Graciá E., Botella F., Anadón J.D., Edelaar P., Harris D.J., Giménez A., 2013. Surfing in tortoises? Empirical signs of genetic structuring owing to range expansion // *Biology Letters*. V. 9. № 3. P. 20121091.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Animal Behaviour*. V. 28. № 4. P. 1140–1162.
- Hallatschek O., Nelson D.R., 2008. Gene surfing in expanding populations // *Theoretical Population Biology*. V. 73. № 1. P. 158–170.
- Hale K.A., Briskie J.V., 2007. Decreased immunocompetence in a severely bottlenecked population of an endemic New Zealand bird // *Animal Conservation*. V. 10. № 1. P. 2–10.
- Hamilton W.D., May R.M., 1977. Dispersal in stable habitats // *Nature*. V. 269. № 5629. P. 578–581.
- Hanski I., 1994. A practical model of metapopulation dynamics // *Journal of Animal Ecology*. V. 63. № 1. P. 151–162.
- Hanski I.A., Gaggiotti O.E., 2004. Metapopulation biology: past, present, and future // *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Hanski I.A., Gaggiotti O.E. (Eds). San Diego: Academic Press. P. 3–22.
- Holekamp K.E., Sherman P.W., 1989. Why male ground squirrels disperse: a multilevel analysis explains why only males leave home // *American Scientist*. V. 77. № 3. P. 232–239.
- Holt R.D., 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges // *Evolutionary Ecology Research*. V. 5. № 2. P. 159–178.
- Hudson C.M., Brown G.P., Shine R., 2016. It is lonely at the front: contrasting evolutionary trajectories in male and female invaders // *Royal Society Open Science*. V. 3. № 12. P. 160687.
- Ims R.A., 1990. Determinants of natal dispersal and space use in gray-sided voles, *Clethrionomys rufocanus* — a combined field and laboratory experiment // *Oikos*. V. 75. P. 106–113.
- Ims R.A., Yoccoz N.G., 1997. Studying transfer processes in metapopulations: emigration, migration, and colonization // *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Hanski I.A., Gilpin M. (Eds). San Diego: Academic Press. P. 247–265.
- Ji W., Sarre S.D., Aitken N., Hankin R.K.S., Clout M.N., 2001. Sex-biased dispersal and a density-independent mating system in the Australian brushtail possum, as revealed by minisatellite DNA profiling // *Molecular Ecology*. V. 10. № 6. P. 1527–1537.
- Jordano P., 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events // *Journal of Ecology*. V. 105. № 1. P. 75–84.
- Kameneva P., Melnikova V.I., Kastriti M.E., Kurtova A., Kryukov E. et al., 2022. Serotonin limits generation of chromaffin cells during adrenal organ development // *Nature Communications*. V. 13. № 1. P. 2901.
- Kerth G., Petit E., 2005. Colonization and dispersal in a social species, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*) // *Molecular Ecology*. V. 14. № 13. P. 3943–3950.
- Kokko H., López-Sepulcre A., 2006. From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world // *Science*. V. 313. № 5788. P. 789–791.
- Kolbe J.J., Glor R.E., Rodríguez Schettino L., Lara A.C., Larson A., Losos J.B., 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard // *Nature*. V. 431. № 7005. P. 177–181.
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B.J., Van Reenen C.G. et al., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 23. № 7. P. 925–935.
- Korsten P., Mueller J.C., Hermannstädter C., Bouwman K.M., Dingemanse N.J. et al., 2010. Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations // *Molecular Ecology*. V. 19. № 4. P. 832–843.
- Krackow S., 2003. Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*) // *Ethology*. V. 109. P. 671–689.
- Krackow S., König B., 2008. Microsatellite length polymorphisms associated with dispersal-related agonistic onset in wild house mice (*Mus musculus domesticus*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 62. P. 813–820.
- Krebs R., Linnenbrink M., Guenther A., 2019. Validating standardised personality tests under semi-natural conditions in wild house mice (*Mus musculus domesticus*) // *Ethology*. V. 125. № 11. P. 761–773.
- Laskowski K.L., Chang C.-C., Sheehy K., Aguiñaga J., 2022. Consistent individual behavioral variation: What do we know and where are we going? // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 53. № 1. P. 161–182.
- Lavergne S., Molofsky J., 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 104. № 10. P. 3883–3888.
- Lawson Handley L.J., Perrin N., 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal // *Molecular Ecology*. V. 16. № 8. P. 1559–1578.
- Le Galliard J.F., Massot M., Clobert J., 2012. Dispersal and range dynamics in changing climates: a review // *Dis-*

- persal Ecology and Evolution. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 317–336.
- Le Galliard J.F., Remy A., Ims R.A., Lambin X., 2012a. Patterns and processes of dispersal behaviour in arvicoline rodents // *Molecular Ecology*. V. 21. № 3. P. 505–523.
- Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bulletin of the ESA*. V. 15. № 3. P. 237–240.
- Lewontin R.C., 1965. Selection for colonizing ability // *The Genetics of Colonizing Species*. Baker H.G., Stebbins G.L. (Eds). New York: Academic Press. P. 77–94.
- Liebl A.L., Martin L.B., 2012. Exploratory behaviour and stressor hyper-responsiveness facilitate range expansion of an introduced songbird // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 279. № 1746. P. 4375–4381.
- Li X.Y., Kokko H., 2019. Sex-biased dispersal: a review of the theory // *Biological Reviews*. V. 94. № 2. P. 721–736.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press. 203 p.
- Markov N.I., Ivanko E.E., 2022. “Perchance to dream?”: Assessing the effects of dispersal strategies on the fitness of expanding populations // *Ecological Complexity*. V. 50. P. 100987.
- Markov N., Pankova N., Morelle K., 2019. Where winter rules: Modeling wild boar distribution in its north-eastern range // *Science of the Total Environment*. V. 687. P. 1055–1064.
- Matthews L.J., Butler P.M., 2011. Novelty-seeking DRD4 polymorphisms are associated with human migration distance out-of-Africa after controlling for neutral population gene structure // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 45. № 3. P. 382–389.
- Matthysen E., 2012. Multicausality of dispersal: a review // *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 3–18.
- McEachern M.B., Van Vuren D.H., Floyd C.H., May B., Eadie J.M., 2011. Bottlenecks and rescue effects in a fluctuating population of golden-mantled ground squirrels (*Spermophilus lateralis*) // *Conservation Genetics*. V. 12. № 1. P. 285–296.
- Meylan S., Belliure J., Clobert J., de Fraipont M., 2002. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*) // *Hormones and Behavior*. V. 42. № 3. P. 319–326.
- Meylan S., Clobert J., 2005. Is corticosterone-mediated phenotype development adaptive? Maternal corticosterone treatment enhances survival in male lizards // *Hormones and Behavior*. V. 48. № 1. P. 44–52.
- Miller T.E., Inouye B.D., 2013. Sex and stochasticity affect range expansion of experimental invasions // *Ecology Letters*. V. 16. № 3. P. 354–361.
- Miller T.E., Shaw A.K., Inouye B.D., Neubert M.G., 2011. Sex-biased dispersal and the speed of two-sex invasions // *The American Naturalist*. V. 177. № 5. P. 549–561.
- Myers J.H., Krebs C.J., 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // *Ecological Monographs*. V. 41. № 1. P. 53–78.
- Nei M., Maruyama T., Chakraborty R., 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations // *Evolution*. P. 1–10.
- Nichols R.A., Hewitt G.M., 1994. The genetic consequences of long distance dispersal during colonization // *Heredity*. V. 72. № 3. P. 312–317.
- O’Dea R.E., Noble D.W., Nakagawa S., 2022. Unifying individual differences in personality, predictability and plasticity: a practical guide // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 13. № 2. P. 278–293.
- Orsini L., Vanoverbeke J., Swillen I., Mergeay J., De Meester L., 2013. Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization // *Molecular Ecology*. V. 22. № 24. P. 5983–5999.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N., Dgebuadze Y.Y., 2006. Behavioral aspects of biological invasions of alien fish species // *Journal of Ichthyology*. V. 46. P. S117–S124.
- Peischl S., Kirkpatrick M., Excoffier L., 2015. Expansion load and the evolutionary dynamics of a species range // *The American Naturalist*. V. 185. № 4. P. E81–E93.
- Phillips B.L., Brown G.P., Webb J.K., Shine R., 2006. Invasion and the evolution of speed in toads // *Nature*. V. 439. P. 803.
- Phillips B.L., Brown G.P., Greenlees M., Webb J.K., Shine R., 2007. Rapid expansion of the cane toad (*Bufo marinus*) invasion front in tropical Australia // *Austral Ecology*. V. 2. P. 169–176.
- Phillips B.L., 2009. The evolution of growth rates on an expanding range edge // *Biology Letters*. V. 5. P. 802–804.
- Rajora O.P. (Ed.), 2019. *Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications*. Cham: Springer. 839 p.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemanse N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution // *Biological Reviews*. V. 82. № 2. P. 291–318.
- Reznick D., Bryant M.J., Bashey F., 2002. r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // *Ecology*. V. 83. № 6. P. 1509–1520.
- Ronce O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. P. 231–253.
- Ronce O., Clobert J., 2012. Dispersal syndromes // *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 119–138.
- Ronce O., Olivieri I., Clobert J., Danchin E., 2001. Perspectives on the study of dispersal evolution // *Dispersal*. Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., Nichols J.D. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 314–357.
- Rousset F., Gandon S., 2002. Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 15. № 4. P. 515–523.
- Sage R.F., 2020. Global change biology: A primer // *Global Change Biology*. V. 26. № 1. P. 3–30.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J. et al., 2001. The population biology of invasive species // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 32. № 1. P. 305–332.
- Searcy C.A., Gilbert B., Krkošek M., Rowe L., McCauley S.J., 2018. Positive correlation between dispersal and body size in green frogs (*Rana clamitans*) naturally colonizing

- an experimental landscape // *Canadian Journal of Zoology*. V. 96. № 12. P. 1378–1384.
- Shaw A.K., Kokko H., Neubert, M.G., 2018. Sex difference and Allee effects shape the dynamics of sex-structured invasions // *Journal of Animal Ecology*. V. 87. № 1. P. 36–46.
- Shine R., Brown G.P., Phillips B.L., 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 108. № 14. P. 5708–5711.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 19. № 7. P. 372–378.
- Simmons A.D., Thomas C.D., 2004. Changes in dispersal during species' range expansions // *The American Naturalist*. V. 164. № 3. P. 378–395.
- Taborsky B., 2021. A positive feedback loop between sociality and social competence // *Ethology*. V. 127. № 10. P. 774–789.
- Tovo-Rodrigues L., Callegari-Jacques S.M., Petzl-Erler M.L., Tsuneto L., Salzano F.M., Hutz M.H., 2010. Dopamine receptor D4 allele distribution in Amerindians: A reflection of past behavior differences? // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 143. № 3. P. 458–464.
- Travis J.M., Mustin K., Barton K.A., Benton T.G., Clobert J., et al., 2012. Modelling dispersal: an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 3. № 4. P. 628–641.
- Trefilov A., Berard J., Krawczak M., Schmidtke J., 2000. Natal dispersal in rhesus macaques is related to serotonin transporter gene promoter variation // *Behavior Genetics*. V. 30. P. 295–301.
- Van Oers K., Drent P.J., De Goede P., van Noordwijk A.J., 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 271. № 1534. P. 65–73.
- Verbeek M.E.M., Drent P.J., Wiepkema P.R., 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits // *Animal Behaviour*. V. 48. № 5. P. 1113–1121.
- Welles S.R., Dlugosch K.M., 2019. Population genomics of colonization and invasion // Rajora O.P. (Ed.). *Population genomics: Concepts, approaches and applications*. Cham: Springer. P. 655–683.
- White T.A., Perkins S.E., Heckel G., Searle J.B., 2013. Adaptive evolution during an ongoing range expansion: the invasive bank vole (*Myodes glareolus*) in Ireland // *Molecular Ecology*. V. 22. № 11. P. 2971–2985.
- Williams J.L., Hufbauer R.A., Miller T.E., 2019. How evolution modifies the variability of range expansion // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 34. № 10. P. 903–913.
- Wolff J.O., 1994. More on juvenile dispersal in mammals // *Oikos*. P. 349–352.
- Yannic G., Basset P., Büchi L., Hausser J., Broquet T., 2012. Scale-specific sex-biased dispersal in the Valais shrew unveiled by genetic variation on the Y chromosome, autosomes, and mitochondrial DNA // *Evolution*. V. 66. № 6. P. 1737–1750.
- Zera A.J., Brisson J.A., 2012. Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal/migration // *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 63–82.

COLONIZATION: INDIVIDUAL TRAITS OF COLONISTS AND POPULATION PROCESSES

A. V. Tchabovsky¹*, E. N. Surkova¹, O. N. Batova¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Human activity generates new global processes, including range expansions caused by landscape transformations, climate change, and biological invasions. The study of the causes and processes that accompany the colonization of new areas, as well as its ecological and evolutionary consequences, has been rapidly developing in the last 20 years at the junction between such areas of biology as spatial ecology, ecology of movement, ecology of invasions, metapopulation theory, behavioural ecology, evolutionary ecology, population genetics, and personality research. In our review, we summarize theoretical ideas and empirical studies to answer two main questions: what makes colonists distinguished from the residents of source populations and what specific demographic and genetic processes drive and accompany the wave of population expansion?

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

Keywords: range expansion, dispersal, genetic structure, demographics, personality