Лекція №1

**«Популяція як елементарна еволюційна одиниця».**

Сьогодні еволюційну теорію умовно поділяють на мікро- та макроеволюцію. Термін ***еволюція*** досить широко використовується різними галузями науки, враховуючи суспільні і навіть гуманітарні дисципліни. Вживається він у двох значеннях: у першому (широке розуміння) позначає розвиток в цілому, а в другому (вузьке розуміння), його розуміють як поступовий розвиток на відміну революції. Еволюція органічного світу – це необоротний і до певної міри спрямований розвиток живої природи, який полягає у перетворені одних органічних форм у якісно інші шляхом їх пристосування до умов існування.

Еволюційне вчення спрямоване на пізнання закономірностей розвитку органічного світу. Часто до цього додають – з метою подальшого керування цим процесом, але не слід очікувати повного оволодіння останнім. Людина може вносити лише незначні корективи, і в найближчий час ситуація навряд чи зміниться. Незважаючи на це, еволюційна теорія набуває виключного теоретичного і практичного значення, оскільки вона зараз стала теоретичним базисом усіх без винятку біологічних дисциплін.

Більшість теорій еволюції в якості найменшої еволюційної одиниці визнають окрему особину. З одного боку, окремі організми – це те, з чим ми щодня реально стикаємося у природі. Але сама по собі особина нездатна принаймні до тривалих еволюційних змін.

Н.В. Тимофеєв-Ресовський запропонував такі вимоги до елементарної еволюційної одиниці:

а) повинна бути далі неподільна, тобто виступати в часі і просторі як певна єдність;

б) повинна бути здатною в часі, тобто в черговості поколінь, спадково змінюватись;

 в) повинна реально існувати в природних умовах.

Виходячи з цього, в якості елементарної еволюційної одиниці слід розглядати групу особин, різноманітних гено- та фенотипно. Вид в цілому, як і особина, не може бути **елементарною** одиницею еволюційного процесу, оскільки має складну будову і майже ніколи не утворює реальної просторової єдності – особини розміщуються на всьому ареалі нерівномірно.

Для того щоб відрізняти групу гетерозиготних особин від гомозиготних організмів (чиста лінія) В. Іогансен у 1903 році запропонував такий термін як **популяція**. Цей термін дуже швидко набув значної популярності серед біологів і остаточно увійшов передусім у генетику та екологію.

**Зараз під популяцією розуміють сукупність особин одного виду із загальним генофондом (наявний той або інший ступінь панміксії), що впродовж значної кількості поколінь населяє певний простір з відносно однорідними умовами існування.** Популяція завжди відокремлена від інших подібних сукупностей особин через наявність певного тиску будь-якої форми ізоляції. Вона має особисту еволюційну долю, тобто здатна теоретично необмежений час розвиватись у сприятливих умовах довкілля.

Крім того, що популяція є елементарною одиницею еволюційного процесу, вона також виступає основною формою існування виду. Виділяють велику кількість різних форм популяцій, з яких на особливу увагу заслуговують дві:

***Географічна популяція*** – група особин одного виду, що населяють простір з географічно однорідними умовами існування, в межах якого спостерігається єдиний ритм життєвих явищ та інші функціональні особливості, що створює морфологічний тип, який відрізняє певну популяцію від подібних, що знаходяться в інших географічних умовах (інколи цю форму популяції прирівнюють до підвиду).

***Екологічна популяція***– сукупність особин одного виду, що мешкають в межах одного біогеоценозу. Але останній термін зараз не дуже поширений – більш широко застосовуються близькі за значенням терміни ***місцева***, або ***локальна популяція***. За значенням ці терміни відрізняються від попереднього тим, що така популяція одночасно може входити до складу кількох біогеоценозів (займає цілий біогеоценотичний комплекс).

Таким чином, популяція має складну структуру і тому далеко не всі групи особин можуть бути визнані за популяції. Більше того, вважається більш доцільним аналізувати не просторову, а просторово-етологічну структуру популяції. Майже неможливо визначити у природних умовах чіткі межі між двома популяціями одного рангу.

***Основні характеристики популяції***

Однією з найважливіших характеристик популяції є її чисельність. У більшості видів визначення меж окремого організму не вимагає особливих зусиль. *Але це стосується лише унітарних організмів, будова яких зумовлена генетично. Етапи розвитку, як і сама будова цих організмів, є повністю передбачуваними (за винятками суттєвих порушень) – два вуха у зайця, шість ніг у комах, два крила у птаха тощо.*

*У модулярних організмів із зиготи розвивається певна одиниця будови (модуль), яка здатна давати початок новим модулям, що нагадують початковий. Ці організми майже завжди є розгалуженими і нерухливими. Складаються вони з певного набору основних елементів, кількість яких залежить переважно від взаємодії організму з довкіллям, а основною програмою їх розвитку є накопичення цих модулів, призначених для виконання певних функцій. Такі модулі можуть давати початок новим організмам, у зв’язку з чим з однієї зиготи утворюється кілька особин (загальна сукупність таких особин називається клон). На певному етапі розвитку з’являються спеціалізовані репродуктивні модулі, які нових модулів здебільшого не утворюють, а дають початок новим зиготам.*

*Найбільш яскравими прикладами модулярних організмів є рослини, хоча і серед тварин вони також мають певне поширення. У більшості екосистем саме вони є середовищетвірними організмами (дерева в лісі, корали на коралових рифах тощо).*

*Таким чином, для модулярних організмів гостро стоїть проблема не лише вивчення кількості особин, а й дослідження чисельності та поширення модулів. Взагалі між модулярними та унітарними організмами існують певні відмінності: а) лише у модулярних організмів водночас тіло може складатися з молодих, активно функціонуючих та старих модулів (унітарні організми водночас можуть знаходитися лише на одній стадії розвитку); б) систематика модулярних організмів побудована переважно не на ознаках усього організму, а окремих модулів; в) взаємодія модулярних організмів із середовищем визначається їх загальною будовою, можливість “рухів” обмежена “переростанням” на нові місця або утворенням спеціалізованих модулів для розселення.*

*Розрізняють загальну чисельність особин, тобто загальна кількість особин на всіх стадіях розвитку, ефективну величину чисельності – кількість особин, що здатні розмножуватись, та мінімальну чисельність, тобто критичну величину, нижче якої популяція приречена на вимирання.*

Однією з найважливіших рис будь-якого таксону на рівні з його морфологічними та екологічними ознаками є ареал, який він займає.

**Ареал** – це частина земної поверхні (територія або акваторія), в межах якої поширений певний таксон і відбувається повний цикл розвитку його представників. Популяція як частина виду також має свій певний ареал. Причому, у визначенні ареалу не враховується міра постійності мешкання особин та наповненість простору, виключно суміжні площі. Ареали видів формувались внаслідок взаємодії процесів еволюції самих тварин або рослин та зміни середовища їх мешкання в різні геологічні епохи. Тому за станом сучасного ареалу як окремих популяцій, так і певних таксонів у цілому можна скласти уявлення про процеси, що відбуваються з тією або іншою групою організмів.

*Широтна складова ареалу є його основною географічною одиницею, оскільки свідчить про зональне поширення певних організмів. Вона визначається в першу чергу кліматичними (зокрема температурними) параметрами (дуже часто їх розрізняють за зонами – арктична, бореальна, степова тощо). Висотна складова ареалу до певної міри аналогічна попередній, оскільки також визначається переважно температурними умовами (альпійські, субальпійські та монтанні форми). Довготна складова визначається ступенем віддаленості від океану, що визначає характер клімату (аридний, або континентальний, та гумідний, або морський клімат).*

Ареали взагалі є дуже різноманітними, причому майже кожний з них унікальний. Їх форма та розміри залежать від цілого комплексу як сучасних, так і історичних причин. Однією з причин обмеження розмірів ареалу певної популяції може бути радіус репродуктивної активності особин, який може сягати від кількох метрів (особливо це стосується рослин) до кількох тисяч кілометрів (водні та літаючі тварини).

Інша характеристика, що пов’язана з попередніми ознаками популяції, – це мереживо ареалу виду. У природі завжди спостерігається згущення особин в одних місцях і різке зниження навіть до повної їх відсутності в інших, що утворює неначе мереживо. Це призводить до того, що межі популяції майже завжди є нечіткими.

Існують три основні способи розміщення особин у просторі, які пов’язані між собою різноманітними взаємними механізмами. Розміщення організмів будь-якого виду взагалі по ареалу буде мати переважно **випадковий** характер, в межах окремої популяції воно може стати **груповим** (кілька зграй вовків, мурашині колонії тощо), а при розгляданні ще більш дрібних структур розміщення стає переважно **рівномірним**, що обмежується необхідністю простору для кожної особини (вовки всередині зграї, попелиця на листку).

Чисельність є результуючою кількох різноспрямованих процесів, з яких найбільш важливими є **народжуваність** та **смертність**. Ці процеси, а також деякі інші біологічні особливості організмів складають специфіку їх життєвих циклів, які, в свою чергу, зумовлюють особливості динаміки популяцій.

**Річний життєвий цикл** звичайно триває близько 12 місяців і особини вже до приходу наступного сезону розмноження гинуть. Тому подібні покоління називають такими, що не перекриваються. Особини можуть брати участь у розмноженні лише раз, після чого гинуть, або кілька разів, але не більше ніж упродовж року. Прикладами таких життєвих циклів можуть слугувати однорічні трав’янисті рослини (деякі злаки, представники роду Veronica тощо), а також значна кількість переважно дрібних безхребетних тварин (деякі прямокрилі, метелики, перетинчастокрилі та інші).

**Цикл з багаторазовим розмноженням** і перекриванням поколінь властивий організмам з відносно довгою тривалістю життя, але з розмноженням лише в певні сезони року. Прикладами подібних життєвих циклів можуть бути хребетні тварини з сезонним розмноженням, дерева помірної зони тощо.

До варіантів зазначених вище типів життєвих циклів слід віднести дволітні організми, розмноження яких відбувається на другий рік їх існування; багатолітні організми з невизначеною тривалістю життя і одноразовим розмноженням, після чого спостерігається їх загибель; організми з безперервним багаторазовим і безперервним одноразовим розмноженнями (останні, як правило, дають за рік кілька генерацій).

Особливості життєвих циклів, а також екологічні взаємовідносини організмів з довкіллям визначають динаміку чисельності популяцій. У певні сезони року вона може значно відрізнятись, що стосується, в першу чергу, дрібних організмів з високою репродуктивною можливістю, але й з великою смертністю. Різка зміна чисельності деяких видів пов’язана з наявністю кількох фаз розвитку, у зв’язку з чим аналізувати стан популяцій подібних видів слід лише з урахуванням стану особин, що знаходяться на всіх можливих фазах розвитку.

Багато в чому формування певного життєвого циклу залежить від динаміки народжуваності й смертності організмів. Найбільш класичними є три типи кривих виживаності – **випукла**, яка стосується переважно **К-стратегів** (властива відносно низька репродуктивна здатність з піклуванням про нащадків, що сприяє досить низькому рівню загибелі на перших етапах розвитку організмів); прямолінійна, при якій імовірність загибелі з віком не змінюється, та **вгнута** – властива **r-стратегам**, у яких найбільший відсоток загибелі припадає на перші етапи онтогенезу. Як з’ясовано, у чистому вигляді такі криві майже ніколи у природі не трапляються.

При вивченні багатьох унітарних організмів, крім народжуваності й смертності, необхідно враховувати наявність міграційних процесів, які в деяких випадках можуть викликати значно більші зміни у динаміці чисельності, ніж попередні параметри. Популяції багатьох організмів упродовж свого життя можуть здійснювати багаторазові переміщення з одного місця існування до інших з тривалістю міграційних циклів від кількох діб до місяців і навіть років. Досить часта розмежованість біотопів, у яких відбувається живлення тварин та їх відпочинок, робить обов’язковим постійне добове пересування у межах двох таких суттєво відмінних місць існування.

Сезонні переселення можуть бути пов’язані зі зміщеннями ресурсів відповідно до сезонів року з одних ділянок ареалу до інших. *Зокрема, вертикальні міграції копитних у горах пов’язані з пишним розвитком трав’янистої* *рослинності влітку на високогір’ях та більш м’яким кліматом взимку у долинах*.

Найбільш цікавими є міграції на значні відстані. Зміст їх полягає переважно у переміщенні особин з одної віддаленої області до іншої, у кожній з яких є надлишок їжі, але лише упродовж певного сезону. Оскільки в інший час умови для існування на тій же території стають вкрай неприйнятними, то осіле перебування популяцій такої ж чисельності в межах лише однієї території стає майже неможливим. Відповідні втрати як популяції в цілому через підвищену загибель під час міграцій, так і окремих особин через їх виснаження компенсується наявністю значної кількості “вільних” ресурсів.

**Вікова та статева структура популяції майже завжди знаходиться у динаміці і є унікальною.**

**Для самостійного вивчення.**

**Вікова структура** популяцій визначається співвідношенням різних вікових груп організмів, що залежить від особливостей життєвого циклу певного виду та певних умов існування. Крім календарного віку (час існування певних організмів), велике значення для популяції має біологічний вік, який свідчить про стадії онтогенезу, на яких перебувають ті або інші групи особин. Віковий склад популяції характеризує її певні властивості, які відображають онтогенетичний стан останньої як цілісної системи. Вікова структура популяції може свідчити про її репродуктивні властивості, здатність до захоплення простору, процеси саморегулювання тощо.

Найбільш проста вікова структура популяції, коли остання складається лише з особин майже одного віку, властива деяким однорічним рослинам і тваринам. *Наочним прикладом її можуть бути штучні популяції в агроценозах, у яких вирощують однорічні культури (кукурудза, горох, соняшник тощо)*. У природних же екосистемах навіть у цьому випадку межі календарного віку двох суміжних вікових етапів в середині популяції певною мірою можуть перекриватися за рахунок індивідуальної мінливості в особливостях розгортання їх онтогенетичних змін.

*Так, навесні у багатьох гризунів, яким властивий однорічний цикл (велика піщанка – Rhombomys opimus Licht. та інші), особини, що перезимували, дають два приплоди, а у деяких випадках і третій. До того ж, окремі самиці першого приплоду поточного року також можуть брати участь в останньому розмноженні. Після цього дорослі тварини гинуть і на наступну весну залишаються лише особини попереднього року народження – популяція знов набуває простої вікової будови.*

Таким чином, відносно гомогенні, на перший погляд, популяції складаються з кількох когорт (послідовні виводки однієї когорти батьків) і навіть генерацій (поколінь). Було з’ясовано, що сезонні вікові когорти можуть мати для популяції різне значення.

*Тварини весняної та раньолітньої когорт відзначаються підвищеним рівнем метаболізму і, як наслідок, незначною тривалістю життя – переважна більшість їх не доживає до наступної весни. Пізньолітні та осінні когорти мають протилежні властивості, тобто повільний ріст, але триваліше життя. До цього слід додати, що природні популяції можуть складатися водночас з особин кількох послідовних років народження.*

Значно ускладнюється вікова структура популяції у тих тварин, у яких особини різняться не лише календарним, а й біологічним віком. Для популяцій бісексуальних видів, крім співвідношення окремих вікових груп, велике значення може мати ще й статева структура. Наявність статі, тобто розвиток всередині виду двох різних типів особин, здатних до схрещування, є загальною рисою майже усіх еукаріотичних організмів. Проблема формування статей пов’язана з анізогамією (різні розміри статевих клітин) і найбільш докладно простежується у форм з оогамією (формування нерухливої яйцеклітини і дрібних рухливих сперматозоїдів).

*В окремостатевих організмів далеко не завжди всі наявні організми беруть участь у розмноженні – відомий приклад, коли у морських слонів 4% самців запліднювали 88% самиць. Отже, деякі самці за своє життя не отримують навіть можливості реалізувати свій репродуктивний потенціал, хоча вживають ресурси популяції так само, як і інші, більш спритні тварини. Вважається, що наявність окремостатевих особин необхідна для забезпечення нових комбінацій генів і відповідного підтримання різнорідності в популяції.*

Співвідношення статей має значення для реалізації репродуктивного потенціалу та саморегуляції (самопідтримання) популяції. Крім цього, фізіологічні та екологічні відмінності самців та самиць сприяють деякому зменшенню внутрішньопопуляційної конкуренції через відмінності в їх потребах.

*Найбільш чітко статева структура простежується у членистоногих та хребетних тварин, яким притаманні не лише кількісні відмінності між статями, а й формування певної просторово-функціональної структури популяції. Відповідна динаміка багато в чому пов’язана з віковою структурою, у зв’язку з чим розрізняють первинне, вторинне й третинне співвідношення статей.*

**Первинне** співвідношення визначається суто генетичними механізмами, що спираються на різноякісність статевих хромосом (XY та ХХ). Цей механізм створює передумови для рівного співвідношення статей у нащадків, яке й приймається за первинне. Але навіть під час запліднення первинне співвідношення статей може порушуватись через неоднакову здатність сперматозоїдів до запліднення або через вибірність яйцеклітин. До цього слід додати вплив середовища, що також може позначитись на імплантації певних зигот або на інших шляхах визначення статі майбутньої особини.

**Вторинне** співвідношення – кількість самців та самиць серед новонароджених особин. Воно може значно відрізнятись від первинного через неоднаковий рівень загибелі плодів різної статі.

**Третинне** співвідношення статей властиве дорослим (що розмножуються) тваринам і утворюється внаслідок диференційованої загибелі організмів певної статі в ході їх онтогенезу. Саме воно може свідчити про репродуктивний потенціал популяції й значно відрізняється у представників різних систематичних груп.

**Структура популяції має певне значення для її подальшої долі.**

Усі популяції безперервно змінюються, оскільки нові організми народжуються або іммігрують, а попередні гинуть чи елімінують. Недивлячись на це, флуктуації розмірів популяцій ніколи не бувають безмежними: вони не можуть зростати безмежно, але і вимирають відносно рідко.

При вивченні еволюційного процесу важливе значення має дослідження генофонду популяції (сукупність генотипів усіх особин). Безпосередньо ми можемо спостерігати лише фенотипи (сукупність зовнішніх ознак), а не окремі гени чи навіть генотипи (набір генів однієї особини). Мінливість генофонду може бути описана частотами генів або генотипів. Природним популяціям властива певна генетична мінливість, причому вона значно перевищує морфологічне різноманіття, яке ми можемо спостерігати.

Математичні розрахунки свідчать, що жодні два організми (крім монозиготних близнюків або клонів) не можуть бути тотожними не лише між собою, але навіть з усіма попередніми і майбутніми організмами також. Таким чином, виникає генетична гетерогенність популяції. Сприяють її підтриманню в природі такі явища як виникнення мутацій, комбінативна мінливість і кросинговер, які привносять додаткове різноманіття у природні популяції за рахунок як нових ознак, так і формування їх нових сполучень.

Незважаючи на відмінності окремих особин, тобто їх гетерогенність, можна говорити про певну генетичну єдність популяції. Саме вона є мінімальною за розмірами генетичною одиницею, яка здатна до самостійного існування упродовж значної кількості поколінь. Завдяки наявності панміксії (вільного схрещування) складна генетична структура популяції знаходиться в стані динамічної рівноваги.

До особливостей певної популяції відносять її особисту екологічну нішу (сукупність усіх факторів середовища, в межах яких можливе існування виду в природі, або екосистемі, та його середовищеутворююча діяльність). Тобто, це місце певного виду переважно в біоценозі та його підрозділах, яке враховує не лише просторове розташування, а й функціональну роль.

Все це свідчить про унікальність кожної популяції.

Популяції будь-якого виду відрізняються одна від одної статистично майже за всіма показниками. Це стосується чисельності популяції та її динаміки, статевого й вікового складу, а головне – генетичної структури. Різні популяції відрізняються одна від одної кількісним співвідношенням різних алелей і частотами стрівальності того або іншого фенотипу.

На рівні популяції індивідуальна різноякісність доповнюється відмінностями у складі та особливостях функціонування окремих внутрішньопопуляційних угруповань. *Так, у копитних поряд з двостатевими угрупованнями в популяції існують окремі стада самців-холостяків, поодиноких особин, групи лише самиць та нестабільного складу. У популяціях кашалотів (Physetwr catodon) описано понад 6 типів внутрішньопопуляційних угруповань.* Слід зазначити, що подібні угруповання можуть відігравати різну роль у житті популяції. В еволюційному процесі популяція виступає як екологічна, морфофізіологічна і генетична єдність, тобто визнається елементарною одиницею, в межах якої може відбуватись еволюція. Лише вона, а не окрема особина чи група особин допопуляційного рівня має свою певну еволюційну долю.

Може виникнути питання, чи не можемо ми визнати за популяцію кілька особин-засновників, які дають у подальшому початок справжній популяції (кролики Австралії, ондатра й колорадський жук Європи, більшість острівних форм)? Властивості популяції визначаються в першу чергу властивостями особин, що до неї входять, тобто залежать від їх віку, статі, фізіологічного стану тощо. Але, крім цього, важливими характеристиками стають просторова структура популяції, її динаміка і навіть відносини особин одна з одною. Тому популяції звичайно виступають як єдине екологічне та генетичне ціле.

Визнання популяції елементарною еволюційною одиницею свідчить про те, що всередині саме неї і відбуваються процеси, що спричиняють еволюційні зміни. Біологічна еволюція – це процес накопичення змін в організмах і збільшення їх різноманіття. Підґрунтям для її здійснення виступають генетичні, тобто спадкові зміни. Тому на генетичному рівні еволюція представляє собою накопичення змін в генетичній структурі популяції.

Елементарним еволюційним явищем вважається тривала спрямована зміна генотипного складу популяції. Елементарне еволюційне явище ще не можна вважати еволюцією, але саме з таких елементів і складається увесь еволюційний процес.