Лекція №2

**«Мікроеволюція»**

**Елементарний еволюційний матеріал**

***Мінливість як основа еволюційних змін***

**Мінливість** визнається загальною властивістю живих організмів – вона та спадковість є основними передумовами еволюційного процесу. Ці обидві протилежні властивості входять до обов’язкової характеристики будь-якого організму і їх не можна розривати.

*Ще перші засновники еволюційних теорій велике значення надавали мінливості організмів. Так, на думку Ж.Б. Ламарка, згідно змін умов мешкання, клімату, живлення, способу життя тощо відповідним чином змінюються й особливості росту, форми, співвідношення частин, забарвлення, складу, а у тварин також рухливості й організації.*

Індивідуальні відмінності особин певної популяції можуть мати неоднакове значення – навіть у нащадків тієї самої пари можуть виникнути різні зміни. Мінливість фенотипів будь-якої вибірки певного виду визначається розмаїттям генотипів (генотипна, або спадкова мінливість) і різноманіттям впливу довкілля на організми (паратипна, або фенотипна мінливість).

Зовнішнє середовище здійснює певний вплив на дію генів у розгортанні онтогенезу, а через значні коливання подібного тиску в організмів виникає необхідність пристосовуватись до всього комплексу умов існування. Таким чином формується норма реакції організму, тобто межі, в середині яких фенотип здатний змінюватись без змін генотипу. Остання за ступенем свого розмаху може значно відрізнятись не лише у різних видів, але й у різних особин одного виду. Залежить це від багатьох параметрів, але головними є рівень організації організму, умови середовища існування і деякі інші.

Сукупності особин різних популяцій можуть відрізнятись одна від одної в першу чергу через відмінності генофонду особин-засновниць. Відмінності ці можуть значно зростати при збільшенні віддаленості біотопів мешкання певних видів або наявності значних перешкод (гірські системи, острови тощо). Якщо ж постійний притік мігрантів із сусідніх популяцій нівелює випадкові відхилення, зумовлені початковим генофондом засновників, відмінності популяцій будуть зумовлюватися особливостями умов мешкання.

Таким чином, завдяки генотипній та фенотипній неоднорідності особин збільшується можливість виживання популяцій. Залежно від запасів їжі та погодних умов може виживати певна частина популяції, сприяючи збереженню загального генофонду останньої в цілому. У будь-якій популяції також завжди є особини, спеціалізовані до певних умов існування, та більш універсальні. Так, наприклад, у такого симпатричного виду як кімнатна муха (Musca domestica), північні та південні популяції мають певні відмінності за температурним преферендумом (інтервал значень фізичних факторів, які обирає організм з усього діапазону). Внутрішньопопуляційна мінливість складається з різноманітних проявів норми реакції за будь-якими ознаками особин, що складають певну популяцію.

**Мутації як елементарний еволюційний матеріал**

Зрозуміло, що саме мінливість є основою для будь-яких еволюційних перетворень, у зв’язку з чим окремі особини можуть мати певне еволюційне значення. Але постає питання про саме елементарні одиниці спадкової мінливості, які б могли вважатись найбільш простими складовими еволюційних перетворень. М.В. Тимофеєв-Ресовський висуває кілька вимог до будь-якого елементарного еволюційного матеріалу:

1) ці матеріальні одиниці, що виступають у вигляді елементарних спадкових змін, повинні з певною частотою виникати у всіх живих організмів;

2) подібні зміни повинні торкатися усіх ознак та властивостей живих організмів, викликаючи відхилення у різних напрямках від вихідної форми;

3) вони мають стосуватися біологічно важливих особливостей організмів;

4) частина подібних змін повинна поширюватись принаймні у певній популяції для подальшої участі у видоутворенні;

5) природні таксони повинні відрізнятись один від одного різними наборами та комбінаціями елементарних одиниць спадкової мінливості.

Загальновизнано, що відповідають таким вимогам саме мутації, які й вважаються елементарним еволюційним матеріалом.

В основі морфологічних і функціональних змін (фенотип) лежать генетичні зміни, тобто біологічна еволюція стає можливою завдяки здатності ДНК до змін від покоління до покоління. Інколи при передаванні ознак від батьків дітям мають місце помилки, завдяки чому кількість або послідовність ДНК може змінитися. Подібні зміни спадкового матеріалу прийнято називати **мутаціями.** *Термін “мутація” був запропонований де Фризом (1901) для позначення випадкових генетичних змін. Залежно від об’єму спадкового матеріалу, який охоплюється тією чи іншою мутацією, виділяють генні, хромосомні та геномні мутації.*

Спадкова інформація, яка міститься у нуклеотидних послідовностях ДНК, зберігається завдяки складним метаболічним механізмам, що забезпечують здійснення реплікації і репарації. Помилки на будь-якому етапі цих процесів можуть викликати появу **генних мутацій**.

Такі мутації можна поділити на дві групи: з заміною основи та зі зсувом рамки зчитування (вставки або делеції однієї чи кількох нуклеотидних пар). Заміни основи у нормі складають не більше 20% спонтанних мутацій і полягають у заміні одного пурину чи піримідіну на інший (транзиції) або заміни пурину на піримідин чи навпаки (трансверсії).

**Зміна кількості хромосом** вважається мутаціями на рівні всього геному організму. При зміні кількості наборів хромосом (поліплоїдія або гаплоїдія) змінюється загальний обсяг спадкової інформації, а у випадках збільшення чи зменшення окремих хромосом (гетероплоїдія) кількість інформації залишається майже незмінною.

Інколи злиття або поділ хромосом називають *робертсонівськими перебудовами* на честь В. Робертсона, який першим запропонував теорію злиття хромосом. Вважається, що злиття відбувається частіше, ніж ділення хромосом – майже у кожній великій групі рослин чи тварин можна знайти хромосомне злиття.

**Характеристика мутацій**

Нові мутації безсумнівно є найважливішим джерелом генетичної мінливості, яка й виступає підґрунтям біологічної еволюції. Досить часто їх розглядають як випадкові й не спрямовані події. Мутації виступають у якості рідких подій у першу чергу через те, що вони є винятками в нормальному регулярному процесі реплікації ДНК, при якому звичайно відбувається правильне копіювання спадкової інформації. Непередбачуваними є зміни конкретних генних локусів чи більш великих одиниць спадковості. В той же час, існує певна ймовірність, що конкретний ген перетвориться на якийсь інший чи в популяції відповідних розмірів виникне мутація. Але ймовірність виникнення будь-яких мутацій не буває однаковою (наприклад, транзицій і трансверсій).

Неспрямованість мутацій полягає в тому, що вони не обов’язково мають адаптивне значення, тобто переважна кількість подібних змін спадкової інформації сприяє значним порушенням нормального розвитку – можуть викликати стерильність організмів, летальні наслідки чи знижену життєздатність. Вони можуть торкатись будь-яких тканин, систем органів, особливостей поведінки чи метаболізму з раннього ембріогенезу і на всіх етапах онтогенезу до кінця життя.

Мутації можуть відбуватись як в статевих, так і соматичних клітинах. Перші передаються індивідам майбутнього покоління і зустрічаються в усіх клітинах утвореного організму. Соматичні мутації спостерігаються лише у нащадків відповідної мутантної клітини, що викликає явище мозаїчності (мозаїки за генними мутаціями – це особини зі змішаними клітинними популяціями). Фенотипні наслідки в цьому випадку можливі лише за умови порушень специфічних функцій, властивих мутантним клітинам.

**Виникають мутації незалежно від того – корисні вони для конкретного організму чи шкідливі.**

Переважна кількість спонтанних зновутворених мутацій є шкідливою: відомо, що 5 – 7% усіх зачать у людини викликають утворення ембріонів з хромосомними аномаліями, більшість з яких нежиттєздатна й абортується. У рідких випадках народжуються діти з важкими вадами та зниженою життєздатністю. Загибель зигот до імплантації у більшості випадків відбувається непоміченою.

Слід пам’ятати, що мутації корисні чи шкідливі не самі по собі, а відносно певних умов існування. Наприклад, збільшення щільності волосяного покриву внаслідок спадкових змін може бути корисним для ссавців помірних і північних широт, але ніяк не екваторіального поясу.

Оскільки пристосувальне значення мутацій залежить від конкретних умов існування, імовірність зростання пристосованості внаслідок подібних генетичних змін зростає в організмів, що освоюють нові місця існування. Інколи спостерігаються зворотні мутації, які описано переважно у різних видів хребетних тварин (здебільшого часткове повернення до попереднього стану). *До них можна віднести появу трьох пальців з кігтями на крилах свійських курей (повернення до стану крил археоптерикса). Відомі випадки розвитку волосся на обличчі та руках людини, що наближує її до безпосередніх “волохатих” предків.*

Частота виникнення мутацій може визначатись як імовірність здійснення мутаційної події за час життя одного покоління (стосується це в першу чергу статевих клітин). Тобто, це частка гамет, у яких відбулися мутаційні зміни певного гену, з усього покоління.

Для індукції мутацій у певній клітині необхідно, щоб остання підпала безпосередньому впливу радіації. Радіація чи інші мутагени не спричиняються до будь-яких новоутворень, а лише збільшують імовірність здійснення спонтанних подій в організмі. Велике значення також має доза впливу певних чинників та форма її отримання (відразу за незначний час чи поступово в певному інтервалі).

Вплив радіації на чоловічу статеву систему викликає тимчасову стерильність (її тривалість залежить від дози радіації) з поступовим відновленням плодючості. Самиці навіть при низьких дозах опромінювання можуть ставати стерильними назавжди.

Основним наслідком індукування мутацій стає перетворення геному певного організму в цілому або інші значні його перебудови. Це може сприяти збільшенню появи летальних мутацій і, відповідно, загибелі значної частини зигот.

**Мутаційний процес як елементарний еволюційний фактор**

***Вимоги до елементарних еволюційних факторів***

Відповідно до рівняння **Харді-Вайнберга,** нескінченно велика панміктична популяція досить швидко стабілізується за кількісним співвідношенням наявних генів. Для того ж щоб відбулося елементарне еволюційне явище, тобто тривалі й спрямовані зміни генотипного складу популяції, необхідний тиск на останню з боку певних чинників.

Як уже зазначалося, елементарне еволюційне явище ще не можна вважати еволюцією, яка є спрямованим процесом змін дискретних форм живих організмів. Але воно є необхідною передумовою будь-яких еволюційних змін, у зв’язку з чим виникає потреба з’ясувати їх причини.

Елементарні еволюційні фактори повинні мати певне еволюційне значення, виходячи з чого до них можна сформулювати деякі вимоги. Для здійснення запуску мікроеволюційних механізмів необхідна наявність щонайменше трьох типів факторів, що впливають на популяцію:

1. елементарні еволюційні фактори повинні надавати популяції новий елементарний еволюційний матеріал, без якого взагалі неможлива зміна генотипного складу популяції (тобто, здійснення елементарного еволюційного явища).
2. дія певних факторів повинна викликати поділ вихідної єдиної популяції на дві або більше нових, ізольованих одна від одної будь-якими бар’єрами. Такі бар’єри дозволяють останнім піти незалежними еволюційними шляхами розвитку.
3. необхідна дія факторів, які б спрямовували загальний еволюційний рух живої матерії. Лише в цьому випадку можна очікувати змін живих організмів, підвищення їх організації та, як результат, набуття нових адаптивних ознак.

Висновок. Комплексний вплив усіх зазначених типів факторів є обов’язковою передумовою здійснення процесу видоутворення. Зараз вважається достатнім виділення чотирьох елементарних еволюційних факторів, два з яких є постачальниками елементарного еволюційного матеріалу, один створює внутрішньопопуляційні бар’єри, а останній спрямовує еволюційний процес.

Для самостійного вивчення

**Мутаційний процес**

Одним із постачальників елементарного еволюційного матеріалу можна вважати **мутаційний процес**, який є процесом виникнення спонтанних мутацій, їх подальшого комбінування при схрещуванні, що викликає спадкові зміни у популяціях. Але певна частина вчених (зокрема А.С. Сєверцов) вважає, що як фактор слід розглядати мінливість в цілому, а не лише мутаційний процес – принципово новий матеріал у популяцію привноситься саме ним. Генна комбінаторика, дрейф генів та інші процеси, що формують різноманіття існуючих фенотипів, є вторинними факторами, які у своїй роботі спираються на наявний матеріал.

Мутаційний процес характеризується певними рисами і здійснює кількісний вплив на популяції усіх живих організмів. Певна частина особин у популяції є носієм тих чи інших мутацій, а виникнення нових викликає зміну частот однієї алелі за відношенням до інших.

Частота мутацій може коливатись у значних межах і залежить як від характеру зовнішніх впливів, так і від особливостей генотипу певного виду. Конкретні форми життя, зокрема чисельність та характер динаміки популяції, які зумовлюються способами живлення, особливостями розмноження, тривалістю життя, наявністю ворогів, паразитів тощо, визначають в кожному конкретному випадку певний рівень частоти мутацій. Хоча самі мутації можуть виникнути лише під впливом певних змін зовнішніх умов, генотип може виявитись більш або менш стійким до дії різних чинників, через що різні гени можуть мати різну мутабільність.

Хоч за одним геном тиск мутаційного процесу звичайно незначний, враховуючи загальну кількість генів в організмі, цей елементарний еволюційний фактор (поряд з генетичною комбінаторикою) здійснює відчутний вплив на популяції в цілому. Так, частота мутування окремих генів у дрозофіли не перевищує 0,001 – 0,004%, у той час як загальна частота мутацій складає до 25% на покоління.

У певного виду організмів ті ж мутації, властиві для нього, можуть виникати повторно, а у близьких видів формуються подібні мутації (форма листка у рослин, пігментація тварин тощо). Частота спонтанного мутування може коливатися у межах 1 Ч 10-5 – 1 Ч 10-7 на ген за покоління. При чому вважається, що більш висока інтенсивність мутування не лише б не прискорила еволюційного процесу, а навіть могла його гальмувати.

Мутаційний процес є зворотнім, але зворотні мутації, як правило, виникають принаймні на порядок рідше. В одному з напрямків цей процес може відбуватись більш легко, тому що попередня мутація може полегшувати виникнення наступної у тому ж напрямку (можна говорити про спрямоване мутування). Але таке явище трапляється дуже рідко, а ще рідше воно може набувати позитивного еволюційного значення (переважно – при редукції певних органів).

*Нейтральними*, або *байдужими відхиленнями* ми можемо називати варіації генотипів, які полягають у зміні фенотипу в межах норми реакції. Більшість рецесивних мутацій у гетерозиготному стані взагалі ніяк у фенотипі не проявляються.

До наслідків дії мутаційного процесу можна також віднести так званий “генетичний тягар” – частина спадкової мінливості, яка визначає появу менш життєздатних особин, що підпадають вибірковій загибелі під час дії природного добору. Джерелом генетичного тягаря можуть бути мутаційні та сегрегаційні процеси, згідно з чим розрізняють мутаційний, сегрегаційний та субституційний (заміщення, або перехідний) тягар.

*Мутаційний тягар* зумовлений повторним виникненням у популяції мутантних алелей. Оскільки природний добір спрямований проти цих алелей, їх частота незначна й вони підтримуються у популяції завдяки мутаційному тиску. Рецесивні мутації ж у гетерозиготному стані повністю подавляються або здійснюють незначний ушкоджуючий вплив, завдяки чому зберігаються в популяції.

*Сегрегаційний тягар* виникає внаслідок вищеплення гетерозиготними батьками менш пристосованих гомозиготних нащадків. При цьому допускається, що значна частина мутацій здійснює в гетерозиготному стані позитивний вплив (ефект наддомінування) і постійно підтримується добором у ряду поколінь.

*Субституційний тягар* виникає при змінах адаптивної цінності особин і зберігається в популяції, доки одна алель не змінить іншої.

**Популяційні хвилі**

***Динаміка чисельності популяцій та її причини***

Зміни чисельності певного виду на будь-якій стадії розвитку або усього комплексу в цілому упродовж року чи кількох називають динамікою чисельності. Вона може бути пов’язаною як з процесами, що спонтанно відбуваються всередині самої популяції, так і з впливами абіотичних та біотичних факторів ззовні.

Піки чисельності упродовж року з’являються відповідно до кількості генерацій; якщо ж останніх багато, розвиток живих організмів, як правило, перекривається. У тривало існуючих організмів піки чисельності більш згладжені, хоча коливання також можуть бути значними (вони дещо уповільнюються

Незважаючи на те що всі популяції постійно змінюються, подібні флуктуації не безмежні: з одного боку, чисельність не може зростати безперервно, а з іншого, - види вимирають відносно рідко. Верхня межа чисельності зумовлюється наявними ресурсами існування певної популяції, ємністю її середовища. Нижня межа може доходити до повного вимирання, після чого можливе відтворення популяції за рахунок іммігрантів з сусідніх популяцій, що вижили.

В цілому ж майже неможливо визначити зі стовідсотковою впевненістю, які процеси викликали ті чи інші коливання чисельності. По-перше, ми можемо не знати всіх факторів, що впливають на певну популяцію, через що складно визначити найважливіші. По-друге, не можна розокремити дію різних факторів, бо їх вплив завжди є комплексним, а також інтегральним – один фактор може впливати на дію іншого, посилюючи або послаблюючи її.

***Еволюційне значення популяційних хвиль***

Популяційні хвилі (за С.С. Четвериковим – хвилі життя), як і мутаційний процес, вважаються постачальниками елементарного еволюційного матеріалу. В той же час слід розуміти, що самі по собі вони нового матеріалу не створюють, а їх еволюційне значення полягає у змінах генотипного складу популяції. Вони інколи супроводжуються відносно швидким розширенням або скороченням ареалу видів чи їх значної частини.

Спадковість ознак цілком залежить від особливостей популяції – вона змінюється відповідно до змін умов існування і стану популяцій. Відмінності як між особинами, так і популяціями ще не свідчать про їх переваги в генетичному відношенні (та з них, яка “краща” в одних умовах навколишнього середовища може бути “гіршою” в інших).

Коливання частот алелей багато в чому залежать також від розмірів популяції. Чим менші розміри популяції, тим більша імовірність випадкових флуктуацій, через що може виникати таке явище як дрейф генів (зміна частот алелей). До цього також слід додати зміни концентрації окремих ознак завдяки наявності самих хвиль. Наприклад, якщо в популяції загальною чисельністю 100 особин з новою ознакою було лише 2 (2%), а під час зростання чисельності концентрація ознак не змінилась, на 1000 особин з цією ознакою припадатиме 20 особин. У тому ж випадку, якщо популяційна хвиля піде на спад і чисельність повернеться до попередньої, але всі 20 особин з новою ознакою виживуть, відбудеться зміна концентрації цієї ознаки з 2% до 20%, завдяки чому дія природного добору за цією ознакою відбувається значно ефективніше.

У популяціях, що переживають катастрофічні скорочення чисельності, завжди змінюються концентрації частот алелей порівняно з вихідним станом. При цьому деякі раніше присутні у незначних концентраціях ознаки можуть зовсім зникнути або, навпаки, внаслідок подальшого розмноження особин, що вижили, набути значного поширення. Тобто, відбувається випадкове коливання концентрацій різних генотипів, завдяки чому раніше рідкісні ознаки виходять на арену еволюції. Вважається доведеним, що ознаки, які знаходяться у популяції у малих концентраціях, майже не підпадають дії природного добору. Тому популяційні хвилі вважаються постачальниками елементарного еволюційного матеріалу, бо виводять під дію природного добору генотипи, які спочатку мали низьку стрівальність. Ще раз слід підкреслити випадковість і неспрямованість дії популяційних хвиль, через що вони також не можуть вважатись самодостатніми причинами еволюційного процесу.

***Типи популяційних хвиль та їх характеристика***

Будь-які популяційні хвилі полягають у тому, що спостерігаються більш-менш регулярні коливання чисельності від їх зростання до спаду, на відміну від постійних спрямованих процесів. Подібні коливання можуть здійснюватись стосовно усередненого показника чисельності або ж відбуваються різкі коливання, що спричиняють спалахи чисельності з наступним виснаженням кормової бази. Класифікація популяційних хвиль може спиратись на комплекс причин, що їх спричиняють, хоча зрозуміло, що будь-яка класифікація завжди є умовною.

*Періодичні популяційні хвилі*

Подібні коливання чисельності властиві переважно організмам, що існують нетривалий термін, зокрема мікроорганізмам, однорічним рослинам, більшості комах тощо. Однією з основних причин подібних змін чисельності певних організмів є суттєві відмінності умов існування за сезонами року. Для більшості наземних та прісноводних екосистем, за деякими винятками (досить стійкі екосистеми, зокрема тропічний ліс тощо), сезонні зміни є основним підґрунтям для виникнення будь-яких коливань чисельності організмів, що їх складають. Тому можна вважати, що періодичні популяційні хвилі є наслідком сезонних циклічних пристосувань організмів до річної динаміки екологічної обстановки.

Для більшості організмів періодичні хвилі полягають у тому, що в окремі періоди року спостерігаються лише організми на певних стадіях розвитку. Одним з пристосувань багатьох видів до сезонних змін довкілля є проспективний (фізіологічний) спокій, основним проявом якого вважається діапауза. В одноклітинних організмів для переживання несприятливих періодів утворюються цисти, у коловерток – так звані зимувальні (запліднені) яйця тощо. У комах діапауза може мати місце на будь-якій стадії життєвого циклу, але завжди видоспецифічній.

У К-стратегів сезонні коливання чисельності виражені значно менше, а у дерев взагалі майже не простежуються. Інколи коливання чисельності К-стратегів можуть бути пов’язані з їх міграційною активністю, що призводить до різких змін чисельності в окремих частинах ареалу.

*Неперіодичні популяційні хвилі*

Якщо у попередньому типі популяційних хвиль ми говорили про сезонну динаміку чисельності, то цей тип стосується багаторічної динаміки. Причинами, що викликають подібні зміни в стані популяцій, в першу чергу є дія певних чинників у біоценотичних зв’язках кількох видів одночасно. Це може стосуватись зменшення тиску хижаків або паразитів на їх жертви, поліпшення кормової бази або сумісна дія кількох сприятливих факторів.

*Різкі коливання чисельності внаслідок надзвичайних подій*

Два попередніх типи популяційних хвиль можна назвати первинними, оскільки вони властиві майже усім організмам і є наслідком природної циклічності. Але до цієї динаміки додаються надзвичайні події, які можуть викликати різкі зміни чисельності. Оскільки вони наче накладаються на природну цикліку популяцій, лише тимчасово змінюючи останню, то їх можна вважати вторинним явищем.

**Спалахи чисельності в нових районах** пов’язані з наявністю кормової бази та відсутністю природних ворогів і хвороб (ондатра в Європі, кролі в Австралії). Особливістю цієї динаміки є те, що незначна кількість особин, що потрапляє до нових сприятливих умов, дає різкий спалах чисельності, який значно перевищує звичайні межі коливання для зазначеного виду. В подальшому кормова база швидко виснажується, з’являються природні вороги, що викликає відповідну депресію чисельності, і лише з часом остання набуває звичайного вигляду багаторічної динаміки.

**Різке зниження чисельності через природні катаклізми** відбувається переважно шляхом різної міри руйнування цілих природних комплексів (від біогеоценозів до ландшафтів). Подібні зміни можуть викликати певні природні чинники, зокрема тривала спека, пожежі, а для дрібних організмів подібні наслідки можуть спричинити навіть такі звичні природні явища як град або тривалі дощі. У будь-якому випадку через несприятливі умови значна кількість особин у популяції гине, через що звичайно відбувається суттєва перебудова генетичної структури популяції.