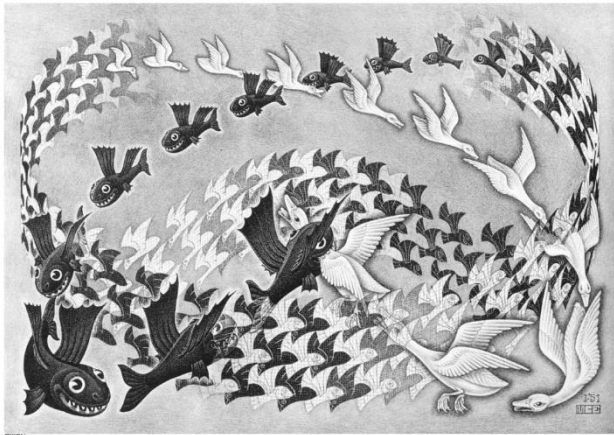


Сіренко А. Г.

ПОПУЛЯЦІЙНА БІОЛОГІЯ

ЛЕКЦІЇ



Івано-Франківськ
2019

ББК 28.8
С40
УДК 577.95

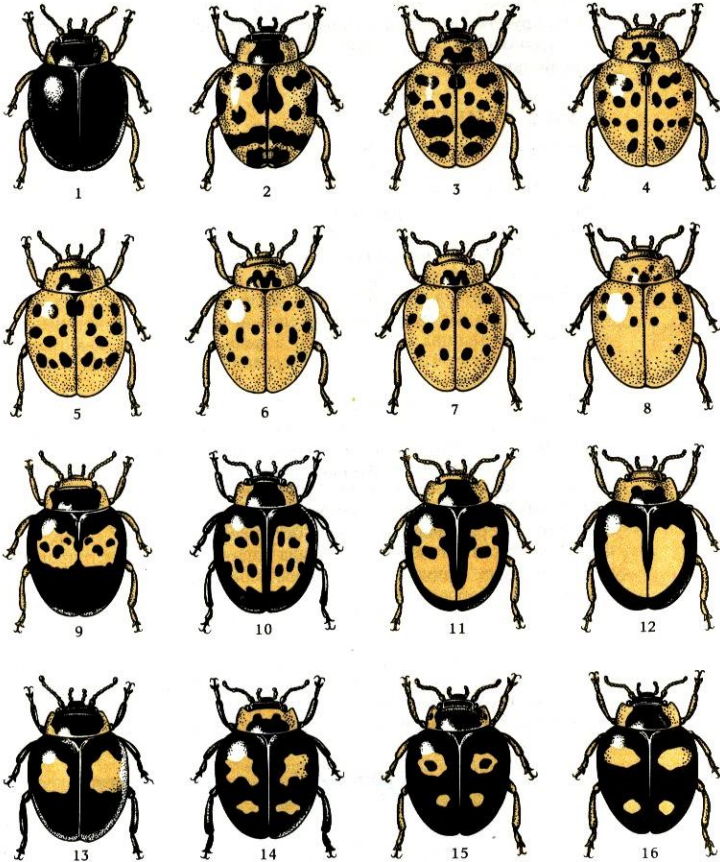
Сіренко А. Г. Популяційна біологія. Лекції. – Івано-Франківськ, 2019. – 314 с.

Книга являє собою курс лекцій з популяційної біології, що читається в Прикарпатському національному університеті імені Василя Стефаника. Курс лекцій розрахований на науковців, викладачів, аспірантів, студентів, а також усіх тих, хто цікавиться проблемами популяційної біології. Розглянуто проблеми структурованості, моделювання, ізоляції, генетики, екології популяцій, динаміки популяційних генофондів та наслідки порушення генетичної структури популяцій – як природних так і штучних.

© Сіренко А. Г.

**«Будь-яке диво втрачає
свою красу, коли до нього
звикають.»**

(Едгар Вотсон Гові)



«Кажуть, що між двома протилежними висловлюваннями знаходиться істина. В жодному випадку! Між ними лежить проблема.»

(Йоган Вольфганг фон Гьоте)

Вступ

Курс популяційної біології важливий для формування цілісного світогляду біологів різних спеціальностей. Єдиної концепції, щоб узгодила всі сучасні теорії і факти в царині популяційної біології досі не створено, хоча існує величезна кількість літератури з цієї проблематики. Існують кілька підходів до вивчення феномену життя і живого – молекулярно-генетичний, цитологічний, онтогенетичний, екологічний та ін. Один із таких рівнів вивчення живого – популяційний рівень. Основною елементарною структурою тут є популяція. Надання цьому терміну вузького сучасного визначення стало можливим після виникнення вчення про мікроеволюцію у 40-50-тих роках ХХ століття. Тільки після цього сформувалась ідея про популяцію як про елементарну еволюційну одиницю. Популяції в біології займають особливе місце: це природне явище, з яким пов'язане існування всіх видів живих організмів в природі. Вивчення популяцій важливо як для теоретичної так і для прикладної біології. Без розуміння процесів на популяційному рівні, без виділення популяцій та їх груп неможливо правильно описати внутрішньовидову різноманітність і відмінності між близькими видами. Це особливо важливо з точки зору збереження генофондів і біотичного різноманіття взагалі. Без популяційного підходу неможлива організація тривалої експлуатації будь-яких живих ресурсів – від риб в океані до дерев в тайзі або в тропічному лісі. Без популяційного підходу неможливий подальший розвиток вчення про мікроеволюцію. Популяційна біологія – широка область знань, що охоплюють вивчення структури популяцій, процесів, що відбуваються в природних популяціях, зв'язок цих процесів з подіями і процесами на інших рівнях організації живого. Існує два шляхи формування популяційної

біології. Один з них може бути названий «казуальним» і полягає у вивченні механізму різних явищ у популяції. Цей шлях переважає в розвитку експериментальної популяційної генетики і популяційної екології, а також у популяційній математиці. Інший шлях – феноменологічний – оснований на вивченні різноманітності популяційних структур і явищ у найрізноманітніших групах живих організмів. Цей шлях характерний для сучасного етапу розвитку популяційної морфології і біохімії, фенетики популяцій і популяційної біогеографії. Таке розмежування умовне і будь-яке вивчення популяцій часто містить обидва підходи чи їх елементи.

ЛЕКЦІЯ I. ПРЕДМЕТ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ БІОЛОГІЇ

Популяційна біологія – сучасна біологічна наука, що всебічно вивчає **популяції** як певний рівень організації живого.

У рамках цієї науки історично сформувалися такі напрямки досліджень: популяційна генетика, популяційна екологія, популяційна математика, теорія мікроеволюції, популяційна морфологія, популяційна біохімія, популяційна онтогенетика, популяційна етологія, популяційна фізіологія, фенетика.

Визначення поняття «популяція»

Поняття «популяція» досить давнє і походить від латинського *populus* – народ. Хоча давно зрозуміло, що популяції – це реально існуючі структури і одиниці виду, визначення цього поняття продовжує активно дискутуватися. Є різні точки зору і різні підходи до визначення цього поняття. Річ у тому, що в природі існують різні типи популяцій, і в науці існують різні

підходи до їх вивчення – екологічний, генетичний та ін. І тому різні автори, кожен в свій час давали різні визначення популяції, намагаючись дати найбільш повне і загальне визначення, що стосувалось би всіх типів популяцій. Ось лише деякі визначення терміну «популяція», запропоновані різними авторами:

- 1) Популяція – сукупність особин одного виду, що мають спільний генофонд і займають спільну територію (Гіляров А. М.).
- 2) Популяція – група особин, що пов'язані між собою родинними та шлюбними зв'язками (Айала Ф.).
- 3) Популяція – група організмів певного виду, що заселяють певну територію і розмножуються ізольовано від інших груп особин того ж виду (Тоцький В. М.).
- 4) Популяція – група організмів певного виду, що здатні вільно обмінюватись генетичною інформацією (Ч. Лі).
- 5) Популяція – сукупність особин, що протягом багатьох поколінь займають певний ареал, в середині якого в тій чи іншій мірі здійснюється панміксія і якій притаманним певний рівень ізоляції (Свірежев Ю., Пасєков В.).

Кожне із цих і багатьох інших визначень популяцій дискусабельне і викликає багато питань. Найголовніше із цих зауважень полягає в тому, що в будь-яких популяціях ніколи немає повної панміксії – панміксія завжди обмежена різноманітними факторами, в першу чергу статевим добором. Виникають питання: а який рівень панміксії відповідає популяції, а який надпопуляційним чи субпопуляційним групам? Який рівень ізоляції відповідає популяції, а який надпопуляційним чи субпопуляційним групам? Ситуація ускладнюється тим, що природні популяції бувають дуже різні і універсальне визначення популяції дати досить важко. Розрізняють такі типи природних популяцій:

- 1) популяції самозапильних рослин і автогамних тварин;
- 2) популяції перехреснозапильних рослин і алогамних тварин;
- 3) популяції форм, що розмножуються вегетативно (апогамне розмноження).

Популяції, що розмножуються статевим способом і в межах яких можуть здійснюватись (теоретично) вільні випадкові схрещування, називаються менделівськими популяціями.

У середині популяції можна виділити більш дрібні підрозділи (сім'ї, парцели, деми та ін.). Популяції характеризуються чисельністю, щільністю (числом особин на одиницю площі), характером просторового розподілу особин, впорядкованістю структури. Структурованість популяції проявляється в певному кількісному співвідношенні особин різного віку, статі, розміру, різних генотипів, фенотипів, поведінки і т. д. Динаміка чисельності популяції в часі визначається співвідношенням показників народжуваності і смертності особин, а також іміграції та еміграції. Якщо питома (розрахована на одну особину) швидкість росту популяції постійна, чисельність популяції збільшується за експоненціальним законом, і в ній встановлюється стабільна вікова структура. Здатність до експоненціального росту властива будь-якій популяції, але під впливом недоліку природних ресурсів, несприятливих змін умов середовища експоненціальний ріст або припиняється раптово, змінюється падінням чисельності, або ж гальмується поступово по мірі зростання чисельності популяції. В останньому випадку для описання росту популяції часто використовуються логістичні рівняння. Багато методів популяційної біології запозичені з демографії (криві виживання та ін.). У більшості видів тварин і рослин чисельність популяції

відносно стабільна, у інших видів відбуваються значні коливання чисельності. Спалахи чисельності тварин можуть бути причиною міграції. Динаміка чисельності природних популяцій визначається як абіотичними, так і біотичними факторами, що змінюють силу своєї дії в залежності від щільності популяції. У деяких тварин щільність популяції регулюється складними поведінковими і фізіологічними механізмами, а також шляхом перебудови генетичної структури популяцій. Коливання чисельності популяцій (так звані «хвилі життя») можуть викликати підвищення гомозиготності популяцій, втрату алелей (дрейф генів). При відсутності тиску на популяцію і дотриманні панміксії частоти генів в популяції зберігаються незмінними у відповідності з законом Гарді-Вайберга-Кастла. У сучасній біології популяція розглядається як елементарна одиниця процесу мікроеволюції, що здатна реагувати на зміни середовища перебудовою свого генофонду. Про зміни, що відбуваються в генетичній структурі популяції, свідчить зміна частот і склад алелей, і тому для розпізнавання деяких використовують специфічні маркери (білки, ділянки ДНК та ін.). Для генетичної характеристики використовують поняття середньої пристосованості (адаптивності) і генетичного вантажу.

Будь-яка популяція є, насамперед, генетичною системою. Але проблема полягає в тому, що популяція є не тільки генетичною системою – це система біологічна в широкому сенсі цього поняття. З одного боку всі характеристики популяції мають еволюційний зміст тільки тоді, коли вони закріплені в алелофонді, з іншого боку – і спільність алелофонду, і всі інші характеристики популяції як генетичної системи сформувалися на фоні постійних екологічних вимог підтримки і відтворення особин в сьогоденних, конкретних умовах. Тому по відношенню до

популяції в цілому як явища природно-історичного фенотипічні характеристики можуть розглядатися в певному сенсі як вторинні. Основними властивостями популяції як мінімальної природно-історичної структури є цілісність, структурованість, динамічність, унікальність.

З сучасної точки зору **популяція – це безперервний в часі потік онтогенезів, що пов’язані спорідненістю** (Яблоков А. В.). Ця спорідненість може бути сітчастою (для видів, які розмножуються статевим шляхом) або дихотомічною (для облігатногамних форм), або по чергово тим і іншим (для форм, у яких статеве розмноження чергується з безстатевим). Безперервність популяції в часі визначає можливість самовідтворення популяції в низці поколінь.

Окремі групи самців, скупчення особин різних вікових груп і т. д. – несамовідтворюючі групи, які інколи досягають значної чисельності і є деякий час цілком ізольованими від інших особин виду, не можуть бути названими популяціями. Не можуть бути названими популяціями і окремі групи особин, іноді дуже чисельні, які не розмножуються, наприклад такі, як олігохети *Nereis succinea* в опріснених частинах Каспійського моря. Не можуть вважатися популяціями і тимчасово існуючі (протягом багатьох поколінь) групи особин певного виду, іноді досить чисельні. Так, наприклад сарана *Schistocerca gregarina* поза вогнищами свого постійного проживання, птах саджа *Syrhaptes paradoxa* і ряд інших тварин можуть утворювати тимчасові групи особин, що розмножуються далеко за межами свого основного ареалу. Ці особини виявляються тут в результаті рідкісних періодичних масових міграцій, пов’язаних з хвилями життя. Саджа, наприклад, може кілька років жити в Західній Європі і потім безслідно зникнути. Такі тимчасові поселення не можуть бути названими популяціями (хоча межу провести

іноді дуже важко, вихід з цього становища – у визначенні їх як форм популяційного рангу).

Виникає питання, чи не може бути названа популяцією пара різностатевих особин, що розмножуються, яка формально теж виявляється самовідтворюючою групою? Для відповіді на це питання необхідно розглянути, який час береться при розгляді характеристики популяції як безперервної низки онтогенезів. Крім астрономічного часу виділяються і кілька інших форм часу (Вернадський, 1932). З усіх форм часу нас цікавить час біологічний. Він визначається числом клітинних поділів, періодами статевої активності, гормональними циклами та іншими параметрами. З еволюційної точки зору важливий час, в масштабах якого відбуваються еволюційно значимі зміни, здійснюються певні еволюційні події. Першим кроком еволюційного процесу є виникнення елементарного адаптаційного явища – поява певного генотипу. В подальшій еволюції елементарне адаптаційне явище може перерости в елементарне еволюційне явище – стійка зміна одного генотипу перетворюється в стійку зміну генетичної структури популяції (Тимофєєв-Ресовський, 1969). Елементарна еволюційна зміна не може відбутись серед єдиної пари особин. Життя пари особин є в онтогенетичному часовому вимірі, життя популяції як елементарної еволюційної одиниці – в популяційному часі, що вимірюється числом поколінь.

Тому пара особин не може бути популяцією в першу чергу тому, що вона існує в зовсім іншому масштабі часу. Тому для популяції слід визначати не «миттєву» (в масштабі одного покоління) чисельність, а чисельність протягом життя ряду поколінь. З іншого боку, правильніше вважати такі одиничні особини або вже не популяціями,

або ще не популяціями, тому що справжньої генетичної системи вони не утворюють.

Чим ширше значення якогось поняття, тим з більшими труднощами зіштовхуються при формуванні його точного визначення. Сучасна наука ще далека від формування визначення, яке задовольняло би всіх щодо таких понять як «життя», «живе», дуже важкими для визначення виявились такі поняття як «вид», «особина», «біологічний прогрес». Це стосується і такого визначення як «популяція».

До 40-50 років ХХ століття слову «популяція», яке зустрічалось в науці з кінця ХVІІІ століття, не надавалось суворого термінологічного визначення, популяцією вважали будь-яку групу особин. З розвитком популяційних досліджень таке визначення виявилось недостатнім, з екологічної точки зору під популяцією стали розуміти природну, просторово єдину групу особин одного виду, що реагує як ціле на дію різних факторів середовища. Для відмінних між собою груп одного виду було запропоновано низку термінів: «екологічна популяція», «ландшафтна популяція», «географічна популяція», «біотопічна популяція», «псевдопопуляція», «мікропопуляція» та ін. Другим напрямком розвитку уявлень про популяцію був генетичний напрямок. У генетиці популяція розглядається як генетична система, яку можна визначити як систему генотипів, що перебувають у динамічній рівновазі.

Третій напрямок розвитку уявлень про популяцію можна вважати синтетичним: він спробував включити в себе як генетичні, так і екологічні аспекти. Основою такого синтезу виявилось вчення про мікроеволюцію.

Ось ще деякі визначення поняття «популяція», що пропонуються останнім часом виходячи з сучасних уявлень про мікроеволюцію:

Популяція – це мінімальна самовідтворююча група особин одного виду, що протягом еволюційно довгого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власний екологічний гіперпростір.

Популяція – це достатньо чисельна група особин, що протягом великого числа поколінь у високій степені ізольована від інших аналогічних груп особин.

Історія популяційної біології та personalia

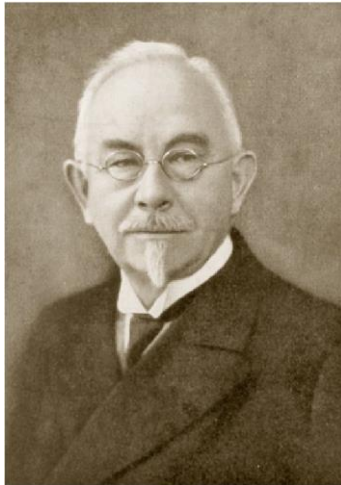
Вчення про популяцію як наукова концепція зародилось ще в кінці XVIII століття на основі демографічних досліджень. Першою теорією популяції було вчення Томаса Роберта Мальтуса (1788 – 1834) – він перший з науковців спробував створити математичну модель популяцій. Він зауважив, що чисельність популяції зростає в геометричній прогресії, тоді як ресурси, що забезпечують популяцію, обмежені. Наслідком цього є певні катастрофічні процеси, в результаті яких відбувається різке скорочення чисельності популяції.

Хоча вчення Мальтуса було доволі поверхневим і не враховувало такі явища і процеси як гомеостаз популяцій, без нього навряд чи можна було очікувати появу вчення Чарльза Дарвіна, теорії Генрі Чарльза Флемінга Дженкіна (1833 – 1985), на які вчення Мальтуса справило серйозний вплив.

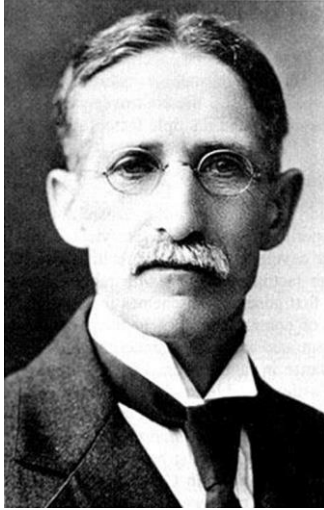
Але як наука популяційна біологія почала формуватись тільки після перевідкриття законів Менделя. Сам термін «популяція» запропонував Вільгельм Людвіг Йогансен у 1903 році. Він під популяцією розумів неоднорідну в генетичному відношенні групу особин (на відміну від чистих ліній). На початку XX століття довгий час тривала дискусія між дарвіністами і морганістами з приводу мікроеволюційних процесів.



Томас Роберт Мальтус
(1788 – 1834)



Вільгельм Людвіг Йогансен
(Wilhelm Ludvig Johannsen)
(1857 — 1927)



Вільям Ернест Кастл (William Ernest Castle)
(1867 – 1962)



Годфрі Гарольд Гарді
(1877 – 1947)



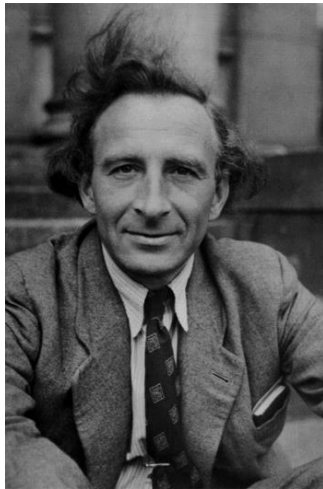
Вільгельм Вайнберг (Wilhelm Weinberg)
(1862 – 1937)



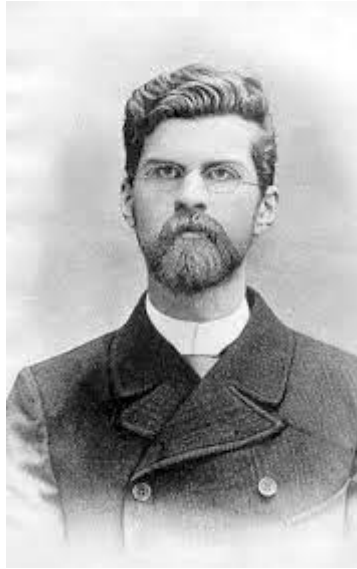
Сьюалл Грін Райт
(1889 – 1988)



Сер Рональд Ейлмер Фішер
(1890 – 1962)



Тимофєєв-Рєсовський М. В. (1900 – 1981) – один із
засновників сучасної популяційної біології.



Сергій Сергійович Четвериков
(1880 – 1959)

Тільки у 1930 році С. С. Четвериков розробив синтез цих двох вчень, що лягло в основу синтетичної теорії еволюції. Цей синтез він здійснив у своїй праці «Про деякі аспекти еволюційного процесу з точки зору сучасної генетики».

У 1908 році були опубліковані роботи Кастла, Гарді, Вайнберга, в яких були сформовані основні ідеї, що лягли в основу популяційної генетики. Пізніше сформувались дві різні течії, два різних підходи до вивчення проблем популяційної біології.

I-ий підхід – «детерміністичний» - був розроблений в роботах Дж. Холдена, Р. Фішера. При цьому підході популяції вважаються достатньо великими, флуктуаціями фазових змінних нехтують і весь процес мікроеволюції в популяціях описується зміною середніх величин цих

змінних в часі. Як фазові змінні використовуються концентрації або частоти як самих генів, так і деяких їх комбінацій в популяції. Моделі описують зміни цих концентрацій або частот під дією таких факторів, як добір, міграція, порушення панміксії та ін. Самі фактори задаються параметрами, що входять у праві частини диференційних рівнянь моделей. Наприклад, коефіцієнти добору є параметрами, що задають тиск добору на різні генотипи. По суті, детерміністичні моделі є динамічними моделями, де популяція представлена деякою динамічною системою, поведінка якої як під дією різних зовнішніх сил, так і при зміні внутрішніх закономірностей функціонування системи описується траєкторією в фазовому просторі частот – одиничним симплексом, що розташований в позитивній орнанті.

II-ий підхід – «стохастичний» - починається з робіт С. Райта. При цьому підході зміна частот генів або їх комбінацій в популяції розглядаються як марківський процес. Тут вже не потрібно уявлень про достатньо велику популяцію, і стохастичні моделі успішно застосовуються для аналізу генетичних процесів в малих популяціях (точніше, в популяціях кінцевої чисельності), де флуктуації за рахунок випадкової вибірки (так звані «генетично-автоматичні процеси» і «генетичний дрейф») можуть бути значними. Ці два підходи відрізняються один від одного як за структурами моделей, так і за використаним математичним апаратом. Якщо в детерміністичному підході застосовуються якісна теорія інтегральних диференційних рівнянь і теорія стійкості, то в стохастичному підході застосовуються методи теорії випадкових процесів (методи ланцюгів Маркова і дифузного наближення).

Проблема співвідношення детерміністичного і флуктуаційного в еволюції є однією з основних проблем

еволюційної теорії. Висловлюються найбільш крайні точки зору, підкріплені доволі модерністськими роздумами. Сама ж проблема настільки ж давня як і історія людства. Фаталізм орієнтальних суспільств тут дискутує з детермінізмом елліністичної цивілізації.

Дві моделі популяційної структури

У 40-вих і 50-тих роках ХХ століття існували дві конкуруючі моделі природних популяцій: класична і балансова.

Класична модель. Згідно з цією моделлю більшість локусів містить алелі так званого «дикого типу» з частотою, що дуже близька до одиниці, генетична мінливість популяцій мала, в генофонді популяцій є невелике число шкідливих алелей, що виникають в результаті мутацій і підтримуються природним добором на низькому рівні. Відповідно, типова особина гомозиготна по алелях дикого типу майже по всіх локусах і лише в деяких локусах може бути гетерозиготною по мутантному алелю і алелю дикого типу. «Нормальний» або ідеальний генотип особини гомозиготний по алелях дикого типу по всіх локусах. Еволюція відбувається завдяки тому, що час від часу в результаті мутацій з'являється якийсь вдалий алель, частота якого під дією природного добору зростає. Це призводить до того, що новий алель стає алелем дикого типу, повністю або частково витісняє старий алель дикого типу.

Балансова модель. Згідно з цією моделлю генетична мінливість популяцій дуже велика, не існує якогось одного алеля дикого типу. У багатьох, навіть у більшості локусів присутня низка алелей з різними частотами. Особини, що складають популяцію гетерозиготні по цих алелях в більшості локусів. При цьому якийсь «нормальний» чи «ідеальний» генотип відсутній. Популяція являє

сукупність багатьох генотипів, що відрізняються за багатьма локусами, і тим не менш, в більшості випадків пристосовуються до тих умов, з якими доводиться зіштовхуватись популяції. Еволюція є процесом одночасної зміни частот і типів алелей в багатьох локусах. Алелі діють не ізольовано один від одного, вплив того чи іншого алеля на адаптивність організму залежить від присутності чи відсутності в його генотипі інших генів. Набір алелей кожного локусу коадаптивний з набором алелей в інших локусах. Але балансова модель теж визнає, що багато алелей безумовно шкідливі для їх власників. Ці шкідливі мутації елімінуються або підтримуються при низькій частоті шляхом добору, хоча грають лише другорядну роль в еволюції.

На сьогодні прийнято вважати, що в природних популяціях спостерігається велика генетична мінливість. Природні популяції поліморфні по переважній більшості локусів. Але прямі докази цього факту були отримані лише у 60-тих роках ХХ століття. Було виявлено, що мінливість у генетичних локусах набагато вища ніж морфологічна. Шляхом інбридингу було продемонстровано, що генотип практично кожної дрозофіли містить рецесивні алелі, які викликають в гомозиготі відхилення від нормального фенотипу.

ЛЕКЦІЯ II. СТАТЕВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ

Структурованість – фундаментальна властивість популяцій. Під структурованістю популяції в широкому сенсі цього слова розуміють будь-які розділення популяції як єдиного цілого на зв'язані в певному порядку частини. При цьому виникає можливість говорити про статеву, вікову, просторову, генетичну, екологічну, етологічну структури. Розрізняють первинну статеву структуру

популяцій (при утворенні зигот), вторинну (в новонароджених, незалежно від способу «народження»), третинну (до моменту настання статевої зрілості). Статева структура популяцій – це чисельне співвідношення самців і самок у різних вікових групах. Природньо, що питання про статеву структуру популяцій виникає лише при наявності різностатевих особин, тобто для переважної більшості тварин та рослин. Питання про статеву структуру популяцій здавалось би не постає при дослідженні агамних гермафродитних та партеногенетичних форм. Але в агамних форм виявляються своєрідні варіанти статевого процесу, для гермафродитів облігатне самозапліднення – рідкісне виключення з правила, а для партеногенетичних форм описуються популяції, що містять самців. Все це доводить, що статеву структуру популяції служить доволі універсальною і важливою характеристикою для більшості видів.

Первинна статеву структура популяцій

Для дуже багатьох роздільностатевих тварин і рослин первинна статеву структура популяцій визначається співвідношенням статевих хромосом в процесі мейозу, і як правило, буває близькою до співвідношення 1:1. Відомо десять основних шляхів хромосомного визначення статі у тварин. У п'яти з них при співвідношенні статевих хромосом гетерогаметною статтю виявляється чоловіча, у п'яти випадках – жіноча (табл. 1).

Сам по собі цей факт різноманітності способів визначення статі за допомогою статевих хромосом та існування різних відмінностей за способом визначення статі навіть між близькими видами дозволяє припускати неминучість існування відмінностей у первісній статевій структурі.

Таблиця 1. Основні типи хромосомного визначення статі (згідно робіт Тихомирової М. М., 1976).

№ п/п	Тип визначення статі	Гетерогаметна стать	Зигота		Групи організмів
			♂	♀	
1.	X ₁ Y	Чоловіча	X ₁ Y	XX	Більшість ссавців, деякі риби, всі двокрилі та ін.
2.	X ₁ 0	Чоловіча	X ₁ 0	XX	Нематоди, деякі ракоподібні, клопи, прямокрилі, бабки, жуки, веснянки, сіноїди, скорпіониці, деякі ссавці (кенгуру).
3.	X ₁ X ₂ ...X _n Y	Чоловіча	X ₁ X ₂ ...X _n Y	X ₁ X ₂ ...X _{n+1}	Богомоли, деякі ссавці.
4.	X ₁ Y ₁ Y ₂ ...Y _n	Чоловіча	X ₁ Y ₁ Y ₂ ...Y _n	XX	Богомоли, деякі ссавці.
5.	X ₁ X ₂ ...X _n 0	Чоловіча	X ₁ X ₂ ...X _n 0	X ₁ X ₂ ...X _n X _{n+1}	Павуки, попелиці, деякі метелики.
6.	ZW	Жіноча	ZZ	ZW	Деякі птахи, рептилії (змії), аксолотль, тутовий шовкопряд, деякі риби.
7.	Z0	Жіноча	ZZ	Z0	Ящірки, жаби, молі та ін.
8.	Z ₁ Z ₂ ...Z _n W	Жіноча	Z ₁ Z ₂ ...Z _{n+1}	Z ₁ Z ₂ ...Z _n W	Деякі змії, метелики.
9.	ZW ₁ W ₂ ...W _n	Жіноча	ZZ	ZW ₁ W ₂ ...W _n	Рівноногі раки
10.	Z ₁ Z ₂ ...Z _n 0	Жіноча	Z ₁ Z ₂ ...Z _{n+1}	Z ₁ Z ₂ ...Z _n 0	Деякі птахи (цесарка, вальдшнеп)

Таблиця 2. Статеві типи дрозофіли (*Drosophila melanogaster*) в залежності від комбінації кількості статевих хромосом і аутосом.

Хромосомний набір	Статевий індекс X/A	Статевий тип	Характеристика особина
3X:2A	1,5	Суперсамка (метасамка)	Стерильна, гіпертрофовані ознаки жіночої статі
4X:3A	1,33	Суперсамка (метасамка)	Стерильна, гіпертрофовані ознаки жіночої статі
4X:4A	1	Тетраплоїдна самка	Фертильна
3X:3A	1	Триплоїдна самка	Знижена фертильність
2X:2A	1	Диплоїдна самка	Фертильна
1X:1A	1	Гаплоїдна самка	Стерильна
3X:4A	0,75	Інтерсекс	Стерильний, ознаки проміжні між самцем і самкою
2X:3A	0,67	Інтерсекс	Стерильний, ознаки проміжні між самцем і самкою
1X:2A	0,5	Диплоїдний самець	Фертильний
2X:4A	0,5	Тетраплоїдний самець	Фертильний
1X:3A	0,33	Суперсамець (метасамець)	Стерильний, гіпертрофовані ознаки чоловічої статі (свого роду мачо)

У визначенні статі можуть відігравати роль не тільки статеві хромосоми і зчеплені з ними гени, але і набір

аутосом і гени зчеплені з ними. Ще в дослідах Бріджеса на дрозофілі було продемонстровано існування 11 статевих типів особин в залежності від співвідношення статевих хромосом і аутосом (табл. 2).

Ці факти наводять на думку, що в популяціях тварин можуть зустрічатися не тільки звичайні самці і самки, але і особини кількох інших статевих типів, частина з яких виявляються фертильними – здатними розмножуватись.

Як виявилось, існування різних хромосомних типів як самок так і самців для багатьох видів є правилом, а не виключенням. Наприклад, для лемінга *Myopus schisticolor* крім самок XX виявлені самки з X-хромосоною, в якій знаходиться ген, що подавляє дію Y-хромосоми. У результаті в популяції реально присутні самки XX, X*Y, X*X. Доля самців при рівній фертильності всіх трьох типів самок теоретично повинна складати 0,25, що відповідає експериментальним даним, отриманим при вивченні природних популяцій цього виду. Але виявилось, що в різних популяціях фертильність різних типів самок (і відповідно і співвідношення статей) може бути неоднакова. В різних популяціях цього виду доля самців коливається від 20 до 23 % в Карелії і Магаданській області, до 70 % на південному Уралі. Схожий (хоча і заснований на іншому типі визначення статі – X0) хромосомний механізм визначає появу різних статевих типів у копитного лемінга *Dicrostonyx torquatus* (роботи Gileva, 1979).

Виявилось, що тільки 60% самок досліджених популяцій мали нормальний набір хромосом XX, тоді як решті 40% мали набір X0, ідентичний набору самців. Серед нащадків самок X0 і частини самок XX народжуються переважно самки. В різних популяціях і різних генераціях однієї популяції, на різних стадіях піку чисельності (роботи Чернявського, 1982) участь в

розмноженні різних типів самок може бути неоднаковою, що визначає коливання первісної статеві структури як в різних популяціях так і в одній популяції в різних фазах її життя.

Таблиця 3. Визначення статі в різних лініях і різних популяціях *Musca domestica*.

Лінії	Самки	Самці
1	XXmff	YYmmff
2	XXmmff	XXMmff
3	XXMMFf	XXMMff
4	YYmFf	YYmmff

В природних популяціях мечоносців *Xiphophorus maculatus* були виявлені різні варіанти трьох факторного визначення статі (Kallman, 1973): самці: XY, YY; самки: XX, WX, WY.

Складним і багатофакторним виявилось визначення статі у мухи *Musca domestica*. У цього виду в різних лініях і різних популяціях стать визначається співвідношенням чоловічих (M) і жіночих (F) аутосомних факторів зі звичайними статевими хромосомами (Bull, 1983).

Ситуація ускладнюється ще й тим, що з M-фактором, який локалізований у другій аутосомі, виявилась тісно зчеплена нечутливість до ДДТ (Kerr, 1970).

Таких прикладів складного багатофакторного (в наїздника *Nabrobracon* – не менше 12 алелей!) генетичного визначення статі (в тому числі у багатьох видів рослин) відкрито багато (Гершензон, 1984). Зокрема, було виявлено, що для двохлокусної двофакторної системи можливе існування 16 різних способів визначення статі індивідуумів, у випадку ж трьох факторних систем число можливих комбінацій набагато збільшується.

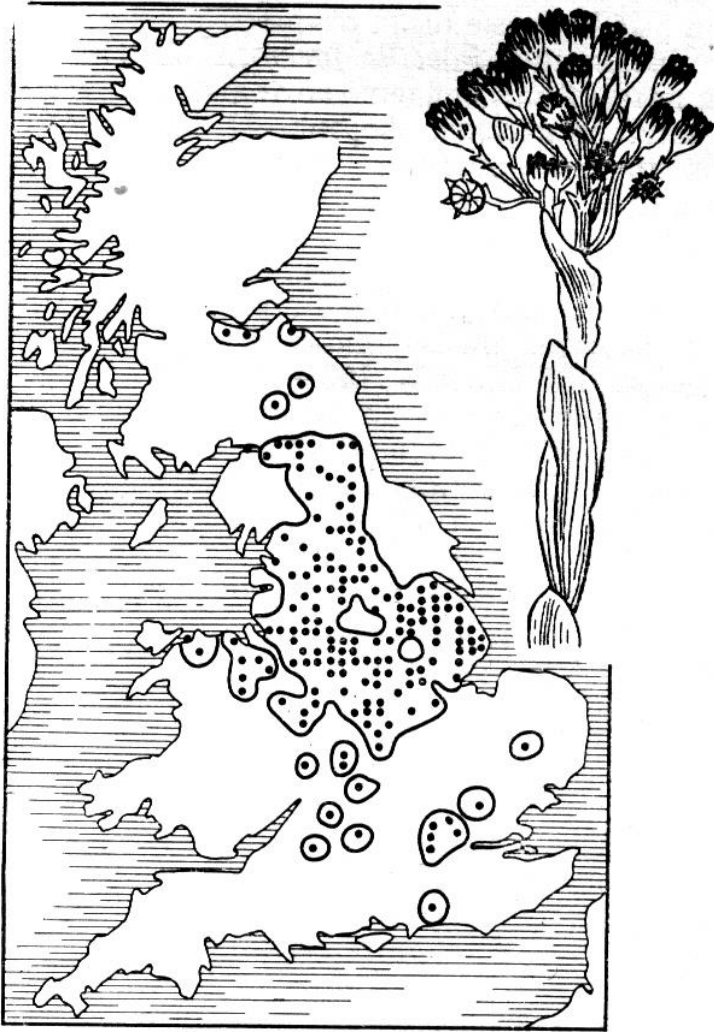


Рис. 1. Зустрічність в старій добрій Англії та Шотландії жіночих рослин білокопитника *Petasites hybridus*. На іншій території Англії та Шотландії зустрічаються популяції, що складаються виключно з чоловічих рослин, які розмножуються вегетативно.

Зміни первісної статеві структури популяцій були вперше виявлені в природних популяціях дрозофіли у 1928 році Гершензоном С. М. Самці, що були носіями ознаки SR (sex ratio) продукують практично виключно одні сперматозоїди Х-носії (біля 99 %), і всі їх нащадки несуть Х-хромосоми з ознакою SR. Механізм цього явища полягає в елімінації Y-хромосомних сперматозоїдів під час мейозу під впливом певного гена, що знаходиться в Х-хромосомі.

Існує ціла низка видів, у яких в популяціях зустрічаються поліплоїдні і партеногенетичні форми. Існують партеногенетичні види, особливо серед безхребетних, які мають тільки самок. Особливий інтерес для популяційної біології становлять види, які представлені як партеногенетичними так і двостатевими формами. До таких видів належать, зокрема, метелик-мішечниця *Solenobia triquetrella* і жук-довгоносик *Otiorrhinchus scaber*. *Solenobia triquetrella* утворює в Центральній Європі звичайні двостатеві диплоїдні популяції, а в Північній Європі зустрічаються диплоїдні і триплоїдні партеногенетичні популяції, які складаються з одних самок. *Otiorrhinchus scaber* в Альпах утворює звичайні диплоїдні двостатеві популяції, а в низці інших регіонів – триплоїдні і тетраплоїдні партеногенетичні популяції. Пильщик *Eutomostethus ephippium* у британських популяціях містить тільки самок, тоді як на півдні Європи – і самців, і мамок. У популяціях багатоніжки *Polyxenus lagurus* у Фінляндії не зустрічаються самці взагалі, у Швеції самців 5,6% в популяціях, у Данії – 8,7%, у Франції – 41,6%. Популяції тонкого ківсяка *Nemasoma varicorne* в центрі ареалу (від півдня Данії до півночі Хорватії) двостатеві, а по периферії ареалу, зокрема, на півночі (Скандинавія), на заході (Франція, Англія, захід Німеччини), на сході ареалу

(Румунія, Україна) – партеногенетичні. Між цими різними за статевою структурою популяціями де-не-де знайдені популяції, в яких присутні як двостатеві, так і партеногенетичні особини.

Безсамцеві популяції вперше були відкриті щодо риб Губсом (С. Hubs, 1932) в одного з видів північноамериканських пецилій – *Poecilia formosa*, у якого пізніше були знайдені не тільки диплоїдні, але і триплоїдні гіногенетичні форми. Н. Б. Черкас (1966), а потім і інші автори описували триплоїдні гіногенетичні форми у сріблястого карася *Carassius auratus*, в якого саме вони визначають високу чисельність в популяціях самок. Звичайний набір хромосом цього виду $2n = 100$, і самці у звичайних популяціях складають 50%. Але в низці популяцій Китаю, Японії, Європи зустрічаються триплоїдні самки з набором хромосом $3n = 156$ (Японія), 162 (Китай), 160-166 (Московська область), які можуть розмножуватись тільки гіногенетично. В деяких популяціях басейну р. Амур число самців складає 7 % (в середньому по басейну Амуру самців в популяціях 32,5%), а багато популяцій Уралу, Білорусії, Румунії, Північного Казахстану взагалі позбавлені самців і складаються з триплоїдних особин. Цікавим фактом є те, що в цих популяціях іноді виявляються одиничні самці, які зустрічаються серед повільно ростучих форм (Нікольський, 1974). Питання ускладнюється ще тим, що в деяких японських популяціях виявлені тетраплоїдні самки з $4n = 206$, особливості розмноження яких неясні (Васильєв, 1985).

При вегетативному розмноженні можлива і протилежна ситуація – трапляються популяції, що складаються виключно з чоловічих особин. Так, наприклад, білокопитник *Petasites hybridus* зустрічається практично по всій території Англії, але лише в

Центральній і подекуди в Південній Англії в популяціях цього виду є і чоловічі і жіночі особини. По всій іншій території популяції білокопитники сформовані на 100% чоловічими рослинами, що розмножуються вегетативно (Perring, F., Sell R., 1966) (рис. 1).

Є певне число видів – облігатних гермафродитів (у рослин – самозапилювачів), для яких, здавалось би, немає сенсу говорити про співвідношення статей. Але питання виявилось складнішим. Вільноживуча нематода *Caenorabditis elegans* в нормі гермафродит, що самозапліднюється з хромосомною формулою XX AA. У результаті мутацій одна з X-хромосом інактивуються або зникає і виникають самці XO AA. В експериментальних популяціях в результаті поліплоїдизації (поліпоїди відомі у цього виду і в природі) отримані чисельні варіанти статевих типів (табл. 4).

Крім того, виявлено кілька різних мутацій в різних аутосомах, три з яких можуть перетворювати гермафродита у функціонально самця, одна – в інтерсекса (Madl J., Herman R., 1979).

Вторинна статева структура популяцій

У більш широких межах, ніж первинна, може варіювати і вторинна (в час народження чи вилуплення з яйця) статева структура популяцій. На вторинну статеву структуру впливають чисельні екологічні фактори середовища. Так, у рослини *Arisaema japonica* (Thunb.) Schott = *Arisaema serratum* (Thunb.) Schott вирішальним фактором у вторинному визначенні статі є маса бульб: тільки найбільші бульби дають рослини з жіночими квітами.

Личинка кільчатого черва *Bonnellia viridis* розвивається в самку, якщо після періоду вільного життя вона осідає на дно моря, якщо їй вдається прикріпитися до

іншої дорослої самки, то з цієї личинки утвориться самець (який паразитує в самці, будучи менший за самку в сотні разів). У дрозофіл на цей показник виявляє вплив плодовитість самок, статевий добір за життєздатністю самців, щільність популяції, внутрішньоклітинний паразитизм (є вид спірохет, який диференційно вражає тільки ембріони чоловічої статі). Число цариць (самок, що розмножуються) у мурах, бджіл та деяких інших суспільних комах регулюються робочими особинами шляхом поширення по колонії феромонів, які синтезує цариця.

Таблиця 4. Варіанти статевих типів у різних мутантів *Caenorabditis elegans*.

Гермафродити	Самці
XX AA	X0 AA
XXX AAA	XX AAA
XXX AAAA	XX AAAA
XXXX AAAA	-

Самці трьох видів ос *Blastophaga* і *Tetrapus*, що запилюють суцвіття фігового дерева і виводять там нащадків, можуть регулювати вторинну статеву структуру популяції в залежності від інтенсивності конкуренції самців при спарюванні і рівня інбридингу: при збільшенні ступеня інбридингу доля самців серед нащадків зростає (Herre E., 1985). Більш ніж у два рази (з 36 до 73%) зростає доля самок серед нащадків сімейних пар кабарги *Moschus moschiferus* в порівнянні з нащадками матерів-одиначок (Приходько В. І., 1986).

Зміни вторинного співвідношення статей в залежності від фізико-кліматичних і біотичних умов на сьогодні виявлено як для різних природних популяцій, так

і в експериментах для десятків видів хребетних і безхребетних (Bull J., 1983). При цьому тенденції в змінах вторинного співвідношення статей можуть бути різнонаправленими в різних популяціях одного і того ж виду. Так, у середньоевропейських популяціях трав'яної жаби *Rana temporaria* переважають протерогінні гермафродити – всі молоді тварини виявляються фенотипічними самками і лише до кінця другого року життя біля половини з них перетворюються в самців. У прибалтійських та альпійських популяціях цього виду визначення статі у самців відбувається значно раніше (Witschi E., 1930). В одних популяціях зайця-біляка *Lepus timidus* ріст чисельності популяції супроводжується ростом числа самців серед ембріонів (Якутія, Вологодська обл. Росії). Але такої тенденції немає в інших популяціях (околиці Вятки, Росія), а в карельських популяціях ця тенденція зворотна (Наумов Н. П., 1969 та ін.)

Доведена можливість гормональної регуляції вторинного співвідношення статей практично у всіх крупних групах хребетних – риб, амфібій, рептилій, птахів, ссавців. При розмноженні великої рогатої худоби давно відомі факти появи безплідних теличок-інтерсексів (фрімартинів). Вони виникають при розвитку різностатевих близнюків в результаті пригнічення чоловічими гормонами в одного з плодів механізму розвитку жіночих статевих органів у жіночого (по первісному визначенню статі) плоду. Ускладненим варіантом гормональної регуляції виявляється випадок гормональної інверсії статі. У риб відомі випадки, коли для одних популяцій характерна гетерогаметність самок або самців, для інших – їх гомогаметність. Так, гомо- і гетерогаметність самок виявлена в різних популяціях гамбузії *Gambusia affinis*, а гомо- і гетерогаметність самців – у риби *Fundulus parvipinnis* (Васильєв В. П., 1985). У

дослідах з рибою медака *Oryzias latipes* і золотою рибкою *Carassius auratus* було показано, що в результаті схрещування інвертованих гормонами самців і самок, можна отримувати весь можливий спектр форм: самці – YY, XY, XX, самки – XX, XY, YY (Yamamoto, 1967).

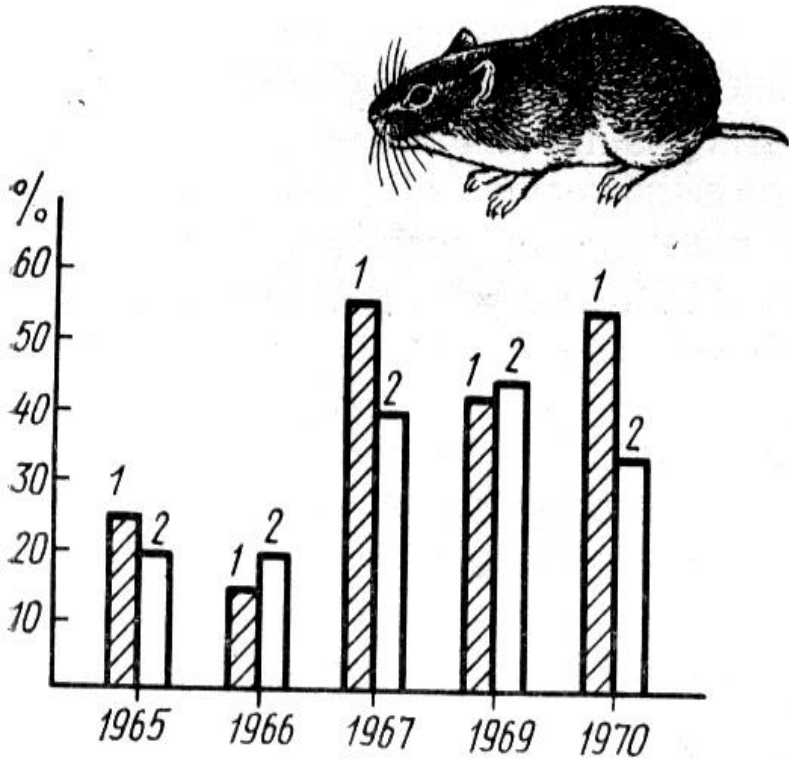


Рис. 2. Співвідношення самців і самок в одній з популяцій червоної полівки *Clethrionus rutilus* в Західному Сибіру протягом 5 років (Москвіна Н. С., 1976). Штриховкою відмічені самці, білим – самки.

Різна життєздатність чоловічих і жіночих особин на ранніх етапах онтогенезу і широко поширений в природі механізм визначення (чи перевизначення) статі в залежності від умов розвитку на ранніх (личиночних, зародкових) стадіях онтогенезу перетворює вторинну статеву структуру популяцій у лабільний показник. По ньому можуть відрізнятися не тільки різні популяції в середині одного виду, але одна і та ж популяція в різні періоди її існування (рис. 2). Відмінності між вторинною і первинною статевою структурою популяцій іноді можна використати для вияснення дії (направленості та інтенсивності) природного добору.

Третинна статеву структура популяцій

Різноманітність первинної та вторинної статевої структури популяцій призводить до неминучості різноманітності третинної статевої структури популяцій – співвідношення числа самців і самок серед статевозрілих особин, в тому числі в різних популяціях одного і того ж виду.

Одне з найбільш фундаментальних досліджень цього питання було проведено на 24 популяціях чотирьох видів тритонів у Західних Карпатах (Juszyk W., 1984). Виявилось, що в різних популяціях частка самців варіювала майже на 20% (табл. 5).

Як показали ці дослідження, співвідношення статей серед статевозрілих особин статистично достовірно відрізняються між різними популяціями, і в кожній популяції існує особлива власна тенденція зміни у третинної статевої структури. Аналогічні дані були отримані при дослідженні популяцій травневих хрущів. За числом самців популяції іноді відрізнялися вдвічі. Третинна статеву структура популяцій у різних видів

тварин іноді коливалась в значних межах різних для різних видів (табл. 6).

Таблиця 5. Частка дорослих самців в популяціях тритонів Західних Карпат.

Вид	Частка самців в різних популяціях (%)		
	I	II	III
<i>Triturus cristatus</i>	40,9	54,1	58,9
<i>Triturus vulgaris</i>	42,8	49,4	63,0
<i>Triturus montandoni</i>	51,7	59,1	60,1
<i>Triturus alpestris</i>	49,0	49,5	60,5

Динаміка третинної статеві структури популяцій для людини вивчена на великому числі популяцій, для багатьох європеїдних популяцій було виявлено зменшення частки чоловіків у старших вікових групах. Така ж картина була виявлена і для деяких інших видів ссавців. Наприклад, частка (%) дорослих самців полівки *Microtus agrestis* у популяціях островів Фінської затоки (Pоккі J., 1981) змінювалась як показано на рис. 3.

У деяких популяціях комах поширене явище цикломорфоза – періодична зміна статевих поколінь партеногенетичними. Особливо широко поширене це явище в популяціях попелиць. У веслоногого рачка *Hyalodaphna* літні покоління розмножуються статевим шляхом, а весняні – партеногенетично. Ще складніша ситуація у видів, які на початку дорослого життя являються самцями, а по мірі збільшення розмірів тіла починають продукувати яйцеклітини, як, наприклад, поліхета *Ophryotorocha peurilis* чи черевоногий моллюск *Crepidula plana*. У таких видів третинна статеві структура популяцій тісно пов'язана з віковою структурою. Відомі

види з гормональним перевизначенням статі під час постнатального онтогенезу (риби *Oryzias latipes*, земноводні *Pleurodeles waltlii* та ін.)

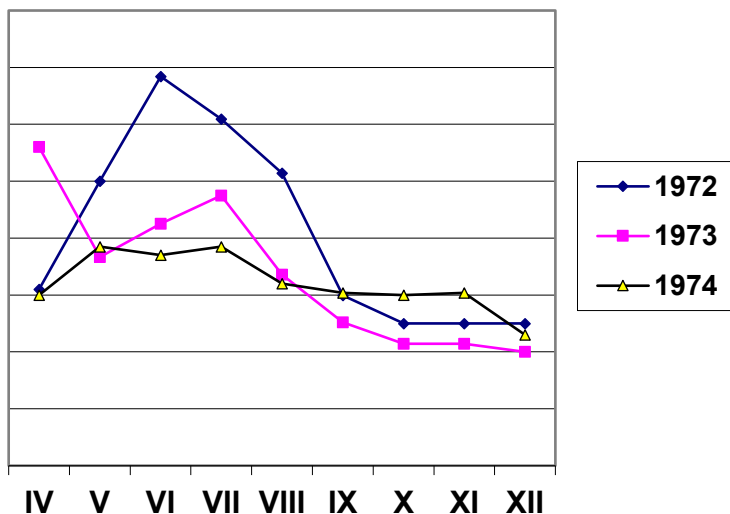


Рис. 3. Зміни третинної статеві структури популяцій *Microtus agrestis* островів Фінської затоки. Показана частота ♂♂ (%) в різні місяці року.

Таблиця 6. Розмах коливань третинної статеві структури популяцій (% дорослих самців). Види, для яких виявлені партеногенетичні форми позначені *.

Вид	Розмах коливань третинної статеві структури (% статевозрілих самців)
<i>Drosophila melanogaster</i> *	0 - 50
Метелик <i>Acraea ancedon</i>	0,6 - 38,6
Ящірка <i>Lacerta agilis</i>	33 - 54
Лемінг <i>Myopus schisticolor</i>	22 - 77
Лемінг <i>Dicrostonyx torquatus</i>	38 - 50
Ховрах <i>Citellus suslicus</i>	33 - 56
Соболь <i>Martes zibellina</i>	50 - 70
Лось <i>Alces alces</i>	40 - 58
Благородний олень <i>Cervus elaphus</i>	21 - 49
Велика нічниця <i>Myotis myotis</i>	48,5 - 61
Нічниця <i>Myotis grisescens</i>	23 - 51
Багатоніжка <i>Polychemus lagurus</i> *	0 - 41,6
Срібний карась <i>Carassius auratus</i> *	0 - 50
Окунь річковий <i>Perca fluviatilis</i>	10 - 70

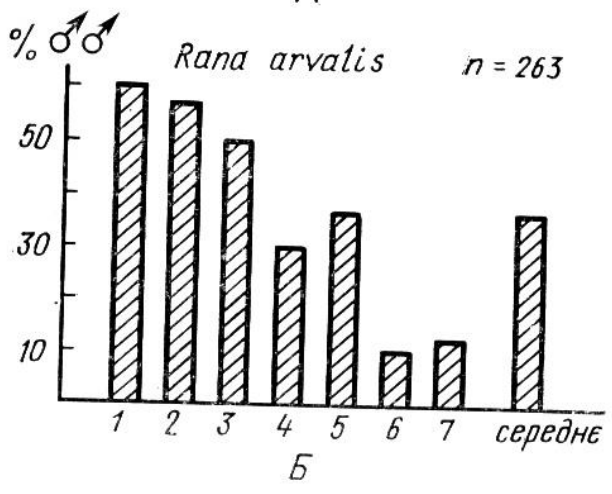
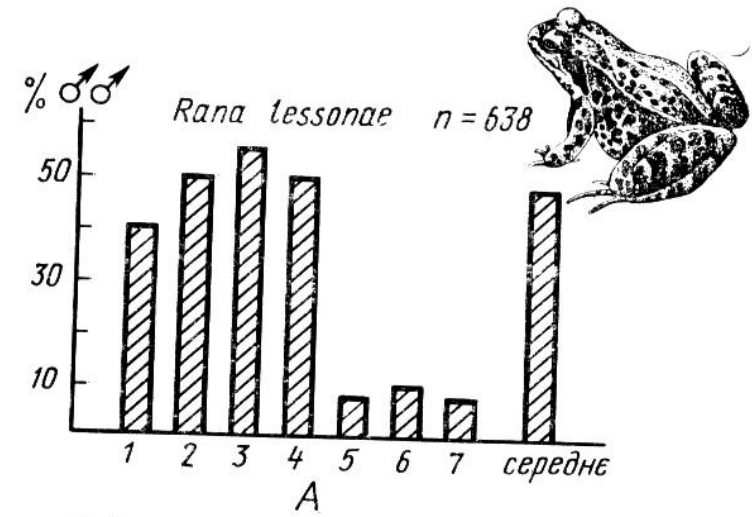


Рис. 4. Третинна статевая структура різних популяцій *Rana lessonae* та *Rana arvalis* на зимівлях (Шалдибін С. Л., 1976).

Складно визначити третинну структуру популяцій гермафродитних видів, у яких при протерандрії

гермафродитна особина виступає спочатку як самець, а потім як самка (протилежна ситуація – протерогінія – теж зустрічається в природі). Іноді зміна статі може відбуватися неоднаково в різних популяціях. Трапляються випадки і багаторазового перевизначення статі в онтогенезі. У всіх цих і подібних випадках статеві структура популяції виявляється надлабільною і вторинною по відношенню до екологічних умов.

Загалом, статеві структура популяції виявляється набагато більш складним параметром, ніж вважалося раніше. З іншого боку, цей параметр виявляється дуже лабільним, специфічним для кожної популяції, реагуючим на генетичні, онтогенетичні, екологічні впливи на конкретні популяції.

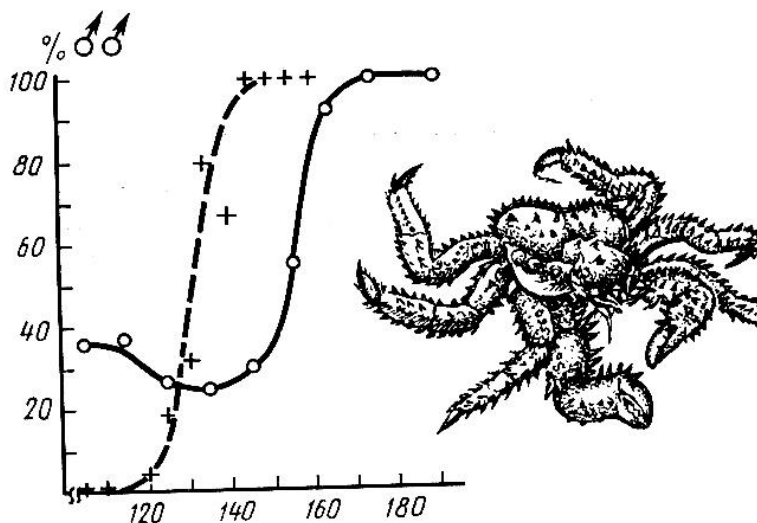


Рис. 5. Третинна статеві структура і розмір тіла камчатських крабів (*Paralithoides camtschatica*), що добуті за допомогою трала (кола) та аквалангістами (хрестики) (Wenner A., 1972).

ЛЕКЦІЯ III. ВІКОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ

Кожна особина входить не тільки у просторову групу, але завжди виявляється в часовій групі – поколінні, приплоді, віковій групі. Тому неминуче кожна популяція повинна мати вікову структуру.

Вікова структура популяцій відображає такі важливі процеси, як інтенсивність відтворення, рівень смертності, швидкість зміни поколінь. Вікова структура популяції залежить від генетичних особливостей виду, які можуть по-різному реалізуватись в залежності від конкретних умов існування окремих популяцій (а в середині популяції відрізнятись для окремих поколінь).

Вікова структура популяції може бути виражена кількома різними способами:

- 1) співвідношенням груп особин різного абсолютного віку («вікові піраміди»);
- 2) співвідношенням різних поколінь, приплодів і вікових груп;
- 3) співвідношенням довжини передрепродуктивного, репродуктивного і пострепродуктивного періодів;
- 4) характером росту особин.

Вікові піраміди. У нормальній, стабільно існуючій популяції число молодих особин завжди більше, ніж число особин більш старшого віку. Вікові піраміди, відображаючи диференційну за віком смертність особин в популяції, виявляються дуже рухомими характеристиками, що змінюються навіть в одній популяції протягом порівняно коротких періодів часу.

У деяких видів у зв'язку з циклічним характером появи і флуктуаціями чисельності окремих поколінь вікові піраміди можуть приймати доволі незвичайну форму. Одним з випадків динаміки вікової піраміди є атлантично-скандинавська популяція оселедця *Clupea harengus*, що

досліджена завдяки працям десятків дослідників протягом багатьох поколінь. Зокрема, спостерігались спалахи чисельності поколінь 1904, 1918, 1950 рр. які суттєво змінювали вікові піраміди популяції цього виду.

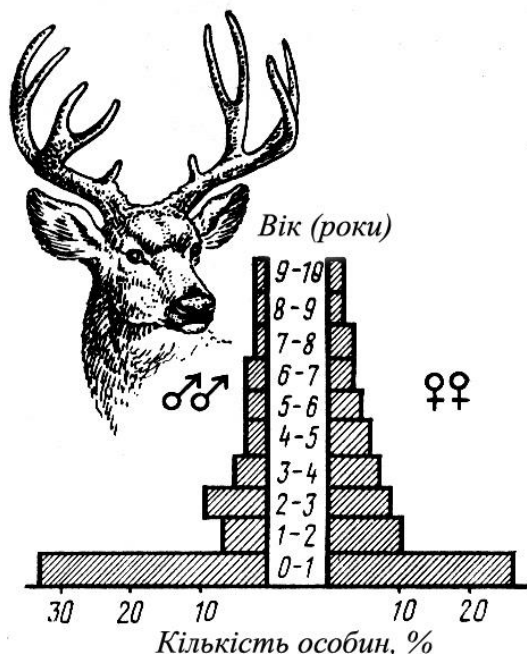


Рис. 6. Вікова піраміда однієї з популяцій чорнохвостого оленя *Odocoileus hemionus* у чаппаралі Каліфорнії (згідно робіт Даждо Р., 1975).

Співвідношення різних поколінь, приплодів і вікових груп. Відомі різні варіанти співвідношення в популяціях різних поколінь, приплодів і вікових груп.

Покоління може складатися з особин одного приплоду. Це характерно, наприклад, для більшості однорічних рослин і комах, що розмножуються

одноразово. Цей же варіант типовий і для тих довгоживучих видів, у яких в конкретний період розмножуються особини тільки одного покоління, наприклад у травневого хруща *Melolontha hippocastani*, бичків роду *Aphia* та *Venthophilus*, чисельних бамбуків *Bambusa*, які після розмноження гинуть. У цих випадках поняття «покоління» та «приплід» співпадають.

На прикладі східного травневого хруща *Melolontha hippocastani* можна продемонструвати деяку умовність виділення цієї та інших груп. В різних популяціях травневого хруща число поколінь личинок, що живуть неоднакове число років на різних горизонтах ґрунту може відрізнятись від 3-4 до 12. Але в результаті змін температури і вологості ґрунту, а також живлення личинок та імаго час тривалість генерацій хрущів в одній і тій же популяції може змінюватись, і іноді можуть вилітати і спарюватись жуки різних поколінь. У дослідях вдалось скоротити тривалість генерації хрущів з 5-6 до 1 року (Рожков А. А., 1974).

Покоління може складатися з особин різних приплодів. Це характерно, наприклад, для більшості землерийок роду *Soxex*. Особини, що перезимували весною можуть принести два-три приплоди. Дорослі особини скоро повністю вимирають, і восени популяції складаються лише з нестатевозрілих особин цих приплодів. До весни особини досягають статевої зрілості і цикл повторюється. Така вікова структура характерна для багатьох короткоживучих видів дрібних ссавців.

Приплід може складатися з особин різних поколінь. Це типово, наприклад, для дрібних і швидко дозріваючих ссавців, які кілька разів на рік можуть приносити нащадків. Молоді тварини з першого приплоду через короткий час можуть вступати в розмноження разом зі старими особинами. У цьому випадку останні приплоди в сезон

розмноження формально будуть складатись з особин, що належать двом поколінням.

Вікова група може складатися з кількох приплодів. Популяції землерийок весною складаються з однієї вікової групи двох приплодів.

Вікова група може складатися з особин кількох поколінь. У полівки *Microtus aeconomus* у популяціях на північній межі ареалу осінній приплід (одна і та ж вікова група) містить особин кількох поколінь. Така ж ситуація типова для всіх видів ссавців-довгожителів зі складною віковою структурою популяцій. Наприклад, у багатьох оленів популяції в будь-який період року включають біля десятка вікових груп, причому як в групу особин, що не беруть участь у розмноженні, так і в основну вікову групу дорослих особин, що розмножуються, можуть входити тварини двох-трьох послідовних поколінь. Те саме характерне і для китоподібних, хижих, ластоногих і багатьох інших ссавців, а також для багатьох видів-довгожителів в інших групах тварин і рослин.

Жолудь, що впав з 1000-літнього дубу, може прорости, і через 20 років пилок цього молодого дубу може запилювати квіти батьківського дубу, який на 50 поколінь старший за свого партнера по спарюванню. У подібних випадках до складу однієї вікової групи може ввійти більше одного приплоду і більше одного покоління. Ця картина ускладнюється і тим, що часто у особин з довгим життєвим циклом розмноження після досягнення статевої зрілості відбувається не щорічно (наприклад, в осетрових риб перерва між ікрометаннями буває від 4 до 7 років). Така ж картина спостерігається і в деревних рослин.

Максимально можливе число поколінь, особини яких можуть обмінюватись генами в процесі статевого розмноження, визначається як:

$$I = A_t / A_m$$

Де A_m – вік настання статевої зрілості; A_t – граничний вік особин, що беруть участь в розмноженні (Міна М. В., 1971).

I може розглядатись як показник ізоляції в часі між групами особин. Аналіз цього показника, проведений на видовому рівні, продемонстрував, що чим менше значення I (чим повніша ізоляція в часі), тим інтенсивніше відбувається формоутворення, яке визначається за числом видів у роді.

Репродуктивний вік. Певні риси вікової структури відображаються у співвідношенні середньої довжини передрепродуктивного (до включення в процес розмноження), репродуктивного та пострепродуктивного періодів, що характерні для даної популяції.

Репродуктивний вік у деяких видів виявився динамічною характеристикою, що змінюється від популяції до популяції. Але і в середині популяції трапляються особини, що різко відрізняються за цим показником. У першу чергу це стосується явища неотенії – досягання статевої зрілості в личинковому або юному віці. Це явище поширене серед хвостатих амфібій зокрема. Складне питання про точне визначення репродуктивного віку у горностає *Mustella erminea* – в цієї тварини самки спарюються ще сліпими та у деяких інших тварин, у яких процеси спарювання, запліднення та власне розмноження (відтворення нового покоління) розділені довгими проміжками часу.

Іноді різні популяції одного і того ж виду характеризуються різними інтервалами репродуктивного віку. Так наприклад, у популяціях лосів *Alces alces* у прибережних районах більше 50 % самок досягають статевої зрілості на першому році життя, у рівнинних районах тільки 8 % самок, у гірських районах – лише 1-2 % самок досягають статевої зрілості на першому році життя.

Темпи розмноження (середнє число овуляцій і число двійнят) також статистично достовірно вищі в прибережних районах (Markgren G., 1974). Крім того і тривалість життя може суттєво відрізнятись в різних популяціях. Так, наприклад, максимальна тривалість життя кажанів *Eptesicus fuscus* у популяціях Меріленду 6 років, у популяціях Східної Канади – 8-9 років (Christian J., 1956).

У багатьох видів вікова структура популяції ускладнюється нерівномірним дозріванням самців і самок: в одних випадках раніше дозрівають самці (наприклад, у рукокрилих), в інших – самки.

Для рослин, грибів, найпростіших (Protozoa) характерно утворення зачатків, що довго зберігаються (насіння, спор, цист і т. д.). Зберігаючись протягом життя десятків а то і сотень поколінь, ці пропагули можуть забезпечувати потік алелей, що йдуть не в нормальній сув'язі поколінь, а стрибками. Так, наприклад, з похованого відкладами торфу віком 5000 років з ріні р. Волхов були виділені насіння очерету озерного *Scirpus lacustris* які успішно проросли і утворили нормальні рослини (Работніков Т. А., 1982).

Навіть у добре вивчених групах можливе відкриття нових незвичайних явищ, що впливають на вікову структуру популяцій. Одне з таких явищ – суперфетація – здатність до виношування різновікових ембріонів, фактично – особин, що належать до різних приплодів. Це, зокрема, доведено для зайців *Lepus europaeus* (Martinet L., 1972). На вікову структуру популяцій може впливати таке явище як спосіб запліднення, при якому самка запліднюється один раз на життя (відомо для деяких павуків та комах).

Отже, віковий склад будь-якої популяції залежить від низки факторів: часу досягання статевої зрілості, загальної тривалості життя, тривалості періоду розмноження,

тривалості покоління, частоти приплодів, характеру смертності в різних вікових і статевих групах, типу динаміки чисельності (в популяціях з різкими коливаннями чисельності, як правило, переважають молоді особини). Всі без винятку перелічені фактори можуть відрізнятися для різних популяцій в середині виду, вікова структура є нестійкою характеристикою популяції.

ЛЕКЦІЯ ІV. ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Як в межах виду, так і в межах однієї окремої популяції особини завжди розподіляються нерівномірно. Це визначається нерівномірністю фізико-географічних та інших умов життя, які викликають нерівномірність розподілу харчових ресурсів, сховищ, місць, що максимально сприятливі для тих чи інших вікових, статевих та еколого-фізіологічних груп.

Просторова структура популяції – це характеристика розподілу в популяційному ареалі окремих особин та їх груп. З одного боку, цей розподіл залежить від нескінченної різноманітності зовнішніх по відношенню до членів популяції умов. З іншого боку – від біологічних особливостей організмів, що складають популяцію, в першу чергу від їх рухомості і ступеня агрегованості. Все це є вкрай важливим для формування генетичної структури популяції, а також для визначення загальної величини ареалу, який займає популяція.

Для популяцій тварин важливим є **радіус репродуктивної активності**. У будь-якій популяції завжди існує певний спектр пересувань особин: від тих, що лишаються на місці народження все життя, до тих, що перемістилися на дуже значні відстані від місця свого народження.

Величина індивідуальних переміщень особини протягом життя, що вказує на відстань, на яку можуть бути передані алелі за одне покоління, називається **радіусом індивідуальної активності** (Timofeeff-Resovsky N. W., 1939). Пізніше Райт С. (Wright S., 1943) запропонував термін **панміктична одиниця** (panmictic unit) для позначення групи особин, в межах якої гамети поєднуються випадковим чином. Поняття панміктичної одиниці є гіпотетичним поняттям. У природі немає таких одиниць, і навіть у самих дрібних групах завжди існують механізми асортативного схрещування, що виключають імовірність панміксії в точному значенні цього слова. Потім Райт С. запропонував поняття **сусідства** (neighbourhood) як гіпотетичну одиницю населення, одиницю відхилення від панміксії, яку можна визначати за рівнем інбридингу. Величина сусідства визначається числом особин, що розмножуються і містяться в просторі радіусом 2σ , де σ – середньо-квадратичне відхилення відстані, на яку відбувається розселення особин від місця їх народження (розрахунки показують, що в цьому просторі теоретично повинно мешкати 86,5 % особин, що принесли нащадків у гіпотетичному центрі даного кола). Для визначення величини сусідства для різних організмів було проведено кілька експериментів (Grant V., 1981), що ґрунтуються на спостереженнях за великим числом мічених особин.

З екологічної точки зору така схема досліду далека від моделювання реальної природної ситуації: на розподіл особин неминує повинно діяти штучно викликане збільшення щільності популяції в центрі експериментальної ділянки.

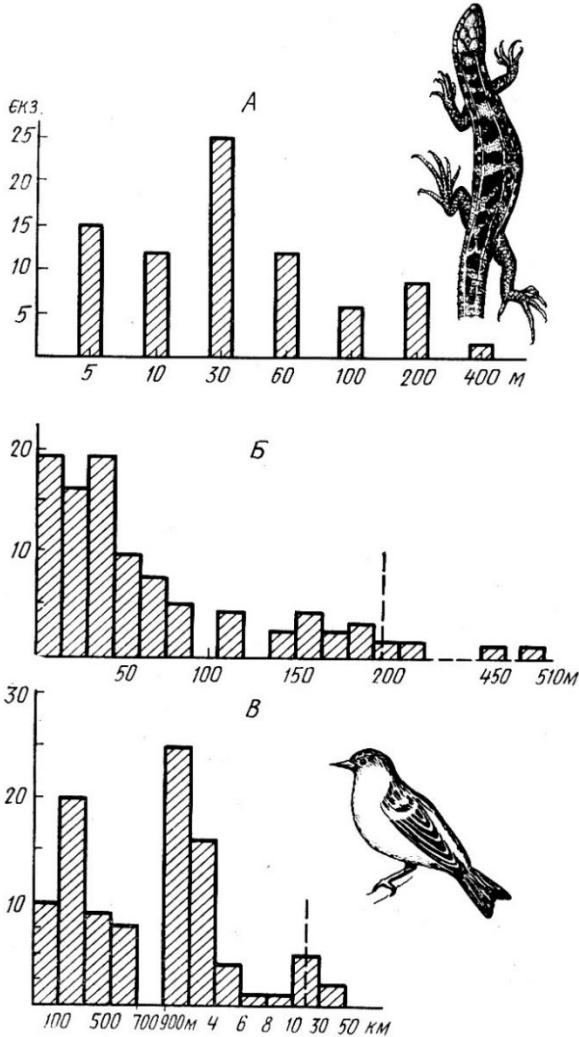


Рис. 7. Розподіл особин за частотою поширення від місця народження до місця виявлення у статевозрілому вигляді:
 А – ящірки *Lacerta agilis* (Розанов А. С., 1977);
 Б – самців ящірки *Sceloporus olivaceus* (Blair W., 1960);
 В - самців пташки-мухоловки *Empidanax sp.* (Brown J., 1975).

Враховуючи великий досвід, накопичений популяціоністами при спостереженні за розподілом мічених тварин в природі, Грант В. (1985) запропонував поняття **середньої відстані поширення** для позначення середньої відстані, на яку можуть бути передані гамети за одне покоління. Це більш точно відображає реальну ситуацію в популяціях тварин. Але обчислення середньої відстані поширення як середнього арифметичного від всіх індивідуальних відстаней між місцем народження і місцями розмноження (частіше – місцями зустрічі) не виправдане: дослідників цікавить не абстрактна «середня» відстань, а та відстань, яка забезпечує дійсну ізоляцію природних груп.

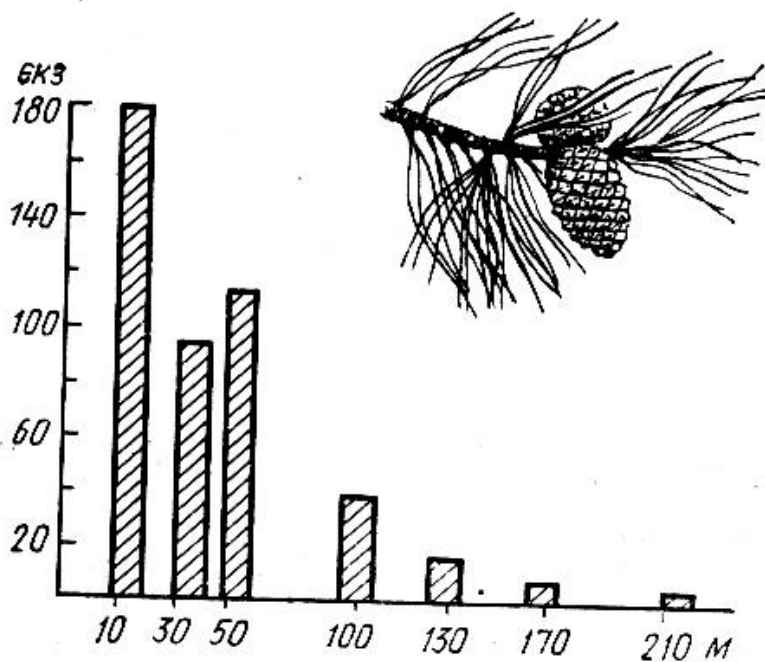


Рис. 8. Дистанції розсіювання пилку атласького кедру *Cedrus atlantica* (згідно даних Wright S., 1978).

Результати багатьох досліджень показують, що більша частина особин лишається недалеко від місць народження і лише незначна частина зустрічається на значній відстані. Розрахунки показали, що практично завжди середня відстань поширення виявляється помітно меншою за радіус поширення приблизно 95 % особин досліджуваної сукупності (а саме 5 % рівень обміну аелями в середньому може вважатися суттєвим). Ця обставина змушує шукати нові показники, що більш точно будуть відображати еволюційно-генетичні відносини в популяціях.

Одним із таких понять може бути **радіус репродуктивної активності** – відстань між місцем утворення (народження) і місцем розмноження для 95 % особин даного покоління.

Для отримання даних за радіусами репродуктивної активності доцільно визначити відношення цієї величини з іншим широко поширеним показником – величиною **індивідуальної ділянки** (home range) та показником радіуса для груп типу панміктичних одиниць (r^*). Основу першого обчислення складає припущення, що індивідуальна ділянка має форму кола (що буває рідко), а його радіус

$$r = \sqrt{S/3,14}$$

Виявилось, що радіус індивідуальної ділянки менший за незалежно визначену середню відстань поширення. Вважається, що так і повинно бути в більшості випадків. Ця впевненість оснований на відомій обставині, яка полягає в тому, що індивідуальна ділянка в тому вигляді, як вона визначається в більшості випадків, є простором, що використовується твариною у порівняно короткі періоди життя, частіше всього протягом конкретного сезону (Linn I., 1984).

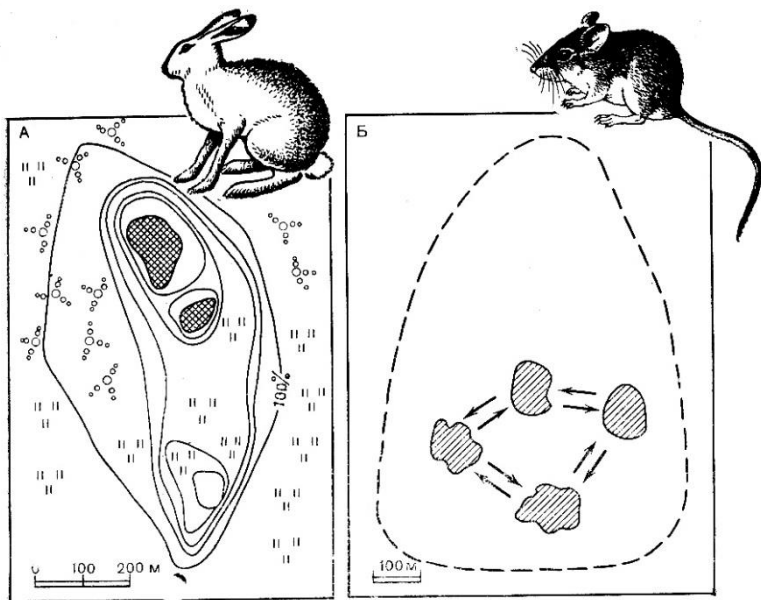


Рис. 9. Структура індивідуальної ділянки деяких ссавців:

А – індивідуальна ділянка дорослої самки *Lepus capensis*, що визначена на основі 723 радіореєстрацій локалізації тварини протягом року спостережень. 100 % контур близький до «життєвої ділянки». За штрихові території – ділянки на яких тварина знаходилась 50 % часу (Parkes J., 1984). Б – схема структури індивідуальної ділянки мишовидних гризунів. Плями – території, на яких тваринки знаходяться постійно в певні періоди часу (заштриховано) пов'язані шляхами переходів Пунктиром обмежена територія, на якій можуть бути виявлені самці в період статевої активності (Нікітіна Н. А., 1980).

Концепція **життєвої ділянки** (lifetime range), тобто ділянки, що займає особина протягом життя (Jewell P., 1966), не отримала широкого поширення через виключно

методичні труднощі її визначення, у світовій науковій літературі є всього кілька робіт такого роду.

Радіуси індивідуальних ділянок помітно відрізняються у тварин з географічно віддалених популяцій. Так, наприклад, середній радіус індивідуальної мисливської ділянки у різних частинах ареалу (за даними Юргенсона П. Б., 1950) в соболя *Martes zibellina* складав в північній тайзі 15 км, а на Шантарських островах (Охотське море) 1 км.

Середній радіус індивідуальної ділянки виявився мінімальним для двох видів оленячих мишей *Peromyscus* на луках Південного Мічигану (які вважаються екологічним оптимумом для цих видів), збільшується до трьох разів на півночі – у кленово-букових лісах Мічигану, і до семи разів – в популяціях Нью-Мексіко на півдні.

Радіус репродуктивної активності виявився добрим показником можливої величини ареалу популяції. Не дивлячись на відсутність точних і чисельних даних такого роду, можна спробувати узагальнити результати наявних досліджень.

Радіус репродуктивної активності, звісно, не являється первісним популяційним показником, але в ньому відображаються чисельні як генетичні, так і екологічні характеристики популяційних процесів (наприклад, цей показник може бути більший при К-доборі, ніж при R-доборі (Levin D., 1974)). Цей показник може служити вихідним при визначенні величини ареалу популяції в цілому.

Внутрішньопопуляційні групи. Зразковим прикладом вивчення просторової структури популяцій є роботи англійських зоологів і генетиків на острові Скоккольм біля південно-західного узбережжя Англії (Berry R., 1977). Вивчалися популяції різноманітних видів рослин, птахів, гризунів, комах. Зокрема було виявлено,

що по чисельності кроликів *Oryctolagus cuniculus* (восени до 100 особин на га) цей острів – найгустонаселеніша територія Англії, але розподіл кроликів і тут нерівномірний: поселення утворюють складну мозаїку плям. Мозаїчним виявився і розподіл диких домових мишей *Mus musculus*. Саме ці миші були тут основним об'єктом популяційних досліджень. Виявилось, зокрема, що більше 25 % мишей розмножувалось далі ніж 40-90 м від місця народження. Тому не дивлячись на тимчасову (на 1-2 покоління) ізоляцію окремих груп, вся територія острова населена єдиною, нероздільною в довгій череді поколінь сукупністю особин, яку впевнено можна назвати єдиною популяцією. Враховуючи можливий час заселення острова мишами, виявляється, що ця популяція, флуктуююча чисельно, існує тут не менше ніж півтори сотні поколінь. Не дивлячись на те, що не всі види, що живуть і досліджувались на цьому острові, утворюють справжні популяції в генетично-еволюційному сенсі: поселення клуші, сріблястих чайок, тупиків, малих буревісників є лише слабо ізольованими частинами якихось більш крупних сукупностей.

Дрібні групи особин. Практично у всіх хребетних відомі найдрібніші біохорологічні репродуктивні групи, прості або складні, постійні або тимчасові. Вони як правило складаються з шлюбних пар, або з пари стійких сімейних комірок з молодняком. Наприклад **прайди** в левів, **гареми** в вухастих тюленів, **зграї** у вовків, **поди** в дельфінів, **паки** в гієн, **труппи** в макак, **стада** в копитних – ось тільки деякі з дрібних просторово-репродуктивних груп різного рівня, відомі у всіх ссавців. У зоологічній літературі часто всі подібні групи (та їх об'єднання наступного порядку називають **демами** (від гр. δῆμος – народ).

У рослин дрібні, однорідні просторові групи (сукупностей особин одного виду в межах одного ценозу), аналогічні демам тварин називають **ценопопуляціями** (Уранов А. А., 1976), хоча звісно, повну аналогію провести не можна. Іноді у рослин виділення внутрішньопопуляційних структур є більш обґрунтованим, наприклад, у випадках присутності в популяціях як рослин, що розмножуються вегетативно протягом значного числа поколінь особин (утворюючих клони), так і особин, що розмножуються статевим шляхом. За морфологічною гомогенністю (включаючи цитологічні маркери) в середині популяцій цибулі *Alium bourgeui* на центральних островах Егейського моря (Bothmer R., 1975) надійно виділились просторово-генетичні групи.

За специфічними комбінаціями спадкових фенотипічних ознак всередині гібридних «мікровидів» (по суті – своєрідних популяцій) опунцій *Opuntia lindheimeri* можна чітко виділяти окремі групи особин (Grant V., 1980). У кавказької ялиці *Abies nordmanniana* виділяються окремі сім'ї, що складаються з 137 - 1415 особин (Придня М. В., 1984).

Узагальнюючи, можна сказати, що не існує видів, в яких не можна було б об'єктивними методами виділити природні дрібні внутрішньопопуляційні просторові групи.

Ієрархія просторових груп. Даних про ієрархію просторового розподілу особин в межах популяцій небагато. Ця обставина була не останньою причиною, що примусила спеціально, на зручному для дослідників матеріалі – ящірці *Lacerta agilis* – спробувати отримати дані в природних умовах (Яблоков А. В., 1980). На території Західного Алтаю, в басейні р. Кальджир – правого притоку р. Кара-Іртиш – була обрана ділянка території, суцільно заселена цим видом ящірок.

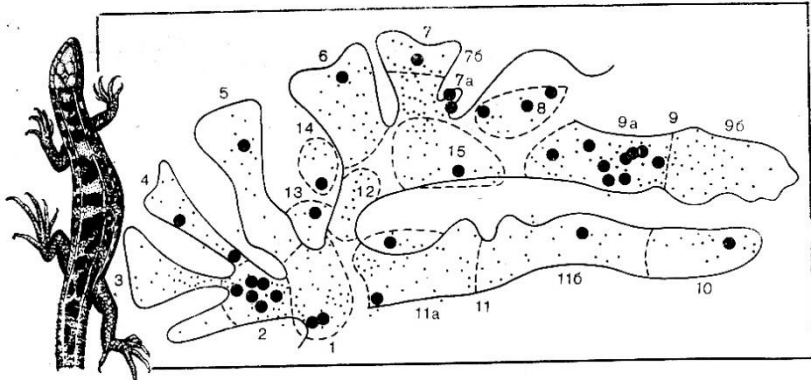


Рис. 10. Розподіл особин ящірки *Lacerta agilis* по одному з ділянок території в середній течії р. Кальджир (Західний Алтай). За концентрацією ящірок з перерваною центральною смугою (чорні кола) статистично достовірно відрізняються хорологічні групи 1 і 2, 2 і 3, а також дві частини хорологічно єдиної групи 9. Точки – місця відлову окремих екземплярів ящірок. Цифрами позначені хорологічні групи. Концентрації окремих фенів можуть маркувати невеликі внутрішньо популяційні групи особин.

На площі 10 X 10 км був детально вивчений розподіл ящірок по всіх біотопах та з'ясований індивідуальний розподіл кількох тисяч ящірок. При цьому по більш ніж 20-ти фенах луски та малюнка – ознак-маркерів фенотипічного складу популяцій – була вивчена загальна структура населення ящірок. Це дало можливість розрахувати ступінь хорологічної і генетичної ізоляції окремих дрібних груп особин різного рангу (рис. 10, табл. 7).

За розрахунками, починаючи з II рівня інтеграції, тривалість існування груп складає багато поколінь. Групи цього рівня (група демів) виділяються і фенетично, тобто

вони являють собою справжні еколого-генетичні системи. Але порівняно високий рівень обміну особинами між такими групами (кілька відсотків на покоління) не дозволяє вважати ці системи незалежними в існуванні одна від одної. Статус популяції – групи особин, що відповідають визначенню популяція, може бути наданий лише групам IV та V рангів, з мізерним обміном з іншими подібними групами, що існують протягом сотень поколінь.

Таблиця 7. Основні рівні інтеграції населення ящірки *Lacerta agilis* на Західному Алтаї на ділянці 10 X 10 км (Яблоков А. В., 1980).

Чисельність (особин)	Територія (га)	Рівень обміну з сусідніми групами особин на покоління (%)	Тривалість існування (число поколінь)	Рівень інтеграції
<10	~ 0,1	~ 50	1-2	I. Сім'я
10 - 100	1-10	~ 20	3-10	II. Дем
100-1000	10-30	~ 3-4	10-100	III. Група демів
1000-10000	30-100	~ 0,01	100-1000	IV. Популяція
10000-100000	100-1000	~ 0	1000-10000	V. Група популяцій

Наведені дані не можна вважати вичерпними: спостереження дослідників стосувались лише декількох років. Проте порядок цифр принципово вірно відображає ситуацію.

Групи демів виділяв Трофімов А. Г. (1977) як «елементарні групи» у скельних ящірок *Lacerta saxicola* на Північному Кавказі. Чисельність кожної такої групи складала 300 – 400 дорослих особин, особини в цих групах концентрувались навколо постійних з року в рік місць

зимівлі, що розташовувались лінійно вздовж довжини ріки. (відстань між центрами груп була в межах 1000 м). Було виявлено наявність відмінностей між усіма групами за низкою ознак лусочок та малюнка.

Панов Є. Н. (1983) виділяв у хребетних тварин в середині популяцій три типи інтеграції індивідуумів:

- 1) неорганізовані («анонімні») скупчення (наприклад, нерестові косяки пелагічних риб);
- 2) групи, основані на фіксованому просторовому контакті особин (наприклад, колонії багатьох птахів, гризунів);
- 3) стійкі багаторічні групи (наприклад, у деяких приматів, копитних).

Для всіх цих типів інтеграції особин характерна та чи інша ієрархія хорологічних груп (табл. 8).

Широкі і тривалі дослідження проводились в свій час медичними зоологами в зв'язку з виявленням і ліквідацією вогнищ небезпечних захворювань (чума та ін.) Ці дослідження накопичили великий об'єм популяційних даних за багатьма видами дрібних гризунів, що є носіями і розпоширювачами багатьох небезпечних інфекцій. Так, у результаті багаторічного картографування всіх поселень малого ховраха *Citellus pygmaeus* на Північному Кавказі на території більше 1200 км² виявилось можливим виділити «крупні або основні» поселення («групи поселень») з чисельністю до багатьох тисяч особин і площею до багатьох тисяч га і «окремі» поселення з максимальною чисельністю до десятків тисяч особин і площею не більше кількох сотень га.

Поселення ховрахів розташовані на південних схилах та річкових долинах, що розділені водороздільними хребтами і лісовими масивами. Мінімальний розмір поселення біля 1 га з чисельністю від кількох десятків до кількох сотень особин. Всього було виявлено 234 окремих поселення, з них площею до 10 га – 39 поселень, від 10 до

100 га – 126, від 100 до 1000 га – 57, більше 1000 га – 12 поселень.

Таблиця 8. Ієрархія біохорологічних внутрішньопопуляційних груп тварин, що основані на фіксованих просторових контактах між особинами (за Пановим Є. Н., 1983).

Склад групи	Рівень ієрархії	Примітки
Від кількох особин до групи особин	Репродуктивна група (I)	Всі особини знайомі одне з одним (персоналізовані взаємодії)
Комплекс репродуктивних груп	Субколонія 1-3 порядків (II)	Хрологічні хіатуси між сусідніми групами не перешкоджають обміну особинами
Комплекс субколоній	Колонія (III)	Окремі субколонії знаходяться в сфері «взаємної видимості» і функціонально зв'язані
Комплекс колоній	Поселення (IV)	Колонії ізольовані і самостійні протягом одного або кількох поколінь
Кілька поселень	Популяція (V)	Глибока і постійна ізоляція природними кордонами

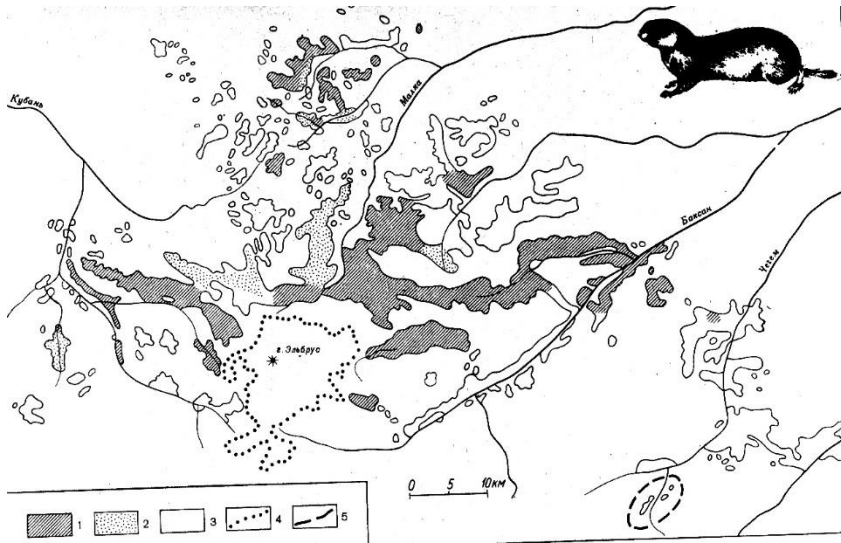


Рис. 11. Розподіл поселень малого ховраха *Citellus pygmaeus* в районі г. Ельбрус (Ошхамахо) (за Дятловим А. І.).

- 1 – поселення з частими епізоотіями чуми;
- 2 – поселення, де заражені тварини трапляються рідко;
- 3 – поселення, де за 14 років дослідження епізоотій чуми не спостерігалось;
- 4 – межа постійного сніжного покриву;
- 5 – описана в тексті група з трьох поселень.

Через інтенсивний процес зміни ареалу (як скорочення, так і розширення) ізоляція між більшістю окремих поселень не постійна. У той же час виявлено декілька окремих груп поселень, що відносяться до дуже давніх частин ареалу, ізольованого багато тисяч років тому нездоланими перепонами від інших поселень. Цікаво, що в деяких з них різко заниженою виявилась чутливість до чуми. Стійкість до чуми – це ознака, що характерна для більшості сучасних популяцій малого ховраха в дослідженій частині ареалу. Ховрахи з такої «реліктової»

популяції відрізнялись різко і за поведінкою (характер свистів, менша агресивність). Ця реліктова популяція складалася з трьох поселень: одного більш крупного (біля 2000 особин) і двох дрібних (біля 600 та 400 тварин), що знаходились на іншому схилі невеликої річкової долини і розділені відстанню біля 1000 м.

Інший приклад. Арчова полівка *Microtus carruthersi* має наступну ієрархію груп в популяції Гісарського хребта в районі озера Іскандеркуль (Судський А. А., 1982): сім'я – група з 5-20 сімей – поселення (кілька сотень груп сімей) – популяція (багато поселень).

Величезний матеріал по будові популяцій пустельних і напівпустельних гризунів, які вивчалися медичними зоологами, був узагальнений Наумовим Н. П. (1972). Цей автор наступним чином описує ієрархію їх внутрішньо популяційних груп (в основному для великих піщанок *Rhombomys opimus*):

- 1) нора (сім'я);
- 2) група нір – колонія (кілька сімей, парцела);
- 3) група колоній – поселення («елементарна» популяція);
- 4) група постійних і тимчасових поселень («місцева», або «екологічна популяція»);
- 5) група «екологічних популяцій» («географічна популяція», «незалежна популяція»).

У цій ієрархії справжньою популяцією в генетично-еволюційному сенсі можна вважати 4-тий та 5-тий рівні ієрархії. При цьому спостереження та мічення особин вказують, що обмін особинами між сусідніми сім'ями (норами) високий: до 30% арчових полівок протягом 10 днів спостережень відвідували нори сусідніх сімей, 85% великих піщанок протягом 5 днів побували в сусідніх колоніях.

Лабільність внутрішньопопуляційних груп.
Амфібії – зручний об'єкт для популяційних досліджень, в

тому числі для вивчення структури популяції. У лісостеповій зоні Уралу Іщенко В. Г. (1982) вивчав структуру популяцій гостромордої жаби *Rana arvalis*. Обліком було охоплено 94 невеликих, в основному тимчасових, водойм, кожна площею 50 - 200 м². У заплаві невеликої ріки вздовж лісової дороги середня відстань між водоймами складала біля 80 м, і вся досліджена територія - біля 5 км², була зайнята єдиною великою популяцією, кордони якої знаходились за межами досліджуваної ділянки. Лише у двох крупних водоймах чисельність самок, що розмножувались, складала 250 і 285 екземплярів, у всіх інших водоймах розмножувалось від 2 до 104 самок. Загальне число самок, що розмножувались, складало біля 6000. Тільки у 25 % водойм, в яких протягом 5 років спостережень відкладалась ікра, існували до кінця личинкового періоду розвитку, але в них виявлялось біля 40% нащадків всіх самок, що розмножувались, і складали у 1977 році біля 1 мільйону ікринок. Після метаморфозу на сушу вийшли більше 51 тисячі сьоголіток. Цікаво, що в цій водоймі за рік, що передував масовому дослідженню (1976), успішно пройшли метаморфоз лише кілька десятків особин, в сусідній водоймі, де в 1977 році пройшли метаморфоз 12 сьоголіток (на 12 самок), у 1976 році – сотні особин.

Дані цього багаторічного дослідження свідчать про лабільність суттєвих рис просторової структури популяцій амфібій. У межах популяції від покоління до покоління може здійснюватись перерозподіл особин, що розмножуються за просторовими внутрішньопопуляційними групами. Але сам факт наявності таких груп виявляється характерним для популяції, складаючи важливий елемент її структури.

Той же аспект лабільності як постійного фактору просторової структури популяцій дозволяють вловити і

спостереження за низкою видів лісових комах, що пов'язані в природі з сукцесіями лісових екосистем, а при наявності антропогенного тиску – з суцільними вирубками: після зникнення дерев першого ярусу починається відновлення лісової рослинності. Так створюються виключно сприятливі умови для розвитку, наприклад, східного травневого хруща *Melolontha hyppocastani*. У цей період його популяційні групи максимальні за розміром і охоплюють площі в тисячі і десятки тисяч гектарів. По мірі розвитку лісу сприятливі місця для життя виду зберігаються лише на галявинах, у рідколіссі та прогалинах: раніше єдина група розбивається на багато дрібних, все більш ізольованих одна від одної. При наступному спалаху чисельності стабільна протягом кількох поколінь просторова структура популяції різко порушується (рис. 12).



Рис. 12. Схема зміни просторової структури популяції східного травневого хруща *Melolontha hyppocastani* в часі (за Рожковим А. А., 1978).

При короткочасному спостереженні дослідник може зіштовхнутись з ситуацією розділу популяції як на багато дрібних внутрішньо популяційних груп, так і на крупні по чисельності групи. Єдність популяції у всіх цих

випадках буде визначатись можливістю переносу алелей жуками в час весіннього лету. Ще в більш різкій формі лабільність просторових груп виявляється при вивченні популяцій в різні моменти життя одного і того ж покоління.

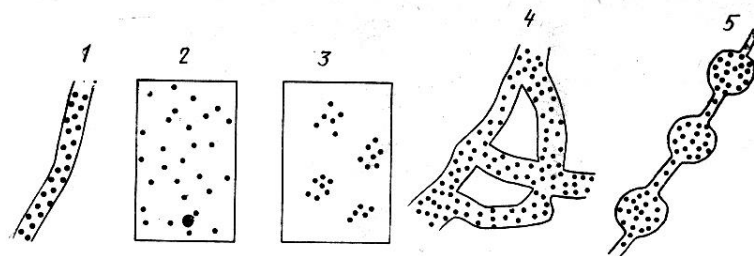


Рис. 13. Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчастого (4), вервечковидного (5) розподілу особин (або дрібних груп особин) в природних популяціях.

Лабільність популяційної структури характерна і для ссавців. Біля потужних, зручних для постійного життя і зимівлі поселень великих піщанок *Rhombomys opimus* виникають літні, тимчасові. До осені піщанки, що вижили, знову стягуються до місць зимівлі – до «популяційних ядер», які влітку були заселені дуже слабко. У такі міграції втягуються до 70% населення популяцій (Наумов Н. П., 1972).

Лабільність внутрішньопопуляційних груп є загальною характеристикою популяцій. При цьому вона виявляється тим більша, чим нижчий ранг групи: в особливо чіткій формі вона характерна для найдрібніших, ефемерних груп таких як сім'я, що зберігають самостійність не більш одного покоління.

Топографія просторових груп. В середині груп досить високого рівня ієрархії особини (або їх об'єднання)

можуть бути розподілені декількома способами. Відомі три основні типи розподілу особин в популяції – дифузний, острівний, стрічковий) і дві комбінації (мереживний тип як комбінація стрічкового і дифузного; вервечковидний як комбінація острівного та стрічкового) (рис. 13).

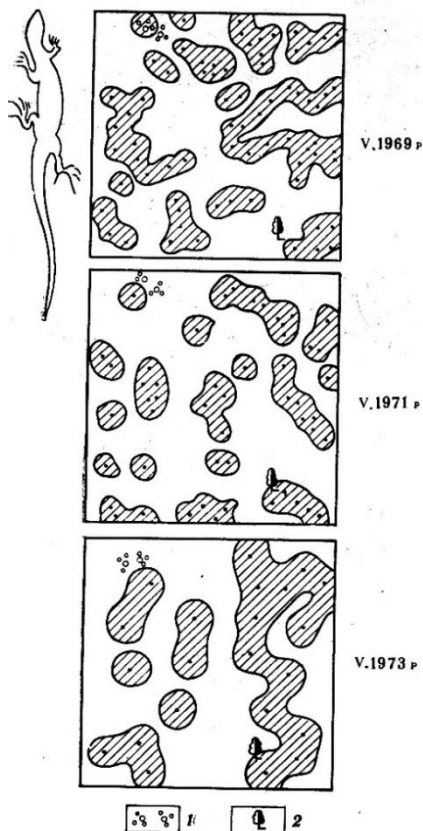


Рис. 14. Розподіл прудких ящірок *Lacerta agilis* на одній ділянці в різні сезони (згідно робіт Тертишнікова М. В.). Точки – окремі особини; заштрихована територія – індивідуальні ділянки; 1 – кущі, 2 – окремі дерева.

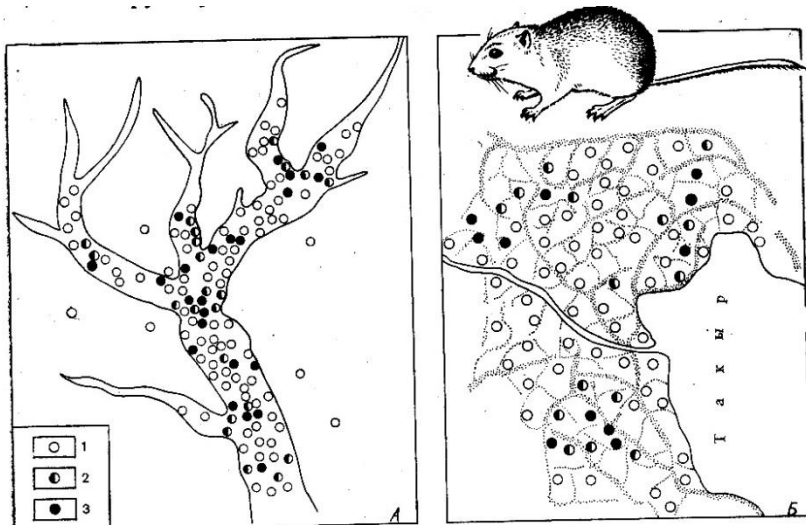


Рис. 15. Стрічкове поселення великих піщанок *Rhombomys oputus* в долині Алтиказан (А) (Центральні Каракуми) і дифузне поселення цього ж виду в урочищі Мазарли (Б) (Західні Каракуми) (Варшавський С. Н., 1975). 1 – населені колонії, 2 – слабо населені колонії, 3 – ненаселені колонії. Точки – стежки між норами.

Для різних популяцій одного і того ж виду в залежності від природних умов може бути характерний різний тип топографії груп. Топографія розподілу у багатьох видів суттєво змінюється навіть протягом життя одного покоління. Наприклад, в момент появи в популяції молодих особин мереживний або острівний тип розподілу може перетворюватись у дифузний (рис. 14).

Типовий стрічковий тип розподілу характерний для деяких поселень (груп колоній) великих піщанок з популяцій в північній частині пустелі Каракуми, а дифузний тип – для поселення того ж виду з популяцій Центральних Каракумів (рис. 15). Іноді дифузний на

низьких рівнях ієрархії груп розподіл перетворюється в острівний або лінійний, стрічковий на більш високих рівнях ієрархії популяційних груп.

ЛЕКЦІЯ V. ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ

Закон Гарді-Вайнберга-Кастла

З точки зору популяційної генетики популяція – це група особин певного виду живих організмів, які здатні вільно схрещуватись між собою. Популяція – реально існуюча комірka, з якої складається вид.

Для вивчення генетики популяцій була запропонована модель – **ідеальна популяція** – популяція, в якій є повна панміксія (вільне неупорядковане схрещування особин), відсутні природний добір, мутаційний тиск, дрейф генів і потік генів. В реальному житті таких популяцій не існує. В реальних популяціях є певні обмеження щодо схрещування, існує певна статева структура популяції – моногамія (рівне співвідношення самців і самок, що вступають у статевий процес), полігамія (явище, при якому у статевому процесі на одного самця припадає кілька самок), поліандрія (явище, при якому у статевому процесі на одну самку припадає кілька самців). Крім того, далеко не всі особини з популяції можуть вступати у статевий процес, співвідношення самців і самок, що вступають у статевий процес, може бути різним. Тому розрізняють поняття чисельність популяції – загальне число особин у популяції, і ефективна чисельність популяції, що вираховується за формулою:

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

де N_e – ефективна чисельність популяції, N_m , N_f – число самців і самок, від яких утворюється нове покоління.

Генетику ідеальної популяції характеризує закон Гарді-Вайнберга-Кастла, який виражається формулою Гарді-Вайнберга-Кастла, що характеризує частоти зустрічі в популяції генотипів та алелей:

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$$

Де: p – частота зустрічі алеля A

q – частота зустрічі алеля a

p^2 – частота зустрічі генотипу AA

q^2 – частота зустрічі генотипу aa .

При цьому $p + q = 1$

Згідно закону Гарді-Вайнберга-Кастла, в ідеальній популяції в стані рівноваги частоти зустрічі генотипів повинні необмежено довго лишатися постійними. Формулу Гарді-Вайнберга-Кастла можна використовувати для розрахунку рівноважних частот зустрічі генотипів та алелей. Наприклад: припустимо, що у популяції чисельність генетичних класів співвідноситься так: $2 : 2 : 1$, тобто $4AA : 4Aa : 2aa = 8AA : 8Aa : 4aa$, тоді чисельність алеля A буде становити $8 + 4 = 12$, алеля a $4 + 4 = 8$. Тоді, прийнявши загальне число генів за 1, отримуємо частоти зустрічі алелей: (A) $p = 12/20 = 0,6$ (a) $q = 8/20 = 0,4$ $p + q = 1$. Тепер можна розрахувати, яке буде співвідношення частоти зустрічі у популяції алелей у наступному поколінні панміктичної популяції: $p^2AA + 2pqAa + q^2 = 0,6^2 + 2 \times (0,6 \times 0,4) + 0,4^2 = 0,36 + 0,48 + 0,16$.

Формула Гарді-Вайнберга-Кастла справедлива при будь-якому співвідношенні генотипів, уже в наступному поколінні вони розподіляються згідно формули. Якщо гени зчеплені, то рівновага встановлюється через тим більше число поколінь, чим тісніше зчеплені гени.

Але у природних популяціях закон Гарді-Вайнберга-Кастла порушується. Причин для цього є багато:

1) **відсутність панміксії** або її обмеження. Крайній варіант обмеження панміксії – самозапліднення. При наявності виключно самозапліднення у популяції з кожним поколінням частка гетерозигот у популяції зменшується наполовину, а частота гомозигот невинно зростає, поки вся популяція не розпадеться на **чисті лінії**. Частку гетерозигот (K) у такій популяції можна визначити за формулою:

$$K = 2pq(1/2)^n$$

Де n – число поколінь, 2pq – частка гетерозигот в поколінні F₀.

Порушення панміксії може відбуватись у формі, в якій особини з певними генотипами (однаковими чи різними) схрещуються частіше, ніж цього варто очікувати на основі теорії імовірності. Такі схрещування називаються **асортативні схрещування**. Вони не змінюють частот генів, але змінюють частоти генотипів. Формою асортативних схрещувань є **інбридинг** – схрещування між спорідненими особинами. У популяціях наслідком інбридингу є збільшення частот гомозигот, що призводить до **інбердної депресії** – зниження життєздатності популяції. Мірою інбердності служить коефіцієнт інбридингу (F), який вказує на ймовірність знаходження в цьому локусі двох ідентичних за походженням алелів. Якщо спільні предки неінбердовані, то цей коефіцієнт можна розрахувати за формулою Райта:

$$F = (1/2)^{s+d+1}$$

Де S – кількість поколінь під батька до спільного предка A, d - кількість поколінь під матері до спільного предка A (враховуючи і його).

2) **Дрейф генів** – зміна генетичної структури популяцій під впливом коливання чисельності популяції. Виникнення нової популяції з поодиноких або дуже малочисельних особин називається **ефектом засновника**.

Зміна частот алелів, що виникають тоді, коли популяція різко зменшується в чисельності, називається **ефектом пляшкової шийки** (ефектом колби). Якщо популяція не дуже мала, то навіть незначні зміни частот алелів можуть накопичуватися протягом поколінь, тобто виявляти **кумулятивний ефект**. Іноді внаслідок коливання чисельності популяцій нова популяція може виникати з поодиноких особин або з дуже малочисельних груп виду. Тоді нова популяція може суттєво відрізнятись від інших популяцій за генетичною структурою. Таке явище називається **ефектом засновника**. Така ситуація особливо характерна для ізолятів. Це може обумовити інший шлях еволюції новоутвореної популяції.

3) **Потік генів** – зміна генетичної структури популяції під впливом міграцій. Зміни частот алелів у популяції, що приймає мігрантів, тим значніші, чим більша доля прибулих і чим істотніше вони генетично відрізняються від старожилів. Нехай частка прибулих у популяції складає m , тоді наступне покоління отримує від старожилів частку генів, яка рівна $1 - m$, а від мігрантів m . Припустимо, що у місцевій популяції частота алеля A складає p_0 , а у прибульців p . Тоді в наступному поколінні частоту алеля A в місцевій популяції можна виразити так:

$$p_1 = (1 - m)p_0 + mp = p_0 - m(p_0 - p)$$

Отже, зміна частоти алеля за одне покоління складає:

$$\Delta p = p_1 - p_0$$

A значить:

$$\Delta p = p_0 - m(p_0 - p) - p_0 = -m(p_0 - p)$$

A після n поколінь:

$$p_n = (1 - m)^n (p_0 - p) + p$$

4) **Мутаційний тиск** – зміна генетичної структури популяції під впливом мутацій.

Кожен ген здатний мутувати з певною частотою у інший алель. Нехай частоти мутацій у популяції становлять:

$A \rightarrow a (u)$ – імовірність прямих мутацій
 $a \rightarrow A (v)$ – імовірність обернених мутацій
 тоді:

$$\Delta p = vq - up$$

Причому зміна співвідношення частоти зустрічі алелей йде тільки до певної межі. Потім встановлюється рівновага:

$vq = up$ – мутаційний тиск зникає і встановлюється рівноважний стан. Таким чином, мутаційний тиск не може спричинити високу концентрацію певного алеля:

$$up = v(1 - p)$$

$$p(u + v) = v$$

$$p = v / (u + v)$$

$$q = u / (u + v)$$

4) **Тиск добору** – зміна генетичної структури популяції під впливом природного добору.

Позначимо пристосованість особин з певним фенотипом чи генотипом як w . Тоді коефіцієнт добору s буде становити:

$$S = w_{AA} - w_{aa}$$

Нехай імовірність залишити нащадків для особин aa на 10 % менша, ніж для особин AA і Aa , тоді $w_{AA,Aa} = 1$, $w_{aa} = 0,9$.

У наступному поколінні:

$$p_1 = p_0 + p_0 s$$

$$q_1 = q_0 - q_0 s$$

Зміна частоти зустрічі гена A за покоління буде становити:

$\Delta p = p_1 - p_0 = (p_0^2 + p_0 q_0) / (1 - s q_0^2) - p_0 q_0^2 / (1 - s q_0^2)$
 якщо $s q_0^2$ мале, то:

$$\Delta p = s p q^2$$

Добір, який дає перевагу рідкісним генотипам за певних умов середовища, називають **частотно-залежним добром**. Якщо на певний момент часу генотип є рідкісним, то добір буде сприяти підвищенню його частоти; однак поступово, в міру того, як це відбувається,

приспособаність цього генотипу зменшується, а приспособаність альтернативного генотипу зростає. Якщо існує частота, за якої приспособаність генотипів зрівнюється, то досягається стійка поліморфна рівновага навіть за відсутності гетерозису. Частотно-залежний статевий добір виникає, якщо ймовірність схрещувань певних генотипів залежить від їх частоти. Нерідко вибір статевих партнерів здійснюється на користь носіїв рідкісних генотипів та іммігрантів. Це явище називається **перевагою статевих партнерів рідкісного типу**, було вивчене на дрозофілі, у якої воно виявляється в особливостях вибору самців самками. Самок і самців двох різних популяцій *Drosophila pseudoobscura* змішували в різних співвідношеннях. Виявилось, що в тих випадках, коли мухи однієї із популяцій були у виразній меншості (1:23) щодо мух іншої, то самці, що були в меншості, злучалися із самками в декілька разів частіше, ніж самці, що складали більшість. Частотно-залежний добір на користь рідкісних генотипів – це один із механізмів збереження генетичного поліморфізму популяцій, особливо важливий за появи у популяціях нових мутацій і генотипів.

Підсумовуючи основні закономірності змін генетичної структури популяцій, можна зробити такі висновки:

- 1) Коли p або q мале – добір не ефективний, тобто коли ген представлений у популяції єдиною аельною формою, добір може змінити генетичну будову популяції тільки в тому випадку, якщо в ній присутні альтернативні алелі.
- 2) Швидше за все добір діє при середніх значеннях p і q .
- 3) Виникаючі в популяції мутантні гени повинні досягти помітної частоти внаслідок мутаційного тиску або дрейфу генів раніше, ніж добір почне ефективно змінювати їх частоту.

- 4) Хід зміни генетичної будови популяції різний, в залежності від того домінантні чи рецесивні елімінуються гени.

Генетична гетерогенність природних популяцій

Зміна генетичної будови будь-якої реальної популяції являє собою інтегральний результат загальної дії факторів: обмеження панміксії, дрейфу генів, потоку генів, порушення ізоляції, мутаційного тиску, тиску добору. У природних популяціях наявні чисельні рецесивні мутації, що приховано присутні у гетерозиготних фенотипічно нормальних особинах. Спектр цих мутацій не відрізняється від спектру рецесивних мутацій, що виникають спонтанно чи під дією мутагенів. Насиченість природних популяцій рецесивними мутаціями дуже велика і часто майже кожна фенотипічно нормальна особина є гетерозиготною по тій чи іншій мутації. Частота кожного окремого мутантного гена є низькою. Імовірність прояву мутантного гена є низькою. Набори рецесивних мутацій різні в різних популяціях. Таким чином, кожна природна популяція, ніби губка, вбирає в себе мутації.

Природні популяції за своєю гетерогенністю можна поділити на мономорфні і поліморфні популяції.

Мономорфні популяції – це популяції, що складаються з особин з типовими для даного виду ознаками, змінені особини трапляються у таких популяціях лише зрідка, бо рецесивні мутації із-за малої частоти ніколи не приходять у гомозиготний стан, а домінантні – низькопенетрантні і з'являються тільки у невеликій частині носіїв.

Поліморфні популяції – популяції, що утворені особинами кількох різних фенотипів чи генотипів. Кількісну оцінку поліморфізму популяцій провадять, використовуючи показники поліморфності (P) – частка

поліморфних локусів з числа всіх досліджених локусів геному, і гетерозиготності (H) – відношення кількості гетерозигот до загальної кількості досліджених генотипів.

Причини поліморфізму природних популяцій: 1) модифікації; 2) генетичні, що реалізуються в результаті добору – гетерозиготи часто мають більше шансів лишити нащадків ніж гомозиготи. Або ж добір може сприяти то одному, то іншому алеля в силу зміни умов середовища. Поліморфізм або генетичну гетерогенність природних популяцій пояснюють за допомогою **балансової моделі** природних популяцій, що була розроблена С. С. Четвериковим. Згідно цієї моделі в популяції не існує стандартних генів дикого типу. Більшість генних локусів, а може й усі генні локуси, що є у хромосомах особин, зайняті генами, що належать до серій множинних алелів; еволюційні зрушення у популяції йдуть не шляхом добору якогось гена, а шляхом добору комбінації багатьох генів, алелі яких перебувають у певному співвідношенні (балансі) один до одного. Явище, при якому обидві гомозиготи мають меншу пристосованість (адаптивність) і життєздатність, ніж гомозиготи, називають наддомінуванням або **гетерозисом**. Розрізняють репродуктивний гетерозис – який проявляється у підвищеній плодючості; соматичний гетерозис – який проявляється у підсиленому рості і розвитку; адаптивний гетерозис – який проявляється у підвищенні загальної життєздатності. Гетерозис, який стосується виключно одного гена, при якому $AA < Aa > aa$, називають **моногенним гетерозисом**. Причину такої переваги гетерозигот пояснюють **теорією біохімічного збагачення**, яка полягає в тому, що у гетерозигот можливий прояв нових форм міжалельної комплементарності, утворення гібридних білків-мультимерів для великої кількості іозимів. Географічно розділені групи популяцій, що

генетично відрізняються одна від одної, називають **расами**. Відмінності між расами відносяться до генофонду в цілому, складаються із змін частот алелів по багатьом локусах. Але раси часто виділяють по якійсь одній ідентифікаційній ознаці, наприклад по забарвленню крил у метеликів.

Розрізняють **спадковий поліморфізм** – існування в популяції цілого ряду морфологічних форм, обумовлених генотипічною мінливістю і відтворюваних під час розмноження; і **збалансований поліморфізм** – поліморфізм, при якому у популяції між гетерозиготами і гомозиготами встановлюються певні кількісні співвідношення. Адаптивну взаємодію між генами, що складають геном, називають генетичною коадаптацією. В процесі затяжної еволюції сукупність найбільш коадаптованих генів може перетворитися у міцно зчеплені блоки коадаптивних генів, наявністю яких пояснюються адаптивні особливості популяцій, що існують у різних географічних широтах (кліматичні відмінності). В одних і тих же популяціях між одними алелями існує коадаптація, тоді як між іншими вона не виявляється. Коадаптивними у відношенні певних алелів одного локусу іноді можуть бути лише деякі, а не всі алелі іншого локусу. Якщо алелі різних локусів в одних комбінаціях (гаплотипах) зустрічаються частіше, ніж в інших, то це прояв **нерівноважності по зчепленню**. Якщо ж алелі різних локусів поєднуються один з одним згідно з теорією випадковості, то популяція вважається рівноважною по зчепленню.

Природні популяції мають **генетичний вантаж (тягар)** – наявність генетичного вантажу – це явище, при якому генетична гетерогенність природних популяцій призводить до того, що середня пристосованість популяції завжди нижча тої, яка характеризувала б дану популяцію,

якби всі її особини мали б генотип, притаманний найбільш пристосованим особинам.

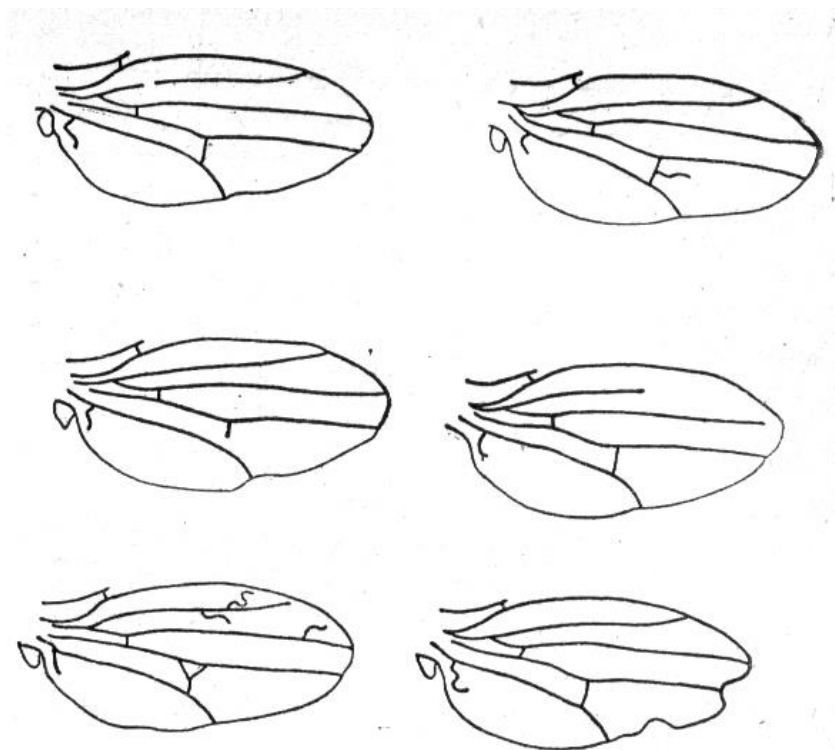


Рис. 16. Низькопенетрантні напівдомінантні мутації дрозофіли широко поширені у природних популяціях.

Генетичний вантаж знижує пристосованість популяцій. Генетичний вантаж обумовлюється постійним утворенням менш пристосованих генотипів в результаті розщеплення і комбінування генів, безперервного виникнення мутацій, більшість з яких негативні. Але в цілому для виду генетичний вантаж – це плата за можливість подальшого вдосконалення, бо процеси

комбінації генів і мутації можуть бути корисними за тих чи інших умов існування. Генетичний вантаж є мобілізаційним резервом, з якого добір черпає матеріал для подальшої еволюції.

Здатність популяції зберігати свою генетичну структуру у відповідь на вплив чинників зовнішнього середовища називають **генетичним гомеостазом** в основі якого лежать механізми: збереження рівноважного стану структури популяції у відповідності до закону Гарді-Вайнберга-Кастла; підтримка гетерозиготності і поліморфізму; збереження певного темпу і напрямку мутаційного процесу. Гени існують і відтворюються в цілісних організмах, де вони взаємодіють, утворюючи єдиний **генний баланс**. Тому прояв і збереження тих чи інших алелів у популяції залежить не тільки від факторів динаміки, але й від інших генів, що входять у геноми особин популяції. Природний добір сприяє збереженню в кожному локусі лише тих алелів, які найкраще взаємодіють з алелями інших локусів, тобто утворюють **оптимальний генний баланс**. Кожна нова генна або хромосомна мутація під впливом природного добору вилучається з популяції або зберігається з невисокою частотою, поки вона не потрапить у сприятливе генне оточення. Адаптивну взаємодію між генами, що складають геном, називають **генетичною коадаптацією**. Слабка експресія генів, пересаджених в інший геном, нежиттєздатність або стерильність міжвидових гібридів переконливо свідчать про важливість генетичної коадаптації. В процесі затяжної еволюції сукупність найбільш коадаптивних генів може перетворитися у досить у досить міцно зчеплені **блоки коадаптивних генів**, наявністю яких пояснюються адаптивні особливості популяцій, що існують у різних географічних широтах (**клінальні відмінності**). В одній і тій же популяції між

одними алелями існує коадаптація, тоді як між іншими вона не виявляється. Коадаптивними по відношенню певних алелів одного локусу іноді можуть бути лише деякі, а не всі алелі даного локусу. Якщо алелі різних локусів в одних комбінаціях (**гаплотипах**) зустрічаються частіше, ніж в інших, то це є проявом **нерівноважності по зчепленню**. Якщо ж алелі різних локусів поєднуються один з одним згідно з теорією випадковості, то популяція вважається **рівноважною** по зчепленню. Рекомбінації зменшують нерівноважність по зчепленню, отже ймовірність збереження сприятливих сукупностей алелів у стані, нерівноважному по зчепленню, зростає за зниження частоти рекомбінацій між відповідними локусами. Це може бути наслідком транслокацій або інверсій. Якщо добір сприяє нерівноважності по зчепленню, то він буде сприяти також хромосомним перебудовам, які збільшують зчеплення між локусами. Декілька тісно зчеплених локусів, що впливають на прояв однієї ознаки або на цілу серію взаємопов'язаних ознак, називають **супергеном, складним локусом** або **множинним локусом**. Прикладом супергенів у людини слугують кластери гемоглобінових генів. Гени поліпептидних ланцюгів α -типу, що входять до складу гемоглобіну, тісно зчеплені в послідовність довжиною 30 kb, локалізовані в хромосомі 16. Гени імуноглобулінів також утворюють супергени. Розташований у хромосомі 6 суперген HLA містить 4 локуси, які кодують антигени гістосумісності, а також деякі гени з близькими функціями.

Адаптивні зрушення в генетичній будові популяції, які спочатку є цілком зворотними, під час еволюційного процесу можуть закріпитися шляхом незворотних перебудов структури генотипів і це, очевидно, є основою подальшої дивергенції і видоутворення. Наука, яка вивчає

процес адаптивності комбінацій генів, що виникають в популяціях називається **екологічна генетика**.

ЛЕКЦІЯ VI. ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ

Екологічна структура популяції – не тільки розподіл по статі і віку, як прийнято в екологічній літературі, але перш за все роздільність будь-якої популяції на групи особин, що знаходяться у специфічних зв'язках з біотичними та абіотичними факторами середовища, тобто такі, що формують власні підрозділи в екологічному просторі даної популяції. Екологічна структура популяції повинна визначатися відмінностями по екологічним властивостям (віково-статевих, просторових, генетичних та ін.) груп особин. Часто трофічні спектри самців і самок не схожі, ще більш часті випадки, коли склад їжі неоднаковий для особин різних вікових груп. Часто особини різних віково-статевих груп по різному ведуть себе при униканні хижаків і при інших чисельних взаємодіях з біотичними і абіотичними факторами.

Всі екологічні характеристики популяції визначаються первинно генетичними особливостями складаючи популяцію особин. Для розуміння еволюції популяції важливі саме закріплені в алелофонді популяції особливості, якби записана в генах історія формування популяції, її сьгоднішніх норм реакції і еволюційних потенцій. Екологічний компонент завжди присутній при будь-якій роздільності популяції по статі, віку, генетичним особливостям і взагалі будь-які просторово часові групи.

Трофічні групи. Немає ні одного виду тварин, у яких вікові групи не мали б різні спектри живлення. Часто суттєво відрізняються по живленню статеві групи. З популяційно-біологічної точки зору цікаві ті випадки, коли

встановлюються відмінності між окремими популяціями по характеру живлення груп тварин. Хорошим прикладом різної екологічної структури популяцій служать 11-річні дослідження метелика *Euphydryas editha* в Каліфорнії. Ситуація, описана в цього виду типова: між популяціями часто виявляються стійкі відмінності окремих груп особин по характеру живлення, переважним місцям життя, термінам активності та ін.

Ясно, що трофічна структура популяції земноводних, у яких пуголовки є водними фітофагами, а більш старші вікові групи – наземними хижаками, повинна бути складнішою, ніж структура популяції звичайної лисиці, особини якої лишаються наземними хижаками протягом всього життя.

Включення нового, незвичайного джерела живлення ускладнює екологічну структуру популяції, як, наприклад, це відбувається у камчатських та аляскинських бурих ведмедів під час ходу лососевих риб.

Оцінюючи значення диференціації популяцій по джерелам живлення, треба відмітити, що такий «трофічний поліморфізм» не обов'язково веде до вікової складності просторово-генетичної структури популяцій: види-поліфаги навряд чи мають більш складну в цілому популяційну структуру. У деяких випадках, навпаки, поліфагія і еврифагія можуть виявитись факторами, що визначають більшу однорідність популяційної структури, поширення в просторі особин-поліфагів буде більш рівномірним, тоді як «плямистість» розподілу джерел живлення монофагів може визначати «плямистість» в розподілі внутрішньопопуляційних груп у таких форм.

Форми з жорсткою прив'язаністю окремих стадій розвитку до певних господарів ускладнення екологічної і просторово-генетичної структури популяції, безсумнівно, пов'язане зі збільшенням числа господарів. Так,

наприклад, при складному статевому циклі попелиць *Pemphigus populitransersus* (чергування статевого і безстатевого поколінь) і поширенні особин різних фаз розвитку на різних видах рослин, алелофонд кожної ізольованої групи особин (клону) буде зв'язане з міжклональним доборою по вторинним господарям (Sokal R., 1971).

Групи по віково-статевим особливостям. В цьому аспекті екологічної структури популяції цікавим є існування між популяціями одного виду (і всередині груп особин в одній популяції) відмінностей по характеристикам розмноження.

У багатьох видів комах існують популяції, для яких характерно розмноження статевим шляхом, і популяції з безстатевим розмноженням. Іноді при цьому спектри живлення таких популяцій виявляються різними. Майже завжди відмінні щодо об'єктів живлення статеві і безстатеві генерації попелиць, що часто розділяються за живленням на різних видах рослин. Для видів з широким розподілом відомо багато прикладів відмінностей популяцій по числу генерацій за один сезон розмноження (у дрібних ссавців і багатьох комах як правило число генерацій виявляється більшим в більш м'якому кліматі, тобто в більш низьких широтах).

По характеру розмноження можуть відрізнитися також і дрібні внутрішньопопуляційні групи. У гостромордої жаби *Rana arvalis* знайдені відмінності під час спарювання як в плодовитості самок, так і тривалості личиничного розвитку в окремих водоймах, що входять в ареал єдиної популяції (Іщенко В. Г., 1982). В деяких десятках внутрішньопопуляційних груп, що вивчались протягом багатьох років, середня маса сьоголіток до моменту завершення метаморфозу коливалась в кілька разів: у 1977 році – від 144 до 535 мг, у 1978 році – від 112

до 540 мг, у 1979 році – від 122 до 534 мг, у 1980 році – від 149 до 554 мг. При цьому в більшості водойм в ці роки зберігався близький середній розмір сьоголіток незалежно від коливань вдвічі по тривалості (від 47 до 86 днів) середньої тривалості личиночного розвитку в різні роки.

З позицій екологічної структури популяцій часто виділяються одностатеві або одновікові групи. Так, короткочасні групи ряду дрібних гризунів складаються з молодих, що не вступають у статеве розмноження тварин (Шилов І. А., 1977). У деяких дельфінів (білухи *Delphinapterus leucas* на Далекому Сході) відомо тривале об'єднання самців в окремі крупні групи, що тримаються поза сімейних косяків (Белькович В. М., 1961). Такі об'єднання особин, що не розмножуються відомі у птахів та інших тварин.

Різко ускладнюється екологічна структура популяції у випадках появи карликових форм, що розмножуються поруч з особинами нормального розміру. Карликові форми відомі для багатьох видів риб, наприклад окунів (Іванков В. І., 1978). У деяких популяціях роль таких карликових самців виявляється суттєвою, наприклад у куїнджі *Salvelinus leucomaenis*. У цього виду карликові самці не здійснюють звичайної для інших особин міграцій до моря і розмножуються в юному віці. Після розмноження вони не гинуть, а розвиваються далі як звичайна молодь. У всіх цих випадках відбувається більш інтенсивне і диференційоване використання природних ресурсів популяції з такою екологічно ускладненою структурою.

Групи по особливостям рухової активності. Давно була висловлена гіпотеза (яка пізніше була підтверджена для ссавців у багатьох дослідженнях), що в осілих видів мігруючими виявляються особини, які генетично відмінні від тих, що лишаються на місці (Chitty D., 1952). Відомо багато сотень видів комах з наявністю в популяціях

крилатих (здатних розселятися на великі відстані) та безкрилих (або з редукованими крилами) форм (Harrison R., 1980). Накопичились дані, що свідчать про певні генетичні відмінності між морфами всередині популяції, що мають здатність до далеких міграцій (крилатими) і осілими (безкрилими) формами. В той же час на чисельних експериментах було показано, що наявність чи відсутність крил у дорослих комах може бути пов'язане з чисто епігенетичними впливами: температурою під час розвитку личинки, особливостями фотоперіоду, коли відбувається розвиток, кількість і якість їжі, щільністю або такою екзотичною характеристикою, як наявність у деяких видів попелиць *Aphidae* мурах-симбіонтів. По всіх цим характеристикам, що пов'язані з поліморфізмом по міграційній активності, у всіх детально вивчених видів знайдені відмінності між популяціями, що перебували в різних екологічних умовах.

Внутрішньопопуляційні групи, що об'єднують тільки мігруючі і/або тільки не мігруючі особини, знайдені у птахів. Гага *Somateria mollissima*, що живе в одному з резерватів північніше Абердіну (Шотландія), на початку 60-тих років утворювала популяцію чисельністю біля 1000 пар, що розмножувалися; 2/3 з них мігрували зимою, інші лишилися на місці. Розбивка на пари відбувалась до повернення мігрантів. Мігранти і немігранти відрізнялися по частоті вмісту деяких протеїнів яєць (Milne H., 1965).

У результаті досліджень водомірок *Gerridae* було показано існування популяцій, в різній степені поліморфних по розвитку крилатих і безкрилих особин: у *Gerris odontogaster* у фінських популяціях ранньолітня генерація, переважно короткокрила, і для неї характерно відсутність діапаузи, тоді як пізньолітня включає довгокрилих і зимуючих особин (Versäläinen K., 1974). Схожа ситуація відома для цвіркунів та інших комах

(Harrison R., 1980). Рухомі і малорухомі особини відрізняються не тільки здатністю до польоту, але і специфікою розмноження, здатністю до діапаузи та іншими екологічними характеристиками. Вважається, що такий поліморфізм по рухомості пов'язаний у водомірок з періодичним заселенням швидкозникаючих і виникаючих водойм (тобто поліморфізм по рухомості пов'язаний з підтримкою складної просторової структури популяції). Існує інше – чисто екологічне – пояснення поліморфізму по руховій активності. Такий поліморфізм може відображати два різних типи використання простору – інтенсивний та екстенсивний (Шилов І. А., 1977). У першому випадку внутрішньопопуляційні групи можуть довгий час використовувати ресурси на обмеженій території, у другому – ресурси освоюються на великому просторі. У деяких тварин таке диференційоване використання простору може бути зв'язане не тільки з добуванням їжі і захистом від ворогів, але і з інформаційно-дослідницькою діяльністю (Linn J., 1984).

Слід звернути увагу на необов'язкове співпадіння значного просторового переміщення особин всередині або між популяціями зі зміною просторово-генетичної структури популяції. Якщо навіть декілька особин гренландських тюленів *Pagophilus groenlandicus* з популяції, що розмножується на крижинах навколо острова Ян-Майен, якимось чином потраплять в район розмноження іншої популяції цього виду в Білому морі, вони не зможуть успішно розмножуватись із-за суттєвих відмінностей термінів статевої активності. Інший аспект того ж питання – етологічна ізоляція. Хоча дослідники показали наявність певного числа самців і самок, що перебігали з одного дему домових мишей в інший, виявилось, що 91% самців і 73% самок-мігрантів були закусані до смерті особами-резидентами (Reimer G., 1967).

Виділені екологічні підрозділи популяцій не вичерпують всієї різноманітності форм екологічної структурованості популяцій. Можна виділити групи особин, що відрізняються по продуктивності, щільності, біомасі і т. д. Будь-яке ускладнення екологічної структури популяції у всіх випадках виявляється адаптацією – воно веде до більш диференційованому використанню ресурсів, змін характеристик екологічного гіперпростору, що характерний для кожної популяції в цілому.

Групи по фенології. Для всіх без виключення популяцій характерні групи особин в середині популяції по термінам настання і тривалості фізіологічних процесів: частина особин більш раніше (або пізніше) виходить зі сплячки (діапаузи), раніше (пізніше) вступає в періоди розмноження, линьки, вагітності, плодоношення і т. д. Цей аспект екологічної структурованості популяцій можна назвати фенологічним. Крайні варіанти таких фенологічних груп – сезонні раси у рослин (цвітуть у різний час), у лососевих риб (нерестяться в одному місці, але у різні сезони). Не виключено, що в останньому випадку, при достатній ізоляції цих рас між собою, можна говорити про розділ популяцій на дві або більше форм.

Структурованість – обов'язкова риса будь-якої популяції. Вона проявляється в розділі популяційного населення на окремі групи особин, більш однорідні між собою по статі, віку, особливості екології, простору, генетично. Можна виділити внутрішньопопуляційну групу тільки по генетиці, тільки по екології або тільки в просторі, але в природі обов'язковими присутніми компонентами будь-якого внутрішньопопуляційного розділення виявляються екологічний, генетичний і просторовий компоненти. Тому точніше говорити про біохорологічній структурованості будь-якої популяції. Постійну структурованість будь-якої природної популяції

необхідно враховувати в будь-якому популяційному аналізі в природі. Поширеною помилкою виявляється отримання не репрезентативних даних, характеристик не популяції в цілому, а окремих сукупностей особин, що є лише елементами біохорологічної структури популяції як цілісної системи.

ЛЕКЦІЯ VII. ІЗОЛЯЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Існування популяції як генетичної системи можливе виключно при наявності ізоляції від інших подібних груп. Дійсно, будь-яка популяція обов'язково відділена від інших популяцій даного виду тим чи іншим рівнем чи іншими формами ізоляції. Ізоляція і зв'язок між популяціями – дві сторони одного і того ж процесу обміну генетичною та епігенетичною (наприклад, етологічною) інформацією між групами особин.

Форми ізоляції популяцій різноманітні. Але всі вони, не дивлячись на їх різноманіття, піддаються класифікації (Майр Е., 1963; Тимофєєв-Ресовський Н. В., 1969; Грант В., 1981). Перш за все форми ізоляції популяцій можна розділити на просторові (фізико-географічні або територіально-механічні), при яких ізолюючі бар'єри знаходяться якби поза популяцією, і на біологічні, при яких ізолюючі бар'єри основані на виникненні відмінностей між особинами.

Просторова ізоляція. При зовнішній простоті такої ізоляції в природі є мало точних досліджень перешкод поширення особин із-зі якихось фізико-географічних факторів. Складність виявлення такого типу ізоляції полягає в тому, що необхідні тривалі, протягом не одного покоління тварин, що вивчаються спостереження по ефективності перепони їх поширення. Частіше всього доводиться судити про ізоляцію *post factum* по помітним

перепадам в поширенні певних ознак-маркерів, що визначають популяційні межі. Саме співпадіння популяційних меж з певними фізико-географічними бар'єрами дозволяє виявляти існування різкої перерви генетичного потоку в цьому напрямку. І, навпаки, відсутність помітної популяційної межі завжди викликає сумніви відносно ефективності даного бар'єру.

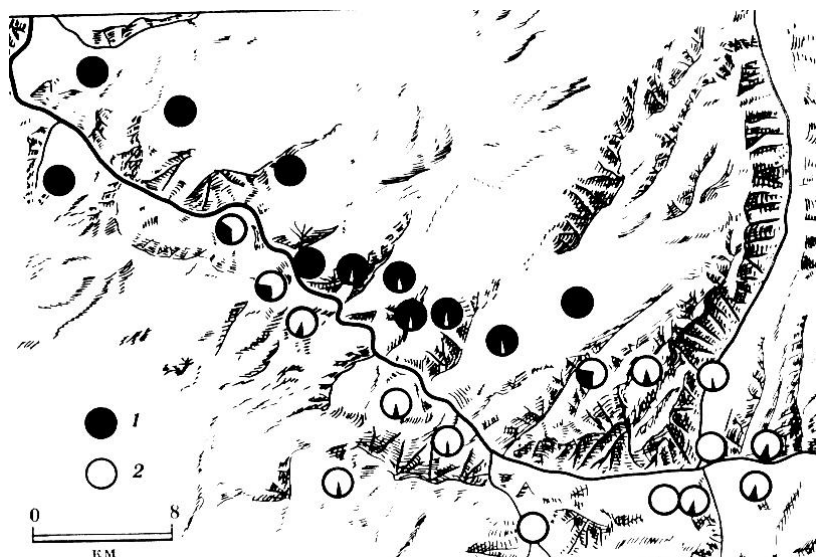


Рис. 17. Різка межа між популяціями едипового коника *Arphia conspersa* в горах стейту Колорадо (З'єднані Стейти Америки) проходить по глибокому каньйону і добре маркується відмінностями в концентрації фенів помаранчевої (1) та жовтої (2) забарвлень тіла (по Wiley R., Wiley R., 1971).

Одним із прикладів фізико-географічних перешкод як популяційного бар'єру служить поширення помаранчевої

та жовтої морф в популяціях едипового коника *Arphia conspersa* в горах стейту Колорадо (З'єднані Стейти Америки), детально вивчене на просторі біля 1300 км² і основане більш ніж на 200 точках збору біля 30 тис. особин (Wiley R., Wiley R., 1971) (рис. 17).

Район дослідження являє собою високогірну (більше 1000 м н. р. м.) рівнину з чисельними пагорбами, порізану каньйонами. Глибина каньйону, що утворений річкою понад 600 м при ширині по верхньому краю біля 350 м. Коники живуть на безлісих галявинах ясно окресленими групами (кластерами чи демами) з певною соціальною структурою: в період максимальної активності самки територіальні і малорухомі, а самці підстрибують вгору на висоту понад 2-3 м і перелітають з місця на місце в межах території дему, діаметр якого складає 30-60 м. Максимальна довжина польоту навіть у стресовій ситуації складає не більше 60 м. Важливо відмітити, що по складу рослинності, ґрунту і мікроклімату популяції коників з правого і лівого берегів каньйону живуть в однакових умовах. Тому часом 100 %-ві відмінності в частотах морф по краям каньйону можуть бути пояснені лише розривом в рівномірному розподілі демів каньйоном і заселенні протилежних сторін кружними шляхами.

Аналогічна ситуація з явною просторовою перервою в потоці генів описана в гірських умовах на Північному Кавказі. Ще у 20-ті роки ХХ століття тут Серебровським А. А. (1929) вивчалась геногеографія курей *Gallus domestica* (фактично феногеографія). Кури в цьому регіоні в той час жили практично в дикому стані: годувались в околицях аулу, відкладали кладки яєць в чагарнику, їх спарювання не контролювалось. Так тривало протягом багатьох століть. І судячи по стабільному складу частот кількох вивчених алелей в групах курей з сусідніх аулів, тут утворились справжні напівприродні генетичні системи.

Місцевість розділена глибокими гірськими ущелинами, які кури не здатні подолати. Хоча аули розташовані поруч, але прямого контакту між ними немає. Алелофонд популяцій курей сусідніх аулів виявився суттєво відмінним. В цьому випадку також фізична перепона визначила перерву в потоці алелей між популяціями.

Важко перерахувати всі приклади ізоляції груп особин всередині популяції зовсім незначними на перший погляд бар'єрами. Був зафіксований випадок, коли домові миші *Mus musculus* протягом кількох поколінь не перетинали простір всього в 1 м всередині зерносховища. Для іншої популяції цього ж виду була продемонстрована повна ізоляція протягом кількох років між групами мишей, що жили на першому і другому поверхах будинку (Anderson P., 1970).

Описані приклади ілюструють значення фізико-географічних бар'єрів самого різного масштабу в поширенні особин. До таких перешкод відносяться водні перепони для сухопутних тварин, ділянки суші для видів-гідробіонтів. Гори ізолюють мешканців долин, рівнини – мешканців гір. Значимість таких територіально-механічних бар'єрів зростає для видів з низькими радіусами репродуктивної активності. Але просторова ізоляція може і не бути пов'язаною з різкими очевидними бар'єрами. Так, на величезних просторах північної Євразії майже всюди зустрічається береза *Betula verrucosa*. Для поширення її насіння і пилку тут немає нездоланих бар'єрів. Але ясно, що практично неможливе схрещування і обмін алелями між березами, що ростуть, наприклад, на Уралі і в Карелії. Такий обмін можливий лише в низці поколінь, коли якісь вдалі генетичні зміни, що підхоплені природним добром, як хвиля від кинутого в воду каменю, будуть поширюватись по ареалу виду. Але поширення цієї «хвилі» на відстань в тисячі радіусів репродуктивної

активності потрібний еволюційний час, що вимірюється сотнями і тисячами поколінь (Грант В., 1985). За цей час вихідна популяція суттєво зміниться. Так виникає проблема **ізоляції відстанню**. Вирішенню цієї проблеми присвячено чимало робіт, починаючи з фундаментальних досліджень Райта С. (Wright S., 1943). Ці дослідження, зокрема, дозволили зробити узагальнення: для швидкого поширення якогось алелю більш сприятливим є не дрібнодисперсне (суцільне) населення, а «крупнозерниста» структура – населення, яке складається з відносно ізольованих популяційних островів.

Значення величини радіусів репродуктивної активності для ізоляції добре ілюструються відмінностями у внутрішньовидовій структурі деяких морських молюсків: у тих з них, у яких немає планктонних личинок, що далеко поширюються течіями, навіть близько розташовані групи різко відрізняються одна від одної по алельному складу. Навпаки, у видів з планктонною стадією сусідні групи мало чим відрізняються по концентраціям алелей (Berry R., 1977).

У сучасному світі антропогенний тиск визначає все більше значення територіально-механічної ізоляції для все більшого числа видів тварин і рослин: антропогенні перетворення ландшафтів, що спостерігаються на величезних просторах, практично у всіх природних зонах призводять до **фрагментації** та **інсуляризації** місць проживання. Для інших видів таке перетворення ландшафту навпаки виявляється сприятливим завдяки ліквідації раніше існуючих територіально-механічних бар'єрів. Тотальне поширення таких видів як щурі, домові миші, горобці ілюструє це.

Просторова ізоляція яскраво виражена в період мінімальної чисельності популяцій – в цей час набагато легше знаходити популяційні межі. Для багатьох видів

характерна загибель інколи до 99 % особин, що так і не досягають статевої зрілості. Такі природні популяції наповнені особинами, які не беруть участі в передачі генів наступним поколінням. Їх просторовий розподіл не пов'язаний з ізоляцією популяцій. Групи особин, що не розмножуються можуть скільки завгодно змішуватись, але це ніяк не буде впливати на ізоляцію вихідних популяцій. Щоб уникнути таких проблем слід вивчати ізоляцію популяцій в природі в період статевої активності і на низьких фазах чисельності популяційного циклу.

Біологічна ізоляція. Всі форми біологічної ізоляції діляться на два типи:

- 1) ті що попереджають схрещування і запліднення (докопуляційні у тварин);
- 2) діючі після запліднення (післякопуляційні у тварин).

Останні можна назвати **власне генетичною ізоляцією**. До перших відносяться **еколого-етологічна та морфофізіологічна ізоляція**.

Суть еколого-етологічної ізоляції полягає в тому, що в певних особин в межах первісно єдиної популяції виникають генетично закріплені відмінності в термінах репродуктивного періоду або в території, якій віддається перевага для розмноження. Так виникають ті чи інші екологічні відмінності в час статевої активності або дозрівання статевих продуктів. Виявилось, наприклад, що екологічні групи вивірки *Sciurus vulgaris*, що мешкає в хвойних і широколистяних лісах Карпат, дещо ізольовані між собою в результаті відмінностей в термінах розмноження. По термінах розмноження відрізняються популяції у багатьох видів. Відмінності у мікрокліматі північних та південних схилів крупних ярів і балок у степовій зоні веде до такого значного розходження в термінах спарювання комах з малим радіусом репродуктивної активності (наприклад, у кульбабового

довгоносика, деяких коникових), що виникають екологічно ізольовані, хоча і живучі поруч групи особин (Гіляров М. С., 1966). Давно відомі ярі та озимі раси в міног *Lampetra lampetra*, а також у багатьох видів лососевих риб. Осінні і весняні покоління в них у деяких водоймах утворюють різні популяційні системи.

Іноді характер живлення визначає існування відмінностей між групами всередині популяції. Це було продемонстровано для деяких жуків-листодів, всередині популяцій яких були виявлені групи, що спеціалізувалися по живленню певним видом рослин (Соломатін В. М., 1976). Для попелиць роду *Aphis* в серії дослідів протягом кількох десятків поколінь вдавалось отримати справжню репродуктивну ізоляцію в середині початково єдиної популяції (Шапошніков Г. Х., 1982).

Серед рослин відомі чисельні випадки генетично обумовленого зсуву в часі цвітіння. Це теж призводить до репродуктивної ізоляції частини особин в популяції (Weststein F., 1924). Виявлено, зокрема, виникнення під дією несвідомого штучного добору (косіння) двох фенологічних форм *Alectorolophus major* (ранньоквітучі і пізньоквітучі), що репродуктивно ізольовані в одній і тій же місцині (Цингер Н. В., 1909).

Один з прикладів фенологічної ізоляції наведений на рис. 18. У Сибіру вивчались дві групи рослин сосни звичайної *Pinus silvestris*, що були розташовані на відстані 350 м одна від одної: одна на верхівковому болоті (сосняк чагарниково-сфагновий), інша на суходолі (сосняк бруснично-чорничний) (Грішина Н. В., 1985). Цвітіння чоловічих і жіночих пагонів починалось на 4 дні раніше, ніж на болоті.

Перекирвання фенофаз викидання пилку на суходолі і цвітіння на болоті складало біля 2,2 % від загальної площі полігонів цих фаз на графіку, що відповідає в першому

наближенні частці можливого перехресного запилення. Здатність пилку до проростання зменшує вказану ймовірність успішного перехресного запилення до 0,7 % і свідчить про існування реальної біологічної ізоляції.

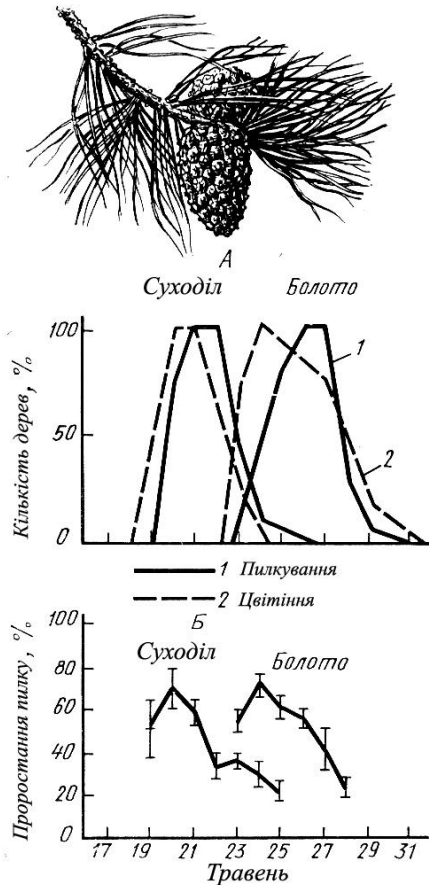


Рис. 18. Динаміка фенофаз викидання пилку (1) та цвітіння (2) дерев (А) та проростання пилку (Б) в суходільній та болотній групах сосни звичайної *Pinus silvestris* (Грішина Н. В., 1978).

До цієї ж форми ізоляції можна віднести і поведінкову (етологічну) ізоляцію. У тварин етологічна ізоляція основана на змінах особливостей поведінки, що перешкоджають спарюванню з одними особинами і сприяють спарюванню з іншими особинами, є найбільш поширеним докопуляційним механізмом ізоляції. Серед звичайної зозулі *Cuculus canorus* існують генетично закріплені етологічні ізоляції по видам-вихователям. Вони виникають на основі жорсткого добору видами-вихователями недостатньо замаскованих (під види птахів-господарів) яєць зозуль. У результаті в одних і тих же районах живе декілька таких біологічних рас зозуль, що відрізняються по особливостях відкладання яєць певного розміру і кольору.

Вже давно були відомі факти статевої переваги при схрещуваннях дрозофіл з різних популяцій. Зараз такі факти відомі не тільки для дрозофіл, але і для ящірок *Uta stansburiana*, жаб *Rana pipiens*, риб *Xiphophorus maculatus* та інших тварин. Ясно, що деталі статевого ритуалу мають величезне значення для успішного завершення акту спарювання.

У всіх випадках еколого-етологічної ізоляції змінюється сама ймовірність успішного запліднення. У рослин широко поширеним способом такої ізоляції є гетеростилія: розвиток квітки різних по довжині приймочок і тичинок, перешкоджають самозаплідненню. До цього ж типу ізоляції у рослин відносять генетичні відмінності в швидкості проростання пилку, а також особливості будови генеративних органів, що пов'язані з взаємодією рослин з комахами-запилювачами.

При морфологічній ізоляції знижується ймовірність запліднення (а не ймовірність зустрічі статей) при нормальних результатах схрещування, коли воно відбувається.

Найважливішою формою біологічної ізоляції є власне генетична ізоляція. До цього типу ізоляції відносяться ті випадки, коли нащадкам притаманні знижена життєздатність, мала плодовитість або стерильність, або гібридні особини гинуть на ранніх стадіях індивідуального розвитку. Добре вивченими прикладами власне генетичної ізоляції є випадки виникнення відмінностей в будові хромосом. У рослин відносно часто виникають тетраплоїдні форми. У випадку закріплення у вихідній популяції тетраплоїдні особини виявляються ізольованими від вихідних диплоїдних особин із-зі повної стерильності триплоїдних гібридів. Так може виникнути нова тетраплоїдна популяція, а потім і цілий ряд поліплоїдних форм. Особливо часто це відбувається при гібридизації близьких видів. У тварин теж зустрічаються поліплоїдні форми, генетично ізольовані від предкових популяцій, але це явище рідкісне і спостерігається тільки у тих груп, де хоча б зрідка існує партеногенетичний розвиток (Wandell A., 1934). У зоологічній літературі описана велика кількість різних хромосомних форм у різних видів тварин (Орлов В. Н., 1980). Як виявилось, існують різноманітні механізми, що дозволяють особинам з несумісними на перший погляд хромосомними наборами давати нащадків (або безпосередньо, або через проміжні форми, що постійно виявляються у природних популяціях).

Генетичний зв'язок між популяціями не може бути безпосередньо визначений лише по інтенсивності потоку мігруючих особин: часто мігранти не можуть виявити якогось суттєвого впливу на аделофонд популяції реципієнту не тільки по етологічним (ксенофобія щодо «чужаків»), але і по генетичним причинам (знижена життєздатність гібридів).

Ще одне важливе значення власне генетичної ізоляції в природі полягає в тому, що вона є останнім, найпотужнішим бар'єром на шляху «розчинення» популяції при її контактах з сусідніми. Про це яскраво свідчать факти стійкості порівняно вузьких гібридних зон при генетичних контактах популяцій (що трапляються зрідка), що належать до різних генетичних систем (підвидам, напіввидам, видам, надвидам).

Значення різних форм біологічної ізоляції для будь-якої популяції величезне. Ця ізоляція визначає одну з головних рис існування популяцій в природі: популяції не потребують географічної (просторової) ізоляції, щоб виявитись ізольованими одна від одної, вони можуть жити нібито на «біологічних островах» (Berry R., 1977).

Для загальної оцінки дії ізоляції важливо те, що будь-яка форма (і будь-яка ступінь) ізоляції автоматично призводить до розвитку більш високої ступені ізоляції в низці поколінь (якщо, звісно, не зміняться докорінно умови існування популяцій). З еволюційної точки зору ізоляція виявляється головним фактором, що викликає розчленування вихідної єдиної популяції на дві і більше самостійні групи особин. Ізоляція створює еволюційну незалежність кожної популяції.

Зв'язок популяцій. Ізоляція між популяціями може бути дуже глибокою, але ніколи, як правило, не буває повною (100 %). Це неминує слідує з того факту, що хоча кожна популяція і являє собою відносно незалежну від інших таких же популяцій генетичну систему, вона сама завжди входить до більш крупної генетичної системи – виду в цілому. Кожний вид характеризується специфічним генофондом – набором генів, тоді як популяції в середині виду мають специфічний алелофонд – специфічний набір алелей – форм або варіантів окремих генів. По суті, ізоляція між популяціями – це зворотна сторона зв'язку

між ними, і одні і ті ж величини, які характеризують глибину ізоляції, одночасно вказують і на рівень зв'язку між популяціями. Теоретично універсальним показником зв'язку між популяціями є потік алелей між ними в розрахунку на одне покоління. Нажаль, визначити потік алелей між популяціями практично неможливо, доводиться використовувати менш точний показник – потік мігрантів між популяціями.

Рівень зв'язків між популяціями. У будь-якій популяції завжди існують особини, які розмножуються далеко від місць народження (іноді в літературі таких особин називають «волоцюгами»). Ряд досліджень показали, що здатність до подальших переміщень може бути детермінована генетично. Саме ці особини здійснюють основні зв'язки між алелофондами різних популяцій. Інша частина таких зв'язків існує за рахунок час від часу виникаючого наддалекого заносу особин, що випадково опинилися в сфері впливу сильних водних або повітряних потоків і т. д.

Сказане очевидно для малорухомих видів або для тих організмів, для яких характерні регулярні або аперіодичні міграції. Але по відношенню до широко мігруючих особин вищесказане не відноситься. Як правило під час міграції групи особин з різних популяцій зберігають свою самостійність. У випадках деякого переміщення на зимівлях, як це було показано для деяких видів гусей, качок, рівень обміну особинами з ранніх популяцій виявляється невисоким – не більше кількох процентів на покоління, як правило менше.

Було проведено чимало цікавих дослідів по визначенню впливу різних рівнів ізоляції на розвиток початково єдиних популяцій на дрозофілах та на звичайній мусі *Musca domestica*. При абсолютній ізоляції та

інтенсивному штучному доборі незворотні генетичні зміни в селективних групах наставали вже через кілька поколінь.

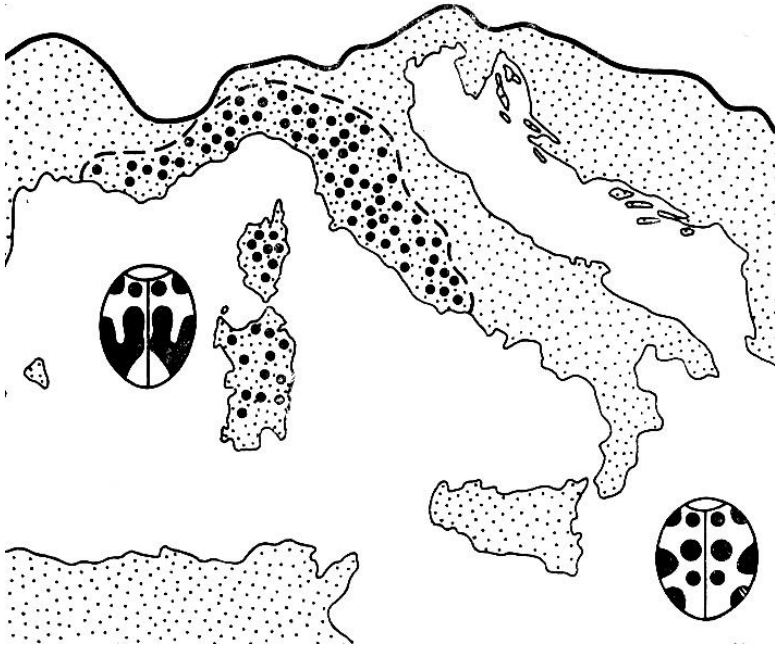


Рис. 19. Поширення фена *elaterii* (крупними крапками) в межах ареалу рослиноїдного жука-сонечка *Epilachna chrysomelina* (Тимофєєв-Ресовський Н. В., 1940).

У випадку ізоляції та відсутності штучного добору генетичні зміни в лініях спостерігались через десятки поколінь. При неповній ізоляції диференціація популяцій залежала від рівня добору: при достатньо інтенсивному доборі самостійні генетичні системи (аналогі природних популяцій) виникали навіть при рівнях обміну між групами в 5-30 % (Pimentel D., 1967) і навіть в 40 % (Endler I., 1973). Цей висновок важливий, бо чітко демонструє, що при відповідному тиску добору навіть потік особин, в

десятки разів більший, ніж виявлений між природними популяціями, не здатний порушити популяційні системи. Це означає, що популяції (як і вид в цілому) виявляються не просто генетично ізольованими, але і **стійкими** системами.

У природі навряд чи зустрічається настільки жорсткий добір який був застосований в експерименті (хоча умови життя кожної популяції і відрізняються, але для сусідніх популяцій вони подібні). Тому можна вважати, що рівень обміну порядку 5% особин на покоління не порушує самостійності популяційної генетичної системи. 5%-вий поріг ізоляції може розглядатись як певна умовна середня, що вказує лише на порядок величин: потік алелей в частку відсотка не призведе до нівелювання сусідніх генетичних систем, а потік алелей в десятки відсотків може призвести до цього при схожих напрямках добору у популяціях, що порівнюються.

Все це можливе лише при умові, що статевозріла особина-мігрант буде брати участь в процесі розмноження в популяції-реципієнті, а це буває далеко не завжди.

Оцінка спорідненості популяцій. Вже в одному з перших фундаментальних оглядів по цій проблемі (Timofeeff-Resovsky N. W., 1940) містилось кілька яскравих прикладів виділення в природі груп популяцій по поширенню серед них певних рідкісних мутацій.

Труднощі при інтерпретації подібних результатів досліджень виникає із-за невизначеності, що пов'язана з можливістю незалежного виникнення або даної мутації, або схожих по фенотипічному прояву інших мутацій в різних популяціях. Така можливість як правило вкрай низька, і нею нехтують, хоча в багатьох добре вивчених випадках (наприклад, виникнення нечутливості до зоокумарину в щурів, виникнення індустріального

меланізму в п'ядунів) переконливо показано виникнення схожих фенотипічних ознак на різній фенотипічній основі.

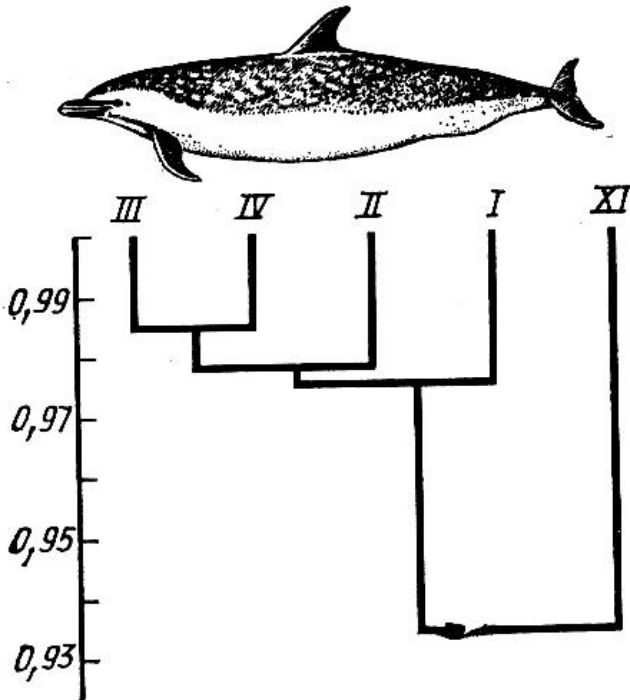


Рис. 20. Дендрограма спорідненості п'яти груп дельфінів *Stenella attenuata* (згідно робіт Яблокова А. В., 1983).

Інший, широко поширений підхід основний на сумарній оцінці генетичної (точніше фенетичної) спорідненості (дивергенції) між популяціями. При такому підході можливе використання трьох основних груп ознак-маркерів фенотипічного складу популяцій:

1) унікальних особливостей будови хромосом (будова ДНК, інверсійний поліморфізм, особливості малюнку

хромосом (banding), іноді особливості набору хромосом, як наприклад поширення В-хромосом і т. д.);

2) біохімічної особливості білків, визначених за допомогою електрофорезу (електроморфи);

3) використання морфологічних варіацій – фенів.

Одним з широко поширених показників такого роду є коефіцієнти генетичної спорідненості популяцій (I) і генетичних відстаней (D).

Для оцінки ступеня генетичної диференціації популяцій необхідно знати частоти алелей кількох (чим більше, тим точніше буде оцінка) локусів. **Коефіцієнт генетичної спорідненості** (Ney M., 1972):

$$I = \frac{I_{ab}}{\sqrt{I_a I_b}}$$

$$\text{де: } I_a = \sum a_1^2 + \dots + a_n^2$$

$$I_b = \sum b_1^2 + \dots + b_n^2$$

$$I_{ab} = \sum [(a_1 b_1) + \dots + (a_n b_n)]$$

a_1, a_2, \dots – частоти відповідних алелей в популяції А;
 b_1, b_2, \dots - частоти відповідних алелей в популяції В (або фенів при фенетичному аналізі).

Величину **генетичної відстані** (D) між популяціями визначають як:

$$D = |\ln I|$$

Показник подібності популяцій r:

$$r = (\sqrt{a_1 b_1} + \dots + \sqrt{a_n b_n})$$

де n – кількість досліджених фенів; $a_1 \dots a_n$ – частоти різних фенів у одній популяції; $b_1 \dots b_n$ – частоти різних фенів у іншій популяції.

Показник внутрішньопопуляційної різноманітності:

$$\mu = \frac{1}{n} \left[(\sqrt{a_1} + \sqrt{a_n})^2 + \dots + (\sqrt{a'_1} + \sqrt{a'_n})^2 \right]$$

де $a_1 \dots a_n$ – частоти першого, $a'_1 \dots a'_n$ – частоти другого варіантів.

Достовірність відмінностей оцінюється за допомогою критерію ідентичності I :

$$I = [8N_1N_2 / (N_1 + N_2)] [1 - r(p^0 + q^0) / 4]$$

Де N_1 та N_2 – число особин у вибірках, що порівнюються, p^0 – сума частот станів, представлених в першій вибірці і не представлених в другій, q^0 – сума частот станів, представлених в другій вибірці і не представлених в першій. Величина I розподіляється як χ^2 з $m - 1$ ступенями свободи.

При дослідженні кількох дискретних ознак можна визначити середню спорідненість популяцій по сукупності ознак:

$$r = \frac{1}{n} (r_1 + \dots + r_n)$$

Для сумарного показника критерій ідентичності I рівний:

$$I = I_1 + I_2 + \dots + I_n$$

а число ступенів свободи:

$$df = m_1 + m_2 + \dots + m_n - n$$

ЛЕКЦІЯ VIII. ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦІЙ

Фенетика популяцій – це поширення генетичних підходів і принципів на види і форми, генетичне вивчення яких ускладнене або неможливе. Предмет фенетики – внутрішньовидова мінливість, що доводиться до розгляду дискретних, альтернативних ознак-маркерів фенотипічного складу популяції – фенів. Методи фенетики полягають у виокремленні різних фенів, характерних для мінливості форм, що вивчаються, кількісне і якісне вивчення фенів. Теоретичною основою такого підходу є правило гомологічних рядів спадкової мінливості, яке сформулював Вавілов Н. І. у 1920 році. Згідно цього правила генетично близькі форми характеризуються схожими рядами спадкової мінливості. Ключовим моментом в такому підході є виділення в загальній мінливості ознаки певних ознак-маркерів генотипу. Такі ознаки, як правило, якісні, дискретні, альтернативні.

Якщо остистість колоса, зазубреність ості, ламкість колосового стержня успадковується певним чином в одного виду (популяції), то ці ознаки повинні вести себе аналогічним чином і інших близьких видів (популяцій). Так виникає реальна можливість (нехай в самому першому наближенні) проаналізувати з генетичних позицій набагато більш широкий спектр природних ситуацій, аніж це можливо при власне генетичних дослідженнях (з аналізом схрещувань).

Сьогодні використання неметричних варіацій – ознак-маркерів фенотипічного складу популяцій – стає все більш звичайним у найрізноманітніших групах живих істот. Фени можуть бути не тільки морфологічними чи онтогенетичними, але і фізіологічними, етологічними і будь-якими іншими. Деякі особливості будови каріотипу

також, по суті, є фенами, як своєрідні фени можна розглядати і електроморфи білків.

Ген і фен. Фенами називають будь-які дискретні альтернативні варіації ознак і властивостей особин, які на всьому наявному матеріалі (обов'язково чисельному) далі нероздільні без втрати якості. Фени завжди відображають генетичну конструкцію даної особини, а своєю частотою – генетичну структуру популяції та інших (як більших, так і менших) груп особин даного виду. Термін фен був запропонований Йогансеном В. (разом з іншими генетичними термінами) для визначення генетично обумовленої ознаки фенотипу (Johannsen W., 1909).

Складність реалізації спадкової інформації настільки велика, що важко було б очікувати однозначних і виключно постійних співвідношень між геном і феном. Іноді виявляється, що під зовні однорідним фенотипом ховається дія різних генів. Відомо, наприклад, що фенотипічні прояви мутацій black і мутації ebony в дрозофіли практично однакові – з'являються мухи з чорним тілом. Тільки генетичний аналіз дозволяє розрізнити ці мутації, локалізовані в різних хромосомах. Кілька різних мутацій можуть викликати безхвостість домових мишей. Цю можливість маскування фенів, як і протилежний випадок – виникнення «псевдофенів», або несправжніх фенів (Мечніков Б. М., 1984) – дискретних ознак в результаті певних зовнішніх втручань в розвиток (наприклад, травматичні зміни), потрібно постійно мати на увазі. Така завжди існуюча невизначеність у виділенні фенів – ціна за відмову від вивчення кожної ознаки генетично, з застосуванням методів схрещування. Але перебільшувати значення цієї невизначеності для популяційного аналізу не варто.

Екстраполяція знань з області генетики на генетично невивчені форми (та ознаки), звичайно, може призвести до

втрати точності, але дозволяє отримати суттєвий виграш в широті досліджень і виявився ледве не найпродуктивнішим методом вивчення природних популяцій. Можна без перебільшення сказати, що фенетичний підхід у вивченні популяцій неминучий вже тому, що вивчити генетику всіх популяцій всередині виду нереально: занадто багато часу і сил потрібно затратити на це (показово, що до цього часу так і не вивчена генетика не тільки всіх, але навіть більшості популяцій жодного виду тварин чи рослин!). Крім того, іноді виявляється, що складне генетичне дослідження і не вимагається для отримання відповідей на завдання в області популяційної біології. Прикладом цього може вивчення фену «нечутливості до варфарину». Варфарин – потужний антикоагулянт, що широко використовується для боротьби з гризунами. Застосування його в 50-ті роки в Західній Європі дозволило на короткий час відсвяткувати перемогу над сірими щурами. Але серед щурів виявились деякі, що мали вроджену резистентність до варфарину. В результаті генетичних досліджень було виявлено, що під феном нечутливості до варфарину у щурів прихована дія як мінімум семи різних генетичних систем в різних популяціях (Drummond D., 1970).

Але межі між окремими популяціями і швидкість поширення фену нечутливості (тобто швидкість реколонізації щурами Великобританії і низки інших країн Західної Європи, що складала 7 км/год. від вихідної групи нечутливих тварин) виявилась можливим доволі точно визначити і без в'яснення, який конкретно ген «працював» в різних популяціях. Є ще один серйозний аргумент на користь широкого використання фенів на практиці вивчення популяцій. Як правило, кожна неметрична ознака контролюється більш ніж 10-20 генами.

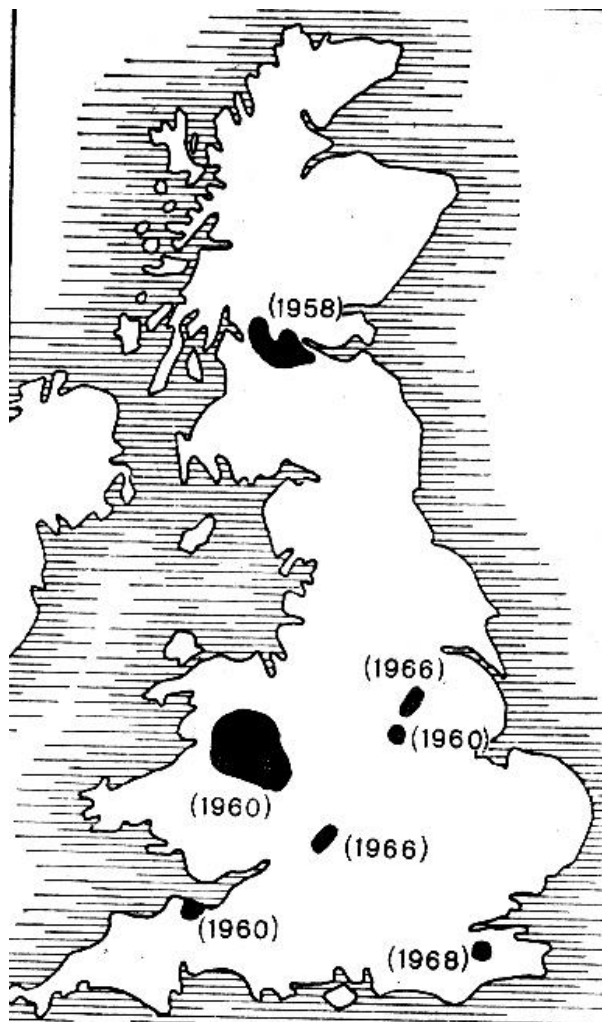


Рис. 21. Поширення популяцій сірого щура *Rattus norvegicus*, не чутливих до зоокумарину (варфарину) в Великобританії. До 70-тих років вся країна знову була заселена щурами, що поширились з вказаних вогнищ (Drummond D., 1970).

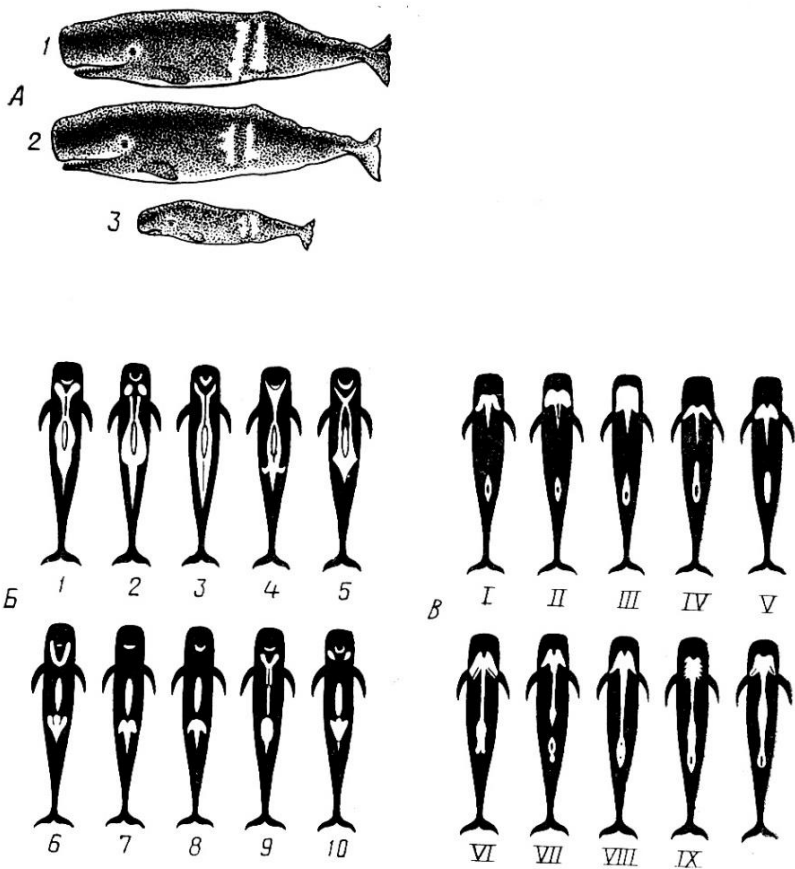


Рис. 22. Фени сімейного масштабу в китоподібних (Еванс В., 1983). А – подвійна поперечна смуга в кашалота (1, 2 – дорослі самки з одного гарему, 3 – передродовий ембріон однієї з них). Б – забарвлення спини кількох гринд *Globioserphala* з двох груп тварин, яких виявили в кількох кілометрах однієї від одної біля Каліфорнійського узбережжя (1-5 та 6-10). В – I-V – особливості нижньої поверхні тіла гринд з популяції Північної Атлантики, VI-X – Північної Пасифіки.

Часто ці гени (локуси) знаходяться в різних частинах геному. Таким чином, якщо ми включаємо в дослідження кілька сотень фенів (що цілком можливо), то маємо можливість отримати інформацію про дію кількох тисяч локусів – суттєвої частини геному вищих тварин. Оскільки число ознак фенотипу практично нескінченно, а число генів у кожного виду має кінцевий характер, в майбутньому, при розвитку фенетичних методів аналізу фенотипу, завжди можна буде знайти фени, що маркують будь-який ген.

Застосування фенів у популяційних дослідженнях

Є фени, що своєю присутністю маркують окремих особин і найдрібніші з можливих природних груп – нащадки однієї пари батьків. Таким сімейним феном, наприклад, вип'яченість губи в Габсбургів. По сполученню і формі окремих плям на голові, горлі і череві можна відрізнити окремих ласок *Mustela nivalis*, по розташуванню вібрис на морді можна навіть здалеку в природі впізнавати окремих левів *Panthera leo*. Є приклади сімейних фенів у китоподібних. Отже, найдрібніші, індивідуально специфічні, рідкісні варіації певних ознак дають в руки дослідника фени сімейного порядку.

У будь-яких достатньо широких дослідженнях можна виявити і фени великого масштабу. У тварин це будуть фени, що маркують деми. Рідкісні фени, з одного боку, дозволяють розрізнити певні дрібні групи особин всередині популяції, а з іншого боку – дуже крупні групи. Наприклад, фен повного меланізму виявлений у кількох особин прудкої ящірки *Lacerta agilis* на Калбінському Алтаї і в околицях Барнаулу. Цей фен одночасно дозволяє розрізнити деми і всю велику групу алтайських популяцій виду.

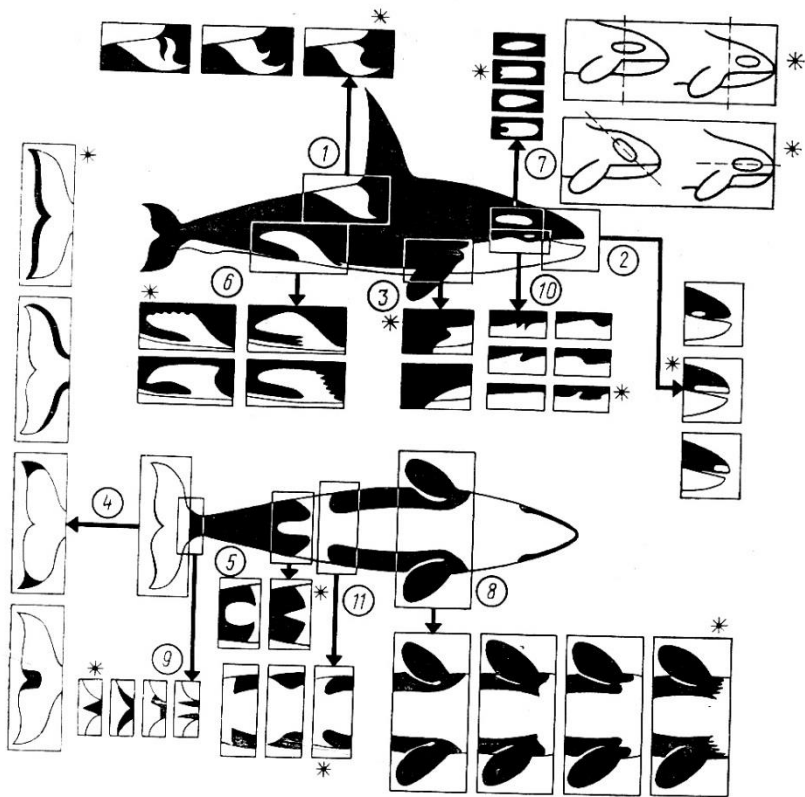


Рис. 23. Дискретні варіації забарвлення косатки *Orcinus orca* (Еванс В., 1983). В кожній ознаці (1 – 11) зірочкою позначені варіації, по яким виявлені популяційні відмінності.

Фени, що зустрічаються з середньою або високою частотою, придатні лише для порівняння груп популяцій. Це «робота» фенів у просторі. Інша область застосування фенів – аналіз динаміки фенотипічного складу популяцій в часі, при тривалому вивченню однієї і тієї ж сукупності особин протягом багатьох поколінь. Навіть на

палеонтологічному матеріалі фени можуть характеризувати окремі невеликі гілки дерева життя (Саричьова Т. Г., 1973).

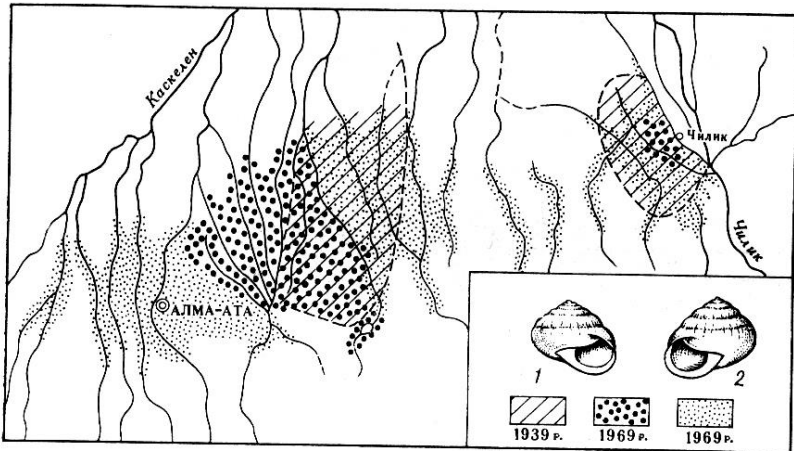


Рис. 24. Поширення право- (1) і лівозакручених (2) форм наземного моллюска *Fruticicola lanzi* і зміни ареалу лівозакрученої форми в Заїлійському Алатау з 1939 по 1969 р. (Валецький А. В., 1969).

Існують два головних напрямки фенетичних досліджень: вивчення структури і динаміки окремих генофондів і вивчення генофондів в просторі (феногеографія). Основні завдання, які вирішуються при популяційно-фенетичному підході, в значній ступені є спільними для всієї популяційної біології:

- 1) вивчення внутрішньо популяційної структури шляхом виділення фенетично відмінних груп особин (такі дослідження можна проводити як в статиці, так і динаміці, наприклад, в трьох поколіннях);
- 2) виділення границь між популяціями по різкому стійкому (протягом ряду поколінь) перепаду частот фенів;

- 3) виділення груп схожих популяцій шляхом співставлення популяційних генофондів по більшому числу ознак;
- 4) визначення напрямку і тиску природного добору, ізоляції, хвиль чисельності, мутаційного процесу і генетичної комбінаторики шляхом обліку і аналізу розподілу частот окремих фенів в просторі і часі в різних віково-статевих, екологічних і просторових групах;
- 5) реконструкція мікрофілогенезу (відновлення історії становлення окремих популяцій і цілих груп популяцій) шляхом аналізу спорідненості і відмінностей популяцій по групах ознак, в поєднанні з аналізом становлення сучасних фізико-географічних характеристик регіонів.

Виділення фенів. У генетиці для аналізу тої чи іншої ознаки достатньо схрестити пару особин і по характеру розподілу ознак серед нащадків (протягом ряду поколінь) точно визначити особливості успадкування будь-якої ознаки. Для фенетичного аналізу необхідно значне число особин. Без них дослідник не може скласти повне уявлення про існуючому в природі спектрі дискретних варіацій, серед яких і доводиться шукати фени.

Досвід, накопичений при дослідженні фенів у різних групах тварин і рослин, дозволяє запропонувати наступний шлях виділення фенів на матеріалі природних популяцій:

1. Співставлення спостережень при дослідженні мінливості по окремим комплексам ознак або властивостей (забарвленню, малюнках, формі окремих частин тіла, варіантам будови окремих органів і систем і т. д.)
2. Виділення серед них ознак, явно підпадаючих під дію вікових та статевих змін. Звичайна такі ознаки не включаються в фенетичні дослідження на тваринах,

хоча можуть бути з успіхом використані при вивченні популяцій рослин.

3. Виділення в загальній мінливості ознак і властивостей дискретних характеристик, їх аналіз на подальшу ділимість (дроблення, розділення). Уявимо собі, що вивчаються такі особливості забарвлення, як малюнок і колір. Дискретність в мінливості треба шукати саме в кольоровій гаммі, а не в мікроскопічно визначених характеристиках пігменту або мікроскульптурі поверхні органу, що викликає кольорові ефекти (як у лускокрилих). Аналогічно, було б неправильно звести малюнок забарвлення (смуги, плями на окремих ділянках тіла і т. д.) до вивчення, наприклад, гістології шкіряного покриву. І в тому і в іншому випадку дослідник втратить якість групи ознак яка вивчається і перейде до вивчення іншої групи.
4. Аналіз даних по генетиці філогенетично близьких форм. Щоб проаналізувати забарвлення рудої полівки, потрібно познайомитись з роботами по генетиці забарвлення інших гризунів (домова миша, щур і т. д.) Виходячи з правила гомологічних рядів спадкової мінливості, можна вважати, що загальні закономірності забарвлення ссавців будуть в чомусь суттєво спільними. Так, за колір покривів у ссавців несуть відповідальність шість основних, схожих навіть у різних рядів ссавців генів, а за малюнок – ще кілька генів. Звичайно, в кожного виду кілька основних генів можуть доповнюватись іншими і їх дія може в різній степені модифікуватись навіть в різних популяціях.
5. Аналіз посередніх даних про характер дослідження окремих ознак у даного виду (вираженість ознаки в батьків, в одному приплоді, групи сімей і т. п.)
6. Перевірка правильності виділення фенів на природному матеріалі. Правильно виділені фени на достатньо

різноманітному матеріалі з природних популяцій обов'язково покажуть або певні тенденції в поширенні їх межах ареалу популяції і груп популяцій, або певні тенденції змін в часі.

Для вирішення порівняно простих питань популяційного дослідження іноді буває достатньо всього одного фену. Наприклад, в тих випадках, коли фен в одній популяції присутній в високій концентрації, а в іншій – відсутній або присутній у мізерній концентрації. В цих випадках вже можна зробити обґрунтування про існування границь між досліджуваними сукупностями особин.

Аналіз більш успішних випадків використання фенетичних методів показує, що для надійної і повної характеристики всього діапазону просторової мінливості (від виділення окремих сімей до виділення підвидів) потрібно враховувати десятки (а то і сотні) ознак. Не треба боятися втратити багато часу на виділення фенів. Важко виділяти дискретні ознаки в групі, яка раніше не вивчалась з цією метою. В групах, де проведені такі дослідження, ситуація складається протилежна. Якщо по якомусь виду вже зібраний фенетичний матеріал (іншими дослідниками, в інших районах і в інший час) і створений **каталог фенів**, то кожна наступна робота виявляється здатною привести до все більш цікавих і глибоких висновків. Виникає повна аналогія з викладанням картини з мозаїки: після додавання одного-двох елементів частинки, що здавались раніше розсипаними в безладі складаються в загальну осмислену картину, проявляються все більш складні візерунки і малюнки.

Прикладом досліджень, що безпосередньо стосуються фенетики є дослідження лівозакрученості мушель у легеневих молюсків *Fruticicola lantzi* в передгір'ях Заїлійською Алатау. Лівозакрученість – типовий фен, що має у всіх інших вивчених видів

моллюсків моногенну основу. Поширеність цього фену в популяціях моллюсків Середньої Азії початково вивчена в кінці 30-тих років, повторно – в кінці 60-тих років ХХ століття. Виявилось, що в одній групі популяції територія, яка була зайнята особами з цим феном, набагато скоротилась, а в іншій – зсунулась на кілька десятків кілометрів (рис. 24). Кожне нове дослідження цього цікавого природного досліду буде все більш простим і в той же час інформативним, дозволяючи вияснити динаміку генетичного складу популяцій.

Фени різних живих організмів. Великий науковий інтерес являє собою оцінка сумарного, безсумнівно, мінімального числа дискретних варіацій різних ознак і властивостей в деяких групах, які вже реально використовуються у популяційних та фенетичних дослідженнях: для ссавців – кілька тисяч (переважно морфологічних; крім того, для людини відомо біля 4000 спадкових варіацій, лише половина з яких відноситься до морфологічних); для рептилій – кілька сотень, в основному таких, що стосуються фолідозу (лускатості); для амфібій – кілька десятків, в основному таких, що стосуються забарвлення; для риб – кілька сотень, що відносяться до будови скелету, забарвлення; для комах – кілька тисяч, в основному морфологічних – забарвлення, жилкування і т. д.; для хвойних – біля 300, що стосуються будови пилку, голок, шишок, деревини; для пшениці – біля 1600 (число мутантних форм).

Число ознак, що відповідають визначенню фена, швидко збільшується в будь-якій групі, яка стає об'єктом фенетичних досліджень. Показово в цьому плані становище з вивченням мінливості жувальної поверхні зубного ряду в мишовидних гризунів. У 1933 році Цімерман К. вперше виділив в будові цієї структури одну дискретну спадкову варіацію; у 60-тих роках систематики

виділяли вже кілька десятків варіацій; зараз виділяють не менше 500 варіацій, і це число постійно зростає. Те саме відноситься і до черепних ознак в цілому. Беррі Р. та Сірл А. в 1963 році у своїй фундаментальній праці по вивченню неметричних варіацій черепа гризунів описали кілька десятків дискретних варіацій, у пізніших фенетичних роботах на черепі гризунів виділяють більше тисячі таких варіацій (Герасименко О. Г., 1984).

У будь-якому виді тварин і рослин можна шукати і знаходити десятки і сотні дискретних варіацій і використовувати їх при вивченні природних популяцій.

ЛЕКЦІЯ ІХ. МОДЕЛЮВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Опис популяції за допомогою математичних моделей

Розглянемо популяцію як сукупність особин, які можуть схрещуватись між собою і давати плодюче потомство. Особини всередині популяції можуть відрізнятися по генотипу, віку, статі. Нехай популяція складається з N фенотипічних груп з чисельностями $x_i(t, \tau_x)$ та $y_i(t, \tau_y)$, $i = 1, N$. Тут $x_i(t, \tau_x)$ – кількість ♂ віку τ_x з генотипом $\{i\}$ в момент t , $y_i(t, \tau_y)$ – кількість ♀ віку τ_y з генотипом $\{i\}$ в момент t . Природно, що $\tau_x, \tau_y \geq 0$. Розподіл $x_i(t, \tau_x)$ та $y_i(t, \tau_y)$ по змінній $\tau \geq 0$ будемо називати віковим розподілом відповідних генотипів цих величин в часі – тобто **еволюцією популяції**. Еволюція популяцій є наслідком двох процесів – розмноження та загибелі. Процес розмноження можна розбити на два етапи: схрещування (утворення репродуктивних пар) і продукування нащадків. Розглянемо ці процеси окремо.

А) Схрещування. Нехай ♂ віку τ_x з генотипом $\{i\}$ в момент t схрещуються з ♀ віку τ_y з генотипом $\{j\}$ в момент t . Будемо позначати число таких пар в популяції як $m_{ij}(t, \tau_x, \tau_y, X, Y)$. Тут $X(t, \tau_x)$ та $Y(t, \tau_y)$ – вектори з компонентами $x_i(t, \tau_x), y_j(t, \tau_y), i = 1, N$.

Будемо називати **системою схрещування** або завдання конкретного виду цих залежностей, або деякі правила, яким повинні задовольняти елементи матриці $\|m_{ij}\|$.

Найпростіша система схрещування в природі – панміксія. Термін «панміксія» запропонував Гальтон. Згідно визначення панміксії ймовірність утворення пар не залежить від генотипів ♂ та ♀. Але якщо ми будемо враховувати вік особин, ця ймовірність залежить від співвідношення статей. Тому будемо розрізняти фенотипічну (Гальтонівську) панміксію, коли апріорно ♂ та ♀ заданого віку вибори їх генотипів не залежать один від одного, і вікову панміксію. Коли ж вибір ♂ з генотипом $\{i\}\tau_x$ не залежить від вибору ♀ $\{j\}\tau_y$ при фіксованих вікових групах τ_x, τ_y і навпаки, і це справедливо для всіх вікових груп і генотипів, можна говорити про глобальну панміксію.

Б) Продукування нащадків. Будемо вважати, що кожна пара ♂ $\{i\}\tau_x$ ♀ $\{j\}\tau_y$ продукує $F_{ij}(t, \tau_x, \tau_y)$ нащадків ♂ та $G_{ij}(t, \tau_x, \tau_y)$ ♀. Величини F_{ij} та G_{ij} назвемо функціями народжуваності відповідних пар. В загальному випадку вони будуть залежати і від X і від Y . Ця залежність виникає при врахуванні конкуренції між генетичними групами, так і в середині них, впливає на плодючість.

За рахунок законів Менделя пари можуть продукувати не тільки собі подібних, але і нащадків інших генотипів. Тому введемо величини ω_{ij}^k (♂) та ω_{ij}^k (♀), які позначають частки генотипу $\{k\}$ серед нащадків пари ♂ $\{i\}$

$\tau_x, \varnothing \{j\} \tau_y$ серед нащадків σ та \varnothing відповідно. Очевидно, що:

$$\sum_k \omega_{ij}^k (\varnothing) = \sum_k \omega_{ij}^k (\sigma) = 1, I, j, k = \overline{1, N} \quad (1.1.)$$

Вибір того чи іншого конкретного набору констант $\Omega\{\omega_{ij}^k\}$ визначає завдання відповідного закону успадкування. Враховуючи все це, чисельність новонароджених з генотипом $\sigma\{k\}$ та $\varnothing\{k\}$ відповідно в момент t буде рівна:

$$\begin{aligned} x_k(t, 0) &= \sum_{i,j} \omega_{ij}^k (\sigma) \times \\ &\times \int_{a_y}^{b_y} d\tau_y \int_{a_x}^{b_x} F_{ij}(t, \tau_x, \tau_y, \mathbf{X}, \mathbf{Y}) m_{ij}(t, \tau_x, \tau_y, \mathbf{X}, \mathbf{Y}) d\tau_x, \\ y_k(t, 0) &= \sum_{i,j} \omega_{ij}^k (\varnothing) \times \\ &\times \int_{a_y}^{b_y} d\tau_y \int_{a_x}^{b_x} G_{ij}(t, \tau_x, \tau_y, \mathbf{X}, \mathbf{Y}) m_{ij}(t, \tau_x, \tau_y, \mathbf{X}, \mathbf{Y}) d\tau_x, \end{aligned} \quad (1.2)$$

$$i, j, k = \overline{1, N}.$$

Тут $[a_x, b_x]$ та $[a_y, b_y]$ – репродуктивні проміжки для самців і самок, тобто вікові групи, в яких вони можуть розмножуватись. Визначивши функції плодовитості, наприклад, припустивши їх рівними 0 за межами репродуктивних проміжків), можна припустити в рівнянні (1.2.) $a_x = a_y = 0$ та $b_x = b_y = \infty$. Рівняння (1.2.) можна назвати рівнянням народжуваності.

Найпростіші популяційні моделі.

Основне рівняння еволюції.

Прості моделі, що описують найбільш елементарні процеси в популяціях, дозволяють перейти до висновків, що цікаві своєю біологічною наглядністю. Прості моделі

добрі тим, що їх легко перевірити експериментально. А це дозволяє ясно побачити їх переваги і недоліки і оцінити ступінь застосовуваності математичних методів, що використовувались для опису популяційних процесів. Складну модель великої узагальненості важко застосувати до конкретної біологічної ситуації. Труднощі, що виникають при цьому, можуть цілком затулити первісне біологічне походження завдання і основною метою дослідника стане їх подолання.

Візьмемо спрощену модель: досить велику панміктичну популяцію, успадкування якоїсь ознаки, що визначається одним двохалельним геном. Припустимо, що популяція «безстатева», тобто обидві статі рівноправні і в спадковості і в доборі.

Рівняння еволюції для двохалельного гену є окремий випадок рівняння для $n = 2$. Припустимо, що в популяції є глобальна панміксія і народжуваність мультиплікативна. Будемо вважати, що розмноження в популяції відбувається у віковому інтервалі $[a, b]$, де $0 \leq a < b \leq \infty$. Нехай крім того $F_{ij}(x) = F_c = \text{const}$. Тоді:

$$p(t) = \frac{\int_a^b p(t-\tau) S(t-\tau) [K_1(\tau) p(t-\tau) + K_2(\tau) q(t-\tau)] d\tau}{S(t)}, \quad (2.1)$$

$$q(t) = \frac{\int_a^b q(t-\tau) S(t-\tau) [K_2(\tau) p(t-\tau) + K_3(\tau) q(t-\tau)] d\tau}{S(t)},$$

$$p(t) + q(t) = 1,$$

де q, p – частоти алелей a та A серед новонароджених, індекси 1, 2, 3.

Функції

$$K_i(\tau) = F_c^2 \exp \left\{ - \int_0^\tau D_i(\xi) d\xi \right\},$$

де наявність множинника F_c^2 пов'язана з припущенням про мультиплікативну народжуваність. Позначивши $F \equiv F_c^2$ переходимо до рівняння (2.1).

Рівняння (2.1) для частот можна переписати, вводячи нові змінні $S_i(t)$ – чисельності новонароджених, що належать до i -того генотипу ($i = 1, 2, 3$):

$$S_1(t) + S_2(t) = \int_a^b K_1(\tau) S_1(t - \tau) d\tau + \int_a^b K_2(\tau) S_2(t - \tau) d\tau,$$

$$S_3(t) + S_2(t) = \int_a^b K_3(\tau) S_3(t - \tau) d\tau + \int_a^b K_2(\tau) S_2(t - \tau) d\tau,$$

(2.2)

$$S_2^2 = S_1 S_3.$$

Слід пам'ятати, що $S_1 + 2S_2 + S_3 = S$.

Умови існування поліморфізму

Одним з найбільш цікавих стаціонарних станів популяції є стан, в якому стійко співіснують всі три генотипи – генетичний поліморфізм. На мові алелей це означає, що в популяції є обидва алелі A і a .

Тому для аналізу умов існування поліморфізму будемо шукати умови, при яких популяція при $t \rightarrow \infty$ еволюціонує до стану $p^* = \text{const}$, $0 < p^* < 1$, тобто $p(t) \rightarrow p^*$. Підставляємо в (2.1) замість $p(t)$ його граничне значення p^* , отримуємо:

$$S(t) = \int_a^b S(t - \tau) [K_1(\tau)p^* + K_2(\tau)q^*] d\tau$$

$$S(t) = \int_a^b S(t - \tau) [K_2(\tau)p^* + K_3(\tau)q^*] d\tau \quad (3.1)$$

$$q^* = 1 - p^*$$

Тут $S(t)$ – значення S при достатньо великих t . Рівняння виду:

$$x(t) = \int_a^b K(\tau) (t - \tau) d\tau \quad - \text{це рівняння відновлення.}$$

Рівняння такого типу має розв'язок:

$$x(t) = \sum_{i=1}^{\infty} c_i e^{z_i t} \quad \text{де } z_i \text{ – корені рівняння: } \int_a^b K(\tau) e^{-z\tau} d\tau = 1$$

причому $\lambda = z_1 > \text{Re}z_i$, $i = 2, 3, \dots$ (припускаємо, що корені занумеровані в порядку не зростання їх суттєвих частин).

Оскільки $K_1(\tau) p^* + K_2(\tau) q^* \geq 0$ (і не тотожний 0), то рівняння:

$$\int_a^b [K_1(\tau) p^* + K_2(\tau) q^*] e^{-z\tau} d\tau = 1$$

має на суттєвій осі єдиний корінь λ^* . Оскільки цей корінь перевищує суттєві частини всіх інших коренів, асимптотика функції $S(t)$ буде визначатись $se^{\lambda^* t}$, інші ж доданки дадуть осциляторний ефект, відносний вплив якого буде послаблюватись з часом.

Підставляючи в (3.1) замість $S(t)$ вираз $se^{\lambda^* t}$ отримаємо:

$$\begin{aligned} p^* \omega_1(\lambda^*) + q^* \omega_2(\lambda^*) &= 1 \\ p^* \omega_2(\lambda^*) + q^* \omega_3(\lambda^*) &= 1 \end{aligned} \quad (3.2)$$

де:

$$\omega_i(\lambda^*) = \int_a^b K_i(\tau) e^{-\lambda^* \tau} d\tau, \quad i = 1, 2, 3.$$

очевидно, що (3.2) задовольняється, якщо $\omega_i(\lambda^*) = 1$, тобто $\lambda_i = \lambda^*$, $i = 1, 2, 3$.

Значення p^* та q^* в цьому випадку будуть будь-якими. Подібна ситуація відповідає малоцікавому стану байдужої рівноваги популяції. Тому варто шукати нетривіальне рішення системи (3.2), що розглядається як система лінійних алгебраїчних рівнянь відносно p^* та q^* .

$$\begin{aligned} p^*(1 - \omega_1) + q^*(1 - \omega_2) &= 0 \\ p^*(1 - \omega_2) + q^*(1 - \omega_3) &= 0 \end{aligned} \quad (3.3)$$

Умови існування нетривіального рішення:

$$\begin{vmatrix} 1 - \omega_1 & 1 - \omega_2 \\ 1 - \omega_2 & 1 - \omega_3 \end{vmatrix} = 0. \quad (3.4)$$

Крім того, з умов позитивності p^* та q^* слідує, що:

$$\begin{aligned} \omega_1(\lambda^*) > 1, \quad \omega_3(\lambda^*) > 1, \quad \omega_2(\lambda^*) < 1, \\ \omega_1(\lambda^*) < 1, \quad \omega_3(\lambda^*) < 1, \quad \omega_2(\lambda^*) > 1. \end{aligned} \quad (3.5)$$

Оскільки функції $\omega_i(\lambda)$ суворо монотонні, то нерівності (3.5) можна замінити нерівностями:

$$\begin{aligned} \lambda^* < \lambda_1, \quad \lambda^* < \lambda_3, \quad \lambda^* > \lambda_2, \\ \lambda^* > \lambda_1, \quad \lambda^* > \lambda_3, \quad \lambda^* < \lambda_2. \end{aligned} \quad (3.6)$$

Рівняння (3.4) має єдиний корінь λ^* , задовольняючий одній з умов (3.6). Доведемо це.

Нехай $\lambda_2 > \lambda_1, \lambda_3$ і для визначеності $\lambda_1 \geq \lambda_3$.

Розглянемо функцію:

$$f(\lambda) = [1 - \omega_1(\lambda)] [1 - \omega_3(\lambda)] / [1 - \omega_2(\lambda)]^2.$$

Очевидно, що $f(\lambda_1) = 0$. З іншого боку, при $\lambda \rightarrow \lambda_2$ $f(\lambda) \rightarrow +\infty$, так як з монотонності $\omega_i(\lambda)$ слідує, що $\omega_1(\lambda_2) < \omega_1(\lambda_1) = 1$ і крім того, $\omega_3(\lambda_2) < 1$. Оскільки $f(\lambda)$ безперервна на $[\lambda_1, \lambda_2]$ і, як легко перевірити, монотонно зростає на $[\lambda_1, \lambda_2]$, то існує тільки одна точка λ^* , в якій $f(\lambda^*) = 1$. А це означає, що виконується рівність (3.4). Аналогічно розглядається випадок $\lambda_2 < \lambda_1, \lambda_3$.

Для p^* та q^* ми отримаємо наступні вирази:

$$p^* = \frac{\omega_2(\lambda^*) - \omega_3(\lambda^*)}{2\omega_2(\lambda^*) - \omega_1(\lambda^*) - \omega_3(\lambda^*)}, \quad q^* = \frac{\omega_2(\lambda^*) - \omega_1(\lambda^*)}{2\omega_2(\lambda^*) - \omega_1(\lambda^*) - \omega_3(\lambda^*)}. \quad (3.7)$$

Отже основні висновки з вищесказаного:

Якщо популяція під тиском добору еволюціонує до стану поліморфізму, то:

- 1) чисельність складаючи популяцію генетичних груп змінюється по експоненціальному закону з одним і тим же показником λ^* ;
- 2) число λ^* однозначно знаходиться за рівнянням (3.4) з врахуванням виконання однієї з нерівностей (3.6), тобто можливий стан поліморфізму є єдиним;
- 3) рівноважні частоти алелей серед новонароджених визначаються по формулам (3.7);
- 4) Необхідні умови існування поліморфізму мають вигляд:

$$\begin{aligned} \lambda_1, \lambda_3 &< \lambda_2 \\ \lambda_2 &< \lambda_1, \lambda_3 \end{aligned}$$

Отже. Ми отримали, що необхідні умови існування поліморфізму визначаються тільки співвідношенням параметру λ_i або, що аналогічно, між суттєвими коренями рівнянь:

$$\int_a^b K_i(\tau) e^{-z\tau} d\tau = 1, \quad i = 1, 2, 3.$$

Достатні умови стійкості граничних станів популяції

Оскільки при дослідженні стійкості популяцій неможливо обійтись без обміну впливу початкових збурень, то тут будемо користуватись повним (не асиметричним) рівнянням еволюції – окремим випадком рівнянь:

$$S_i(-\tau) = g_i(\tau) \exp\left(\int_0^\tau D_i(\xi) d\xi\right), \quad i = 1, 2, 3.$$

де $g_i(\tau)$ – невідомі функції, що описують початковий віковий розподіл (при $t=0$) фенотипічних груп в популяції.

Рівняння з врахуванням початкових умов можна представити у вигляді:

$$S_1(t) + S_2(t) = \int_0^t K_1(\tau) S_1(t - \tau) d\tau + \int_0^t K_2(\tau) S_2(t - \tau) d\tau + G_1 + G_2,$$

$$S_3(t) + S_2(t) = \int_0^t K_3(\tau) S_3(t - \tau) d\tau + \int_0^t K_2(\tau) S_2(t - \tau) d\tau + G_2 + G_3,$$

$$S_2^2(t) = S_1(t) S_3(t), \text{ де:}$$

$$G_i \equiv G_i(t) = \int_t^\infty K_i(\tau) g_i(\tau - t) \exp \left\{ \int_0^{\tau-t} D_i(\xi) d\xi \right\} d\tau, \quad i = 1, 2, 3. \quad (4.1)$$

Для спрощення будемо розглядати нескінченний репродуктивний проміжок з початком в нулі. Можна продемонструвати, що всі подальші роздуми справедливі і для довільного репродуктивного проміжку $[a, b]$. Розділивши перші два рівняння (4.1) на $e^{\lambda^* t}$, а третє – на $e^{-2\lambda^* t}$ (λ^* - корінь рівняння (3.4), що задовольняє одній з умов (3.6) ми отримуємо нову систему функцій

$$\Omega_i(t) = S_i(t) e^{-\lambda^* t}, \text{ що по формі співпадає з системою (4.1),}$$

але в якій замість функцій $K_i(\tau)$ будуть стояти функції $K_i^0(\tau) = K_i(\tau) e^{-2\lambda^* \tau}$, а замість $G_i(t) -$

$$f_i(t) = G_i(t) e^{-2\lambda^* t}$$

Для суттєвих коренів θ_i рівнянь

$$\int_0^\infty K_i(\tau) e^{-z\tau} d\tau = 1, \quad i = 1, 2, 3.$$

Має місце рівність $\theta_i = \lambda_i - \lambda^*$, в чому легко переконатись безпосередньою підстановкою. Так як

$$p(t) = \frac{S_1(t) + S_2(t)}{S_1(t) + 2S_2(t) + S_3(t)} = \frac{S_1(t) + \sqrt{S_1(t)S_3(t)}}{S_1(t) + 2\sqrt{S_1(t)S_3(t)} + S_3(t)} = \frac{\sqrt{S_1(t)}}{\sqrt{S_1(t)} + \sqrt{S_3(t)}}$$

То при прямуванні популяції до поліморфізму

$$S_i(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} c_i S(t) = c_i e^{\lambda^* t}, \quad i = 1, 2, 3,$$

і з цього слідує, що $\Omega_i(t) \rightarrow c_i$, де $c_1 = p^{*2}$, $c_2 = p^* q^*$, $c_3 = q^{*2}$.

Нехай $e_i(t) = \Omega_i(t) - c_i$, $i = 1, 2, 3$.

Рівняння для $e_i(t)$ (з точністю до членів $o(e_i)$) будуть мати вигляд:

$$e_1(t) + e_2(t) = \int_0^t K_1^0(\tau) e_1(t - \tau) d\tau + \int_0^t K_2^0(\tau) e_2(t - \tau) d\tau + h_1(t) + h_2(t),$$

$$e_3(t) + e_2(t) = \int_0^t K_3^0(\tau) e_3(t - \tau) d\tau + \int_0^t K_2^0(\tau) e_2(t - \tau) d\tau + h_3(t) + h_2(t),$$

$$e_2(t) = \alpha e_1(t) + \beta e_3(t),$$

$$h_i(t) = \int_i^\infty K_i^0(\tau) [g_i(\tau - t) e^{\lambda^*(\tau-t)} - c_i] e^{\int_0^{\tau-t} D_i(\xi) d\xi} d\tau,$$

$$\text{де } \alpha = q^* / 2p^*, \quad \beta = p^* / 2q^*. \quad (4.2)$$

Будемо говорити, що початкові умови двох рішень завдання (4.1) відстають одне від одного не більше ніж на δ , якщо:

$$\left| \int_0^\infty [G_i^1(t) - G_i^2(t)] dt \right| \leq \delta, \quad i = 1, 2, 3. \quad (4.3)$$

$$\text{Тут } G_i^k(t) = \int_i^\infty K_i(\tau) g_i^k(\tau - t) \exp\left\{ \int_0^{\tau-t} D_i(\xi) d\xi \right\} dt -$$

функції, що визначаються початковими розподілами $g_i^k(\tau)$, де $k = 1, 2$ – номери двох різних розподілів. Відмітимо, що у випадку кінцевого репродуктивного проміжку $[a, b]$ $G_i^k(t) \equiv 0$ при $t > b$ і звідси випливає, що інтервали (4.3) завідомо сходяться.

Застосовуючи до кожного з рівнянь (4.2) перетворення Лапласа і виключаючи одну із змінних, отримуємо:

$$\begin{aligned} \tilde{e}_1(z) [1 - \tilde{K}_1^0(z) + \alpha(1 - \tilde{K}_2^0(z))] + \\ + \tilde{e}_3(z) \beta(1 - \tilde{K}_2^0(z)) = \tilde{H}_{12}(z), \\ \tilde{e}_1(z) \alpha(1 - \tilde{K}_2^0(z)) + \\ + \tilde{e}_3(z) [1 - \tilde{K}_3^0(z) + \beta(1 - \tilde{K}_2^0(z))] = \tilde{H}_{32}(z), \end{aligned} \quad (4.4)$$

$$\begin{aligned} \tilde{H}_{12}(z) = \tilde{h}_1(z) + \tilde{h}_2(z) = \int_0^{\infty} [h_1(t) + h_2(t)] e^{-zt} dt, \\ \tilde{H}_{32}(z) = \tilde{h}_3^0(z) + \tilde{h}_2(z). \end{aligned}$$

Тут ми використовуємо відому властивість згуртування двох функцій:

$$F\left(\int_0^t f(t) g(t - \tau) d\tau\right) = F(f) F(g), \text{ де } F - \text{перетворення Лапласа.}$$

Для $e_1(z)$ та $e_3(z)$ отримаємо наступні вирази:

$$\tilde{e}_1(z) = \Delta_1(z) / \Delta(z), \quad \tilde{e}_3(z) = \Delta_3(z) / \Delta(z),$$

$$\Delta_1(z) = \begin{vmatrix} \tilde{H}_{12}(z) & \beta(1 - \tilde{K}_2^0(z)) \\ \tilde{H}_{32}(z) & 1 - \tilde{K}_3^0(z) + \beta(1 - \tilde{K}_2^0(z)) \end{vmatrix},$$

$$\Delta_3(z) = \begin{vmatrix} 1 - \tilde{K}_1^0(z) + \alpha(1 - \tilde{K}_2^0(z)) & \tilde{H}_{12}(z) \\ \alpha(1 - \tilde{K}_2^0(z)) & \tilde{H}_{32}(z) \end{vmatrix},$$

$$\Delta(z) = \begin{vmatrix} 1 - \tilde{K}_1^0(z) + \alpha(1 - \tilde{K}_2^0(z)) & \beta(1 - \tilde{K}_2^0(z)) \\ \alpha(1 - \tilde{K}_2^0(z)) & 1 - \tilde{K}_3^0(z) + \beta(1 - \tilde{K}_2^0(z)) \end{vmatrix}.$$

Можна показати, що зображення функцій e_1 та e_3 задовольняють другій теоремі розкладу і, звідси випливає, що самі функції будуть мати вигляд:

$$e_i(t) = \sum_{j=1}^{\infty} \gamma_i^j e^{2jt}$$

де z_j – корені функції $\Delta(z)$, а γ_i^j – віднімання функцій $\Delta_i(z) / \Delta(z)$ в полюсах z_i .

Наше завдання звелось, таким чином, до визначення розташування нулів $\Delta(z)$ на комплексній площині. Поліморфізм може досягатися лише при $\lambda_2 < \lambda_1, \lambda_3$. Очевидно, що для θ_i повинні мати місце аналогічні нерівності, причому, якщо λ^* – корінь рівняння $[1 - \omega_1(z)] [1 - \omega_3(z)] = [\omega_2(z) - 1]^2$, то $\theta^* = 0$ буде коренем рівняння: $[1 - \omega_1^0(z)] [1 - \omega_3^0(z)] = [\omega_2^0(z) - 1]^2$

$$\omega_1^0(z) \equiv K_1^0(z)$$

Тепер нехай $\lambda_2 > \lambda \geq \lambda_3$ (із-за симетрії індексів 1 і 3 можна, не порушуючи спільності, припустити, що $\lambda_2 \geq \lambda_3$). Представимо визначник $\Delta(z)$ у вигляді:

$\Delta(z) = \det [E - A(z)]$, де E – одинична матриця, а $A(z)$ матриця виду:

$$A(z) = \begin{vmatrix} \omega_1^0(z) + \alpha [\omega_2^0(z) - 1] & \beta [\omega_2^0(z) - 1] \\ \alpha [\omega_2^0(z) - 1] & \omega_3^0(z) + \beta [\omega_2^0(z) - 1] \end{vmatrix}$$

Для θ_i очевидно, мають місце нерівності $\theta_3 < \theta_1 < \theta < \theta_2$

Розглянемо $A(z)$ на інтервалі $[\theta_1, \theta_2]$. Оскільки $\omega_2^0(z) > 1$ при $z < \theta_2$, то при цьому інтервалі $A(z)$ буде матрицею з позитивними монотонно зменшуючи ми елементами.

Значить, для цієї матриці справедлива теорія Фробеніуса-Перрона. Використовуючи цю теорію,

отримаємо оцінки для кореня Персона (найбільшого власного числа матриці $A(\theta_1)$). Так як $\omega_2^0(\theta_1) > 1$, то $a_{11}(\theta_1) \equiv \omega_1^0(\theta_1) + \alpha [\omega_2^0(\theta_1) - 1] = 1 + \alpha [\omega_2^0(\theta_1) - 1] > 1$

тут a_{11} – лівий верхній елемент матриці A . Тоді, по відомій властивості матриць з позитивними елементами корінь Перрона $r[A(\theta_1)] > 1$. З іншого боку безпосередніми підрахунками демонструється, що $r[A(\theta_1)] < 1$. Звідси випливає, що згідно відомій теоремі на інтервалі $[\theta_1, \theta_2]$ існує дійсне число θ^* таке, що $r[A(\theta_1)] = 1$. А звідси випливає, що $\Delta(\theta^*) = 0$.

Тепер продемонструємо, що $\theta^* = 0$. Згадуючи, що $\alpha = q^*/(2p^*)$ та $\beta = p^*/(2q^*)$, представимо $\Delta(z)$ у вигляді:

$$\begin{vmatrix} 1 + p^* [1 - \omega_1^0] - & p^* [1 - \omega_1^0(z)] \\ - [p^* \omega_1^0(z) + q^* \omega_2^0(z)] & \\ q^* [1 - \omega_2^0(z)] & 1 + q^* [1 - \omega_3^0(z)] - \\ & - [p^* \omega_2^0(z) + q^* \omega_3^0(z)] \end{vmatrix}$$

Так, як згідно з (3.2) $p^* \omega_1^0(0) + q^* \omega_2^0(0) = p^* \omega_1(\lambda^*) + q^* \omega_2(\lambda^*) = 1$

і $p^* \omega_2^0(0) + q^* \omega_3^0(0) = 1$, то розкриваючи визначник $\Delta(z)$ ми отримуємо:

$$\Delta(0) = p^* q^* [(1 - \omega_1^0(0)) (1 - \omega_3^0(0)) - (1 - \omega_2^0(0))^2]$$

У стані поліморфізму $p^*, q^* \neq 0$, а оскільки $\theta^* = 0$ корінь рівняння (4.5), то і $\Delta(\theta = 0) = 0$, що і потрібно було довести. Таким чином на відрізку $[\theta_1, \theta_2]$ функція $\Delta(z)$ має єдиний суттєвий корінь, рівний нулю, в той час як суттєві частини комплексних коренів (по тій же теоремі) менші нуля. Крім того, записавши

$$\Delta(z) = [1 - \omega_1^0(z)] [1 - \omega_3^0(z)] + \alpha [1 - \omega_2^0(z)] [1 - \omega_3^0(z)] + \beta [1 - \omega_1^0(z)] [1 - \omega_2^0(z)]$$

4.6.

Ми легко можемо встановити, що при суттєвих z , більших θ_2 , $\omega_i^0(z) < 1$, $i = 1, 2, 3$. Звідси випливає, що $\Delta(z) = 0$. Ясно, що $\Delta(z)$ не має комплексних коренів з

$\operatorname{Re} z > \theta_2$. Якщо б це було не так, то, приймаючи вищезгадану теорему до інтервалу (θ_2, ∞) ми отримали б, що $\Delta(z)$ повинен існувати дійсний корінь, більший θ_2 , що неможливо.

Таким чином, ми довели, що максимальний суттєвий корінь функції $\Delta(z)$ рівний нулю, а суттєві частини всіх комплексних коренів від'ємні. Звідси випливає, що функцію $e_1(t)$ можна представити у вигляді:

$$e_1(t) = \gamma_1^1 + \eta(t) \quad (4.7)$$

де:

$$\begin{aligned} \gamma_1^1 &= \operatorname{Res}_{z=0} \left[\frac{\Delta_1(z)}{\Delta(z)} \right] = \left. \frac{\Delta_1(z)}{(d\Delta/dz)} \right|_{z=0}, \\ \Delta_1(0) &= \quad \quad \quad (4.8) \\ &= \tilde{H}_{12}(0) [1 - \omega_3^0(0) + \beta(1 - \omega_2^0(0))] - \beta \tilde{H}_{32}(0) [1 - \omega_2^0(0)] = \\ &= 1/2 [1 - \omega_3^0(0)] [\tilde{H}_{12}(0) + \tilde{H}_{32}(0)]. \end{aligned}$$

Функція $\eta(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$ і звідси випливає, що починаючи з деякого моменту

$$t, \eta(t) < |\gamma_1^1| \text{ для всіх } t > t$$

Аналогічне уявлення має місце і для $e_2(t)$ і $e_3(t)$.

Отже ми довели теорему:

Якщо числа λ_i , що являється єдиним суттєвими коренями рівнянь $\omega_i(z) = 1$, $i = 1, 2, 3$, задовольняють нерівності $\lambda_2 > \lambda_1, \lambda_3$, то для будь-якого, як завгодно малого $\varepsilon > 0$ існує $\delta = 1/3 \varepsilon (d\Delta/dz)|_{z=0}$ таке, що як тільки

$$\begin{aligned} |\tilde{h}_i(0)| &= \left| \int_0^\infty \int_t^\infty K_i^0(\tau) [g_i^0(\tau-t) - c_i] \exp \left\{ \int_0^{\tau-t} D_i(\xi) d\xi \right\} d\tau \right| < \delta, \\ & \quad i = 1, 2, 3, \end{aligned}$$

будуть мати місце нерівності:

$$\left| S_i(t) e^{-\lambda^* t} - c_i \right| < \varepsilon, \quad i = 1, 2, 3$$

Популяція без вікової структури. Безперервна модель.

Моделювання процесів в популяціях без врахування вікової структури популяції дозволяє максимально

спростити модель, зберігаючи деякі основні риси еволюції генетичної структури популяції під дією диференційованого добору. Можливість незалежного аналізу еволюції алельних частот і загальної чисельності популяції ще більш спрощує дослідження, зводячи його, по суті, до аналізу рішень одного диференційного рівняння першого порядку.

При $n = 2$ ми отримуємо:

$$dp/dt = p(1-p) [(\beta - \gamma) - (2\beta - \alpha - \gamma)p] \quad (5.1)$$

Тут ми вводимо нові позначення: $p_1 = p$, $p_2 = 1 - p$, $w_{11} = \alpha$, $w_{12} = w_{21} = \beta$, $w_{22} = \gamma$.

Фазовий портрет цього рівняння на площині

$$\{\dot{p}, p; p \in [0, 1]\}$$

буде залежати від співвідношення між α , β , γ . Можливі наступні випадки:

1. Нехай $\alpha > \beta \geq \gamma$, тобто найбільш пристосованою є гомозигота AA. Фазовий портрет для цього випадку зображений на рис. 24а. Оскільки $p^* \geq 0$, тоє тільки один стійкий стан $p^* = 1$, відповідне до повного витіснення алелю а.

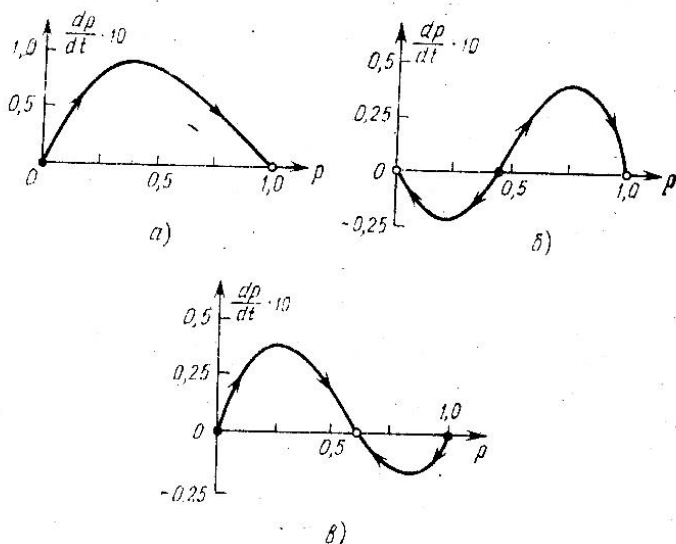


Рис. 25. Фазові траєкторії системи, що описується рівнянням (5.1) (° - стійкий стан, • - нестійкий стан).

а) $\alpha = 1$; $\beta = 0,9$; $\gamma = 0,5$. б) $\alpha = 1$; $\beta = 0,5$; $\gamma = 0,9$. в) $\alpha = 0,8$; $\beta = 1$; $\gamma = 0,7$.

2. Нехай $\alpha < \beta, \gamma$. Тоді $p^* < 0$, при $p \in (0, p^\wedge)$ і $p^* > 0$ при $p \in (p^\wedge, 1)$, $p^\wedge = (\beta - \gamma)/(2\beta - \alpha - \gamma)$. Звідси випливає, що в популяції існують два стійких стани $p^*_1 = 0$ і $p^*_2 = 1$, причому перше досягається якщо $p(t_0) > p^\wedge$, а друге – якщо $p^\wedge(t_0) > p^\wedge$. Фазовий портрет такої ситуації зображений на рис. 24б.

3. Нехай $\beta > \alpha, \gamma$, тобто найбільш пристосована є гетерозигота Аа. Тоді $p^* > 0$ при $p \in (0, p^\wedge)$ і $p^* < 0$ при $p \in (p^\wedge, 1)$. Звідси випливає, що існує тільки один стійкий стан $p^* = p^\wedge$ - це стан поліморфізму. Фазовий портрет такої ситуації зображений на рис. 24в.

4. Нехай $\alpha \leq \beta < \gamma$, тобто найбільш пристосована гомозигота aa . Цей випадок заміною a на A зводиться до першого, в якому твердження для алелю A замінюється на аналогічні, але вже для алеля a і навпаки. Наприклад, в цьому випадку повністю витісняється алель A .

5. Нехай $\alpha = \beta < \gamma$, тобто пристосованості гомозиготи AA і гетерозиготи Aa співпадають і максимальні. У цьому випадку $p^* = 1$, поведінка системи аналогічна розглянутому в 1.

6. Нехай $\alpha < \beta = \gamma$, тобто співпадають пристосованості Aa і aa . Цей випадок заміною a на A приводить до 5.

7. Пристосованість обох гомозигот співпадають, так що $\alpha = \gamma$. У цьому випадку, якщо життєздатність гетерозигот більше життєздатності гомозигот більше життєздатності гомозигот, то поведінка системи аналогічна до 2, якщо менше – аналогічна до 1.

8. Пристосованість всіх трьох генотипів однакова $\alpha = \beta = \gamma$. Розглянемо випадок, коли $p^* \equiv 0$ для всіх p . Легко побачити, що необхідною і достатньою умовою для цього є виконання умов:

$$2\beta - \gamma - \alpha = 0$$

$$3\beta - 2\gamma - \alpha = 0$$

$$\beta - \gamma = 0$$

Ця система має нетривіальне рішення: $\alpha = \beta = \gamma$. Звідси випливає, що якщо в популяції відсутній диференціальний тиск добору на генотипи, то генетична структура такої популяції не змінюється – висновок очевидний. Цей випадок відповідає стану байдужої рівноваги.

Що ж відбувається з загальною чисельністю популяції, яка описується рівнянням:

$$dN/dt = N [w - d(N)]$$

$$w = (\alpha + \gamma - 2\beta) p^2 + 2(\beta - \gamma) p + \gamma \quad (5.2)$$

Оскільки $p(t) \rightarrow p^*$ при $t \rightarrow \infty$, то її рівноважна ненульова чисельність є корінь рівняння $d(N^*) = w(p^*)$, яке має єдине рішення, якщо $d(N)$ – монотонно зростаюча функція. Більше того, ця рівновага буде стійкою оскільки для стійкості N^* необхідно і достатньо $d'(N^*) > 0$. Звідси випливає, що $t \rightarrow \infty$, $N(t) \rightarrow N^*$, причому якщо $N(t_0) < N^*$, то для будь-яких $t_0 < t < \infty$, $N(t) < N^*$. Насправді, якщо в якій-небудь точці $N(t) > N^*$, то (по безперервності) обов'язково повинна знайтись точка, в якій $N = 0$ і $N < 0$. Але в цій точці згідно (5.2), $N = N w^*$. Але так як $w^* = (\partial w / \partial p) p^* = p(1 - p)^2 [(\beta - \gamma) - (2\beta - \alpha - \gamma) p]^2 \geq 0$ то звідси зразу слідує, що такої точки не існує. Доведене вище твердження означає, що в такій популяції не може коливаний чисельності.

Популяція без вікової структури. Дискретна модель.

При $n = 2$ з попередніх формул отримуємо:

$$p^{\wedge} = p [(\alpha - \beta) p + \beta] / (\alpha + \gamma - 2\beta) p^2 + 2(\beta - \gamma) p + \gamma \quad (6.1)$$

і рівняння для загальної чисельності:

$$N^{\wedge} = N w$$

$$w = (\alpha + \gamma - 2\beta) p^2 + 2(\beta - \gamma) p + \gamma \quad (6.2)$$

Вже говорилось, що адаптивності α , β , γ можуть залежати від загальної чисельності N . Очевидно, що якщо ці адаптивності модифікуються загальним множником $F(N)$, то рівняння (6.1) не зміниться, і звідси випливає, що еволюцію генної частоти можна вивчати незалежно від еволюції загальної чисельності, яка буде описуватись рівнянням $N^{\wedge} = N F(N) w(p)$. Легко показати, що точки $p^* = 0$, $p^* = 1$ і $p^* = p^{\wedge} = (\beta - \gamma) / (2\beta - \alpha - \gamma)$ будуть нерухомими точками диференційного відображення (6.1), що переводять відрізок $[0, 1]$ в себе. Відомо (по Якобсону М. В.), що якщо існує точка $p_s \in [0, 1]$ (причому $p_s \neq p^*$), в

якій $df / dp = 0$, $d^2f / dp^2 \neq 0$, то рівняння $p' = f(p)$ може мати або періодичні або «хаотичні» траєкторії. Безпосередньою перевіркою переконуємось, що для $f(p)$, що задається формулою (6.1), такої точки не існує, $d(f) / dp = 0$ тільки в точках $p^* = 0, 1, p^\wedge$. Єдині режими, які можуть існувати в цій системі – це $p \rightarrow p^*$. Більше того, завжди $p' \leq p$ або $p' \geq p$ (рівність буде тільки для $p = p^*$). Особливо наглядними ці твердження стають, якщо використовувати для рівняння (6.1) так звану «діаграму Ламереля» (Андронов А. А., Віт А. А. Теорія коливань.) Суть в наступному:

На площині $\{p', p; p', p \in \}$ будемо графіки функцій $p' = f(p)$ та $p' = p$. Далі беремо на осі p точку p_0 (нехай це буде A_1) і проведемо через неї пряму, що паралельна осі p' , до перетинання з кривою $f(p)$ (на малюнку – відрізок A_1A_2). Потім з точки перетинання проводимо паралельно осі p пряму до перетинання з прямою $p' = p$ (на малюнку - відрізок A_2A_3). З нової точки перетину проводимо пряму, паралельну p' , до перетину з $f(p)$ і т. д., поки не досягнемо деякої межової точки або межового циклу. Іноді можлива ситуація, коли цей процес не сходиться ні до якої певної множини, і тоді кажуть про «хаотичний» режим. Приклад такої ситуації показано на рис. 26.

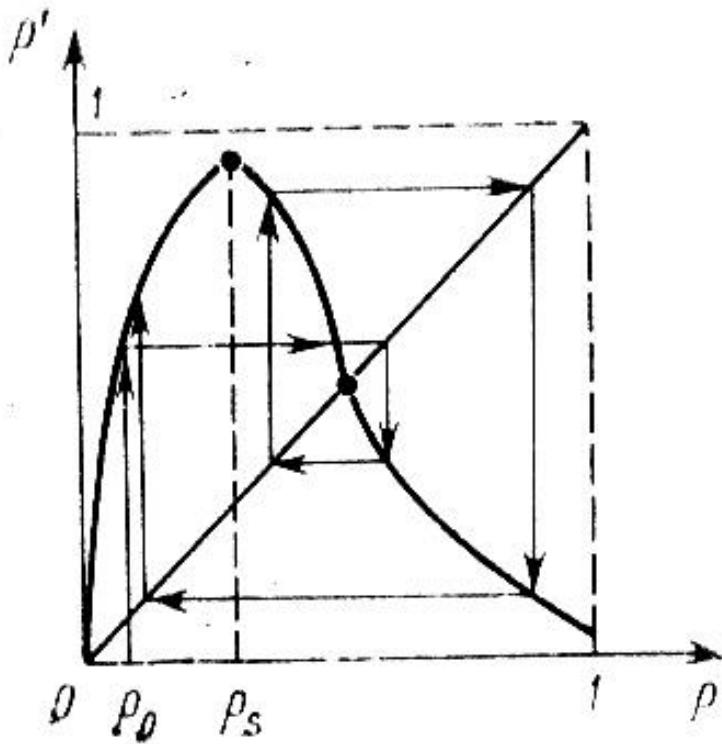


Рис. 26. Графічне рішення деякого гіпотетичного рівняння $p' = f(p)$ з «хаотичними» траєкторіями. Реально така ситуація може виникнути, коли адаптивність певним чином залежить від частоти p .

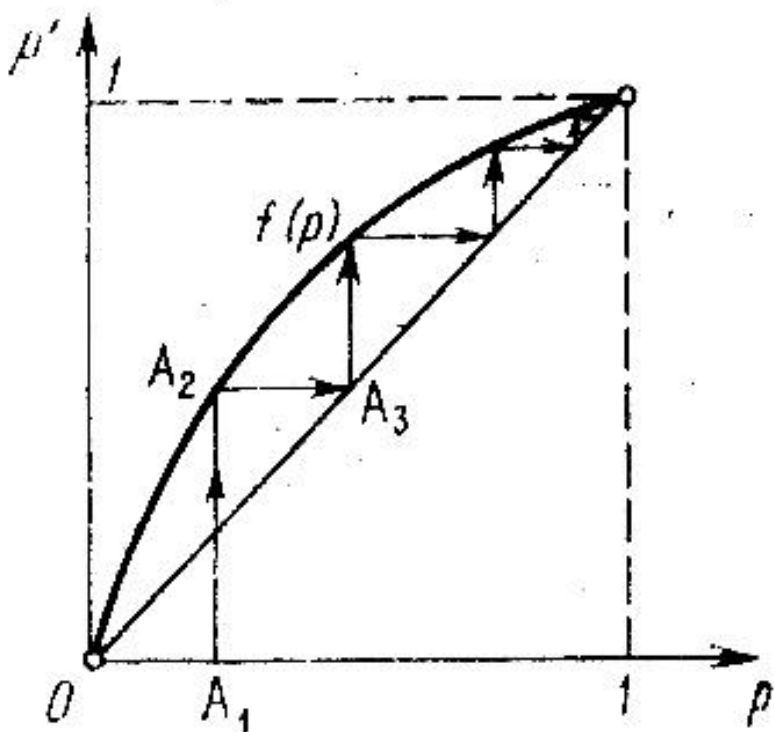


Рис. 27. Графічне рішення рівняння (6.1) при $\alpha > \beta \geq \gamma$.
 (Видно, що відбувається монотонне витіснення алелю а).

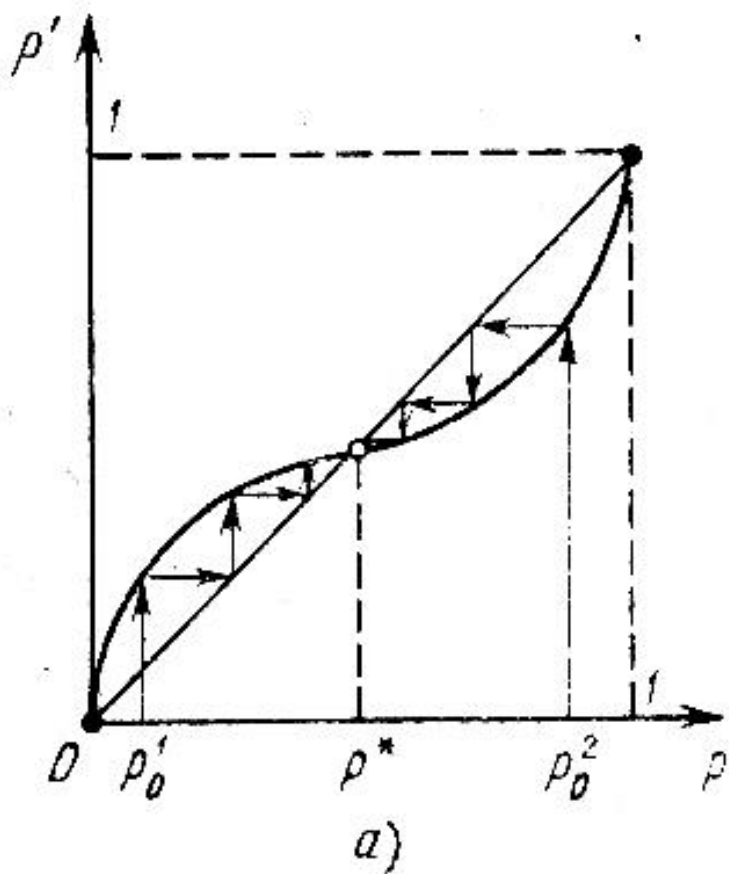


Рис. 28. Графічне рішення рівняння (6.1). $\beta > \alpha$, γ – стійкий поліморфізм.

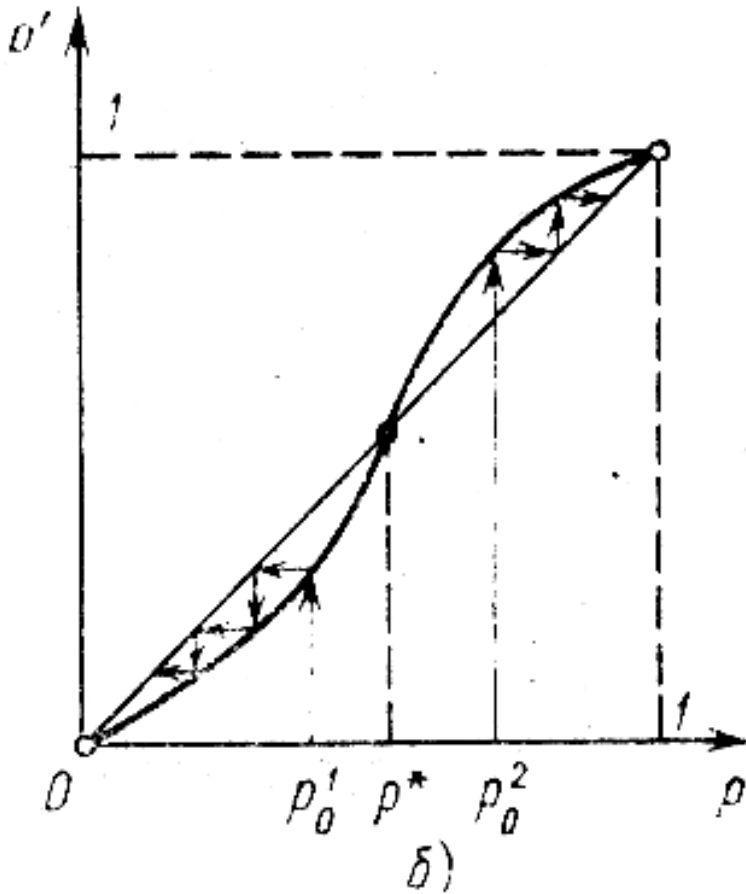


Рис. 29. Графічне рішення рівняння (6.1). $\beta < \alpha$, γ – нестійкий поліморфізм.

Поліморфізм. Експерименти і теорія.

Мальтузіанські параметри і адаптивність генотипів.

Проблема існування генетичного поліморфізму – одна з найважливіших проблем сучасної популяційної біології. Чисельні спостереження над реальними природними

популяціями показують, що всі вони в тій чи іншій мірі поліморфні. З іншого боку, до цього часу не зрозумілі механізми, які забезпечували би існування поліморфізму. Один із таких механізмів – перевага гетерозигот над гомозиготами – може привести до існування поліморфізму. Але в цій ситуації лишається незрозумілим, яка роль в цьому процесі мальтузіанських параметрів генотипів (або їх адаптивності) і як їх вимірювати. У всіх моделях необхідною і достатньою умовою поліморфізму є перевага гетерозигот. Але, якщо в моделі з врахуванням вікової структури ця перевага вимірювалась в λ_i – максимальних дійсних коренях рівняння:

$$F_c \int_a^b \exp\left\{-\int_0^{\tau} D_i(\xi) d\xi - \lambda_{\tau}\right\} d\tau = 1, \quad i = 1, 2, 3. \quad (7.1)$$

які по суті справи, визначали деяку максимальну швидкість росту генетичної групи, то в моделях без вікової структури ця перевага вимірювалась в адаптивностях – α , β , γ . Але ці параметри визначаються або диференційною плодовитістю, або ймовірностями виживання. Природно, що в кожному з перерахованих вище варіантів для визначення цих параметрів повинні вироблятися різні спостереження або ставитись різні досліди. Наприклад, в першому випадку нам необхідні так звані «демографічні таблиці».

З цього невеликого відступу видно, що проблема визначення мальтузіанських параметрів або адаптивностей лишається дуже невизначеною і неясною. Із-за цих труднощів деякі дослідники взагалі ставлять під сумнів цінність математичних моделей в популяційній біології. Можливо, вони і праві, коли мова йде про **кількісне** передбачення еволюції. Але у всіх моделях, не дивлячись на різні визначення мальтузіанських параметрів, є дещо якісне спільне – для поліморфізму необхідно і достатньо,

щоб була перевага гетерозигот – незалежно від того, чим воно виражено або як виміряне. І саме цей результат дає нам деяку основу для більш оптимістичної точки зору. Другий висновок на користь нашого оптимізму дає нам наступний класичний дослід Н. В. Тимофєєва-Ресовського, який полягав у наступному.

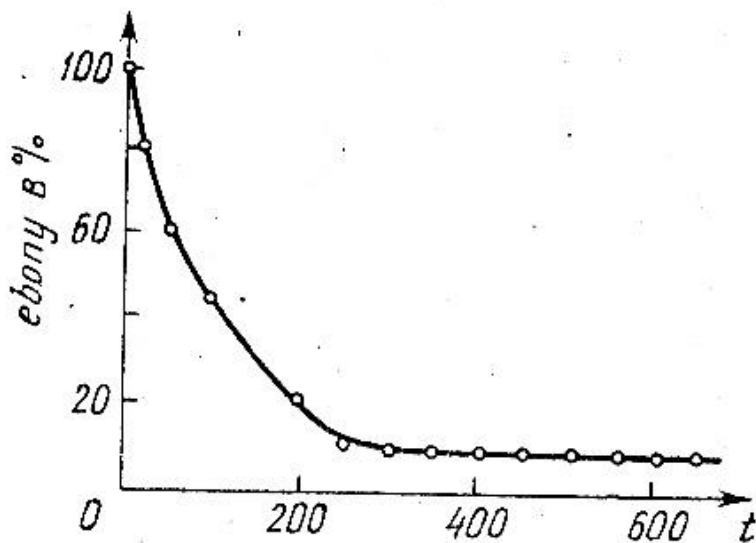


Рис. 30. Витіснення мух ебону нормальними мухами *Drosophila melanogaster* в експерименті.

Для дослідження використовувались модельні популяції *Drosophila melanogaster*. Кожна популяція мала три генотипи AA, Aa, aa по мутаціях ебону. Безпосереднім генетичним аналізом було встановлено, що ця мутація зачіпає тільки один локус. Для виключення фактору залежності тиску добору від чисельності популяції за допомогою спеціальної системи корму протягом всього дослідження (~650 діб) підтримувалась на одному рівні (~16 тисяч особин), що відповідало максимальній щільності

популяції. У початковий момент часу t_0 чисельно стабільні популяції ебону були заражені 50-ма парами нормальних мух. Через кожні 50 днів (~ 3 покоління) підраховували мух різних генотипів. Результати експерименту наведені на рис. 29.

Як видно із результатів цих досліджень, не дивлячись на відносно швидке спочатку витіснення мух ебону нормальними мухами, ебону не щезають з популяції, стабілізуються по частоті на певному рівні ($\sim 9\%$). Спостерігається стійкий стан поліморфізму, коли в популяції існують три генотипічно різні форми.

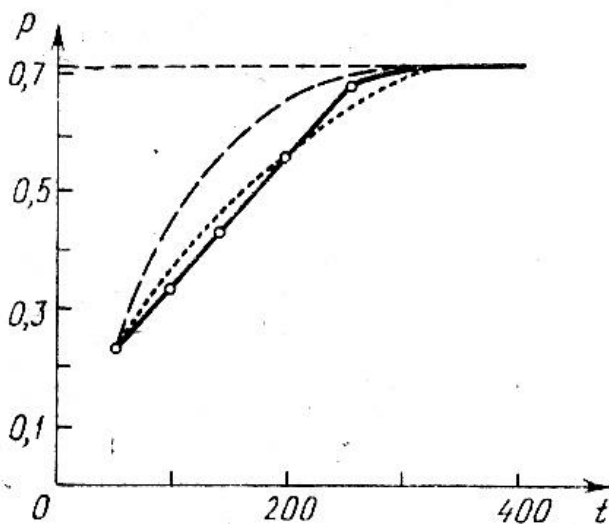


Рис. 31. Порівняння теоретичних і експериментальних кривих витіснення мутантного алелів. Показано експериментальну криву (суцільна лінія), теоретичну криву з врахуванням довжини покоління 16 діб (довгий пунктир), теоретичну криву з врахуванням довжини покоління 25 діб (короткий пунктир).

Для того щоб дослідно визначити мальтузіанські параметри або адаптивності генотипів, необхідно було поставити додаткові досліди. Відмітимо, що в популяціях дрозофіли, які в високій степені панміктичні, добір діє в основному на стадії личинок які активно конкурують між собою за корм. Досліди полягали в наступному. Однакове число яєць, відкладених гетерозиготами, поміщались в пробірки з кормом і потім підраховувалось число мух, що вилупились з різними генотипами. Якщо добір діяв недиференційовано, то співвідношення чисельності генотипів повинно бути 1:2:1. Це і спостерігалось у слабо населених пробірках. Але в сильно перенаселених пробірках (ступінь перенаселеності відповідає модельним популяціям) це співвідношення було 0,815:1:0,518. Оскільки мухи практично завжди доживали до репродуктивного віку і давали нащадків, то ймовірності доживання нормальних і мутантних гомозигот - 0,815 та 0,518 відповідно. Очевидно, що ці величини можна прийняти за мальтузіанські параметри або адаптивності генотипів: $\alpha = 0,815$; $\beta = 1$; $\gamma = 0,518$. У стані рівноваги можна вважати, що частота генотипу $aa = u^*_3 \approx (1 - p^*)^2$. Приймаючи $u^*_3 = 0,085$ ми отримуємо: $p^* \approx 0,71$. З іншого боку, з теорії ми знаємо, що $p^* = (\beta - \gamma) / (2\beta - \alpha - \gamma) = 0,72$. Порівняння цих двох значень вказує на просто таки унікальну (для біологічного дослідження) ступінь співпадіння експериментального і передбачуваного теоретично рівнів поліморфізму. Необхідно відмітити, що на відміну від більшості інших дослідів, в яких адаптивності визначались по траєкторії еволюції генотипічного складу, тут ці параметри визначались з іншого дослідження. При порівнянні теоретичних і експериментальних кривих на нестационарній ділянці дослідники зіштовхнулись з двома труднощами: перша – це трудність визначення початкової частоти нормального алеля і друга трудність – це

визначення часового масштабу (середньої довжини покоління) і вибору типу моделі (дискретна або безперервна). Для подолання перших труднощів приймали загальну початкову точку теоретичної і експериментальної кривих значення в момент $t_0 = 50$ діб. При виборі типу моделі зупинялись на дискретній, бо в популяціях дрозофіли існує сильна синхронізація поколінь. При виборі середньої довжини покоління зупинялись на 2-ох значеннях: 16 і 25 діб. Насправді ця величина дуже чутлива як до температури так і до інших факторів. Неточне визначення довжини покоління має вплив тільки на нестационарній ділянці кривої, стаціонарне значення досягається при $t \rightarrow \infty$ і ніяк не залежить від вибору масштабу часу.

Екологічні моделі

Існує і другий клас моделей, що ведуть своє походження від моделей математичної екології вольтерівського типу – моделі Костицина. Частотні моделі Фішера-Райта-Холдена (класичні моделі популяційної біології) оперують з найпримітивнішими описаннями добору через мальтузіанські параметри або адаптивності генотипів. При такому описанні тиску добору на генотип залежить тільки від самого генотипу, і ніяк не пов'язаний зі взаємодією між ними. Але, як ми знаємо з популяційної екології, основну роль в динаміці чисельності видів грають конкурентні взаємодії, тобто парні взаємодії між особинами різних видів або внутрішньовидових груп (наприклад генотипічних). Моделями, що враховують цей ефект є широковідомі в математичній екології рівняння Вольтера:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[n_i - m_i - \sum_{j=1}^n (v_{ij} + \mu_{ij}) N_j \right], \quad i = \overline{1, n}, \quad (8.1)$$

Де: N_i – чисельність особин в популяції і-того виду;

n_i – коефіцієнт природної народжуваності;

m_i – коефіцієнт природної смертності;

v_{ij} , μ_{ij} – коефіцієнти, що враховують падіння народжуваності і збільшення смертності як за рахунок міжвидової конкуренції або «пожирання» одного виду іншим ($i \neq j$), так і за рахунок внутрішньовидової конкуренції або канібалізму в межах одного виду ($i = j$);

n – число видів в біоценозі (угрупованні).

Тут всі коефіцієнти вважаються невід’ємними. Можна показати, що при певних обмеженнях, накладених на коефіцієнти, ця система має стійке стаціонарне значення чисельності. Але в цій моделі ніяк не враховуються розщеплення кожної популяції на групи з різними генотипами і процеси успадкування, оскільки вважається, що особини однієї популяції продукують собі подібних. Якщо ж роздивлятися N_i як чисельності різних генотипів, конкуруючі між собою, то ситуація значно ускладнюється, оскільки особини i -тої популяції можуть продукувати не тільки особин цієї групи, але і особин інших груп. З іншої сторони, в цих рівняннях ніяк не враховуються вікові структури популяцій. Тому при створенні моделей, в яких розглядаються як конкуренція, так і фенотипічні процеси (будемо їх називати екологічними моделями), нехтуємо віковою структурою і вважаємо, що процеси народження і загибелі відбуваються одночасно.

Нехай:

N_1 – чисельність особин з генотипом AA – {1}

N_2 – чисельність особин з генотипом Aa – {2}

N_3 – чисельність особин з генотипом aa – {3}

Загальна чисельність популяції:

$$N = N_1 + N_2 + N_3$$

У популяції панує панміксія (нехай) і серед нащадків однакове число особин різної статі. Ймовірність

утворення пари $\varphi\{i\}$, $\sigma\{j\}$, $i, j = 1, 2, 3$ у цьому випадку рівна $N_i N_j / N^2$ (аналогічно для пари $\varphi\{j\}$, $\sigma\{i\}$, $i, j = 1, 2, 3$). Нехай кожна така пара без врахування конкуренції продукує за одиницю часу n_{ij} нащадків. Наприклад, пара $\varphi\{Aa\}$, $\sigma\{Aa\}$ дає в сприятливих умовах без врахування конкуренції n_{23} нащадків, серед яких $n_{23}/2$ чоловічих і $n_{23}/2$ жіночих особин. Не обов'язково, щоб $n_{ij} = n_{ji}$. По суті, n_{ij} – коефіцієнт природної народжуваності або коефіцієнт плодовитості, що залежить від генотипу самки, так і від генотипу самця.

Нехай вплив конкуренції на самок призводить до падіння народжуваності так, що коефіцієнт народжуваності зменшується на величину $\sigma_i = \sigma_i(N_j, t)$.

Вплив конкуренції на самців призводить до зменшення коефіцієнту народжуваності на величину $\tau_i = \tau_i(N_j, t)$, $i, j = 1, 2, 3$. При всіх цих припущеннях коефіцієнт народжуваності для пари: самців i -того генотипу та самок j -того генотипу ($i, j = 1, 2, 3$) запишеться у вигляді:

$$F_{ij} = n_{ij} - \tau_i - \sigma_j$$

Назвемо F_{ij} узагальненим коефіцієнтом народжуваності для пари $\varphi\{i\}$, $\sigma\{j\}$, $i, j = 1, 2, 3$. Підрахуємо загальне число різних пар і враховуючи, що ці пари мають різні коефіцієнти народжуваності, можна вирахувати приріст загальної чисельності популяції за час δt , що викликані народженням особин нового покоління:

$$\delta N_F = \left(\frac{F_{11} N_1^2}{2N} + \frac{F_{12} + F_{21}}{2N} N_1 N_2 + \frac{F_{13} + F_{31}}{2N} N_1 N_3 + \right. \\ \left. + \frac{F_{22} N_2^2}{2N} + \frac{F_{23} + F_{32}}{2N} N_2 N_3 + \frac{F_{33} N_3^2}{2N} \right) \delta t. \quad (8.3)$$

Тут використаний той факт, що якщо відома ймовірність утворення, наприклад, пари $\varphi\{Aa\}$, $\sigma\{Aa\}$ рівна $N_1 N_2 / N^2$, що в популяції з N особин з однаковими

співвідношеннями статей таких пар може утворитись $N_1 N_2 / (2N)$ і кожна така пара продукує за одиницю часу F_{12} нащадків.

Оскільки, згідно законів Менделя, серед нащадків пар $\text{♀}\{AA\}$, $\text{♂}\{AA\}$ будуть особини тільки з генотипом AA , пар $\text{♀}\{aa\}$, $\text{♂}\{aa\}$ будуть особини тільки з генотипом aa , пар $\text{♀}\{Aa\}$, $\text{♂}\{Aa\}$ та $\text{♀}\{aa\}$, $\text{♂}\{AA\}$ будуть особини з генотипами AA , Aa , aa , то сумарний приріст δN_F розподіляється по фенотипічних групах наступним чином:

$$\begin{aligned} \delta N_{1F} &= \left(\varphi_{11} N_1^2 + \varphi_{12} N_1 N_2 + \frac{1}{4} \varphi_{22} N_2^2 \right) \frac{\delta t}{N}, \\ \delta N_{2F} &= \left(\varphi_{12} N_1 N_2 + \frac{1}{2} \varphi_{22} N_2^2 + 2\varphi_{13} N_1 N_3 + \varphi_{23} N_2 N_3 \right) \frac{\delta t}{N}, \\ \delta N_{3F} &= \left(\varphi_{32} N_2 N_3 + \frac{1}{4} \varphi_{22} N_2^2 + \varphi_{33} N_3^2 \right) \frac{\delta t}{N}. \end{aligned} \quad (8.4)$$

Тут введені нові позначення: $2\varphi_{ij} = (F_{ij} + F_{ji}) / 2$, так, що $\varphi_{ij} = \varphi_{ji}$, $i, j = 1, 2, 3$.

Повернемося до старої моделі (8.1) і запишемо її у вигляді:

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= P_i - M_i, \quad P_i = N_i \left(n_i - \sum_{j=1}^n \nu_{ij} N_j \right), \\ M_i &= N_i \left(m_i + \sum_{j=1}^n \mu_{ij} N_j \right), \quad n = 3; \quad i = 1, 2, 3. \end{aligned} \quad (8.5)$$

Величина P_i описує приріст чисельності i -тої популяції за рахунок народжуваності, величина M_i – зменшення чисельності за рахунок смертності. Природно, що m_i та μ_{ij} не залежать від репродуктивних взаємин між групами різних генотипів, а залежать тільки від генотипів особин. Оскільки в нашому випадку відбувається процес схрещування особин з різних груп і процес народження

особинами однієї групи особин інших груп, то в (8.5) член P_1 потрібно замінити членом типу (8.4). Тоді рівняння динаміки фенотипічних груп запишуться у вигляді:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \frac{1}{4N} (4\varphi_{11}N_1^2 + 4\varphi_{12}N_1N_2 + \varphi_{22}N_2^2) - \\ &\quad - N_1 \left(m_1 + \sum_{j=1}^3 \mu_{1j}N_j \right), \\ \frac{dN_2}{dt} &= \frac{1}{2N} (2\varphi_{21}N_1N_2 + \varphi_{22}N_2^2 + 4\varphi_{13}N_1N_3 + 2\varphi_{23}N_2N_3) - \\ &\quad - N_2 \left(m_2 + \sum_{j=1}^3 \mu_{2j}N_j \right), \quad (8.6) \\ \frac{dN_3}{dt} &= \frac{1}{4N} (4\varphi_{32}N_2N_3 + \varphi_{22}N_2^2 + 4\varphi_{33}N_3^2) - \\ &\quad - N_3 \left(m_3 + \sum_{j=1}^3 \mu_{3j}N_j \right). \end{aligned}$$

Ми ще не визначили конкретну залежність величин φ_{ij} від N_k . Найпростішим випадком є версія про постійність цих величин, або про лінійну залежність φ_{ij} від N_k . Наприклад,

$$F_{ij} = n_{ij} - \tau_i, \quad \sigma_{ij} = n_{ij} - \sum_{k=1}^3 \lambda_{ik}N_k - \sum_{k=1}^3 \rho_{kj}N_k, \quad (8.7)$$

$$\varphi_{ij} = 1/4 (F_{ij} + F_{ji}), \quad i, j = 1, 2, 3,$$

Тут λ_{ik}, ρ_{kj} – коефіцієнти, які можуть явно залежати від часу, але не залежати від $N_k, k = 1, 2, 3$. λ_{ik} описують вплив конкуренції на самців, який призводить до падіння народжуваності, ρ_{kj} – вплив конкуренції на самок.

Ця модель побудована для чисельностей окремих генотипів, дозволяє більш наглядно розглянути вплив різних екологічних факторів добору на генотипічну динаміку популяцій.

Моделювання процесів в популяціях у випадку множинного алелізму

У найпростіших математичних моделях природних популяцій описується випадок, коли ген представлений всього парою алелей. Але як правило в природних популяціях гени представлені чисельними алелями, кожен ген може знаходитись у кількох формах (станах). Такі випадки називаються множинним алелізмом. Моделювати процеси в популяціях у випадку множинного алелізму набагато складніше. Але множинний алелізм аналогічний діалельному і збільшення розмірності фазового простору системи дозволяє сподіватись, що можна отримати більш цікаву поведінку системи.

Нехай існує доволі велика панміктична популяція, успадкування певної ознаки в якій визначається одним п-алельним геном: $A_1, A_2, \dots, A_n, n \geq 2$. Така популяція буде складатись з $n(n + 1)/2$ генотипів $A_i A_j$. Обидві статі рівноправні як в спадковості, так і при доборі, тобто популяція «безстатева». Демографічні функції підберемо таким чином, щоб рівняння еволюції співпадало з класичним. В цьому випадку рівняння еволюції генетичної структури можна розглядати окремо від рівняння для загальної чисельності, тому будемо вивчати не тільки динаміку алельних частот, що задаються рівняннями:

$$dp_i/dt = p_i(w_i - w)$$

$$w_i = \sum w_{ij} p_j, w = \sum w_{ij} p_i p_j, i, j = \overline{1, n} \quad (1.1)$$

де p_i визначені на симплексі $\sum_i \{p_i = 1, p_i \geq 0\}$

Очевидно, що при будь-яких

$p_i(t_0) \in \overline{\sum p_i(t)} \in \overline{\sum}$. Насправді, сумуючи (1.1) по i , отримуємо $\sum p_i \dot{=} 0$, звідки:

$\sum p_i(t) = \sum p_i(t_0) = 1$. А оскільки на відповідних гранях симплексу $p_i \dot{=} 0$, то жодна траєкторія не виходить за межі позитивного ортанта. Твердження доведено. Більше того,

будь-яка траєкторія, що починається на деякій грані симплексу, ніколи не вийде за межі цієї грані, оскільки, в силу рівнянь (1.1), відповідають $p_i^* = 0$.

Стан генетичної рівноваги. Поліморфізм. Як це слідує з вихідних гіпотез, мальтузіанські параметри w_{ij} ($w_{ij} \geq 0$) не залежать від часу. Тоді стаціонарні точки системи (1.1) визначаються з рівнянь:

$$P_i^* (w_i^* - w^*) = 0, \quad i = \overline{1, n} \quad (2.1)$$

Описують стан генетичної рівноваги популяції. Які рішення можливі у цієї системи? Для того, щоб відповісти на це питання потрібно ввести деякі додаткові визначення. Нехай на множині індексів $I: \{1, 2, \dots, n\}$ визначені підмножини I_k , що складаються з k будь-яких елементів I ($1 \leq k < n$). Число таких підмножин рівне $2^n - 1$. Нехай \bar{I}_k доповнення I_k , так, що:

$\bar{I}_k \cup I_k = I, \bar{I}_k \cap I_k = \emptyset$. Очевидно, що система (2.1) може мати наступні рішення:

$$\begin{aligned} \text{а) } p_i^* &= 0, & i \in I_k; & & p_j^* &\neq 0, & j \in \bar{I}_k, & & 1 \leq k < n; \\ \text{б) } p_i^* &\neq 0, & i \in I. \end{aligned}$$

Умова $\sum p_i^* = 1$ виконується автоматично, оскільки $\sum p_i^* w_{i^*} = w^*$. Рішення типу а) повинні задовольняти наступній системі рівнянь:

$$p_i^* = 0, \quad i \in I_k; \quad w_j^* = w^*, \quad j \in \bar{I}_k, \quad (2.2)$$

типу б) –

$$w_j^* = w^*, \quad i \in I. \quad (2.3)$$

Нехай $W^k = \|w_{ij}\|^k, I, j \in \bar{I}_k$ – під матриці розміру $(n - k) \times (n - k)$ матриці:

$W = \|w_{ij}\|, I, j \in I$. Припустимо, що $W^k \neq 0$. Введемо в розгляд матриці $\|v_{ij}\|^k$, де v_{ij} – алгебраїчне доповнення елементів w_{ij} . Тоді (2.2) можна описати у вигляді:

$$p_i^* = 0, \quad i \in I_k; \quad W^k p^* = w^* e, \quad e = (1, 1, \dots, 1)^T, \quad (2.4)$$

де $p^* = \{p_j^*\}$, $j \in I_k$. Оскільки існує зворотна матриця $(W^k)^{-1}$, то:

$$(W^k)^{-1}W^k p^* = (W^k)^{-1}W^* e \quad \text{або} \quad p_j^* = [w^* \sum_s v_{js}] / |W^k|.$$

З умови нормування: $\sum_j p_j^* = 1$ отримуємо:

$$w^* = |W^k| / \sum_{j,s} v_{js}, \quad j, s \in \bar{I}_k, \quad (2.5)$$

Кінцеве рішення типу а) має вигляд:

$$p_i^* = 0, \quad i \in I_k, \quad p_j^* = \sum_s v_{js} / \sum_{j,s} v_{js}, \quad j, s \in \bar{I}_k \quad (2.6)$$

Ці рішення повинні належати $(n - k)$ -вимірним граням симплексу Σ . Цей стан називається станом поліморфізму по всім алелям даного гену. Якщо він стійкий, то в популяції в певних концентраціях повинні бути присутні всі $n(n+1)/2$ можливих генотипів. Якщо матриця W не вироджена, то:

$$p_j^* = \sum_i v_{ij} / \sum_{i,j} v_{ij}, \quad I, j = \overline{1, n} \quad (2.8)$$

Для не виродженої матриці мальтузіанських параметрів стан поліморфізму єдиний. Генетичні рівноваги, що відповідають стаціонарним точкам, розташовані на гранях симплексу розмірності $n - k$, є станами поліморфізму по меншому числу алелей. І нарешті, рівновага при $k = n - 1$ відповідає генетично однорідній популяції, в якій закріпився тільки один алель. Загальне число можливих генетичних рівноваг рівне $2^n - 1$.

**Середня адаптивність популяції.
Фундаментальна теорема Фішера.**

$$\text{Величина } w = \sum_{i,j} w_{ij} p_i p_j ,$$

що завжди входить до рівнянь еволюції, являє собою усереднені по частотам всіх генотипів їх мальтузіанські параметри. Дійсно, згідно закону Гарді-Вайберга, $p_i p_j = u_{ij}$ та $w = \sum w_{ij} u_{ij}$. Ясно, що w є деякою середньою характеристикою популяції, що описує усереднений тиск добору. Цю величину називають **середньою адаптивністю популяції**.

Виразуємо повну похідну w по часу вздовж траєкторії системи:

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= \frac{\partial w}{\partial t} + \sum_i \frac{\partial w}{\partial p_i} \frac{dp_i}{dt} = \sum_{i,j} \frac{\partial w_{ij}}{\partial t} p_i p_j + \\ &+ 2 \sum_{i,j} w_{ij} \frac{dp_i}{dt} p_j + \sum_{i,j} \frac{\partial w_{ij}}{\partial p_i} p_i p_j \frac{dp_i}{dt} . \end{aligned}$$

Згідно гіпотези, w_{ij} явно не залежить ні від часу, ні від частот алелей. Тоді:

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= 2 \sum_{i,j} w_{ij} p_j p_i \left(\sum_s w_{is} p_s - w \right) = 2 \sum_{i,j,s} w_{ij} w_{is} p_i p_j p_s - \\ &- 2w \sum_{i,j} w_{ij} p_i p_j = 2 \left(\sum_i p_i w_i^2 - w^2 \right) . \end{aligned}$$

Так як $\sum_i p_i = 1$,

то останній вираз можна переписати у вигляді:

$$\begin{aligned}
\frac{dw}{dt} &= 2 \left(\sum_i p_i w_i^2 - 2w^2 + w^2 \right) = \\
&= 2 \left(\sum_i p_i w_i^2 - 2w \sum_i p_i w_i + w^2 \sum_i p_i \right) = \\
&= 2 \sum_i p_i (w_i^2 - 2w w_i + w^2) = 2 \sum_i p_i (w_i - w)^2.
\end{aligned}
\tag{3.1}$$

Оскільки $p_i \geq 0$, то $dw/dt \geq 0$, причому $w = 0$ тільки в стаціонарних точках системи (1.1). Величина $V_g = \sum p_i (w_i - w)^2$ по своєму визначенню є дисперсія величини w_i , розподіл якої визначається розподілом алельних частот p_i . V_g називають **адитивною генною дисперсією популяції**.

Отриманий вище результат можна сформулювати у вигляді наступної теореми:

У достатньо великій панміктичній популяції, успадкування в якій визначається одним n -алельним геном, а тиск добору, задане w_{ij} , постійне, середня адаптивність популяції зростає, досягаючи стаціонарного значення в одному з станів генетичної рівноваги. Швидкість змін середньої адаптивності пропорційна адитивній генній дисперсії і перетворюється в нуль при досягненні генетичної рівноваги.

Ця теорема в дещо іншому формуванні була доведена Р. Фішером і отримала назву **фундаментальної теореми природного добору**.

Функція $w(p) = (p, Wp)$, $p = (p_1, p_2, \dots, p_n)^T$, безперервна і

обмежена в $\bar{\Sigma}$. Звідси випливає, що всередині симплекса, або на його границі вона досягає максимуму. Оскільки $w(p)$ – квадратична форма, то якщо цей максимум досягається всередині симплексу, то він єдиний. Якщо ж

всередині симплексу максимум не досягається, то можливе існування локальних максимумів на гранях симплексу.

Випишемо необхідні умови екстремуму $w(p)$ на Σ . Для цього роздивимось допоміжну функцію:

$$w' = w + \lambda(\sum_i p_i - 1),$$

де λ – множник Лагранжа. Оскільки $\partial w / \partial p_i = 2w_i$, то необхідна умова запишеться у вигляді:

$$2w_i(p^*) + \lambda = 0. \quad (3.2)$$

Звідси, множачи (3.2) на p_i^* і сумуючи по i , отримаєм $\lambda = -2w(p^*)$. Тоді, умова (3.2) переходить в

$$w_i(p^*) = w(p^*), \quad (3.3)$$

які є не що інше, як рівняння для знаходження нетривіальної рівноваги системи (1.1). Аналогічно доводиться, що локальні екстремуми $w(p)$, що лежать на гранях симплексу співпадають зі стаціонарними точками системи (1.1), у яких відповідні $p_i^* = 0$.

Покажемо, що якщо яка-небудь стаціонарна точка p^* асимптотично стійка, то $w(p^*)$ – локальний максимум $w(p)$. Дійсно, оскільки траєкторії динамічної системи (1.1) заповнюють всюди щільно деяку область $G \in \Sigma$, що містить p^* , то для кожної точки p з околиць p^* , що належать G , знайдеться траєкторія $p(t) \rightarrow p^*$, що проходить через p . Тоді в силу безперервності функції w і суворого її зростання на траєкторії $p(t)$, $w(p^*) > w(p)$. Звідси випливає:

$$w(p^*) = \max_t w [p(t)] = \max_{p \in G} w(p) = w^*$$

Тим самим ми довели необхідність цієї умови. Достовірність же одразу слідує з того, що ця функція $L(p) = w^* - w$ є функцією Ляпунова системи (1.1).

Середня адаптивність як функція Ляпунова. Якщо в деякій стаціонарній точці p^* функція $w(p)$ має ізольований максимум, то стан p^* асимптотично стійкий.

Для доказів цього твердження розглянемо функцію:

$$L(p) = w(p^*) - w(p),$$

яка

а) неперервна разом зі своїми окремими похідними першого порядку в деякій області G , що містить точку p^* і є або частиною симплексу Σ , або всім симплексом без його границі;

б) всюди в G $L(p) \geq 0$, причому $L = 0$ тільки в точці p^* ;

в) $dL/dt = -dw/dt = -2 \sum p_i (w_i - w)^2 \leq 0$ всюди в G , причому $dw/dt = 0$ тільки в точці p^* ; звідки випливає, що функція $L(p)$ є функцією Ляпунова для системи (1.1), і стан p^* асимптотично стійкий. Якщо ж в точці p^* $w(p)$ має ізольований мінімум, то з визначення мінімуму слідує, що скільки завгодно близько лежачі від p^* точки, де $L(p) = w(p^*) - w(p) < 0$, $p \in \Sigma$, і в силу першої теореми Ляпунова про нестійкість можна стверджувати, що стан p^* нестійкий.

Адаптивна топографія популяції. Доведені вище твердження дозволяють дати наглядну інтерпретацію поведінки системи.

Скориставшись співвідношенням $p_n = 1 - \sum_{i=1}^{n-1} p_i$, виключимо змінну p_n виразу для $w(p)$:

$$w = \sum_{i,j=1}^n w_{ij} p_i p_j = w_{nn} - 2 \sum_{i=1}^{n-1} A_i p_i - \sum_{I,j=1}^{n-1} B_{ij} p_i p_j, \quad (5.1)$$

де:

$$A_i = w_{nn} - w_{in}, \quad B_{ij} = w_{in} + w_{nj} - w_{ij} - w_{nn}, \quad I, j = \overline{1, n}.$$

Очевидно, що всі критичні точки $w(p_1, \dots, p_n)$ і $w(p_1, \dots, p_{n-1})$ співпадають. Необхідні умови екстремума мають вигляд:

$$\frac{\partial w}{\partial p_i} = - \sum_j B_{ij} p_j^* - A_i = 0, \quad i, j = \overline{1, n-1}. \quad (5.2)$$

Будемо вважати, що система (5.2) має єдине рішення. З достатніх умов слідує, що якщо квадратична форма з матрицею $\|B_{ij}\|$ позитивно визначена, то:

$$w(p_1^*, \dots, p_{n-1}^*) = \max_{p_i} w(p_1, \dots, p_{n-1});$$

якщо ж негативно визначена, то:

$$w(p_1^*, \dots, p_{n-1}^*) = \min_{p_i} w(p_1, \dots, p_{n-1}).$$

Проекція симплекса Σ в просторі $\{p_1, \dots, p_{n-1}\}$ задається умовами:

$$p_i \geq 0, \sum p_i \leq 1, \quad i = 1, n-1.$$

Нехай $\|B_{ij}\|$ позитивно визначена. Тоді функція $w(p_1, \dots, p_{n-1})$ суворо ввігнута (випукла) догори. Так як симплекс Σ являє собою випуклу множину, то w має на цій множині єдиний ізольований максимум (всередині або на границі).

Звідси випливає, що локальний максимум w є одночасно глобальним, і система (1.1) має єдиний стійкий стан рівноваги. Якщо цей максимум лежить всередині симплексу, то ця рівновага буде поліморфізмом по всім алелям. У протилежному випадку деякі з алелей повинні елімінувати з популяції і поліморфна рівновага можлива тільки по частині алелей. Область асимптотичної стійкості як повної, так і часткової поліморфної рівноваги співпадає або з усім симплексом (без його границь), або включає ще й відповідну грань симплекса, якій належить часткова поліморфна рівновага.

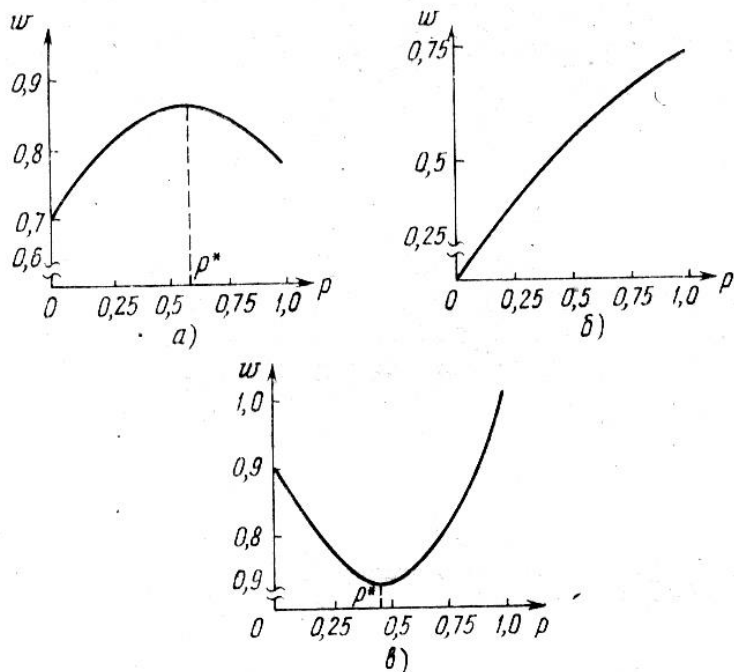


Рис. 32. Графік функції середньої адаптивності при різних співвідношеннях між мальтузіанськими параметрами. а) $\alpha = 0,8$; $\beta = 1$; $\gamma = 0,7$. б) $\alpha = 0,75$; $\beta = 0,75$; $\gamma = 0$. в) $\alpha = 1$; $\beta = 0,5$; $\gamma = 0,9$.

Нехай тепер $\|B_{ij}\|$ негативно визначена. У цьому випадку $w(\rho_1, \dots, \rho_{n-1})$ має на симплексі єдиний мінімум, причому це твердження лишається справедливим і для будь-якої грані симплексу (що є симплексом меншої розмірності). Послідовний перехід до граней все меншої і меншої розмірності приводить нас до граней нульової розмірності – вершинам симплексу, в кожній з яких максимальне і мінімальне значення функції w співпадають. Звідси випливає, що коли $w(\rho_1, \dots, \rho_{n-1})$ має єдиний

мінімум, вона має $n - 1$ ізольованих локальних максимумів, що лежать у вершинах симплексу. А це означає, що популяція має $n - 1$ стійких стаціонарних станів, у кожному з яких закріплюється тільки один алель – всі інші елімінують. Весь симплекс розбивається на n областей асимптотичної стійкості (областей тяжіння) кожної з рівноваг, так, що досягнення того чи іншого стійкого стану залежить від вибору початкових умов.

Ще більш складна ситуація виникає тоді, коли $\|V_{ij}\|$ не знаковизначена. У цьому випадку локальні максимуми функції середньої адаптивності можуть досягатися на будь-якій з граней симплексу.

В просторі $\{w, p_1, \dots, p_{n-1}\}$ розглянемо поверхню:

$$w = w_{nn} - \sum_i A_i p_i - \sum_{i,j} B_{ij} p_i p_j, \quad i, j = \overline{1, n-1}.$$

Очевидно, її піки будуть відповідати стійким генетичним рівновагам популяції, а западини розділяти області тяжіння цих рівноваг, тобто області, з будь-якої точки яких популяція прийде до свого піку. Перевали (сідлові точки) будуть також відповідати нестійким станам рівноваги. Оскільки топографія будь-якої квадратичної форми така, що в ній відсутні кільцеві западини, то звідси зразу слідує, що система (1.1) не має стаціонарних періодичних рішень.

На рис. 24 зображена топографія поверхні $w(p_1), p_1 + p_2 = 1$, для $n = 2$ при різних співвідношеннях між мальтузіанськими параметрами $w_{11} = \alpha, w_{12} = w_{21} = \beta$ та $w_{22} = \gamma$, тобто найпростіший випадок. З цього малюнка видно, що поведінка популяції та її граничний стан суттєвим чином залежать від топографії середньої адаптивності. Топографію функції $y = w(p)$ часто називають **адаптивною топографією популяції**.

ЛЕКЦІЯ X. ОНТОГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦІЙ

Суть онтогенетичного підходу до вивчення популяцій полягає у використанні особливостей індивідуального розвитку (тобто будь-яких особливостей росту і розвитку особин) для характеристики популяцій, що досліджуються. Хоча дані такого роду звичайні в спеціальних дослідженнях але узагальнюючих робіт у цій області немає і самі терміни популяційна біологія розвитку та популяційна ембріологія, популяційна онтогенетика незвичні для переважної більшості дослідників.

Різні популяції можуть відрізнятися по характеру росту особин. Так, порівнювались особливості росту ігуани *Sceloporus undulatus* (Bosc & Daudin, 1801) у популяціях штатів Колорадо, Техас, Огайо, Юта (роботи Tinkle D., Ballinger R., 1972). Як видно на рис. 32 характер росту в популяціях Техасу суттєво відрізняється від інших (серед яких також є деякі статистично достовірні відмінності): тут ігуани досягають розмірів, характерних для статевозрілих ящірок, вже на 3-тньому місяці життя, тоді як в інших популяціях – лише на 9 - 11 місяцях життя.

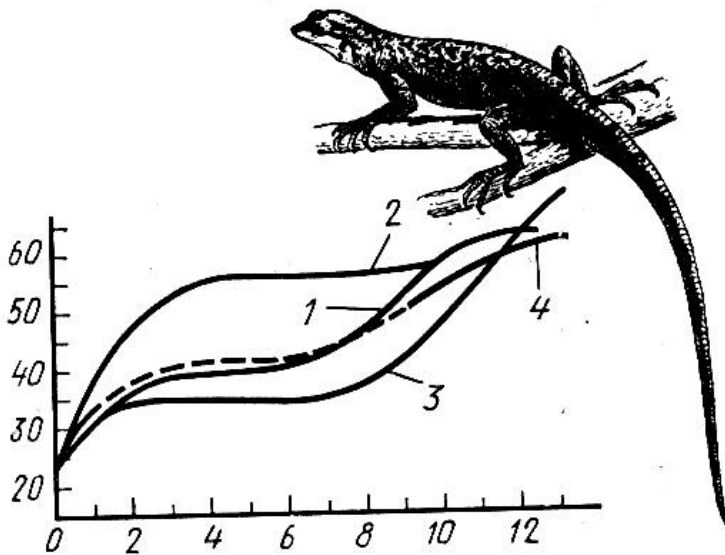


Рис. 33. Характер росту ігуан *Sceloporus undulatus* у чотирьох популяціях З'єднаних Штатів Америки (по Tinkle C., Ballinger R., 1972). 1 – Юта, 2 – Тексес, 3 – Огайо, 4 – Колорадо. По вертикалі – довжина тіла у мм, по горизонталі – вік у місяцях.

Будь-яке детальне популяційне дослідження, що включає порівняння кількох популяцій або детальний внутрішньопопуляційний аналіз крупних груп особин, виявляє суттєві відмінності у віковій структурі різних груп особин. Досліджувалась популяція малоазійських жаб, що мешкають в районі невеликого озера в середній течії річки Черек (Північний Кавказ). Виявилось, що на деяких нерестилищах віковий склад жаб цього виду суттєво відрізняється (табл. 9).

Таблиця 9. Вікова структура окремих внутрішньопопуляційних груп малоазійської жаби *Rana macroscnemis* (Іщенко В. Г., Щупак Е. Л., 1975).

Нерестилище	Вікова група, % особин				n
	I	II	III	IV	
1+2	8,7	62,4	26,2	2,7	332
4	4,4	34,8	54,1	6,6	184
5	4,2	44,0	47,6	4,2	191
6	5,2	32,7	57,5	4,4	226
7	3,6	28,6	59,8	7,9	356

Відмінності існують не тільки в швидкості росту між окремими популяціями, але і між різними поколіннями однієї популяції.

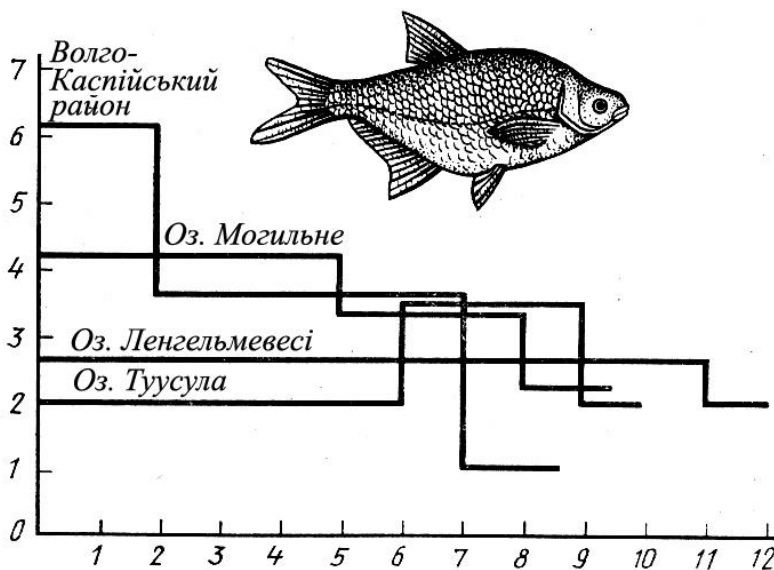


Рис. 34. Відмінності в характеристиках росту ліща *Abramis brama* з різних популяцій (Нікольський Г. В., Васнецов В. В., 1974). По вертикалі – характеристика росту, по горизонталі – вік у роках.

Відмінності між популяціями по онтогенетичним показникам характерні і для багатьох вивчених в цьому відношенні популяцій ссавців. Так, наприклад, популяції багатьох ссавців відрізняються по характеристикам росту, що відображається в характері слоїстості зубів (рис. 34). Дані, отримані в результаті вивчення популяцій прудкої ящірки *Lacerta agilis*, свідчать про суттєві відмінності по тривалості інкубаційного періоду в різних популяціях цього виду (Яблоков А. В., 1982).

По швидкості росту, показнику алометрії, константам та іншим показникам росту суттєво відрізняються не тільки близькі види, але і різні популяції низки видів хребетних.

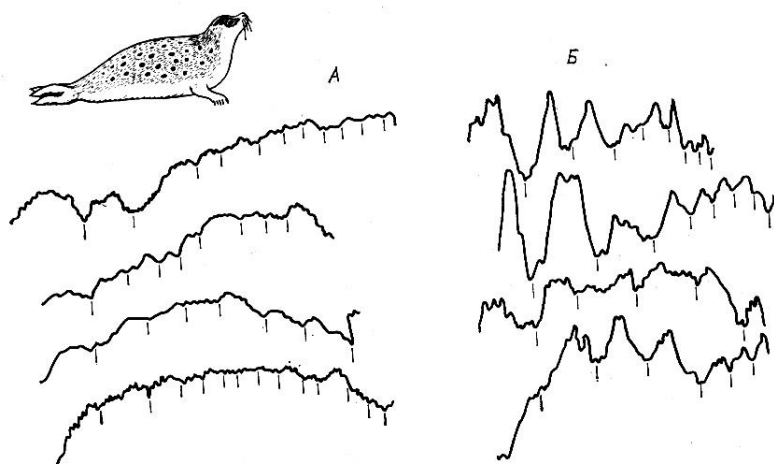


Рис. 35. Відмінності в характері слоїстості дентину зубів кільчастої нерпи *Pusa hispida* з різних популяцій (Клевезаль Г. А.) А – Атлантика, Б – Охотське море. Криві відображають суттєво відмінний в цих популяціях характер росту особин.

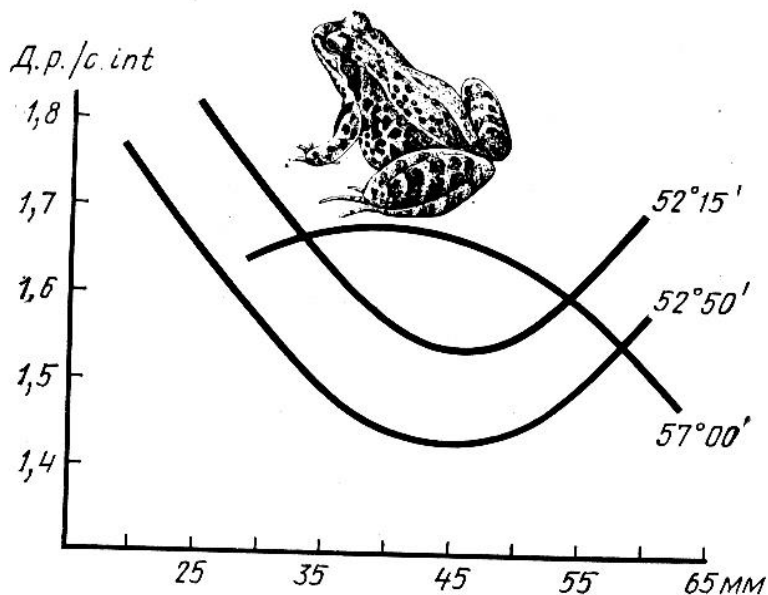


Рис. 36. Вікові зміни відносної висоти п'яткового горбика *Rana arvalis* та *Rana temporaria* в різних популяціях на Уралі (Шварц С. С., 1980).

Для низки видів відомі відмінності між популяціями по швидкості статевого дозрівання і участі в розмноженні неотенічних особин. Це спостерігається, наприклад, у деяких хвостатих амфібій. Для деяких видів американських саламандр і європейських тритонів відомі популяції, повністю або в основному неотенічні, але є і популяції, де частка неотенічних тварин невелика і коливається в різних поколіннях.

Приповільнення росту і прискорення дозрівання у деяких риб виражається в утворенні так званих «важкорослих», а також «карликових» популяцій низки видів лососевих – з родів *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, корюшкових – *Osmerus*, *Hypomesis*, карпових та ін. риб. У

деяких популяціях карликові особини існують як звичайний додатковий компонент, різко ускладнюючи картину вікової структури популяції. Не виключено, що «важкорослі» і карликові форми можуть бути виявлені і в інших групах тварин (відомо їх наявність в популяціях багатьох видів рослин).

Таблиця 10. Темп дозрівання різних поколінь північнокаспійської популяції ліща *Abramis brama* (Нікольський Г. В., 1974).

Рік народження	Відсоток риб, що дозрівають в даному віці, роки				
	3	4	5	6	7
1939	30,3	52,5	10,4	6,9	0
1941	18,5	49,7	23,9	5,6	1,3
1942	3,0	64,0	17,2	16,4	1,5
1944	3,8	57,0	39,2	0	0
1946	7,4	63,2	23,8	5,6	0

Для всіх добре вивчених видів широко поширених комах виявилось характерним різний характер росту в різних популяціях. Так, наприклад, в одних популяціях личиночна стадія розвитку бабки *Sympetrum danae* може тривати два роки, в інших – один або три. Різна вікова структура популяцій виникає всередині виду при відмінностях між популяціями в характері формування зимової діапаузи. Так, наприклад, синя м'ясна муха *Calliphora vicina* в районах, де зимові температури перевищують + 10°C, зимує на стадії імаго і розвивається без діапаузи. У більш холодних ділянках ареалу зимує також і передлялечки у стані діапаузи (Віноградова Є. Б., 1980). У південних популяціях яблуневої плодожерки *Laspeyresia pomonella*, малярійного комара *Anopheles*

maculipennis та низки інших видів, навпаки, зимова діапauза виражена краще, ніж в північних (вона дозволяє успішно переносити тимчасові потепління зимою).

Описані онтогенетичні підходи до вивчення популяцій можна назвати класичними. У середині 70-тих років виник і на сьогодні швидко поширюється ще один перспективний підхід в цій області. Мова йде про **характеристику стабільності індивідуального розвитку**, що визначається по траплянні феноваріацій і показнику асиметрії (Захаров В. М., 1987).

На тривалість ембріонального розвитку, вік настання статевої зрілості, стабільність розвитку та інші особливості індивідуального розвитку виявляють величезний вплив умови існування. Іншими словами, практично всі показники індивідуального розвитку мають широку норму реакції, тому їх важко використовувати в якості маркерів генетичної структури окремих популяцій. З іншого боку, такі загальні показники можуть (по причині широкої норми реакцій) бути добрими інтегрованими показниками для якихось загальних умов, в яких знаходяться популяції, що досліджуються.

Умови розвитку можуть викликати дуже значні зміни фенотипу тварин – це достатньо тривіальний висновок, у поєднанні з тим фактом, що добір завжди йде по фенотипам, показує важливість онтогенетичного підходу для вивчення популяцій, визначення діапазону норми реакцій, а значить, і для вияснення можливостей і умов застосування будь-яких ознак-маркерів генотипічної структури популяцій.

ЛЕКЦІЯ XI. ЕТОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Число робіт в області популяційної етології доволі велике. Є і фундаментальні огляди, що охоплюють етологічні популяційні підходи (Wilson E., 1975; Панов Є. Н., 1983).

Сформувались два основних напрямки, які реалізуються при етологічному дослідженні популяцій:

- 1) порівняння особливостей поведінки особин різних популяцій та їх груп;
- 2) вивчення індивідуальних (внутрішньопопуляційних) особливостей поведінки.

Традиційно птахи є одним з найпопулярніших об'єктів етологічних популяційних досліджень. При цьому, як правило, дослідників приваблює порівняно проста методика дослідження поведінки птахів по особливостям співу у гніздовий сезон. Ще в роботах орнітологів ХІХ століття були відмічені пісенні діалекти (по суті – популяційні характеристики) для багатьох співочих птахів Європи. Але першою сучасною роботою в цій області виявились дослідження географічної мінливості пісні *Fringilla coelebs*, які були виконані Промтомим А. Н. (1930). На основі виділення окремих елементів складової пісні цей дослідник показав існування достовірних відмінностей між двома географічними групами цього виду птахів (з околиць Москви та з Уралу) як по числу колін так і по числу складів пісні. У 70-тих роках ХХ століття в зв'язку з розвитком акустичної техніки запису і аналізу фонограм такі дослідження стали чисельними.

Гірський білошапковий горобець *Zonotrichia leucophrys* виявився об'єктом досліджень кількох груп вчених ЗСА і на прикладі цього виду можна

продемонструвати можливості етологічного підходу для дослідження популяцій.

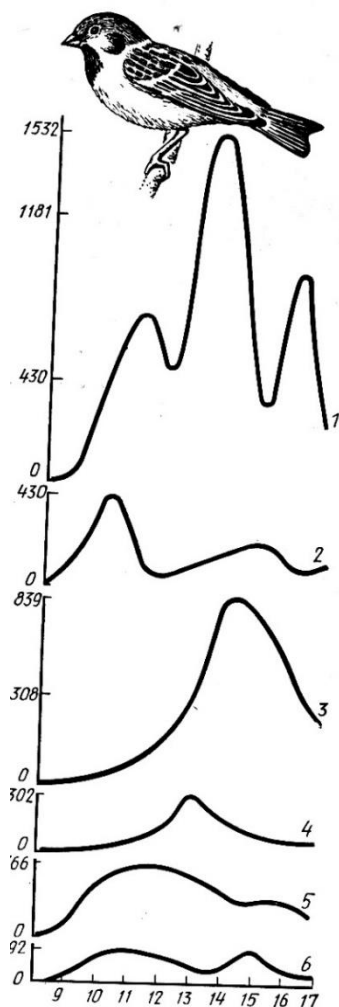


Рис. 37. Ритми денної активності польових горобців *Passer montanus* з різних популяцій (Носкова Г. А., 1981). 1 – Якутія (Саха), 2 – С.-Петербург, 3 – Катеринбург, 4 – Алма-ата, 5 – Пржевальськ, 6 – Сабірабад. По вертикалі – число стрибків особини, по горизонталі – час доби, год.

У горах С'єрра-Невада на відстані 512 км були вивчені 14 окремих груп особин цього виду, що розмножувались, для яких було виявлено 5 акустичних пісенних діалектів (Orejuela J., Morton M., 1975). Пісенні діалекти виявились відмінними і для двох груп птахів з поясу чаппаралу Центральної Каліфорнії, розділені більш ніж 70 км по прямій (Baker V., 1974) і в 9 місцевостях Аляски (Peyton L., DeWolf B., 1968). Не дивлячись на те, що кожна птаха має свою індивідуальну пісню, можна виділити дрібні групи особин, що мають схожі пісні. Ця схожість зв'язана зі ступенем ізоляції і залежить від щільності і величини груп з високою щільністю. Виявилось також, що найбільші варіації пісень були характерні для периферійних груп.

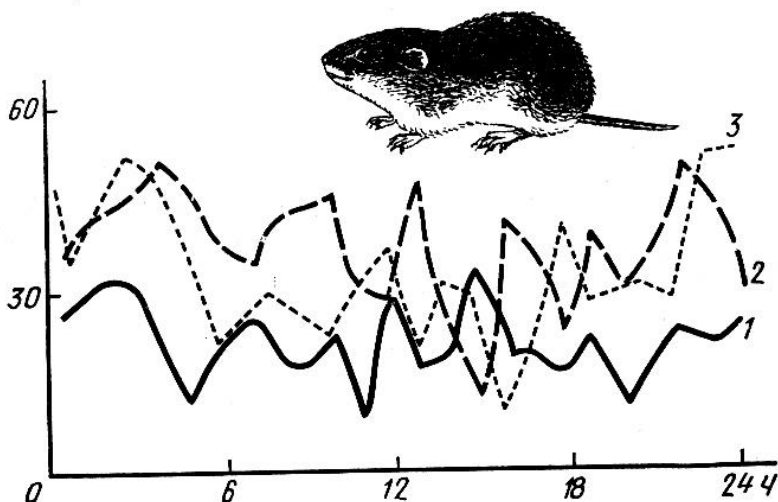


Рис. 38. Добова активність полівок *Microtus oeconomus* з трьох західно-сибірських популяцій (Єрдаков Л. Н., 1984). 1 – пойма середньої течії р. Об. 2 – корінний берег середньої течії р. Об. 3 – північна Бараба. Дорослі самці, середина червня. По вертикалі – час активності, хв., по горизонталі – час доби.

Індивідуалізація пісень виявилась настільки значною, що дозволила дослідникам прослідкувати переміщення окремих птахів на шляхах їх міграції і на зимівлях (DeWolf B., 1974). Розділення на пісенні діалекти було підтверджено існуванням відмінностей між такими групами по частотам біохімічних електроморф (Baker V., 1975; Nottebohm F., Selender R., 1972).

Аналогічні дані по розділенню видового населення на пісенні діалекти давно відомі для деяких комах (Barber H., 1951), а також для безхвостих амфібій (Carpanica R., 1973), для китоподібних, і судячи по всьому є правилом загальним.

Є багато робіт, в яких описані відмінності в інших особливостях поведінки тварин з різних популяцій. Були досліджені характеристики добової активності польового горобця *Passer montanus* з різних географічних віддалених популяцій, характер руху голови при зустрічі ігуан *Uta stansburiana* з восьми різних популяцій південного заходу ЗСА. Було продемонстровано чіткі відмінності між популяціями по цих параметрах.

Цікаві дані отримані при використанні етологічного підходу в випадку вивчення активності живих організмів. Було досліджено характер активності полівок *Microtus oeconomus* з трьох популяцій Західного Сибіру. Було продемонстровано, що для кожної популяції властивий загальний рівень активності і його розподіл протягом доби. Суттєві відмінності по активності виявлені і в інших видів полівок: *Arvicola terrestris*, *Microtus gregalis*, *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*, а також для мишей *Apodemus agrarius*, *Micromys minutus*, *Sicista betulina* (Єрдаков Л. Н., 1984).

Значне число робіт було виконано по вивченню етологічної структури популяцій: при характеристиці особин, що складають окремі дрібні групи (сім'ї, деми),

при порівнянні поведінкових особливостей тварин різних вікостатевих груп, груп особин на різних стадіях динаміки чисельності популяції, мігруючих та осілих особин та ін.

Важко переоцінити роль етологічного підходу при вивченні однієї з фундаментальних генетичних характеристик популяції – системи схрещування особин. Відомо, що дорослі самці горностаю *Mustella agrestis* запліднюють новонароджених ще сліпих самок прямо в гнізді, але невідомо, чи характерне таке явище для всіх популяцій (чи тільки для окремих в період різкого зниження чисельності). Виявилось, що в період низької чисельності в низці популяцій полівки *Microtus agrestis* синхронно розмножуються по декілька самок в одному гнізді, тоді як в періоди високої чисельності самки розмножуються завжди поодинокі (Boyce Ch., Boyce J., 1985). Без накопичення подібного роду етолого-екологічних характеристик для різних популяцій важко скласти істинну картину генетичної структури в цілому.

У всіх досліджених випадках виявилась величезна етологічна різноякісність груп, як правило пов'язана з екологічною різноякісністю, а також особливостями фізіології, генетики, а іноді навіть маркується певними морфологічними ознаками. Виявилось, наприклад, що в одній з популяцій водяного щура *Arvicola terrestris* з Західного Сибіру агресивний ранг та ієрархічне положення в групі були корельовано із забарвленням тварин. Були виявлені відмінності в агресивності особин різних вікостатевих груп водяного щура на різних фазах чисельності популяції. Число агресивних контактів, які добре маркуються наявністю ран, прямо зв'язано з чисельністю популяції: воно максимальне в період піку і різко знижується в період спаду чисельності.

ЛЕКЦІЯ XII. ВЕЛИЧИНА ПОПУЛЯЦІЇ

Визначення величини популяції – як по числу особин, що складають популяцію, так і по простору, що вона займає, – важливий момент будь-якого популяційного дослідження. Без цього важко уявити собі популяційні параметри і характеристики популяції як цілісної системи.

Щодо багатьох крупних тварин і декоративних рослин сучасний антропогенний прес зробив дуже складним, інколи неможливим, виділення природних популяційних груп (у тому числі із-за фрагментації природного ареалу). Тому не випадково чисельні приклади популяцій стосуються видів, що живуть «у тіні» людини, не особливо відволікаючих увагу цієї істоти від «трудів праведних».

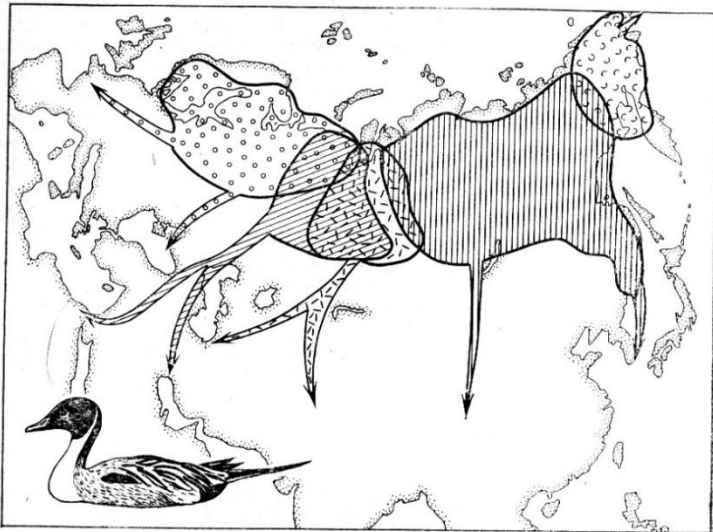


Рис. 39. Гніздові ареали, пролітні шляхи і місця зимівель п'яти євразійських популяцій шилохвіста *Anas acuta* (Шеварьова Т. В., 1968).

Величина і структура ареалу популяції у значній мірі пов'язані з рівнем рухомості особин. Можливо, що саме для видів, особини яких все життя проводять на території площею декілька квадратних метрів (як, наприклад, деякі види наземних молюсків), величина ареалу популяції не буде перевищувати кількох гектарів. Для таких видів, як, наприклад, чирок-свистун *Anas crecca*, особини якого, мічені пташенятами в старій добрій Англії, знайдені на гніздуванні у північно-східній Європі; територія, що займає окрема популяція, охоплює тисячі квадратних кілометрів. Але для визначення величини популяції мають значення не будь-які переміщення особин.

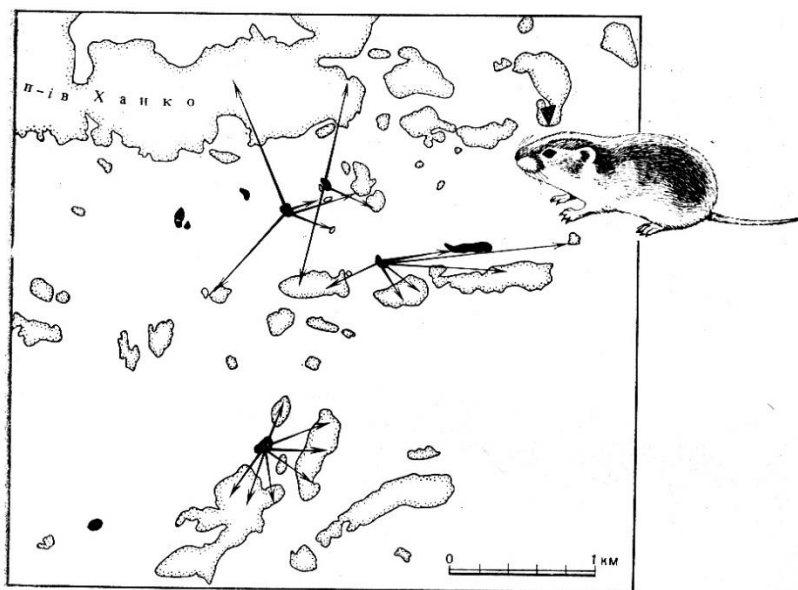


Рис. 40. Зустрічі особин *Microtus agrestis*, що мічені на трьох островах архіпелагу Твармінн (Роккі J., 1981).

Наприклад, відомо, що мігруючі птахи і такі ссавці, як рукокрилі і китоподібні, під час сезонних міграцій долають відстань у декілька тисяч кілометрів. Наприклад, сірі кити *Eshrichtius robustus* щорічно можуть зустрічатися на просторі у декілька тисяч кілометрів від Каліфорнійської затоки до Чукотського моря. Але всі вони розмножуються нині у декількох лагунах Каліфорнійського півострова на площі всього кількох десятків квадратних кілометрів.

Аналогічні приклади відомі майже для всіх груп мігруючих на далекі відстані хребетних. Деякі кажани, не дивлячись на їх відліт на зимівлю на сотні і тисячі кілометрів, щорічно розмножуються в радіусі не більше кількох кілометрів від місця народження. Тому, не дивлячись на популяційних ареал, слід мати на увазі **репродукційний ареал** – простір, на якому відбувається розмноження особин даної популяції (в багатьох видів можна виділяти ще **трофічний ареал** та **шляхи міграції**).

Популяція як природно-історична система є багатомірною і тому числі – обов'язково – видовженою в часі. Тому традиційно визначена одноразова чисельність популяції виявляється не більше ніж миттєвим зрізом, що дає іноді дуже неповне уявлення про істинну – в історичному масштабі – величину популяції. Деяким виходом з такого становища є визначення **ефективної величини популяції** (N_e), але це показник, що відноситься тільки до особин, що розмножуються, але не достатній у випадку бажання отримати повну біоценотипічну (екосистемну, екологічну) оцінку величини популяції.

Фактори, що впливають на величину популяції

На величину популяції (чисельність і репродуктивний ареал) впливають багато різних факторів.

Коли говорять про величину популяційного ареалу, часто мають на увазі простір, що займає популяція в цілому. Але спостереження показують, що навіть всередині найчисельніших популяцій населений простір (той, де особини колись бувають) завжди складають лише частину ареалу. Так, на території, що займає популяція ящірки прудкої *Lacerta agilis* на Західному Алтаї, ненаселена територія складала в одному випадку 38% і в іншому випадку – 47% всієї популяційної території (Баранов А. С., 1977). В ареалі популяції піщанки Виноградова *Meriones vinogradovi* площа поселень піщанок займає (у період депресії чисельності) лише 3% (Ейгеліс Ю. К., 1983).

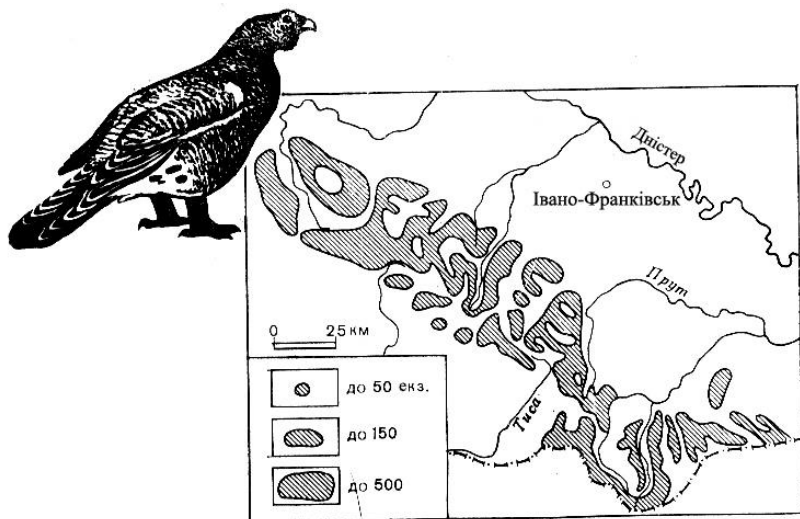


Рис. 41. Розподіл *Tetrao urogallus* в Українських Карпатах у 1961 – 1968 рр. (Владишевський Д. В., 1974).

Діапазон коливань чисельності. Завдяки праці Четверікова С. С. (1905), стало ясным еволюційне значення **хвиль чисельності** та їх всезагальність у живій природі.

Не існує видів у живій природі, чисельність яких лишалась би постійною протягом помітного періоду часу. Загалом ясно, що чисельність залежить, по-перше, від коливань зовнішніх факторів по відношенню до популяції – як абіотичних так і біотичних.

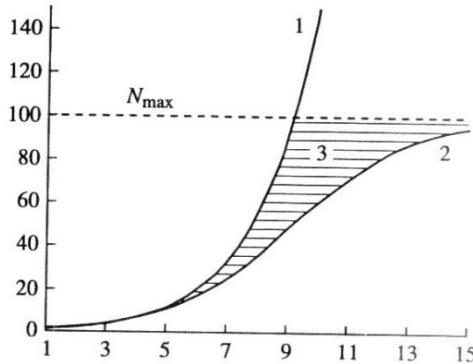


Рис. 42. Експотенційна (1) та логістична (2) моделі росту популяції. 3 – опірність середовища. Параметри моделей: $N_0 = 1$; $N_{max} = 100$; $r = 0,5$.

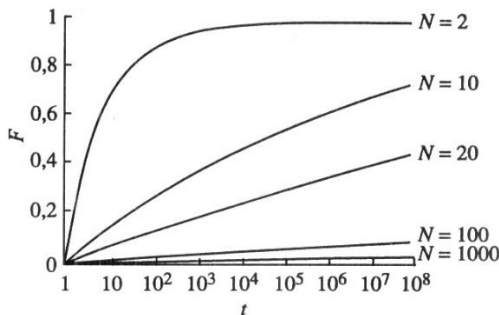


Рис. 43. Залежність коефіцієнту інбридингу F від розміру популяції t при різній чисельності особин N в межах однієї ділянки ареалу. Величина t визначає в скільки разів чисельність популяції більша розмірів радіусу вільного схрещування.

По-друге, для коливання чисельності величезну роль відіграють фактори, що пов'язані з характеристикою самої популяції, наприклад, щільність особин (відносна чисельність особин в просторі). Ці внутрішні фактори можуть вести до виникнення авторегулюючих коливань у популяції як організованій системі (Лобашов М. Є., 1970; Barbault R., 1977). Коливання чисельності популяцій є не тільки «вимушеним», але і необхідним елементом підтримки еволюційної структури популяції.

Розмах коливань чисельності окремих популяцій може бути значним. Відомі приклади коливання чисельності популяцій травневих хрущів *Melolonta hippocastani* в 1 000 000 разів (вже тому чисельність популяції у цього виду не може бути меншою кількох мільйонів особин).

Є чисельні дані про діапазон коливань чисельності популяцій у деяких групах тварин:

Твердокрилі	X 10 000 000
Лускокрилі, двокрилі, сардина, пеламіда	X 1 000
Гризуни	X 500
Кролики	X 100
Сельдеві, тріскові, зайці, білки	X 50
Горностай	X 35
Копитні, примати, хижі, хом'яки, осетрові, камбалові	X 10

Мова йде про коливання чисельності дорослих особин, тобто про відносні чисельності різних поколінь (генерацій). Постійні і значні коливання між чисельністю дорослих особин і чисельністю їх нащадків, які відображають «тиск життя», прямо пов'язані з інтенсивністю природного добору і можуть не мати прямого відношення до величини популяції.

Зрозуміло, що величина популяцій у тих гризунів, чисельність яких коливається у 500 разів, не може бути меншою тисячі особин – інакше в період чергового спаду вся популяція повністю вимре. Враховуючи необхідність успішної зустрічі особин різної статі для репродукції нащадків, чисельність популяції повинна бути, як мінімум, у два рази вищою діапазону коливань чисельності. Це обмеження, природно, не стосується облігатнопартеногенетичних або агамних форм.

Таблиця 11. Порівняння числа дорослих особин жаб *Rana ripiens*, що знаходились на нерестилищах і числа залишених ними кладок (Merrell D., 1968).

Нерестилище	Загальне число дорослих особин (в дужках – число дослідів по визначенню величини групи)	Число кладок ікри
1	1040 – 6384 (4)	80
2	512 – 955 (2)	48
3	220 – 256 (2)	46
4	147 – 248 (2)	102
5	96 – 209 (2)	96
6	120 – 133 (2)	112

З факту непостійності чисельності будь-якої популяції слідує необхідність при детальному аналізі групи вказувати, до якої фази хвилі коливань чисельності відноситься це визначення: одна і та ж абсолютна величина чисельності може мати принципово інше значення. Наприклад, якщо група жаб має максимальну чисельність у 500 особин, то навряд чи можна розглядати її

як популяцію, але якщо 500 особин складають мінімальну чисельність, то можна говорити про істинну популяцію.

Фактори, що визначають в першу чергу реальну чисельність популяції в певний момент її існування – смертність, народжуваність, іміграція, еміграція – підпадають під дуже значні генетичні варіації, але і по ним є істотні відмінності між популяціями (Berry R., 1979).

Ефективна величина популяції. Коли говорять про число дорослих особин в популяції, вважають спрощено, що кожна доросла особина, що досягла статевої зрілості, бере участь у статевому розмноженні. Насправді, це не так. Наприклад, по спостереженням за популяцією леопардової жаби *Rana pipiens* у стейті Міннесота (ЗСА) реальне число пар жаб, що відклали ікру на 6 нерестилищах, у порівнянні з загальним числом, що знаходились на нерестилищах дорослих особин відрізнялось у десятки разів (табл. 11).

Подібна ситуація властива не тільки амфібіям. У тетеруків *Centocercus urophasianus* «господарі токовища», чисельність яких складає всього кілька відсотків від загального числа статевозрілих самців, у популяції здійснюють 77 – 85 % спарювань (Scott J., 1942).

Ці результати типові: успішно розмножується лише частина (іноді зовсім невелика) від загального числа особин. Ці факти давно враховані в теоретичній біології (Wrighte S., 1938) поняттям **ефективна величина популяції** (N_e). Відомо, що N_e залежить від таких факторів, як система схрещувань, вікова структура популяції та ін. і завжди виявляються нижчими, ніж загальне число особин в популяції.

Коливання чисельності. Ефективний розмір популяції при коливаннях чисельності є гармонійна середня:

$$1/N_e = 1/t (1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t),$$

Де N_t є ефективна чисельність t -покоління. Наприклад, якщо в популяції з середньою ефективною чисельністю в 1000 екземплярів в одному з поколінь відбудеться зменшення до 50 екземплярів, тоді в інтервалі 10 поколінь:

$$N_e = 10 (1/50 + 9/1000) = 345.$$

Відповідно, якщо протягом трьох поколінь чисельність особин в якійсь популяції буде варіювати як 1000, 200, 5000, то ефективна величина

$$N_e = 3 / (1/1000 + 1/200 + 1/5000) = 480,$$

А не 2070, якщо вираховувати лише середню арифметичну.

Система схрещувань. Якщо число самців, що дають гамети для наступного покоління, N_m , а число самок N_f , то

$$1/N_e = 1/4 N_m + 1/4 N_f$$

Тому, в групі особин, яка має 90 самок, що розмножуються і 10 самців,

$$N_e = 36 \text{ особин, а не } 100.$$

Ефективна величина популяції залежить також від вікової структури популяції. Так, перекривання поколінь веде до різкого зменшення величини N_e . Різко змінюють ефективну величину популяції різні форми інбридингу. Та чи інакша ступінь інбридингу характерна для всіх без виключення популяцій будь-якого, оскільки можливість схрещувань і утворення нащадків завжди більша для особин, що менш віддалені одне від одного.

Безумовно, що величина радіуса репродуктивної активності (R_{ra}) – один з важливих факторів, що визначають розмір популяції. На сьогодні ще замало фактів для точного аналізу цієї залежності. При визначенні величини R_{ra} можна розрахувати мінімальну можливу величину ареалу популяції:

$$S_{min} = \pi R_{ra}^2$$

Як бачимо, проста на перший погляд проблема чисельності популяції різко ускладнюється при спробі визначити не разову (миттєву), а деяку узагальнену чисельність, що відображає величину популяції з врахуванням її історичної тягловості. Визначення ефективної (у генетичному сенсі) величини популяції (N_e) є лише першим наближенням до такої оцінки.

Безсумнівно, що окремими популяціями – тривало існуючими генетичними системами – є чисельні «острівні» у широкому сенсі цього слова групи особин. Часто ці групи повинні бути доволі чисельними, щоб витримати неминучі коливання природних умов (і викликані ними коливання чисельності популяцій), і в той же час достатньо єдиними, щоб не складатися, в свою чергу, з якихось самостійних одиниць.

Населення домових мишей *Mus musculus* острова Скокольм, безсумнівно, є справжньою популяцією: миші тут існують безперервно як мінімум двісті поколінь, немає тут розподілу населення на стійкі генетичні групи. Все населення мишей острова достатньо чисельне – за час спостережень протягом 11 років (20 – 30 поколінь) максимальна чисельність була 12 000 дорослих екземплярів (осінь 1961 р.). У період мінімальної чисельності (весна 1963 р.) лишалося всього 150 особин.

В Арктиці на островах Нова Земля мешкає стадо диких північних оленів *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758). Дослідження показали, що морфологічно та поведінкою ці олені суттєво відрізняються від північних оленів, що мешкають на материку і на близькому до Нової Землі острові Колгуєв. Чисельність новоземельського стада складає, в середньому, кілька тисяч особин. Враховуючи величезні відстані міграцій особин цього виду по ареалу (регулярні міграції у сотні або й тисячі кілометрів), здавалось би, що ця острівна група повинна бути зв'язана з

материковими популяціями через острів Колгуєв. Але цього не відбувається: олені взимку уникають пересування по морській кризі, а влітку у них немає для цього стимулу – основні літні пасовиська знаходяться на півночі островів, а не на півдні. Ізоляція оленів цієї популяції виникла багато тисяч років тому.

При визначенні величини популяції в природі завжди виникають складнощі, пов'язані з короткочасністю дослідження (що не охоплює хоча б кілька поколінь дослідженої популяції), а також труднощами просторового дослідження, при якому можна було б виявити стійкі популяційні межі.

Виникаючі при такій спробі історичного підходу до визначення істинної величини популяції труднощі стосуються, по-перше, складнощів визначення меж часового відрізка, по якому повинно вестися визначення середньої величини популяції, а по-друге, важливості диференційного обліку чисельності різних віковостатевих груп. Прикладом таких проблем є наступний. Припустимо, що в якийсь проміжок часу популяція якогось виду складає мільйон особин, а в наступний момент часу – тільки пару особин або навіть тільки одну запліднену самку. Ситуація не така вже й фантастична, якщо врахувати, що плодючість деяких організмів складає мільйони особин (місяць-риба, наприклад, продукує сотні мільйонів ікринок). Висновок про чисельність такої популяції в 2 особини буде такий же неточний, як і висновок про мільйон особин.

Сучасна наука не має поки що достатніх підходів і методів для визначення істинної (а не разової, миттєвої) величини популяції. Величина популяції залежить від багатьох факторів. Миттєва чисельність популяції тісно пов'язана з тривалістю життя (тяглістю генерації) і особливостями генетичної структури популяції, що

відображаються в становленні певної ефективної величини популяції (N_e). Простір, що займає популяція (її ареал), перш за все буде залежати від радіуса репродуктивної активності особин.

На основі вивчених популяцій можна приблизно назвати параметри середніх миттєвих величин популяцій:

Група	Діапазон середньої чисельності популяції (особини)	Величина ареалу (га)
Комахи	10 000 – 1 000 000	1 – 1 000
Амфібії	1 000 – 10 000	10 - 900
Рептилії	100 – 10 000	10 - 900
Птахи	100 – 1 000 000	10 – 1 000 000
Дрібні ссавці	1 000 – 90 000	10 - 900
Крупні ссавці	100 – 10 000	1 000 – 900 000
Вищі рослини	100 – 500 000	1000 – 9 000

По ходу розробки підходів і накопичення даних по величині популяцій вказані параметри будуть уточнюватись і тому наведені дані можна розглядати тільки як попередні.

ЛЕКЦІЯ XIII. ПОПУЛЯЦІЯ ЯК ОДИНИЦЯ ОХОРОНИ

Одна з проблем популяційної біології пов'язана зі збереженням рідкісних і зникаючих видів тварин та рослин. Масштаби проблеми значні. Наприкінці ХХ століття в день зникав один вид живих організмів. Нині, на початку ХХІ століття темпи вимирання зросли до одного виду за годину (Mayers N.). Десятки тисяч видів тварин і рослин потребують термінової охорони, сотні тисяч видів

переживають різкі зміни, що ведуть небезпечного зниження їх чисельності.

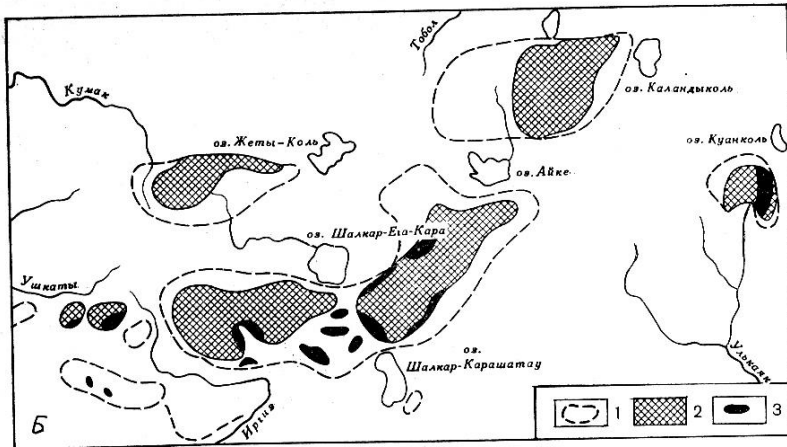


Рис. 44. Інсуляризація популяцій бабака *Marmota babax* в Актюбінській області (Казахстан) під дією антропогенного тиску (Дубровська Ю. А., 1962).

1 – території, де жили бабаки в історичному минулому.

2 – території, де бабаки були чисельними в недавньому минулому.

3 – території, де бабаки лишилися до 1957 року.

Будь-який вид зникає не зразу, а шляхом скорочення і зникнення окремих його популяцій. Тому популяційно-біологічні проблеми, пов'язані з охороною природи, сьогодні виявляються не просто актуальними, а надважливими: вид, що зник відновити неможливо, з кожним зникаючим видом бідніє біосфера і звужується спектр можливостей розвитку для людства в цілому. Розуміння важливості вирішення саме популяційних проблем охорони живої природи спонукало виникненню окремої науки – біології охорони природи (Soule M.). Всі

чисельні популяційні проблеми збереження живого в тій чи іншій мірі відображаються у двох головних: змінах структури популяції і змінах чисельності особин, що складають популяцію.

Зміни структури популяції. Реакція популяції та ушкоджуючий фактор буде суттєво відрізнятися у випадках різної вікової структури популяції. В одних випадках для загибелі популяції буде достатньо одноразового впливу якогось фактору, що усуває від розмноження всіх дорослих особин в період розмноження. Це можливо по відношенню до багатьох короткоживучих видів комах, дрібних птахів і ссавців з сезонним розмноженням один раз протягом життя. Наприклад, знищення (або просто усунення від розмноження) весною всіх дорослих землерийок-брунатнозубок *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 припинить існування популяції, бо в цю пору популяція складається виключно з дорослих особин. Але навіть повне знищення всіх дорослих особин травневих хрущів *Melolontha hypocaustani* не призведе до зникнення популяції, оскільки більша частина популяції цього виду існує в вигляді різновікових (колін) у різних горизонтах ґрунту. Крім того, будь-яка форма експлуатації природних популяцій включає селективну по відношенню до різних вікових груп антропогенну дію (збір насіння, або тільки плодів, або тільки проростків у рослин, промисел виключно дорослих особин промислових риб і т. п.) – це теж необхідно враховувати при організації охорони виду.

Не менш важливим є підтримка оптимальної статеві структури популяції. Часто антропогенний тиск направлено вибірково спрямований на одну з статей (наприклад, при промислі копитних чи китоподібних), що серйозно порушує статеву структуру популяції.

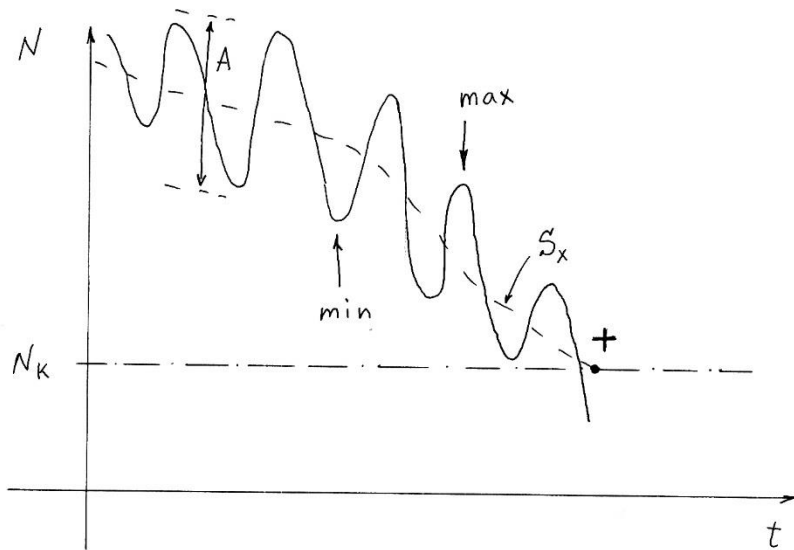


Рис. 45. Схема коливань чисельності популяцій з порушеним промислом, структурою та чисельністю (Берзін А. А., 1978).

S_x – середній рівень чисельності.

A – амплітуда коливань чисельності.

N_k – рівень мінімальної середньої чисельності популяції.

Ступінь стійкості природних популяцій до антропогенних дій у значному ступені пов'язаний саме з гомеостазом структурованості популяцій. Антропогенний тиск не може не зачіпати вікову, статеву, просторову, генетичну структуру популяції. Найчастіше в результаті цього дробляться популяційні ареали, знижується щільність популяції, контакти між особинами стають спорадичними. Негативним результатом цих процесів є зниження життєздатності популяції, її згасання, але на певному етапі цього процесу можливе прискорення

мікроеволюції. Так, якщо чисельність особин фрагментованих частин популяції виявляється достатньо значною, а зміна поколінь достатньо швидкою, то антропогенний тиск може стати причиною пришвидшення адаптаційних процесів і в результаті – до нового розквіту популяції. Ці процеси спостерігаються, наприклад, при поширенні масових видів, що подавляються людиною.

Зміни величини популяції. Популяція як природно-історична структура може існувати тільки при певній амплітуді в певному діапазоні величин (і по числу особин, і по простору). Верхня межа, що визначає можливість збереження популяції як генетичної системи, в контексті проблем охорони мають лише теоретичне значення, і головна увага звернена нині на нижні межі, при яких популяція ще може існувати. Широко обговорюється проблема **мінімальної чисельності популяцій** (Beggs R., 1971; Franklin J., 1980 та ін.). Визначення мінімальної чисельності популяції, при якій популяція могла б зберегтися тривалий час, у наш час стає однією з важливих проблем охорони багатьох видів – і тих, що утримуються в неволі, і тих, що живуть в природних умовах.

В першу чергу при вирішенні проблеми визначення мінімальної величини популяції постають дві різнопланові завдання:

1. Короткочасне і термінове – зберегти популяцію на якийсь час в контрольованих умовах, не допустивши зниження життєздатності популяції і не допускаючи (або зменшуючи до мінімуму) можливі незворотні генетичні зміни. При цьому важливим є збереження генетичного поліморфізму, оскільки його втрата буде перешкоджати вирішенню завдання 2.
2. Довготривале – виробка в популяції адаптацій до життя в умовах зміненого середовища.

Практично мінімальна величина популяції визначається в першу чергу небезпекою негативних наслідків інбридингу. Якщо популяція лишається невеликою, рідкісні алелі неминуче (у результаті дрейфу генів) повинні втрачатися. Ймовірність втрати (L) рідкісного алеля за генерацію рівна:

$$L = \frac{1}{2} N_e$$

По мірі втрати алелей буде зменшуватись число гетерозигот, буде рости гомозиготність.

Є три основні небезпеки інбридингу:

- 1) виникнення інбредної депресії;
- 2) виникнення випадкових змін фенотипу;
- 3) зниження успадкованості ознак і властивостей.

Зовнішньо інбредна депресія виражається переважно у зменшенні швидкості росту, зниженні розмірів дорослих особин і втраті плодовитості. Було показано, що збільшення коефіцієнту інбридингу на 10 % може привести до зменшення плодовитості на 5 – 10 %. Коефіцієнт інбридингу в 10 % приблизно відповідає тому ступеню інбридингу, який спостерігається в групі з 5 дорослих особин, що розмножуються протягом одного покоління, або 25 особин, що розмножуються протягом 5 поколінь, що не перекриваються.

У селекції вважається, що ступінь інбридингу в одному поколінні не повинна перевищувати 2 – 3 % інакше добір не встигає усунути з популяції шкідливі алелі. Практика тваринництва говорить про можливість короточасного безпечного інбридингу в 1 % на покоління (що відповідає ефективній величині популяції в 50 особин). Звідси в біології охорони природи виводиться **правило короточасного виживання** – правило 1 % інбридингу (Soule V., 1980).

Але для збереження фенотипу диких тварин необхідно вести добір по набагато більшому числу ознак і

властивостей, ніж це роблять у тваринництві. Збільшення ж числа ознак, по яким ведеться добір, викликає необхідність зниження ступені інбридингу. Вже через 20 – 30 поколінь популяція з $N_e = 50$ особин втрачає біля $\frac{1}{4}$ генетичного різноманіття., тому рівень $N_e = 50$ екземплярів виявляється теоретично неприпустимим для вирішення завдань тривалого збереження популяції.

Другий важливий висновок з практики тваринництва – помітне зниження плодовитості в невеликих за розмірами популяціях навіть при величинах коефіцієнту інбридингу 0,5 – 0,6 %. Емпіричне узагальнення таке, що **число поколінь до вимирання у результаті інбредної депресії приблизно в 1,5 рази більше ефективної величини популяції** (тобто популяція з 10 особин, що розмножуються у кожному поколінні дорослих тварин згасне по причині інбредної депресії через 15 поколінь).

На долю популяції впливають також інші фактори, крім інбредної депресії, в першу чергу флуктуація чисельності. Звичайним для популяцій більшості хребетних є 10 – 100 кратне зменшення чисельності (більші – у менших форм), а для популяцій безхребетних – 100 – 1000 кратне зменшення чисельності.

Враховуючи це, приймається, що **ефективна величина популяції для вищих хребетних, що забезпечує їх надійне виживання, не повинна бути менша кількох сотень особин, а для безхребетних – кілька десятків тисяч особин.**

ЛЕКЦІЯ XIV. ПОПУЛЯЦІЯ ТА ВИДОУТВОРЕННЯ

Популяція – елементарна одиниця еволюції

У будь-якій області біологічних досліджень доводиться розділяти досліджуваний матеріал на певні одиниці, що потім не підлягають поділу в контексті даної області досліджень. У генетиці такою одиницею є ген, у систематиці – вид, в екології – біогеоценоз. Таке розділення відображає дискретну природу життя. В еволюційних дослідженнях такою одиницею виявилась популяція.

Будь-які зміни окремих особин до будь-яких еволюційних процесів самі по собі призвести не можуть: індивідуально та дискретно виникаючі зміни повинні бути груповими, підпадати під дію тих чи інших еволюційних факторів. Це можливо лише в рамках популяції як мінімальної, довгоіснуючої, організованої групи особин, що неподільна без втрати її цілісності та інших властивостей (і в цьому сенсі елементарна) і має власну **еволюційну долю**.

Іноді при визначенні популяції відкидається **принцип елементарності** її як еволюційної одиниці. При цьому начебто виникає можливість несуперечливого визначення популяції як будь-якої самовідворювальної групи, що складається з особин, імовірність схрещування яких з особою цієї групи вище, аніж з особою не з цієї групи, і які несуть гени в низці поколінь об'єднані в складі геному однієї особини (Міна М. В., 1986). Але таке логічне визначення застосовуване і до окремої популяції в еволюційно-генетичному сенсі сього терміну, і до будь-яких груп популяцій, геть аж до підвиду, виду, до груп, що іноді включають навіть близькі види. Це можливе під час випадків **міжвидової інтрогресії генів**. Визначені Міною М. В. групи особин реально існують в природі в особин,

що розмножуються схрещуванням. Але вони являють собою інший природний феномен, лише частково співпадаючий з популяціями як елементарними одиницями еволюції і мінімальні по величині самостійними природно-історичними групами особин.

У природних популяціях або поступово, або відносно різко змінюється частота різних генотипів: один набір і числові співвідношення генотипів змінюються іншим набором і відповідними частотами. Така зміна популяційного аделофонду – генотипічного складу популяції – є елементарною еволюційною подією. Не тимчасову флуктуацію генетичного складу популяції (що відбувається всюди і безперервно у будь-якій популяції), а тільки достатньо тривалу зміну можна вважати елементарною еволюційною подією. Критерієм тривалості виявляється час (у числі поколінь), що необхідний для виникнення генетичної рівноваги: перехід від одної генотипічної рівноваги до іншої і буде елементарним еволюційним явищем. Кожне таке явище виникає у природній популяції не саме по собі, а в результаті дій елементарних еволюційних факторів на елементарний еволюційний матеріал.

Елементарним еволюційним матеріалом виявляються мутації – дискретні зміни дискретних одиниць спадкової інформації – генів, хромосом, хромосомних наборів і таких реплікуючих позаядерних структур як пластиди, мітохондрії, плазмиди, що теж несуть генетичну інформацію, а також транспозонів – мобільних генетичних елементів (МГЕ). Мутації є причинами змін різних ознак і фластивостей фенотипу в цілому, їх комбінації та рекомбінації визначають всю мінливість живих організмів, а також гетерогенність природних популяцій і відмінності між таксонами.

Елементарними еволюційними факторами, тобто причинами, що первісно викликають зміни генотипічного складу популяцій є чотири фактори:

- 1) мутаційний процес;
- 2) коливання чисельності (популяційні хвилі або хвилі життя);
- 3) ізоляція;
- 4) природний добір.

Ці фактори по характеру дії можна розділити на дві групи: (1-3) фактори, що ненаправлено і стохастично змінюють генотипічний склад популяцій (їх часом називають генетико-автоматичними процесами); (4) – природний добір – єдиний направлений фактор еволюції. При цьому мутаційний процес, дрейф генів, популяційні хвилі є **факторами-постачальниками** елементарного еволюційного матеріалу, ізоляція – **фактором-посилювачем** генетичних відмінностей, що виникають, а природний добір – єдиним фактором, що формує адаптації.

Будь-яка популяція постійно підпадає під сумісний тиск усіх чотирьох елементарних факторів еволюції: в популяціях всіх організмів постійно відбувається мутаційний процес, у всіх популяціях відбуваються флуктуації чисельності, будь-яка популяція ізольована від сусідніх, постійно наявний природний добір. Але **тиск цих факторів може змінюватися незалежно один від одного і достатньо різко.**

Тиск мутаційного процесу може змінюватись в зв'язку з локальними підвищеннями фону фізичних та хімічних мутагенів. В історії будь-якої популяції час від часу відбувається підвищення або зниження чисельності (що призводить до змін тиску популяційних хвиль як еволюційного фактору). Ізоляційні бар'єри, що обмежують будь-яку популяцію, час від часу зростають або знижуються. Нарешті, постійно змінюється вектор (тиск і

напрямок) природного добору (хоча, тиск добору в більшості випадків виявляється вище сумарного тиску всіх інших елементарних факторів). Це посередньо підтверджується швидким виникненням резистентності до інсектицидів у комах, виникненням нечутливості до високих концентрацій важких металів в ґрунті в деяких рослин та іншими прикладами виникнення адаптацій, якими може бути свідком дослідник.

Дію кожного з цих факторів необхідно розглядати завжди по відношенню до конкретної популяції, а не до виду в цілому.

Природні популяції кожного виду перебувають в матриці різного роду взаємодій. Характер цих взаємодій визначається, переважно, ступінню тиску ізоляції між цими популяціями. По біологічному вмісту такі взаємодії можуть бути двох типів. До першого типу відносяться випадки однібічних або двобічних міграцій особин окремих генотипів, що перебувають під особливим тиском добору з однієї популяції до іншої (**дифузія алелів**). Таким чином прогресивні ознаки і властивості (що завжди відносно) можуть поширюватись в межах ареалу виду, доки не досягнуть або нездоланих бар'єрів або адаптивних меж.

Крім такої дифузії алелів можливий інший тип взаємодії між популяціями: витіснення особин однієї популяції іншою. Цим шляхом відбувається розселення однієї популяції за рахунок іншої, що можливо лише в тих випадках, коли одна з популяцій щодо більшості особин цієї популяції досягає більш високого рівня відносної життєздатності у конкретній сукупності екологічних умов. Ці два типи взаємодії популяцій являють собою крайні

випадки: в природі повинні спостерігатися всі перехідні події.

Аналіз популяційних процесів з мікроеволюційної точки зору є важливим завданням під час будь-якого вивчення природних популяцій.

Вплив особливостей популяції на формування еволюційних явищ

Елементарні еволюційні явища лежать в основі всіх подальших, більш крупних, механізмів та явищ в еволюції, що складають її первісний вихідний момент. Різні особливості популяції безпосередньо або опосередковано впливають на формування еволюційних явищ. Не можна забувати і про те, що при визначенні властивостей самих популяцій первісним виявляється дія елементарних еволюційних факторів.

Найважливіші особливості популяцій, які впливають на формування елементарних еволюційних явищ, наступні: величина популяції, рівень ізоляції популяції від сусідніх популяцій, стан популяції в загальній системі популяцій виду (периферійний чи центральний), статева структура, вікова структура популяції.

Зменшення ефективної величини популяції та ареалу популяції (сумісно з іншими рівними умовами) повинно прискорювати більшість змін, що виникають. При цьому, як свідчить практика, буде суттєво посилюватись роль стохастичних факторів.

Зниження тиску ізоляції призводить до більшого впливу сусідніх популяцій, що ніби розчиняють специфічний генотипічний склад конкретної популяції. Високий рівень ізоляції підвищує імовірність змін генотипічного складу популяції під впливом стохастичних факторів. Збільшення рівня ізоляції (разом з одночасним зменшенням розміру популяції) різко підвищує імовірність

прояву рецесивних мутацій і призводить до підвищення гомозиготності популяції. Це, з одного боку, може прискорити виникнення елементарного еволюційного явища, а з іншого – різко обмежити потенційні зміни тиску і напрямку добору, може поставити популяцію перед загрозою вимирання.

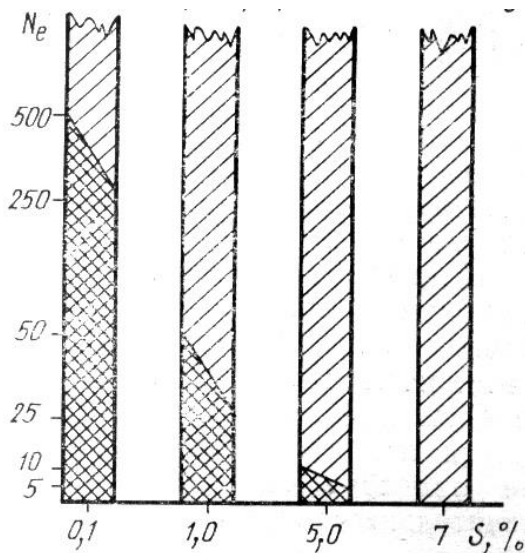


Рис. 46. Відносні значення природного добору (направленого фактору) та стохастичних еволюційних сил (дрейфу генів) при різних ефективних величинах популяції (N_e). S – коефіцієнт добору (R. Berry, 1971).

Загалом ефект ізоляції виявляється сприятливим для швидкого формоутворення: аналіз випадків швидкого формоутворення деяких острівних форм однозначно свідчить про це. З 30 досліджених в Великобританії підвидів дрібних ссавців (мишей та полівок) 29 (97 %) виявлені саме на островах (R. Berry, 1977).

Маленькі і сильно ізольовані популяції частіше зустрічаються на периферіях видового ареалу: загального видового ареалу, окремих, ізольованих одна від іншої частин видового ареалу, на еколого-фізіологічній периферії (біля висотних, температурних та інших будь-яких меж поширення виду).

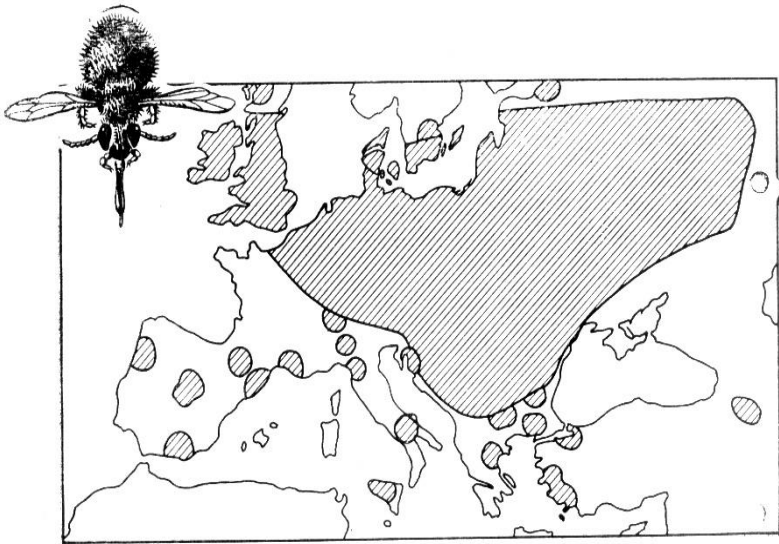


Рис. 47. Виникнення фенотипічно відмінних груп популяцій на периферії ареалу (W. Reinig, 1939). У безперервному ареалі основного підвиду джмеля *Bombus agrorum* географічна мінливість порівняно невелика. Більшість периферійних груп популяцій морфологічно відрізняються від інших і більшість з них є самостійними підвидами.

На їх основі можуть виникати групи популяцій, що значно відрізняються генотипічною складовою (і

фенотипічною) від основної частини виду; саме така ситуація була виявлена W. Reinig, 1939 під час вивчення географічної мінливості джмеля *Bombus agrorum* в Європі. Частіше саме на периферії видового ареалу виявляються поліплоїдні форми та інші відхилення.

З генетичної точки зору периферійні популяції виявляються частіше з меншим розміром генетичного вантажу (і відповідно, з меншим резервом мобілізаційної мінливості), з меншим числом леталей і меншою гетерозиготністю (P. Pfrim, 1983).

Імовірно, кожна популяція на межі ареалу може мати менший об'єм генетичної мінливості. Але сумісно всі межові (кресові) популяції будуть більш різноманітні, ніж центральні. Отаке то життя на кресах! А ви думали...

Структура популяції щодо багатьох вікових груп призводить до одночасного існування в популяціях кількох поколінь дорослих, що перекриваються і розмножуються. Це може суттєво ускладнити систему схрещувань у такій популяції і послабити ізоляцію в часі між поколіннями в порівнянні з популяціями, що мають у момент розмноження особин лише одне покоління або одну вікову групу. Така ситуація може бути не сприятлива для виникнення і закріплення елементарних еволюційних явищ і наступного формоутворення. Мала популяційна дослідженість більшості видів не дозволяє наводити порівняльні дані щодо різних видів, але посереднім підтвердженням цього висновку може служити явище виявлене М. В. Міною (1971): зворотний зв'язок між числом видів в роді і числом вікових груп, що розмножуються одночасно і поколінь, що характерні для популяцій конкретного роду.

Є дані, що свідчать про існування достовірно високої і тривалої кореляції між числом річних класів чи вікових груп, що одночасно розмножуються в різних видів в

родині лососевих риб (Salmonidae), і рівнем «прогресивності» каріотипу (що визначається по індексу каріотипічного різноманіття щодо вихідного каріотипу $2n = 100$, $NF = 100$).

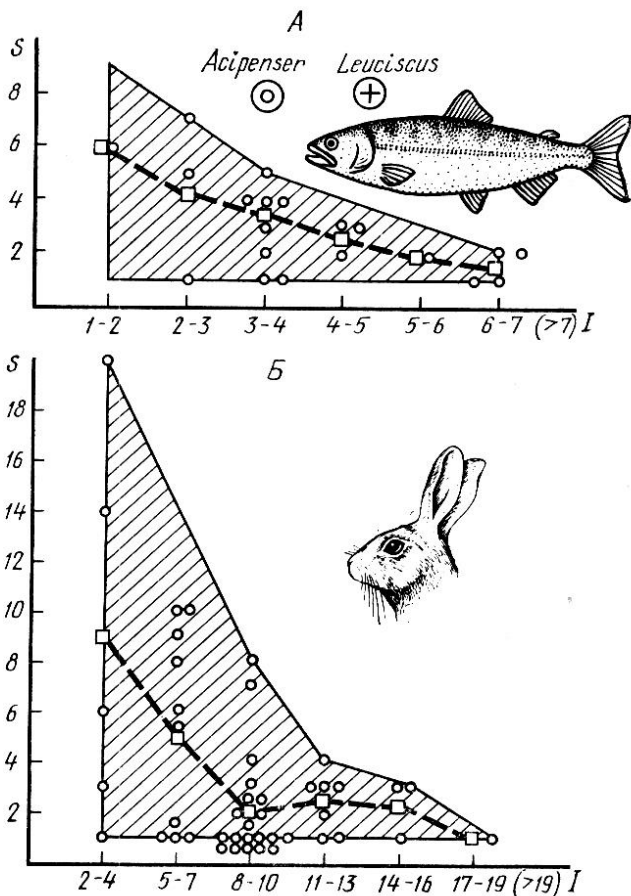


Рис. 48. Зв'язок між числом видів у роді і числом поколінь, що одночасно розмножуються серед риб (А) та ссавців (Б) (Міна М. В., Тимофєєв-Ресовський Н. В., 1977).

Процес формоутворення в цілому і процес еволюції каріотипу не обов'язково повинні співпадати в часі, хоча імовірність закріплення в процесі мікроеволюції нової мутації у широкому розумінні цього поняття (в тому числі і будь-якої хромосомної перебудови), повинна бути вища в форм з більш сильною ізоляцією в часі, тобто при меншому числі поколінь, що перекриваються і різних вікових груп, що розмножуються одночасно.

Між відхиленням від вихідного співвідношення статей 1 : 1 і особливостями формування еволюційних явищ не простежується певного зв'язку. Різке відхилення від рівноважного співвідношення статей є переважно спеціальними адаптаціями для певних популяцій і не впливають самі по собі на швидкість чи інші особливості процесу мікроеволюції. В агамних та партеногенетичних форм можливості еволюційної апробації спадкових форм, що виникли *de novo* вища: в них будь-яка мутація одразу ж проявляється, не приховується в гетерозиготному стані. Але темп еволюції таких форм нижчий, аніж в двостатевих організмів. Їх широкі можливості пристосувань до різних змін умов середовища гальмують прогресивний розвиток, що пов'язаний з отриманням адаптацій більш широкого значення. Другою важливою еволюційною якістю таких популяцій є здатність переносити більш різкі коливання чисельності: виникнення цілої популяції можливе від єдиної **пропагули**, що зберігає часом життєздатність довгий період часу.

Просторово-генетична структура популяції – важливий фактор, що впливає на виникнення елементарних еволюційних явищ. В одних випадках відбувається розділення популяції на групи демів, що зберігають свою самостійність протягом низки поколінь, в іншому випадку відбувається інтенсивне «перемішування» особин. Таке от спостерігається в популяціях деяких видів

качок (з величезним радіусом репродуктивної активності) або в риб при наявності одного або кількох нерестилищ для всієї популяції. Звичайно, ці ситуації утворюють різний еволюційний фон для виникнення і поширення стійких змін генофонду популяції: під час наявності рівних умов у першому випадку генотипи, що знову виникають виявляються локалізованими протягом низки поколінь, у другому випадку – можуть швидко поширитись по всій популяції. Але в першому випадку популяція може являти собою мозаїку генетично відмінних демів з якої (під час зміни вектору добору) можливий швидкий добір і розмноження (з повним використанням потенції геометричної прогресії розмноження) рідкісного генотипу. У другому випадку такий процес буде явно сповільнений.

С. Райт у 1948 році встановив, що швидкість мікроеволюції повинна бути більша в розділеній на дрібні групи особин популяції в тому випадку, якщо кожна з груп підпадає під власний вектор природного добору. Якщо такі групи особин представлені островами, то характер поширення нового алеля буде відповідати моделі «stepping – stone» (моделі «каменю для переходу через струмок»), яку розробили М. Кімура та Г. Вейсс (1963). Згідно цій моделі найближчі островці мають генофонд, більш корельований з предковим, чим островці, взяті випадково. Відповідно, чим більше проміжних островців виявляються між двома островами, що порівнюються, тим більш корельованими будуть їх генофонди (не дивлячись на те, що загальна дистанція між островами лишається тою ж самою). Насправді, замість зміни алелофонду «одним стрибком» потік алелей через багато проміжних островців повинен привести до змін кожного маленького островця, і цей процес повинен повторюватись багато разів (D. Levin, H. Kerster, 1969).

Подібних модельних ситуацій відомо багато в теоретичній популяційній біології. У той же час в будь-якій популяції діє одразу велике число різних факторів. Ясно, наприклад, що (при наявності інших рівних умов) розділення популяції на дрібні групи особин є одним з реальних умов для швидкої еволюції. Саме таке розділення і відбувається, наприклад, в більшості гризунів роду *Marmota*, що утворюють стійкі багатосімейні групи протягом багатьох років. Але виявляється, що дифузія алелей за рахунок дуже активної міграції молодих особин настільки велика, що перешкоджає фіксації генетичних варіантів, що виникають (O. Schwartz, K. Armitage, 1980).

Таблиця 10. Зв'язок між рівнем генетичної мінливості і швидкістю еволюції (що визначається по швидкості зміни чисельності протягом 25 поколінь) у лабораторних популяціях *Drosophila serrata* Malloch, 1927 (згідно досліджень F. Ayala, 1965).

Лінія	t°C	Середнє число мух в популяції — ($\bar{X} \pm S_x$)	Середня швидкість збільшення числа мух за покоління
«Попондетта» (Нова Гвінея)	25	1862 ± 79	31,5 ± 13,8
«Попондетта» X «Сідней» (Австралія)	25	2750 ± 112	58,5 ± 17,4
«Попондетта»	19	1724 ± 58	25,2 ± 9,9
«Попондетта» X «Сідней»	19	2677 ± 102	61,2 ± 13,8

Загалом, можна прийти до висновку, що просторово-генетична структура популяції буде визначати просторово-генетичну структуру виду в цілому: у видів з дуже великими радіусами репродуктивної активності процеси формоутворення сповільнені (В. Грант, 1985).

Існує прямий зв'язок між рівнем генетичної мінливості популяції і можливістю швидких змін. Ця теза не тільки основана на теоретичних розрахунках (R. Fisher, 1930), але і підтверджене прямими дослідженнями. Так були створені експериментальні популяції дрозофіл, що складались з різних ліній різного походження – ці популяції мали підвищену генетичну мінливість і швидкість її змін була в середньому в два рази вища, ніж у вихідних популяціях.

Загалом, можна сказати, що особливості популяції, безсумнівно, повинні впливати на швидкість фіксації елементарних еволюційних явищ. Питання полягає в тому, чи буде це явище визначальним в порівнянні з дією різних елементарних еволюційних факторів. Безсумнівно, що всі популяції певного виду мають різні еволюційні потенції.

Популяція і систематика

Популяції є нижчими встановленими, тривалий час існуючими в еволюції групами певного виду, що займають певний ареал у середині виду. Всі популяції неминуче відрізняються одна від одної певними особливостями і зрештою генетично унікальні. Як стійку і генетично унікальну групу особин популяцію можна було б вважати крім всього іншого ще й елементарним, нижчим таксоном.

Але насправді, це не так. Будь-який таксон характеризується тими або іншими морфологічними ознаками і займає певний ареал. Популяції теж займають ареал, але характеризуються не настільки різними своєрідними ознаками, що притаманні більшості особин, а

різними співвідношеннями генотипів (алелей). Популяції не обов'язково виражаються в фенотипічно встановленій відмінності всіх (або більшості) особин однієї популяції від іншої. Тому, будучи елементарним розділом видового населення, популяції автоматично не можуть бути включені в систему внутрішньовидових таксонів.

У той же час в систематиці необхідно враховувати популяції. Іноді підвиди можуть співпадати або з окремими популяціями, або (що буває частіше) з невеликою групою відокремлених популяцій. Під час розширення популяційних досліджень число випадків, коли певні групи популяцій будуть відрізнятися від сусідніх на рівні 75 % відмінності особини (формальний ранг підвиду в зоологічній систематиці), буде зростати. Наприклад, безсумнівно, що багато з 200 (!) описаних підвидів *Thomomys bottae* (дослідження J. Patton, 1983) є окремими крупними популяціями або групами, що складаються з дуже небагатьох популяцій. Потрібно врахувати і лавиноподібне збільшення числа ознак, що залучаються до вивчення внутрішньовидової мінливості з фенетичним підходом. Все це дозволяє передбачити в найближчому майбутньому різке збільшення числа описаних підвидів.

Знання популяційної структури видового ареалу здатне в будь-якому випадку значно уточнити чисельні проблеми внутрішньовидової систематики. Є кілька цікавих прикладів такого аналізу. Перший йде зі сторони генетичного дослідження і стосується ситуації з комплексом видів дрозофіл *Drosophila willistoni*. При цьому замість класичної схеми «популяція – підвид – вид» виявилось неминучим виділення категорій: «популяція – підвид – напіввид – вид – надвид». Другий приклад йде зі сторони систематики і стосується дослідження складного комплексу форм попелиць кількох близьких родів *Aphis*,

Disaphis, Anuraphis, Tetraneura та інших (Шапошніков Г. Х., 1974).

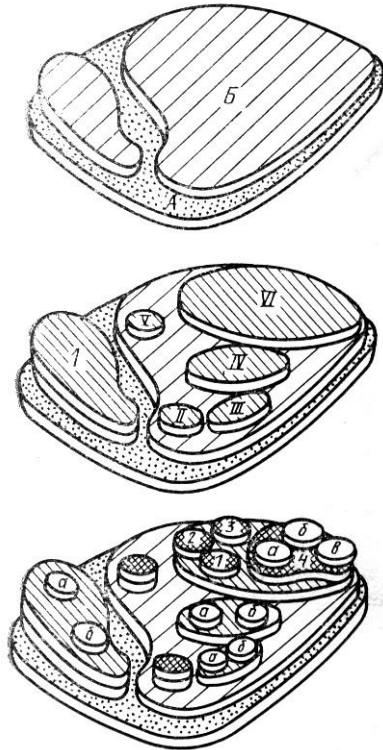


Рис. 49. Схема реальної еволюційної ситуації, що склалася в групі видів *Drosophila willistoni* у центральній та південній Америці (Ф. Айала, 1984). Відносини між формами зображені зрізами філогенетичних стовбурів. А, Б – групи близькоспоріднених видів двох різних рівнів близькості (надвидовий рівень). I – VI – окремі видові стовбури. 1 – 4 – напіввиди. а, б – підвиди.

На величезному матеріалі показана необхідність описання популяційної різноманітності в категоріях:

популяція → суперпопуляція (комплекс споріднених популяцій) → раса (комплекс географічно або екологічно подібних популяцій) → підвид (комплекс рас) → напіввид → вид.

Третій приклад підходу до внутрішньовидової систематики пов'язаний з результатами робіт медичних зоологів. Досліджували популяційну структуру широко поширеного виду кліщів *Ixodes persulcatus*. У результаті досліджень виділили п'ять категорій популяційної структури: популяція – група популяцій – клас популяцій (об'єднання груп популяцій) – регіональний комплекс популяцій (група класів популяцій) – вид (Коренберг Е. І., 1978). Вперше для конкретного виду стало можливим визначити порядок загального числа популяцій – кілька десятків тисяч (Коренберг Е. І., Лебедева Н. Н., 1976).

Четвертий приклад аналізу внутрішньовидової таксономічної структури йде від детального морфологічного аналізу спорідненості і відмінностей популяцій (Межжерін В. А., 1984). Під час такого аналізу стало можливим виділити шість різних популяційних груп (у тому числі два типи видів).

Внаслідок аналізу частот алелей (переважно електроморф, але ту ж процедуру можна здійснити і з морфологічними фенами) виникає можливість порівняння величин генетичної (фенетичної) спорідненості (I) та генетичної (фенетичної) дистанції (D) між групами популяцій, що досліджуються.

З використанням описаних вище методів були підраховані середні величини генетичних відмінностей між популяціями і групами популяцій різних рангів для різних груп організмів.

Існує цікава проблема, що підпадає дослідженню як з позицій внутрішньовидової таксономії, так і з позицій загального вивчення популяцій: співпадіння меж

популяцій з кордонами внутрішньовидових таксонів. Оскільки кордони внутрішньовидових таксонів повинні в певній мірі співпадати з ізоляційними бар'єрами, а популяції теж завжди обмежені ізоляційними бар'єрами, то під час детального вивчення внутрішньовидової мінливості можна спробувати встановити зв'язок між кордонами підвидів та інших внутрішньовидових таксонів з кордонами відповідних популяцій. Цікава також проблема зв'язку між ознаками, що характеризують той чи інший таксон, і процесами внутрішньо- і міжпопуляційних змін.

Прогрес в сучасній внутрішньовидовій систематиці буде тісно пов'язаний із залученням даних популяційної біології і, зокрема, морфофізіології та феногеографії.

Популяція та мікрофілогенез

Одним з цікавих сучасних розділів теоретичної популяційної біології є відновлення мікрофілогенезу тих чи інших груп популяцій – історичного походження окремих частин видового населення.

Одним із прикладів є відновлення єдиної можливої послідовності філогенетичних зв'язків між групами популяцій в групі дрозофіл *Drosophila pseudoobscura* – *Drosophila persimilis* на основі розрахунків поширення в них послідовностей хромосомних інверсій. Принципово схожа можливість відновлення філогенезу групи популяцій виникає під час аналізу поліплоїдних комплексів рослин. Наприклад, комплекс популяцій *Galium anisophyllum* Vill. у Європі має популяції всіх рівнів поліплоїдії від $2n$ до $10n$ (F. Ehrendorfer, 1968). Єдино можлива розшифровка таких рядів – походження груп більш високої плоїдності від груп з низькою плоїдністю. Нині відомо десятки прикладів подібних процесів (V. Grant, 1985).

Під час звичайного вивчення популяцій рідко виникає така можливість зі 100 % достовірністю відновити хід мікрофілогенезу згідно ознак фенотипу. Але іноді все таки можливо з високим рівнем достовірності судити про мікрофілогенез.

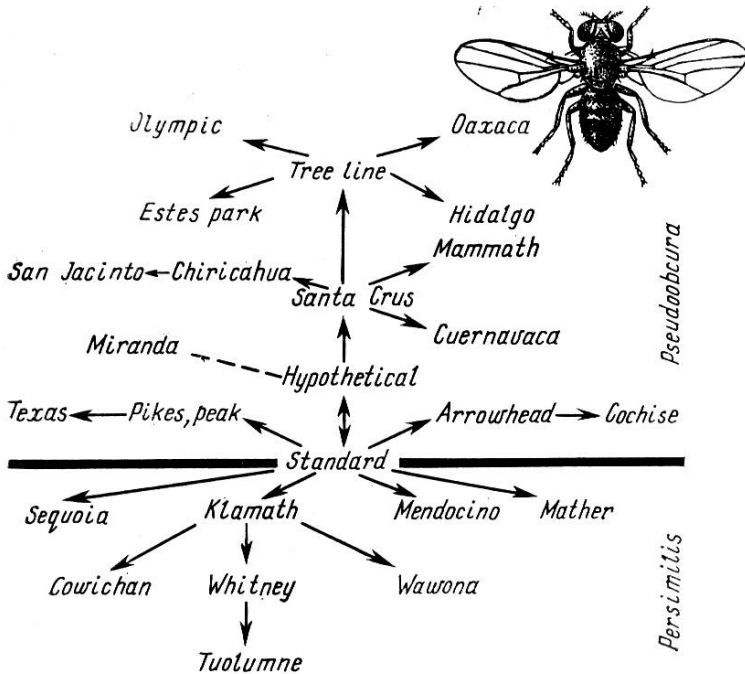


Рис. 50. Схема мікрофілогенезу груп популяцій дрозофіли *Drosophila pseudoobscura* – *Drosophila persimilis*, що створена на основі вияснення поширення складних хромосомних інверсій (Т. Dobzhansky, 1951).

Зокрема, в Євразії існує чітка межа між популяціями людини з різною (великою та малою) частотою лопатоподібних різців. Ця межа між монголоїдами (велика частота лопатоподібних різців) та негро-індоєвропеоїдними гілками розвитку виду *Homo sapiens*.

Ця межа маркує історичні процеси давниною не менше аніж кілька десятків тисяч років. У Східному Сибіру – нескінченному і страшному, як показали дослідження Зубова А. А. (1973), виключення стосуються аборигенного населення Олекмінська, Кіренська та Вітима – перших поселень москалів, що виникли в процесі заселення цього регіону в XVI столітті. Якщо ж до частоти лопатоподібних різців додати ще й деякі фени будови зубів (такі як наявність горбика Корабеллі), то можна навіть встановити з якої губернії центральної Московії були родом перші переселенці, що заснували ці селища в глибинах Сибіру. Аналогічним чином по фенам зубів можна відновити, звідки виникла колонія гебреїв в Індії або колонія японців, що вже більше 100 років живуть в Амазонії.

У кішок *Felis catus* Linnaeus, 1758 відомо 19 різних алелей, що маркуються чіткими, здалеку помітними фенами, у тому числі 15 алелів кольору та плямистості, два алеля якості шерсті (довгошерстість та короткошерстість) і два алеля довжини хвоста. Кішки порівняно мало підпадають під штучний добір, і як показують спостереження, частота фенів (алелей) в їх популяціях зберігається стабільною і може служити хорошим маркером потоку генів.

Встановлена залежність спорідненостей щодо частоти відмічених фенотипів між популяціями кішок у Чікаго, Сан-Луїсі, Лауренсі від напряму руху перших поселенців наприкінці XVII – на початку XVIII століття, що йшли на Дикий Захід вздовж знаменитої стежини Санта-Фе. Частота фенів в популяціях кішок у містах стејту Тексес демонструє злиття двох різних по походженню фенофондів кішок: з півночі – англійських, з півдня – іспанських колоністів (N. Todd, 1974).

Два наступних приклади теж пов'язані з просуванням людини. Перший стосується географічного поширення

деяких ознак молюска *Ceræa nemoralis* у Північній Америці. Цей вид потрапив до такого необачного Нового Світу зі старої матінки Європи тільки в ХІХ столітті і нині зустрічається тут на величезних територіях геть аж до Тихого океану.

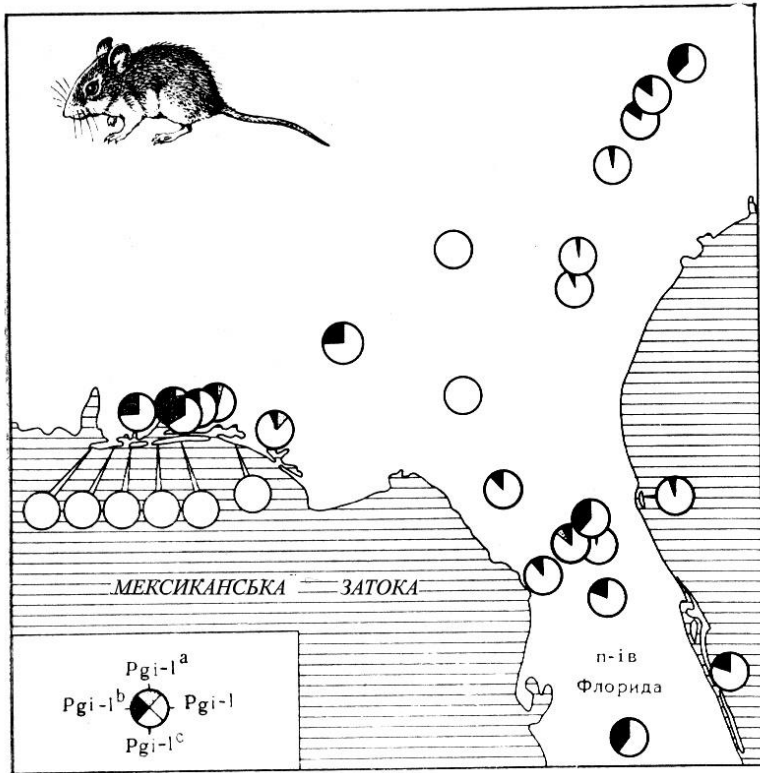


Рис. 51. Частота різних електроморф фосфоглюкоізомерази та лактатдегідрозенази в кількох популяціях мишовидних хом'ячків *Peromyscus polionotus* стейтів Флорида, Алабама, Джорджія (ЗСА) (R. Selander, 1970).

Вивчення феногеографії (фенів смугастості, кольору мушель, трьох електроморф) в 31 популяції стейтів Онтаріо, Нью-Йорк, Вірджинія, Массачусетс та популяцій Європи показало, що всі північноамериканські популяції можна розділити на дві нерівні групи: меншу, що включає популяції цього виду зі стейту Вірджинія, та більшу, що охоплює всі інші популяції. Поєднання вивчених фенів дозволило висунути версію, що вірджинські популяції цього виду моллюсків походять з італійських популяцій, тоді як всі інші популяції, що населяють решту Північної Америки утворились з північноєвропейських популяцій (P. Brussard, 1975). Аналогічні роботи відомі і щодо інших видів моллюсків (B. Burnet, 1972).

Наступний приклад теж стосується одного з мігрантів до Північної Америки – курурудзяної (стеблової) вогнівки *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796), що сильно шкодить сільському господарству. Один із методів боротьби – приваблення метеликів феромонними пастками. Для двох ізомерів найсильнішого феромона 11-тетрадецинілацетата виявили два «феромонних фенотипи»: одні метелики з популяцій цього виду підпадали під дію одного ізомеру, другі – абсолютно не реагували на цей ізомер, але реагували на інший ізомер цієї речовини. По цій ознаці було вивчено 28 європейських і 14 американських популяцій. У популяціях зі стейтів Нью-Йорк та Пенсильванія виявились такими ж як феромонні характеристики – по суті фізіологічні фени – як і в популяціях біля міст Болонья (Італія) та Вагенінгін (Нідерланди). Виявляється, що в 1909 – 1914 роках як раз з цих європейських міст привезли до Америки велику кількість зерна; з ними і потрапив цей вид шкідників, що стійко зберіг за 100 років свій фенофонд (J. Klun, 1975).

Наступний приклад стосується вивчення 4 електроморф різних популяцій мишовидних хом'ячків

Peromyscus polinotus. Були досліджені популяції цього виду, що живуть на берегах Мексиканської затоки і на оточуючих територіях. На островах алелофонд виявився дуже однорідним – зустрічався тільки один алель з чотирьох, що характерні для цієї частини ареалу. На основі цих даних можна було висунути наступні гіпотези. Перша говорить про те, що все походить від одного кореня – невеликої групи, що колись переселилась на острови (R. Selander, 1970).

Але звідки і як вони могли потрапити на ці острови? Враховуючи подібність алелофондів хом'ячків можна було зробити висновок, що заселення островів йшло не зі сторони найближчих прибережних популяцій, а з доволі далеких популяцій, що живуть далеко від узбережжя, для яких характерне переважання того ж алелофонду. Це одна з можливих відповідей. Але є інша версія. Алелофонд острівних популяцій і найближчих материкових популяцій, від яких вони виникли, може відрізнятися тому, що серед небагатьох особин (засновників острівної популяції) випадково не виявилось представників, що несуть три інші ознаки. Третя версія заснована на тому, що своєрідність острівних популяцій може бути наслідком своєрідного «острівного» добору, що був направлений проти носіїв інших алелей. Всі версії доступні для подальших перевірок. Для цього потрібно додатково порівняти популяції щодо інших алелей (фенів). Співпадиння по одному чи двом фенам може бути випадковим, але ймовірність співпадиння по кільком фенам мізерно мала, нею можна знехтувати. Інший шлях перевірки – порівняння умов існування острівних популяцій як з віддаленими від узбережжя популяцій, що схожі по біохімічній характеристиці, так і з іншими популяціями на цих та інших островах, де схожий напрямок природного добору. Так можна від рівняння з кількома невідомими

поступово перейти до бажаного рівняння з одним чи двома невідомими.

Ще один приклад відноситься до вивченні 20 неметричних варіацій (фенів) черепа лісових мишей *Apodemus sylvaticus*, що живуть в Шотландії і на оточуючих цю кельтську землю островах.

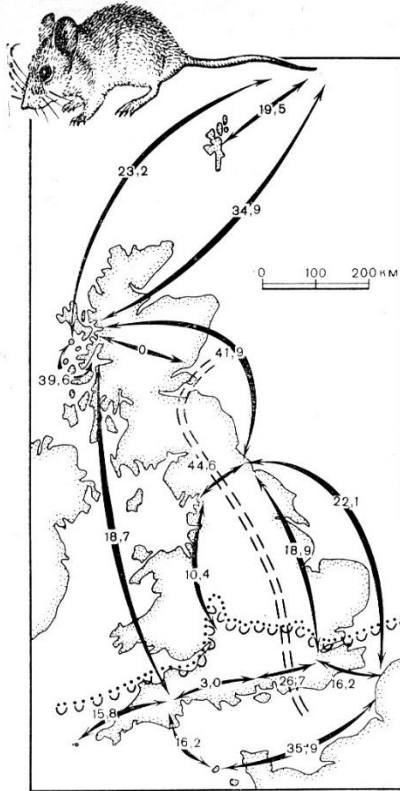


Рис. 52. Фенетичні дистанції між популяціями лісових мишей *Apodemus sylvaticus* різних районів Великобританії і сусідніх країн (R. Vagry, 1977). Позначені межі максимального зледеніння та межі поширення «дольодовикових» популяцій.

Згідно сумарного коефіцієнта спорідненості (R. Berry, 1972) була відновлена історія заселення цих островів цим видом гризунів. Ця історія складалася з двох періодів. Перший почався з моменту максимального зледеніння Європи, коли тільки найпівденніша частина сучасної Англії була вільна від криги. Саме тут пережили льодовиковий період нечисельні тоді популяції мишей. Коли льодовик почав танути і відступати, миші почали поширюватись на північ, але заселили тільки південно-східну частину Англії.

Пізніше, через кілька тисяч років після цих подій, почався другий період. На північ Шотландії в VIII столітті приплили вікінги з Норвегії (їхній шлях можна прослідкувати по частоті фенотипів кішок), з ними сюди потрапили і норвезькі лісові миші. Постійним центром активності вікінгів був остів Ейгт (Внутрішні Гібриди). На це вказують як археологічні так і фенетичні порівняння.

Звідси потім і поширились лісові миші по всій північній Англії. Нині на більшій частині територій країни живуть лісові миші, що походять з Норвегії, лише на південному сході живуть нащадки аборигенних дольдовикових популяцій.

Значний інтерес для дослідження проблеми реконструкції мікрофілогенезу становлять роботи, пов'язані з аналізом ієрархії популяційних і внутрішньовидових угруповань. Зокрема, досліджували 15 вибірок домових мишей *Mus musculus*, що були відловлені на території 800 га в Гемпширі. Було виявлено спорідненість сумарної вибірки з характеристиками типової південно-англійської «середньої» миші. При унікальності кожної з вибірок була отримана повністю ідентична сумарна картина популяційного комплексу давниною 200 поколінь і сучасного. Ці дані дозволяють підійти до реконструкції мікрофілогенезу популяцій. Якщо

група виявляється частиною більш великої популяційної системи, це свідчить про єдине походження всіх досліджених груп з одного стовбуру.

У роботах Ю. Г. Ричкова та Є. В. Ящук (1980) міститься цікавий приклад розвитку такого підходу до реконструкції мікрофілогенезу. Було здійснено розділення внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних компонент генетичної різноманітності під час аналізу 263 популяцій (дрібних національних груп аборигенів Євразії), що об'єднані в 100 географічних груп і 33 етноси (досліджено 43 біохімічних локусів). 89,3 % генетичної різноманітності припадало на внутрішньопопуляційний поліморфізм. При оцінці решти – 10,6 % міжпопуляційної генетичної різноманітності виявилось, що на частку етносів припадає 70 % генетичної різноманітності, на частку географічних груп – 13,4 і на частку популяцій – решта 16,7 %. Це означає, що основна частина міжпопуляційної різноманітності була успадкована від «прапопуляції». Так дещо несподівано здобула додаткові аргументи відома теза про те, що будь-яка популяція зберігає генофонд всього виду.

Під час реконструкції мікрофілогенезу груп популяцій необхідно опиратися на чітко виділені окремі дискретні ознаки будь-якої природи (морфологічні, біохімічні, етологічні, фізіологічні). Часом вивчення рідкісних і найрідкісніших (що зустрічаються з частотами набагато нижчими за 5 %) ознак дозволяє встановити зв'язок між популяціями, часто цьому сприяє вираховання генетичної чи фенетичної спорідненості по комплексу таких ознак.

Мікрофілогенез обов'язково пов'язаний з виникненням та розвитком ландшафтно-географічної структури ареалу. Тому суттєвим виявляється і облік палеогеографії – історії територій, які досліджуються. У

середніх та високих широтах найважливішим тут є врахування поширення льодовикового покриву і зв'язаних з ним кліматичних зон, у тропіках – реконструкція плейстоценових рефугіумів під час значної аридизації клімату.

Загалом відновлення мікрофілогенезів багатьох форм могло би бути надійною базою для виявлення закономірностей процесу мікроеволюції (зокрема, її швидкості на напрямку). Це дозволить суттєво уточнити сучасні мікроеволюційні концепції і полегшить перехід до еволюції, яка управляється щодо широкого кола об'єктів.

Популяція та концепція раси

Географічно розділені групи популяцій іноді називають расами, які можна визначити як популяції певного виду живих істот, що відрізняють генетично від інших груп популяцій цього ж виду. У дослідженнях щодо рас людини було в свій час допущено низку помилок і неточностей, що призводило часто до створення псевдонаукових теорій і навіть трагічних соціальних наслідків.

Розділення виду на раси може бути корисним для дослідження географічних популяцій, що певним чином відрізняються генетично одна від одної внаслідок дрейфу генів, адаптації, тиску добору в певних умовах існування. Іноді раси виділяли базуючись на якісь одній ознаці, наприклад, таких як візерунок на крилах метелика чи пігментація шкіри в людини. Але насправді раси це популяції, що мають відмінні генофонди. Відмінності між расами повинні зачіпати генофонд в цілому, а значить і частоти алелей по багатьом різним локусам. Відмінності по одному локусу або по одній ознаці можуть служити лише індикаторами загальної генетичної диференціації, але насправді вони не є достатньою основою для виділення

самостійних рас. Адже навіть батьки і діти можуть відрізнятись по ознаці, що визначається одним поліморфним локусом, наприклад, у батьків з групою крові А (генотипом $I^A I^0$) дитина може мати групу крові О ($I^0 I^0$).

Раси – це популяції одного виду, тому репродуктивно вони не ізольовані одна від одної. Процес формування нових видів часто йде через проміжні стадії расової диференціації. Але раси – це не обов'язково нові види на стадії становлення, оскільки процес расової диференціації зворотній. Відмінності між расами можуть з часом зменшуватись або навіть повністю стиратись, і це дійсно часто спостерігається. У людини, наприклад, расова диференціація протягом кількох століть може зникати за рахунок міграції та міжрасових шлюбів.

Для утворення рас і збереження відмінностей між ними потрібно, щоб потік генів не був надто інтенсивним, інакше раси зливаються і утворюють спільний генофонд. Переважно саме географічна розділеність служить основною перешкодою для потоку генів. Виключенням з цього правила є вид людина розумна. Диференціювання людських рас зберігається навіть в умовах симпатрії, оскільки люди схильні вибирати собі шлюбного партнера переважно серед представників своєї раси. Іншим прикладом аналогічного виключення є породи собак, між якими не допускаються схрещування, хоча вони живуть на одній території. Іноді існування географічних кордонів між регіонами сприяє формуванню рас і полегшує їх виділення. Це в першу чергу стосується наземних організмів – мешканців островів, або водних, що населяють озера. Інтенсивність потоку генів між популяціями і ступінь генетичної диференціації між ними може бути досить різною, що дає можливість по різному, більш чи менш детально, проводити розділення груп популяцій на раси.

Таблиця 12. Основні частоти різних послідовностей генів у третій хромосомі *Drosophila pseudoobscura* в різних популяціях (Powell J. R., Dobzhansky T., 1973).

Місцевість	Частоти послідовностей генів (%)						
	ST	AR	CH	PP	TL	SC	OL
Метоу (Вашингтон)	70,4	27,3	0,3	0	2,0	0	0
Матер (Каліфорнія)	35,4	35,5	11,3	5,7	10,7	0,9	0,5
Сан-Джасінго (Каліфорнія)	41,5	25,6	29,2	0	3,4	0,3	0
Форт-Коллінз (Колорадо)	4,3	39,9	0,2	32,9	12,3	0	2,1
Меса-Верде (Колорадо)	0,8	97,6	0	0,5	0	0	0
Чіріахуа (Арізона)	0,7	87,6	7,8	3,1	0,6	0	0
Центральний Техас	0,1	19,3	0	70,7	7,7	0	2,4
Чіхуахуа (Мексика)	0	4,6	68,5	20,4	1,0	3,1	0,7
Дуранго (Мексика)	0	0	74,0	9,2	3,1	13,1	0
Ідальго (Мексика)	0	0	0	0,9	31,4	1,7	13,5
Теуакан (Мексика)	0	0	0	0	20,2	1,1	0
Оахака (Мексика)	0	0	10,3	0	7,9	0	0,9

Якщо, наприклад, взяти популяції виду *Drosophila pseudoobscura* Північної Америки, що населяють території від стейту Вашингтон на півночі до стейту Каліфорнія на півдні, то на території цього ареалу існує значна диференціація по частоті хромосомних перебудов. Частота послідовності генів ST висока в штаті Вашингтон, має проміжне значення в Каліфорнії, низька, або рівна нулю в інших місцевостях. Частота послідовності AR має проміжне значення в Вашингтоні, Каліфорнії, Форт-Коллінзі, висока в Меса-Верде та Чіріахуа, потім знижується до нуля далі на південь. Зміни частот хромосомних перебудов були б більш плавними, якби в таблицю були включені дані популяцій з проміжними ареалами (табл. 12).

Відмінності в частотах хромосомних перебудов відображають генетичні відмінності, які можна застосувати для расового диференціювання *Drosophila*

pseudoobscura. Але скільки рас при цьому можна виділити?

Одна з можливих класифікацій полягає в виділенні чотирьох рас:

- 1) Північно-центральна раса (від Метой до Форт-Коллінза) – для неї характерно наявність послідовності AR з проміжною частотою.
- 2) Колорадсько-аризонська раса – для неї характерна висока частота послідовності AR.
- 3) Техаська раса – з високою частотою послідовностей CH та PP.
- 4) Мексиканська раса.

Але ми можемо розбити третю расу на дві, одна з яких відрізняється високими значеннями частот послідовностей CH, а друга – високою частотою послідовностей PP. Або можемо провести кордон, що розділяє дві раси не між Форт-Коллінзом та Меса-Верде, а між Сан-Джасінго та Форт-Коллінзом. Тоді в нас буде північно-західна раса, що характеризується високими значеннями частот послідовностей ST і центральна раса, що характеризується високими частотами послідовностей AR. Вищенаведене служить ілюстрацією важливого висновку: ступінь генетичної диференціації, що необхідна для виділення рас, і відповідно число виділених рас, кордони між ними в значній мірі залежать від інтуїції, смаків і сваволі дослідників. Расова класифікація дозволяє описати існуючу в межах виду генетичну диференціацію, але часто спостерігається не чітка відмінність, а поступова (клінальна) мінливість.

Раси людини

Враховуючи все сказана в минулому розділі, не викликає здивування той факт, що існує багато

класифікацій рас людини. В одних класифікаціях всього три раси, в інших – більше п’ятдесяти.

Таблиця 13. Частоти груп крові системи АВО в різних расах та народів (Hirszfeld L., 1919).

Раса	Народ	Частота		A/B
		A	B	
Європеїдна	Англійці	46,4	10,2	4,5
	Французи	45,6	14,2	3,2
	Італійці	41,8	14,8	2,8
	Німці	48,0	17,0	2,8
	Австрійці	48,0	18,0	2,6
	Серби	46,4	20,2	2,6
	Греки	45,6	20,2	2,5
	Болгари	46,8	20,4	2,5
Змішана	Араби	37,4	24,0	1,5
	Турки	44,6	25,2	1,8
	Москалі	37,5	28,1	1,3
	Юдеї	38,0	28,2	1,3
Африканоїдна	Негри банту	27,6	34,2	0,8
Азійсько-африканоїдна	Малагасійці	30,7	28,2	1,1
	В’єтнамці	29,4	35,6	0,8
	Індійці	27,5	49,7	0,5

Етнічну різноманітність людини відмічав ще Карл Лінней, що розрізняв чотири раси людини: африканську, американську, азійську, європейську. У 1775 році Йоган Фрідріх Блуменбах виділив 5 рас людини: білу – кавказьку, жовту – монголоїдну, чорну – ефіопську, червону – американську, брунатну – малайську. За ознаку він взяв тільки колір шкіри, хоча ясно, що етнічні групи відрізняються по цілій низці ознак – риси обличчя, будова волосся, будова тіла та ін. Кореляція ознак далеко не

повна: наприклад, в Індії риси обличчя європеїдної раси поєднуються з чорним кольором обличчя.

У 1918 році Гіршфельд Л. та Гіршфельд Г. висловили думку, що система крові АВО може бути корисна для аналізу походження рас і аналізу для етнічного походження. Дані, що вже були відомі на той час, говорили про те, що частота груп крові В (генотипи $I^B I^B$ та $I^B I^0$) поступово зростає від 10 % в Англії до 50 % в Індії; частоти групи крові А (генотипи $I^A I^A$ та $I^A I^0$) приблизно однакові по всій Європі, нижчі в Росії та на Близькому і Середньому Сході, ще нижчі в Африці та Індії. Співвідношення частот груп крові А та В послужило критерієм для виділення трьох расових груп: європейської, азійсько-африканської та проміжної.

Таблиця 14. Частоти алелей, що визначають різні групи крові в п'яти расових групах людни, % (Stern С., 1973).

Алель	Раса				
	Європеїдна	Негроїдна	Монголоїдна	Американоїдна	Австралоїдна
I^A	24 - 38	15 - 25	15 - 25	0 - 55	20 - 45
I^B	5 - 20	10 - 20	15 - 30	0	0
r	30 - 40	10 - 20	0 - 7	0	0
r'	0 - 2	0 - 6	0	0 - 17	13
r''	0 - 2	0 - 1	0 - 3	0 - 3	0
R^0	1 - 5	40 - 70	0 - 5	0 - 30	9
R^1	30 - 50	5 - 15	60 - 76	30 - 45	56
R^2	10 - 15	6 - 20	20 - 30	30 - 60	20
Fy^a	40	0 - 10	90	0 - 90	?
Di^a	0 - 1	0	1 - 12	0 - 25	0

Класифікація рас, заснована на частоті генів, що визначають групи крові, йде, звісно, не від того, що люди з різними групами крові відносяться до різних рас, а від того, що відмінності в частотах алелей, що визначають групи крові, відображають диференціацію генофонду в цілому. Тут слід пам'ятати, що мінливість частот груп крові системи АВ0 менша, аніж мінливість інших груп крові, таких як резус-фактор (R), даффі (F_y), дієго (D_i). Ці групи крові більш інформативні з точки зору етнічного аналізу.

Географічні межі дозволяють виділити три основні расові групи: африканоїдну, європеоїдну і дуже гетерогенну східну, що включає підгрупи – американоїдну, монголоїдну, австралоїдну, меланезійську. Основні п'ять груп рас у значній мірі співпадають з п'ятьма расами, що виділяють відповідно кольору шкіри (згідно робіт Блуменбаха). Кавказька (європеоїдна) раса являє собою доволі однорідну групу, що включає населення Західної та Східної Європи, а також жителів Близького Сходу та Індії, де спостерігається перехід до інших расових груп. Північну Африку населяють народи, що утворюють різні суміші кавказької та африканської рас.

Класифікація рас повинна виявляти генетичні відмінності між популяціями. Питання полягає в тому, наскільки велика повинна бути ступінь генетичних відмінностей між популяціями, щоб виділити їх в самостійні раси. Якщо обмежитись лише виділенням всього кількох расових груп, тоді деякі групи виявляться вкрай гетерогенними. З іншого боку, при дуже ретельному та дрібному розділенні популяцій відмінності і межі між расами стають менш чіткі. Стенлі Гран запропонував розділити людство на 9 географічних рас і 34 локальні раси.

Наскільки сильні генетичні відмінності між расами людини? У низці популяцій людини було вивчено 25 локусів, по яким як мінімум в одній з расових груп існує поліморфізм.

Таблиця 15. 9 географічних та 34 локальних раси людини згідно Garn S. M., 1961.

Географічні раси		
Європеоїдна	Американоїдна	Австралоїдна
Індійська	Африканоїдна	Мікронезійська
Азійська	Меланезійська	Полінезійська
Локальні раси		
Північно-західна європейська		Східноафриканська
Північно-східна європейська		Суданська
Альпійська		Негритянська
Середземноморська		Банту
Індуська		Бушменська
Тюрська		Пігмейська
Тібетська		Дравидська
Північна китайська		Негритоська
Класична монголоїдна		Меланезійська
Ескімоська		Муррейська
Південно-східна азійська		Карлентипрійська
Аїнська		Мікронезійська
Саамська		Полінезійська
Північноамериканська		Гавайська
Центральноамериканська		Ладинська
Південноамериканська		Негри Північної Америки
Вогнеземельська		Негри Південної Америки

Середня гетерозиготність організму також може служити мірою генетичної мінливості популяції, бо дозволяє оцінити ймовірність того, що два випадково обраних гени одного локусу, опинившись в геномі одного організму, будуть відмінними. Для будь-якої групи людей

середня гетерозиготність по 25 поліморфним локусам на одного індивідуума складає від 28 до 30 %. Ймовірність того, що два гени, взяті навмання в представників різних расових груп, виявляться різними (ймовірність гетерозиготності по даному локусу серед нащадків від міжрасового шлюбу), складає приблизно 35 – 40 %. Це не набагато більше рівня гетерозиготності в середині расової групи (37 % в порівнянні з 29 %). Тому генетичні відмінності між расами людини відносно малі в порівнянні з генетичною диференціацією в середині расових груп.

Насправді знання расової групи до якої належить індивідуум дає мало інформації про його генетичну конституцію. Кожна людина є носієм унікального генотипу. Кожна людина відрізняється від інших людей незалежно від того до якої раси ця людина належить.

Популяції, анагенез, кладогенез

Еволюцію можна розглядати як процес, що має два виміри: 1) **анагенез** – еволюція організмів в якомусь одному певному напрямку та 2) **кладогенез** – збільшення різноманітності організмів. Поступове накопичення змін в організмах якоїсь однієї лінії, що відбувається протягом багатьох поколінь, називається **анагенетичною еволюцією**. Ці зміни часто обумовлені природним добром, що підвищує адаптивність організмів до біотичних та абіотичних змін навколишнього середовища. Коли ж одна еволюційна лінія розщеплюється на дві або більше ліній, говорять про **кладогенетичну еволюцію**. Величезна різноманітність живих істот виникає в результаті кладогенетичної еволюції, що забезпечує адаптивність організмів до чисельних екологічних ніш (способів існування). Основний процес кладогенетичної еволюції – це **видоутворення** – процес, що призводить до розщеплення одного виду на два та більше.

Еволюція в межах виду – зміни генетичної структури популяцій називають мікроеволюцією. Відповідно еволюція, що відбувається на рівні більш високих систематичних категорій називається макроеволюцією.

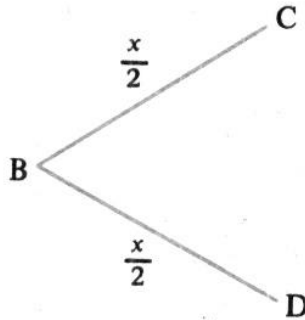


Рис. 53. Відновлення анагенетичної еволюції на основі кладогенетичних даних. С та D – два сучасних види, що виникли від спільного предкового виду В. Якщо сумарні генетичні відмінності між С та D складають x , то в кожній з двох еволюційних ліній накопичилось половина відмінностей.

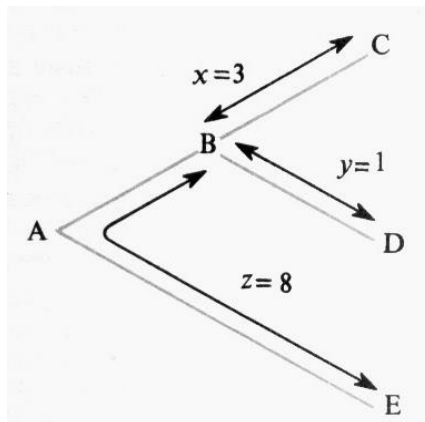


Рис. 54. Оцінка анагенетичних змін, що відбуваються в філогенезі сучасних видів.

Генетичне вивчення макроеволюції стало можливим завдяки розвитку молекулярної біології. Класичні методи менделівської генетики дозволяють встановити наявність генів по розщепленню тих чи інших ознак серед нащадків від схрещування особин, що відрізняються по цим ознакам. Але міжвидові схрещування переважно неможливі, і навіть тоді, коли це все таки відбувається, гібридні нащадки виявляються нежиттєздатними або стерильними. На сьогодні генетичне співставлення різних видів можна проводити шляхом прямого порівняння нуклеотидних послідовностей ДНК видів, що вивчаються або амінокислотних послідовностей білків, що кодуються цією ДНК.

На перший погляд генетичне вивчення анагенетичної еволюції в принципі неможливе, оскільки для цього необхідно дослідити вже давно вимерлі організми. Білки та ДНК викопних істот давно розпалися. Але інформацію про процеси анагенезу дає вивчення кладогенезу. Наприклад, два якихось сучасних види С та D, що походять від спільного предка В. Припустимо, встановили, що С та D відрізняються певним числом (х) амінокислотних замін у певному білку, наприклад в міоглобіні. Природньо припустити, що за час, що пройшов з моменту розділення В на дві еволюційні лінії (С та D), у кожній з них наблизилось по $x/2$ амінокислотних замін.

Версія про те, що в кожній з цих двох еволюційних ліній відбулись кількісно однакові зміни, необов'язкова. Припустимо, що поруч з видами С та D ми розглядаємо третій сучасний вид Е і що молекули міоглобіну цих трьох видів відрізняються певним числом амінокислотних замін: С та D відрізняються по 4 амінокислотам, с та Е – по 11, а D та Е – по 9. Якщо філогенія (себто еволюційна історія) цих трьох видів відповідає схемі, що представлена на рис. 45, то ми можемо оцінити число амінокислотних замін в

кожній з гілок. Позначимо літерами x та y число амінокислот, за якими відрізняються відповідно В від С та В від D, а літерою z - загальне число амінокислот, за якими відрізняються А від В та А від Е. Тоді ми отримаєм систему наступних трьох рівнянь:

$$x + y = 4$$

$$x + z = 11$$

$$y + z = 9$$

Отримаєм:

$$x - y = 2$$

Враховуючи перше рівняння:

$$2x = 6 \text{ або } x = 3$$

Звідси:

$$y = 4 - x = 1 \quad z = 11 - x = 8$$

Процедура розрахунків стає більш складною, коли одночасно розглядаються багато сучасних видів, але основна ідея оцінки анагенетичних змін по кладогенетичним лишається тою ж самою. Неминучі труднощі при такому аналізі полягають в тому, що деякі амінокислотні заміни (наприклад, заміна лейцину на пролін) маскуються реципрокними замінами, тому лишаються непоміченими. Та сама проблема виникає і під час аналізу послідовностей ДНК. Реконструкція філогеній не цілком надійна в тих випадках, коли вона базується на результатах аналізу амінокислотної послідовності якогось конкретного білка або нуклеотидної послідовності ДНК, що кодує цей білок, бо в одних гілках еволюції заміни могли відбуватися частіше, ніж в інших або в інший час. Але дані, отримані під час дослідження цілої низки білків у багатьох видів приводять до філогеній, що добре відповідають філогеніям, що реконструйовані на основі морфологічних та палеонтологічних даних.

Популяція та концепція виду

В організмів, що розмножуються статевим шляхом, вид – це група природних популяцій, що схрещуються між собою, репродуктивно ізольована від інших таких же груп. Вид являє собою природну систему, що визначається на основі потенційної здатності її членів схрещуватись між собою. Ця здатність до схрещувань має важливе еволюційне значення, бо дозволяє виділити вид як дискретну та незалежну одиницю еволюції. Розглянемо адаптивну мутацію або якусь іншу генетичну зміну, що виникла в певній особини. Протягом багатьох поколінь ця зміна шляхом природнього добору поширюється на всіх особин цього виду, але не на особин інших видів. Те саме можна сформулювати інакше: всі особини даного виду утворюють спільний генофонд, що існує окремо від генофондів інших видів. Внаслідок репродуктивної ізоляції генофонди різних видів еволюціонують незалежно один від одного.

Репродуктивна ізоляція видів, що розмножуються статевим шляхом, служить критерієм видоутворення. Предковий вид перетворюється в два нових види, коли сукупність популяцій, що схрещуються між собою, розпадається на дві репродуктивно ізольовані сукупності. Не дивно, що репродуктивна ізоляція використовується як основний критерій виду – адже саме вона дозволяє генофондам видів еволюціонувати незалежно один від одного.

Біологічні особливості організмів, що запобігають схрещуванням між представниками різних видів називаються **репродуктивними ізолюючими механізмами (РІМ)**. Класифікація РІМ наступна:

1. **Презиготні РІМ**, що запобігають утворенню гібридних зигот.

- а. **Екологічна ізоляція:** популяції займають одну і ту ж територію, але різні екологічні ніші, тому не контактують.
 - б. **Часова ізоляція:** спарювання тварин або цвітіння рослин відбувається в різних час доби або в різних період року.
 - в. **Поведінкова ізоляція (етологічна):** відсутність або слабо виражений статевий потяг між самцями і самками. Як результат – ніякого сексу.
 - г. **Механічна ізоляція:** копуляції у тварин і запиленню в рослин перешкоджають відповідно відмінності в розмірах та формі геніталій у тварин і відмінності в структурі квітки в рослин. І в результаті – знову ніякого сексу. Який жах!
 - д. **Гаметична ізоляція:** гамети самців та самок не взаємодіють між собою або ж сперматозоїди втрачають життєздатність в статевих шляхах самки, а пилок – в приймочці маточки квітки.
2. **Постзиготні РІМ**, що знижують життєздатність або плодовитість гібридів.
- а. **Нежиттєздатність гібридів:** гібридні зиготи не розвиваються або не досягають статевої зрілості.
 - б. **Стерильність гібридів:** гібриди не здатні продукувати нормально функціонуючі гамети.
 - в. **Неповноцінність гібридів:** нащадки гібридів (у F_2 або під час реципрокних схрещувань) мають занижену життєздатність або плодовитість.

Репродуктивні ізолюючі механізми, як бачимо, можна розділити на презиготні і постзиготні. Презиготні РІМ перешкоджають гібридизації між представниками різних популяцій і тим самим перешкоджають утворенню гібридних зигот. Постзиготичні РІМ знижують життєздатність або плодовитість гібридів. Презиготні та

постзиготні РІМ служать одній меті: вони не дозволяють обмін генів між популяціями. Але ці механізми мають одну суттєву відмінність: непродуктивна витрата генетичних та інших ресурсів у випадку невикористання постзиготичних РІМ більша, аніж у випадку презиготичних. Якщо гібридна зигота утворюється, але виявляється нежиттєздатною, то витрачаються дві гамети, що могли б дати повноцінних негібридних нащадків. Якщо гібриди життєздатні, але стерильні, то витрачаються не тільки гамети, але і ресурси, що необхідні для розвитку гібридних особин. Втрати ще більші в випадку гібридної недостатності, коли ресурси витрачаються не тільки на гібридів першого покоління, але і на їх нащадків. Один із механізмів презиготичної репродуктивної ізоляції, а саме гаметична ізоляція, теж може бути пов'язана з марною витратою гамет, коли з них не утворюється життєздатних зигот. Інші презиготичні РІМ не пов'язані з марною витратою гамет, але можуть супроводжуватись марними витратами енергії на безуспішне залицяння (поведінкова ізоляція) або на марні спроби спарювання (механічна ізоляція). Природній добір сприяє утворенню презиготичних РІМ між популяціями, що вже ізолювані за допомогою постзиготичних РІМ, якщо ці популяції мешкають на одній території і, значить, є реальна можливість утворення гібридних зигот. Це відбувається саме тому, що розвиток презиготичних РІМ зменшує або повністю перешкоджає марним витратам генетичних та інших ресурсів.

Для попередження схрещувань між двома різними видами, переважно, використовуються не всі РІМ, але як правило репродуктивну ізоляцію між видами забезпечують не один, а два або кілька механізмів. Одні РІМ більш поширені серед рослин (наприклад, часова ізоляція), тоді як інші – серед тварин (наприклад, поведінкова ізоляція).

Але навіть у випадку близьких видів ізоляція різних пар видів часто здійснюється за допомогою різних механізмів. Ця обставина може служити прикладом того, наскільки глибоко діє природний добір: еволюційна функція РІМ полягає в попередженні **інтербридінгу**, а як ця функція виконується, залежить від конкретних умов і відповідної генетичної мінливості.

Популяція і процес видоутворення

Види – це репродуктивно ізольовані один від одного групи популяцій. Питання про те, як утворюються нові види, тотожне питанню про те, як між групами популяцій виникає репродуктивна ізоляція. Переважно репродуктивна ізоляція виникає спочатку як побічний результат генетичної дивергенції, завершує її становлення безпосередньо під дією природного добору. Видоутворення відбувається за допомогою найрізноманітніших способів, але в цьому процесі можна виділити дві основні стадії.

Стадія I. Для початку процесу видоутворення потрібно перш за все, щоб потік генів між двома популяціями одного виду був завдяки певним причинам повністю або частково перерваний. Відсутність потоку генів призводить до того, що дві популяції генетично диференціюються внаслідок пристосування до відмінних місцевих умов життя або до різних способів життя (а також внаслідок дрейфу генів, що залежно від обставин може відігравати більшу або меншу роль в процесі генетичної диференціації). Зупинка потоку генів між популяціями необхідна, бо в іншому випадку обидві популяції утворюють єдиний генофонд і не можуть генетично диференціюватися. Після того, як між популяціями накопичуються генетичні відмінності, виникають РІМ із-за того, що різні генофонди виявляються

некоадаптивними: гібридні особини мають дизгармонійні поєднання генів і відповідно знижену життєздатність або плодовитість.

Таким чином, для першої стадії видоутворення характерні дві особливості: 1) репродуктивна ізоляція з'являється первісно в формі постзиготичних РІМ; 2) ці РІМ являють собою побічний результат генетичної диференціації. На даній стадії природний добір не бере участі в становленні репродуктивної ізоляції.

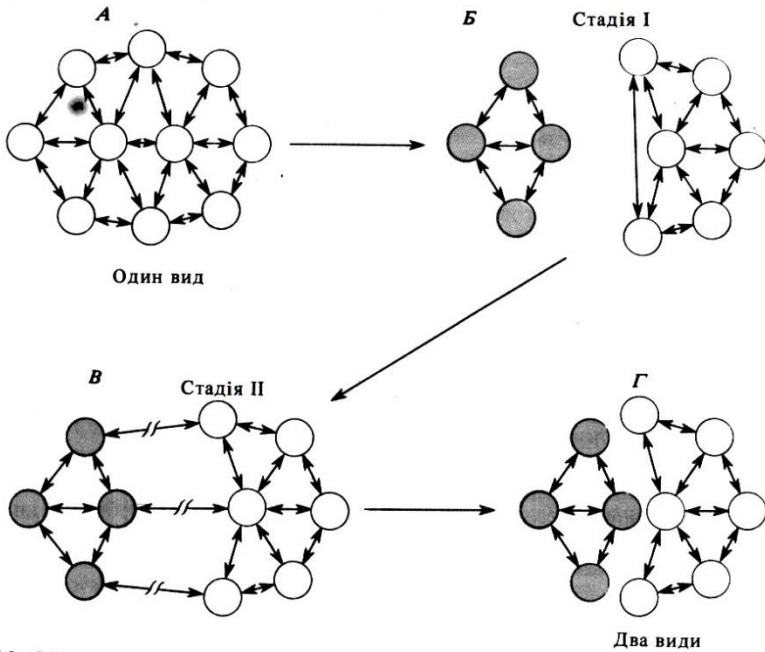


Рис. 55. Загальна модель видоутворення. А. Локальні популяції одного виду зображені колами, стрілки позначають потоки генів між популяціями Б. Популяції розпалися на дві групи, між якими відсутній потік генів. Ці групи поступово все більш диференціюються генетично.

Внаслідок генетичного диференціювання виникають репродукційні ізолюючі механізми. Це перша стадія видоутворення. В. особи з обох груп популяцій здатні спарюватися одне з одним. Але, оскільки вже існують репродуктивні ізолюючі механізми, виникає лише дуже слабкий потік генів (якщо взагалі виникає), що позначено розірваними стрілками. Природній добір сприяє розвитку нових репродуктивних ізолюючих механізмів, особливо презиготних, що попереджають спарювання між представниками різних груп популяцій. Це друга стадія видоутворення. Г. Процес видоутворення завершений, бо обидві групи повністю репродуктивно ізолювані. Утворилось два нових види, що здатні співіснувати при відсутності потоку генів між ними.

Генетична диференціація і супутній їй розвиток постзиготних РІМ відбуваються поступово. Тому в відповіді на запитання чи почався вже процес видоутворення між двома конкретними популяціями, допускається певна довільність. Можна вважати, що популяція знаходиться на першій стадії видоутворення, якщо між ними виникали РІМ. Локальні популяції одного виду часто генетично відрізняються одна від одної, але не слід думати, що вони знаходяться на першій стадії процесу видоутворення, якщо генетична диференціація мала і не викликає появи РІМ.

Стадія II. На цій стадії завершується становлення репродуктивної ізоляції. У випадку, якщо зовнішні умови перешкоджають потоку генів між популяціями на першій стадії видоутворення змінились, то це може відбутися, наприклад, коли дві раніше географічно розділені популяції починають розселятися і освоювати, хоча б частково, одну і ту ж територію. Тут можливі два наслідки: 1) утворюється єдиний генофонд, оскільки

приспособаність гібридів занижена не дуже сильно і не може перешкодити злиттю популяцій; 2) виникають два види, бо природній добір сприяє закріпленню і подальшому вдосконаленню механізмів репродуктивної ізоляції.

Перша стадія процесу видоутворення зворотна: якщо процес не зайшов надто далеко, то дві раніше генетично диференційовані популяції можуть знову злитися і утворити єдиний генофонд. Але якщо в результаті схрещування між особинами, що належать до різних популяцій, утворюються гібридні нащадки з заниженою життєздатністю або плодовитістю, то природний добір буде сприяти особам, що схрещуються з представниками своєї ж популяції. Розглянемо наступну спрощену ситуацію. Нехай в певному локусі є два алелі A_1 та A_2 . Алель A_1 забезпечує переважне схрещування між особинами однієї популяції, алель A_2 сприяє міжпопуляційним схрещуванням. Тоді алель A_1 буде частіше представлений серед нащадків від внутрішньопопуляційних схрещувань, тобто серед особин з високою життєздатністю та плодовитістю, тоді як алель A_2 буде частіше траплятись в генотипі міжпопуляційних гібридів. Оскільки останні мають занижену адаптивність, частота алеля A_2 буде зменшуватись з покоління в покоління. Природний добір призведе до збільшення частки алелей, що сприяють внутрішньопопуляційним схрещуванням. Це означає, що природний добір буде діяти на користь становлення прециготних РІМ, що запобігають утворенню гібридних зигот.

Дві характерні особливості другої стадії видоутворення полягають в тому, що: 1) репродуктивна ізоляція розвивається в основному в формі прециготичних РІМ; 2) розвиток прециготичних РІМ безпосередньо обумовлений природнім добром. Ці дві характерні

особливості другої стадії видоутворення докорінним чином відрізняють її від першої стадії.

Взагалі то, видоутворення можливе і без другої стадії. При відсутності потоку генів між популяціями може виникнути повна репродуктивна ізоляція, якщо процес генетичного диференціювання продовжується достатньо довго: наприклад, коли популяції протягом необмеженого довгого часу мешкають на ізольованих островах. Але друга стадія помітно прискорює процес видоутворення внаслідок того, що природний добір безпосередньо сприяє розвитку репродуктивної ізоляції.

Популяція і географічне видоутворення

Описана вище загальна модель видоутворення може реалізовуватись у природних умовах різними способами, які відносяться до двох основних типів, а саме до географічного видоутворення та квантового видоутворення. При географічному видоутворенні перша стадія процесу здійснюється в результаті географічного розділення популяцій. Ареали популяцій наземних тварин можуть бути розділені водними перешкодами (ріками, озерами, океанами), горами, пустелями і будь-якими іншими типами ландшафтів, що не доступні для представників даного виду. Прісноводні організми географічно ізольовані, якщо вони населяють різні річкові системи або озера, що не зв'язані між собою. Популяції морських організмів можуть бути розділені сушею, водними просторами з глибинами більшими чи меншими тих, яка необхідна для даного виду, або водами з іншою солоністю.

Під дією природного добору географічно ізольовані популяції адаптуються до місцевих умов і виникає генетична диференціація. Певну роль в становленні генетичної диференціації може відігравати і дрейф генів,

особливо коли популяції малі і походять від невеликого числа особин. Якщо популяції лишаться географічно розділеними доволі довго, то можуть з'явитися зачатки репродуктивної ізоляції, зокрема в формі постзиготних РІМ. Такі популяції знаходяться на першій стадії процесу видоутворення.

Друга стадія видоутворення починається, коли раніше ізольовані популяції починають контактувати як мінімум на деякій частині ареалу. Це може відбутися, наприклад, в результаті топографічних змін земної поверхні, екологічних змін, що призводять до того, що якась територія стає придатною для життя певного виду, або під час міграцій однієї популяції в область проживання іншої. При цьому можуть відбуватися схрещування між представниками різних популяцій. У залежності від досконалості механізмів репродуктивної ізоляції, що виникли раніше і ступені гібридизації дві популяції можуть або злитися, утворюючи єдиний генофонд, або започаткувати два різних види, між якими з'являються нові (презиготні) РІМ.

Дві стадії процесу географічного видоутворення можна проілюструвати на прикладі групи близькоспоріднених видів дрозофіли, що населяють Центральну та Південну Америку. Ця група, що має загальну назву *Drosophila willistoni* складається з 15 видів, шість з яких є **види-двійники**, тобто види, що практично однакові морфологічно. Один з них – власне *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916) включає два підвиди: *Drosophila willistoni quechua*, що населяє Південну Америку західніше Анд, та *Drosophila willistoni willistoni*, що живе східніше Анд. Між ними існує певна репродуктивна ізоляція, що проявляється в певній формі стерильності гібридів: при лабораторних схрещуваннях представників цих двох підвидів результати залежать від того, до якого підвиду

належать самець і самка. При схрещуваннях самок *Drosophila willistoni willistoni* з самцями *Drosophila willistoni quechua* самки і самці серед нащадків плодовиті. Під час реципрокних схрещувань самки серед нащадків плодовиті, а самці стерильні.



Рис. 56. Географічне поширення шести споріднених видів дрозофіл групи *Drosophila willistoni*. Кожний з видів складається з двох підвидів. Ці підвиди являють собою групи популяцій, що знаходяться на першій стадії географічного видоутворення.

Якби ці два підвиди вступили в контакт у природних умовах, то природний добір діяв би на користь виникнення

презиготних РІМ, оскільки всі гібридні самці серед нащадків від схрещувань *D. w. quechua* і *D. w. willistoni* стерильні. Тобто, ці два підвиди являють собою дві групи популяцій, що знаходяться на першій стадії географічного видоутворення.

На першій стадії видоутворення знаходиться і друга сукупність популяцій тієї ж групи видів. *Drosophila equinoxialis* включає два географічно розділені підвиди: *D. e. equinoxialis*, що живе в Південній Америці, і *D. e. caribbiensis*, що населяє Центральну Америку та Карибські острови. Під час лабораторних схрещувань представників цих підвидів незалежно від того, до яких підвидів належали самка та самець, гібридні самки завжди були плодовиті, а самці – завжди стерильні. Таким чином ступінь репродуктивної ізоляції між цими двома підвидами *Drosophila equinoxialis* більша, аніж між підвидами *Drosophila willistoni*. Природний добір на користь презиготних РІМ у *Drosophila equinoxialis* був би сильнішим, аніж у *Drosophila willistoni*, оскільки при схрещуваннях між підвидами *Drosophila equinoxialis* всі самці стерильні незалежно від напрямку схрещування.

В обох випадках між підвидами не існує ізоляції, що обумовлена презиготними РІМ. Значить, становлення репродуктивної ізоляції між цими групами популяцій ще далеко не завершено, і, значить, вони не можуть вважатися самостійними видами.

Другу стадію процесу видоутворення можна проілюструвати на прикладі виду *Drosophila paulistorum* – цей вид, що складається з шести підвидів, тобто видів, що знаходяться на стадії виникнення, два чи три з них в різних частинах ареалу існують симпатрично. Під час схрещувань між представниками цих підвидів виявляється гібридна стерильність такого ж типу, що і в випадку *D. equinoxialis* – гібридні самки плодовиті, а самці стерильні. Але два чи

три підвиди ввійшли в контакт в багатьох місцях ареалу, і тут відбулась друга стадія процесу видоутворення, яка і призвела до виникнення повної або майже повної етологічної ізоляції. Коли в лабораторних умовах самок і самців різних підвидів інкубують разом, результати дослідів залежать від того, з якої частини ареалу взяті ці мухи. Якщо представники обох підвидів походять з одної місцевості, то спостерігаються лише **гомогамні схрещування** (тобто, схрещування між представниками одного і того ж підвиду); коли ж мухи походять з різних частин ареалу, то поруч з гомогамними схрещуваннями спостерігаються і **гетерогамні** (тобто, схрещування між представниками різних підвидів чи то напіввидів). Це означає, що етологічна ізоляція ще не зовсім завершена. Таким чином, *Drosophila paulistorum* служить чудовим прикладом дії природного добору на другій стадії видоутворення: репродуктивна ізоляція між підвидами вже повністю здійснена в тих частинах ареалу, де ці підвиди є симпатричними, але вона завершена ще не всюди, бо гени, що відповідальні за ізоляцію, ще не поширились по всьому ареалу виду.

Популяція та квантове видоутворення

Під час географічного видоутворення перша стадія супроводжується генетичною дивергенцією географічно розділених популяцій. Виникнення постзиготних РІМ в якості побічного результату генетичної дивергенції вимагає тривалого часу: тисяч, іноді мільйонів поколінь. Але існують інші способи видоутворення, під час яких перша стадія і розвиток постзиготичних РІМ здійснюються протягом невеликих проміжків часу. Видоутворення такого прискороного типу називають **квантовим** видоутворенням або **сальтаційним** видоутворюванням.

Одна з форм квантового видоутворення – це поліплоїдія, тобто збільшення числа гаплоїдних наборів хромосом в каріотипі. Поліплоїдні особини можуть виникати лише за одне покоління. Поліплоїдні популяції репродуктивно ізольовані від виду, з якого вони виникли, і таким чином являють собою новий вид живих організмів. Внаслідок поліплоїдної мутації відбувається зупинка потоку генів, що необхідно для першого етапу видоутворення, що обумовлено не географічною ізоляцією популяцій, а певними цитологічними змінами. Для виникнення і поглиблення репродуктивної ізоляції в формі стерильності гібридів немає потреби в появі багатьох поколінь: репродуктивна ізоляція виникає внаслідок незбалансованості хромосомних наборів гібридних особин. Якщо диплоїдна та поліплоїдна популяція рослин, що виникла з диплоїдної ростуть поблизу один від одної і між ними виникає гібридизація, то природний добір буде сприяти формуванню презиготичних ізолюючих механізмів (друга стадія видоутворення), що блокують перехресне запилення і даремну витрату гамет.

У рослин відомі різні типи квантового видоутворення, що відмінні від поліплоїдії. Квантове видоутворення характерне для двох диплоїдних видів *Clarkia biloba* та *Clarkia lingulata*, що вивчались Харламом Л'юїсом. Обидва ці види ростуть в Каліфорнії, але *Clarkia lingulata* має вузький ареал і зустрічається тільки в двох районах гір Сьєра-Невада на південній частині ареалу *Clarkia biloba*. Обидва види є рослинами перехреснозапильними, хоча здатні і до самозапилення. Обидва види схожі морфологічно, відмінності стосуються тільки форми пелюсток. Але хромосомні набори цих видів відрізняються однією транслокацією, кількома парацентричними інверсіями, крім того, в хромосомному наборі *Clarkia lingulata* є додаткова хромосома, що

гомологічна частинам двох хромосом *Clarkia biloba*. Вид з вузьким ареалом *Clarkia lingulata* виник від *Clarkia biloba* в результаті серії мутацій, що відбулися швидко одна за одною, що призвели до перебудови хромосомного набору. Особи, гетерозиготі по таким хромосомним перебудовам, як транслокації, злиття, розділення, мають занижену плодовитість. Таким чином, перша стадія видоутворення може здійснюватись шляхом хромосомних перебудов без будь-якої диференціації алелей. Самозапилення сприяє поширенню таких перебудов в популяції. Як тільки в результаті хромосомних перебудов частина популяції стає репродуктивно ізольованою від іншої частини популяції, природний добір починає сприяти розвитку додаткових РІМ.

Швидке видоутворення, що обумовлене хромосомними перебудовами, відоме і в деяких тварин, наприклад, в австралійських прямокрилих *Moraba scurra* та *Moraba viatica*, які вивчав Вайт. Види, що живуть по сусідству перебувають на стадії становлення і відрізняються хромосомними транслокаціями. Транслокації спочатку закріплюються в малих колоніях в результаті генетичного дрейфу. Якщо особини такої колонії мають високу адаптивність, то вони можуть поступово розширити область свого проживання і витіснити вихідних вид з його ареалу. У результаті вихідна і утворена популяції можуть існувати на сусідніх територіях, межуючи одна з одною. Самостійність таких популяцій підтримується завдяки тому, що утворені в зоні контакту міжпопуляційні гібриди гетерозиготні по транслокаціям і тому мають занижену адаптивність. Таким чином, перша стадія видоутворення швидко завершується і природний добір починає сприяти розвитку додаткових РІМ (друга стадія видоутворення). Видоутворення такого

типу широко поширене в деяких групах тварин, зокрема в гризунів, що ведуть підземний малорухомий спосіб життя.

Популяція і генетичне диференціювання під час видоутворення

Відкриття генетичного коду білків і розробка методу електрофорезу в гелях дали можливість якісно оцінити генетичні зміни, що відбуваються в популяціях під час видоутворення. Але ще до того, як цей метод поширився, існували дані, що свідчили про те, що число алельних замін в процесі видоутворення може бути великим, оскільки було відомо, що навіть близькі види в генетичному розумінні сильно відрізняються. Наприклад, Ервін Баур схрещував два види рослин з роду *Antirrhinum* – *A. major* та *A. molle*, що дають плодовиті гібриди. У другому поколінні спостерігалась значна фенотипічна мінливість. Для більшості рослин були характерні різні комбінації батьківських ознак, але в деяких виявлялись ознаки, що були відсутні в обох батьківських видах, але зустрічались у рослин інших видів того ж роду, або близьких родів. Ервін Баур встановив, що існують більше сотні різних генетичних відмінностей між видами *A. major* та *A. molle*. Але виявити, яку роль в генотипі складають гени, щодо яких відрізняються ці два види, було неможливо, оскільки методи класичної менделівської генетики не дозволяють оцінити число генів, що спільні для обох видів.

Ступінь генетичного диференціювання двох популяцій можна оцінити, вивчаючи в кожній з них деякий набір випадково обраних білків. При цьому наперед не повинно бути відомо, відрізняються популяції по цим білкам чи ні. Тоді гени, що кодують ці білки, утворюють

випадкову вибірку з усіх структурних генів з точки зору аналізу міжпопуляційних відмінностей. Результати, що були отримані при вивченні невеликого числа локусів, можуть бути потім екстрапольовані на геном в цілому.

Ефективним методом, що дозволяє вивчати мінливість білків у природних популяціях і визначати частоти генотипів та алелей в популяціях, служить електорофорез у гелях. Масатоші Ней запропонував зручний спосіб оцінки генетичного диференціювання популяцій за даними електрофорезу. При цьому використовуються дві величини:

1) генетична спорідненість (I), що оцінює частку структурних генів, що ідентичні в обох популяціях;

2) генетична відстань або дистанція (D) – оцінка середнього числа замін та алелей в кожному локусі, що відбулися за час окремішньої еволюції двох популяцій.

Заміни алелей бувають тоді, коли в результаті мутацій алелі в окремих локусах замінюються іншими або коли одразу замінюється цілий набір алелей. Цей метод враховує ту обставину, що заміни алелей можуть бути неповними: в якійсь частині популяції «новий» алель може витіснити «старий», що продовжує бути наявним у популяції.

Генетична спорідненість – I може мати значення від нуля (коли в популяціях, що порівнюються немає спільних алелей) до одиниці (коли частоти всіх алелей однакові в обох популяціях). Генетична відстань – D змінюється від нуля (коли немає ніяких алельних замін) до нескінченності; значення можуть бути більші одиниці, оскільки в процесі еволюції, що відбувається протягом тривалого часу, алелі в кожному локусі можуть неодноразово повністю замінюватись.

Величини I та D використовуються в якості міри генетичного диференціювання популяцій в процесі

видоутворення. Щодо географічного видоутворення, то якості характерного прикладу видоутворення цього типу можна взяти групу видів та підвидів *Drosophila willistoni*, бо простежуються в цьому випадку обидві стадії процесу видоутворення. Ця група видів була ретельно вивчена засобами електрофорезу. Результати досліджень було виявлено п'ять рівнів еволюційної дивергенції.

Таблиця 16. Генетична диференціація між популяціями групи *Drosophila willistoni*, що знаходяться на різних рівнях еволюційної дивергенції. Рівні 2 та 3 відповідають першій та другій стадіям географічного видоутворення. I – міра генетичної спорідненості, D – генетична відстань. Числа відповідають середнім значенням і стандартним відхиленням для кількох порівнянь.

№ з/п	Рівень порівняння	I	D
1.	Локальні популяції	0,970±0,006	0,031±0,007
2.	Підвиди	0,795±0,013	0,230±0,016
3.	Види I стадії становлення	0,798±0,026	0,226±0,033
4.	Види-двійники	0,563±0,023	0,581±0,039
5.	Морфологічно різні види	0,352±0,023	1,056±0,068

На першому рівні порівнюються популяції, що існують окремо, але при цьому не мають якоїсь репродуктивної ізоляції. Генетична спорідненість рівна 0,970, тобто популяції мають між собою багато спільного.

На другому рівні порівнюються різні підвиди, наприклад, *Drosophila willistoni willistoni* з *Drosophila willistoni quehua* та *Drosophila equinoxialis equinoxialis* з *Drosophila equinoxialis carribiensis*. Ці популяції знаходяться на першій стадії процесу видоутворення: діють постзиготичні РІМ, що проявляються в формі

стерильності гібридів. Між цими підвидами вже виявляється значна генетична диференціація: $I = 0,795$; $D = 0,230$; тобто в середньому в кожних 23 з 100 локусів відбулися повні заміни алелей.

На третьому рівні еволюційної дивергенції розташовані види комплексу *Drosophila paulistorum*, що знаходяться в процесі становлення. Це популяції, що досягли другої стадії видоутворення; між ними поруч з постзиготичними РІМ існують ще й презиготичні. Генетична диференціація при цьому не перевищує диференціації між популяціями, що знаходяться на першій стадії видоутворення. Це означає, що друга стадія видоутворення не вимагає великих генетичних змін, що не повинно викликати здивування в дослідника. Хоча інколи викликає. На першій стадії видоутворення репродуктивна ізоляція виникає як побічний продукт генетичної дивергенції, необхідно, щоб між популяціями накопичилось доволі багато генетичних відмінностей, перш ніж сформується постзиготичні РІМ в якості побічного ефекту. Але на другій стадії видоутворення природний добір безпосередньо діє на користь презиготичних РІМ. Тому для здійснення другої стадії видоутворення достатньо, щоб популяції відрізнялися лише кількома генами, наприклад генами, що впливають на шлюбну поведінку.

На четвертому рівні генетичної диференціації порівнюються види-двійники, такі як *Drosophila willistoni* та *Drosophila equinoxialis*. Не дивлячись на морфологічну спорідненість, генетично ці види абсолютно відмінні: в середньому на кожні 100 локусів припадає приблизно 58 алельних змін. Види – це незалежно еволюціонуючі групи популяцій. Після того як процес видоутворення завершений, види продовжують безперервно генетично дивергувати. Результати цього процесу поступової дивергенції ясно видні також під час порівняння

морфологічно різних видів групи *Drosophila willistoni* (п'ятий рівень генетичної диференціації). Під час незалежної еволюції цих видів в кожному локусі відбувається в середньому більше однієї заміни алелей.

За допомогою методу електрофорезу в останні роки були проведені порівняння популяцій, що знаходяться на різних рівнях еволюційної дивергенції. Еволюція – це складний процес, що визначається як зовнішніми умовами, так і природою самих організмів, тому ступінь генетичного диференціювання популяцій, що знаходяться на одному і тому ж рівні еволюційної дивергенції, може бути різним у залежності від місця, часу, особливостей організмів. Результати електрофоретичних досліджень підтверджують існування такої мінливості, але при цьому виявляються і деякі загальні закономірності.

Таблиця 17. Генетична диференціація на різних стадіях еволюційної дивергенції в деяких групах організмів. Перше число в кожному рядку – середнє значення генетичної спорідненості, друге (в дужках) – середня генетична відстань (згідно F. J. Ayala, 1975).

Організми	I (D)			
	Локальні популяції	Підвиди	Види на стадії становлення	Види і споріднені роди
Дрозофіли	0,987 (0,013)	0,851 (0,163)	0,788 (0,239)	0,381 (1,066)
Безхребетні	0,985 (0,016)	-	-	0,465 (0,878)
Риби	0,980 (0,020)	0,850 (0,163)	-	0,531 (0,760)
Саламандри	0,984 (0,017)	0,836 (0,181)	-	0,520 (0,742)
Плазуни	0,949 (0,053)	0,738 (0,360)	-	0,437 (0,988)
Ссавці	0,944 (0,058)	0,793 (0,232)	0,769 (0,263)	0,620 (0,559)
Рослини	0,966 (0,035)	-	-	0,510 (0,808)

Крім деяких нечисельних виключень, генетичні відстані між популяціями, що знаходяться як на першій, так і на другій стадії видоутворення, складають в

середньому біля 0,20 (в більшості випадків ця величина має значення від 0,16 до 0,30) в таких дуже різних тварин як комахи, риби, земноводні, плазуни, ссавці. Ці результати узгоджуються з висновками зробленими на основі вивчення групи *Drosophila willistoni*: на першій стадії процесу географічного видоутворення необхідне доволі значне генетичне диференціювання (біля 20 алейних замін на 100 локусів), тоді як на другій стадії цього процесу додатково потрібно лише невеликі генетичні зміни.

Таблиця 18. Генетична диференціація під час квантового видоутворення. Між сформованими видами або видами, що знаходяться на стадії становлення способом квантового видоутворення генетична диференціація невелика. (* - порівняння нових видів, ** - порівняння підвидів, що стають новими видами на другій стадії видоутворення).

Популяції, що порівнюються	I	D
Рослини		
<i>Clarkia biloba</i> *	0,880	0,128
<i>Clarkia linguata</i> *		
<i>Stephanomeria exigua</i> *	0,945	0,057
<i>Stephanomeria malheurensis</i> *		
Гризуни		
<i>Spalax ehrenbergi</i> **	0,978	0,022
<i>Thomomys talpoides</i> **	0,925	0,057
<i>Proechimys guairae</i> **	0,969	0,032
<i>Mus musculus</i> **	0,992	0,008
Комахи		
<i>Drosophila sylvestris</i> *	0,939	0,063
<i>Drosophila heteroneura</i> *		
<i>Culex pipiens pipiens</i> **	0,942	0,060
<i>Culex pipiens molestus</i> **		

Наскільки ж великі генетичні зміни під час квантового видоутворення? Друга стадія відбувається однаково як під час географічного, так і під час квантового видоутворення. В обох випадках у популяціях вже існують постзиготні РІМ і під дією природного добору розвиваються презиготні механізми ізоляції. Якщо для здійснення другої стадії географічного видоутворення потрібні генетичні зміни лише в малій частці генів, то це повинно мати місце і для квантового видоутворення. Результати досліджень підтверджують це передбачення. Якщо розглядати популяції двох видів однорічних рослин *Clarkia biloba* та *Clarkia lingulata*, то ці види зберігають між собою багато спільного в генетичному розумінні: $I = 0,880$ та $D = 0,128$; тобто за час окремишньої еволюції обох видів на кожні 100 локусів назбиралось в середньому біля 13 алельних замін.

Можна розглянути ще два види однорічних рослин - *Stephanomeria exigua* та *Stephanomeria malheurensis*. Останній вид виник з першого зовсім нещодавно. Леслі Готліб показав, що вихідна і нова популяції відрізняються лише однією хромосомною транслокацією і по способу розмноження: батьківський вид розмножується перехресним запиленням, дочірній – шляхом самозапилення. Як і слід було очікувати, генетичні відмінності між цими видами дуже незначні і складають лише 6 алельних замін на 100 локусів.

Щодо гризунів, то вид сліпунів *Spalax ehrenbergi* являє собою вид, що складається з чотирьох популяцій, що відрізняються по числу хромосом в наборі (52, 54, 58 та 60). Ці популяції переважно аллопатричні, хоча і вступають в контакт у вузьких зонах на межах своїх ареалів, де відбуваються певна гібридизація. Відмінності в числі хромосом, що утворилися в результаті хромосомного злиття і розділення, створюють ефективні постзиготичні

РІМ. Крім того, між популяціями спостерігається деяка етологічна ізоляція; лабораторні досліди показали, що під час спарювання перевагу мають особини одного і того ж хромосомного типу, хоча особини різних хромосомних типів зовні тотожні. Ці чотири популяції перебувають на другій стадії квантового видоутворення, дуже близькі між собою генетично: за час їх окремішньої еволюції на кожні 100 локусів відбулось біля 2 алельних замін.

Американські гофери *Thomomys talpoides* являють собою вид, що складається з більш ніж 8 популяцій, що відрізняються перебудовами в наборах хромосом. Число хромосом в наборі коливається від 40 до 60. Вони мешкають на півночі та на Дикому Заході ЗСА та в сусідніх районах Канади. Популяції цього виду так само алопатричні, але вони контактують на периферіях ареалів. У південноамериканських щетинистих щурів *Proechimys guairae* число хромосом коливається між 46 та 62. Причина полягає в робертсонівських перебудовах та інших хромосомних мутаціях. У звичайної домашньої миші нормальний набір хромосом складає 60 хромосом. Але в Швейцарії, центральній Італії та на Сицилії виявлені дикі популяції мишей з ареалами, що не перекриваються. У цих популяціях число хромосом у каріотипі коливається від 22 до 28. Хромосомні перебудови перешкоджають гібридизації особин в зонах контакту, хоча одиничні гібридні особини можуть виникати. Середня генетична відстань між такими видами, що зароджуються завжди дуже мала.

Щодо комах є теж два цікаві приклади. У першому випадку є два види, що нещодавно виникли на Гавайських островах (стейт Алоха, ЗСА). Ці види - *Drosophila sylvestris* та *Drosophila heteroneura* відрізняються морфологічно і в значній частині своїх ареалів симпатричні, що свідчить про завершення другого етапу видоутворення. Але генетична

диференціація дуже мала, лише трохи більша, аніж та, що виявляється між локальними популяціями різних груп організмів.

Два підвиди комарів - *Culex pipiens pipiens* та *Culex pipiens molestus* диференціювались вже в історичний час: *molestus* – це форма, що відщепилась від *pipiens* і адаптувалась до життя в урбанізованому середовищі. Личинки розвиваються в стічних водах та в очисних відстійниках, самки живляться кров'ю людей наче вони вампіри. Представники цих двох видів, що зароджуються, не схрещуються, оскільки їх шлюбний політ відбувається на різних висотах: самці *molestus* літають біля поверхні землі, а самці *pipiens* на висоті 2 – 3 м над поверхнею землі, на рівні крони дерев. Ця ситуація може служити прикладом виникнення механізмів презиготичної ізоляції (етологічна ізоляція та ізоляція по місцеперебуванні) без попереднього виникнення постзиготичної ізоляції.

Таким чином, квантове видоутворення може відбуватися при наявності дуже невеликих змін на рівні окремих генів, тобто ні на першій, ні на другій стадіях видоутворення такого типу не потрібно великого числа алельних замін. Цей вихід узгоджується з висновком, що зроблений відносно географічного видоутворення: на другій стадії, коли природний добір безпосередньо сприяє встановленню презиготичних РІМ, немає необхідності в значних генетичних змінах.

Оскільки популяції є елементарними одиницями еволюції (реальними структурами, де діють елементарні еволюційні фактори, які модифікують елементарний еволюційний матеріал), без систематичного вивчення популяцій неможливе ніяке ґрунтовне дослідження мікроеволюції. Одночасно з цим слід розуміти, що мікроеволюційні ситуації є надзвичайно складними. Всі

мікроеволюційні фактори в своїх діях взаємопов'язані, залежать вони і від еволюційного матеріалу. Проблемам утворення та вимирання популяцій, безумовно, слід приділяти більшу увагу в польових та експериментальних дослідженнях. Слід пам'ятати про неминуче різному еволюційному вмісті популяції в різних великих групах живих організмів. Це питання виникає по аналогії з питаннями про різний вміст виду в різних групах організмів (наприклад, морфологічні відмінності між видами ссавців і птахів значно менші, аніж між багатьма внутрішньовидовими формами риб). У майбутньому питання дослідження еволюції обов'язково мусить отримати розвиток в рамках популяційної біології: еволюційна різноякісність популяцій повинна бути виражена не тільки на інтуїтивному рівні.

ЛЕКЦІЯ XV. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙНИХ ГЕНОФОНДІВ ТВАРИН

У світовій літературі є чисельні приклади тривалого спостереження за генетичними характеристиками окремих популяцій в природних умовах. Генетична динаміка як правило виявлялась складною, але в більшості випадків відмічались тимчасові тренди, що пояснювались як результат безперервного мікроеволюційного (часто адаптивного) процесу. Більш уважний аналіз показує, що спостережена динаміка часто носила випадковий характер, відображаючи факт ігнорування дослідниками існуючої субпопуляційної структури, нерівномірного охоплення її вибірками. Одними з найбільш глибоких робіт в області динаміки популяційних генофондів тварин є роботи, що були виконані на популяціях промислових риб, особливо на популяціях тихоокеанських лососів. Один із головних

напрямків цих досліджень – виявлення по біохімічним маркерам зниження генетичної різноманітності штучно підтримуваних популяцій тварин. Важливим було відкриття негативного ефекту збільшення внутрішньопуляційної генної різноманітності в результаті селективного промислу і трансплантаціями генофондів з одних популяцій в інші.

Динаміка генофондів в природних популяціях лососевих риб

Для аналізу динаміки генофондів в природних популяціях були обрані основні промислові види лососевих риб, оскільки це одна з найбільш досліджених в популяційно-генетичному розумінні група тварин (Алтухов, 1997). Важливо також, що ці види давно стали об'єктами потужної антропогенної дії: промислу, штучного відтворення, трансплантацій популяційних генофондів в середині і за межами відповідних ареалів. До складу досліджуваної групи входять основні види тихоокеанських лососів роду *Oncorhynchus* Suckley, 1861 – горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), кета *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792, кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792), чавича *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) та два види атлантичних або шляхетних лососів роду *Salmo* Linnaeus, 1758 – атлантичного лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758 та кумжу *Salmo trutta* Linnaeus, 1758. Обидва роди належать до родини Salmonidae.

Природні популяції тихоокеанських лососів населяють північну частину Тихого океану, їх нерестові ареали розташовані на Азійському та Американському континентах. Атлантичний лосось живе по обидві сторони Атлантичного океану. Природний ареал кумжи, що суттєво скоротився в XX столітті, представлений нині низкою локальних анадромних та прісноводних популяцій, що

приурочені до басейнів морів, що омивають Європу, а також до басейну Каспійського моря. Популяції Аральського моря зникли в зв'язку з висиханням цього моря.

Лососеві мають низку характерних біологічних особливостей, що визначають структуру і динаміку популяцій. Це прохідні анадромні види, що розмножуються і на перших етапах життя живуть в прісних водоймах, а потім їх ріст і дозрівання відбувається в морі. Низка видів мають виключно прісноводні популяції.

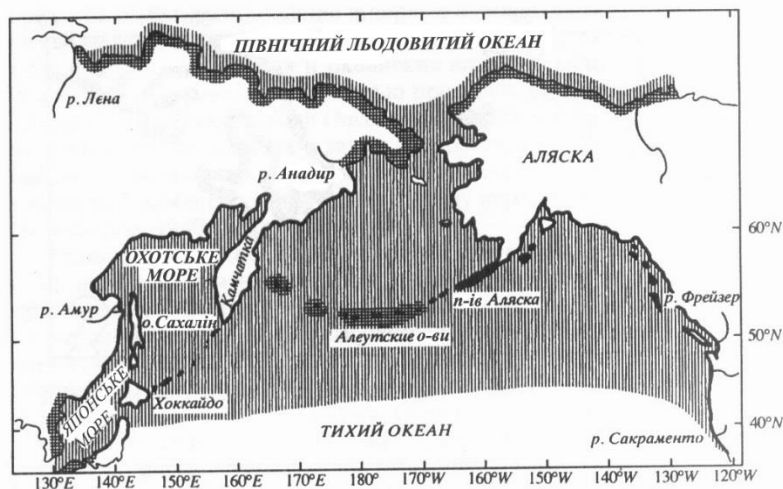


Рис. 57. Нагульний (штрих посмугований) та нерестовий (жирна лінія – безперервний по узбережжю і річковій сітці, штрих картатий – перерваний) ареали кети.

Тихоокеанські лососі моноциклічні, тобто розмножуються один раз протягом життя, потім гинуть, а в атлантичних лососів моноциклічність властива лише частині популяції, окремі особини здатні до повторного

нересту – поліциклічні. Різні види лососів живуть в морі від одного до кількох років і за невеликим виключенням повертаються для нересту в ті ж водойми, де народились. Вони мають так званий інстинкт рідного дому – **хомінг** (хоумінг, гомінг) (від англ. – home – дім). Хомінг є фундаментальною поведінковою характеристикою багатьох зоологічних видів, мова може йти лише про його більший чи менший вираженості в різних групах тварин. Відхилення від суворого хомінгу, тобто повернення для розмноження не на місце народження, а на інші території, називається **стрейнгом** (від англ. – stray – заблукати).

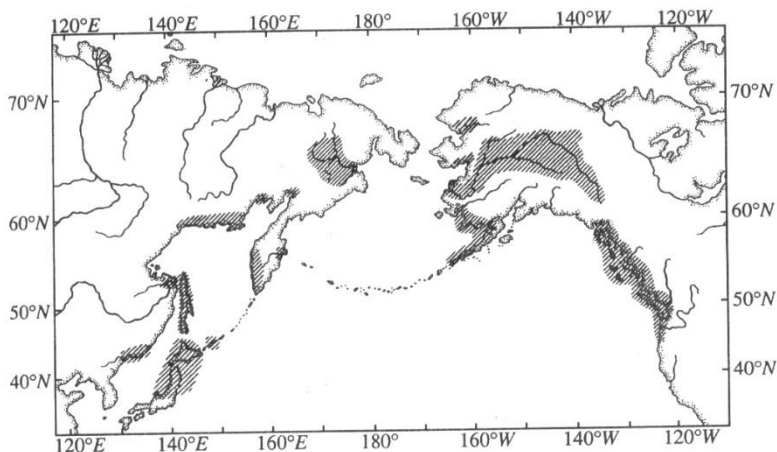


Рис. 58. Локалізація генетично досліджених популяцій кети на її ареалі.

Лососеві здавна вражали людину точним хомінгом: нерестові стада виявляють сувору приуроченість до одного і того ж нерестилища. Завдяки хомінгу стало можливим штучне відновлення популяцій лососевих з випуском молодих особин на природі. Хомінг створює очевидні

передумови для сильного внутрішньовидового диференціювання в відповідності з історією та географією видового ареалу.

Таблиця 18. Оцінки інтенсивності стрейнгу лососевих риб різних популяцій (за різними джерелами).

Вид	Інтенсивність стрейнгу, %	Регіон
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	3 – 4	Канада
	0,4	Канада
	0,1 – 11,5	Сахалін
<i>Oncorhynchus keta</i>	2 – 10	Японія
	5,3	Канада
<i>Oncorhynchus nerka</i>	3	Канада
	0,59	Канада
	0 – 5,3	Далекий Схід
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,5	ЗСА
	2	Канада
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	8,4	Стейт Вашингтон (ЗСА)
	10	ЗСА
	1,4	ЗСА
	3,2 – 10,3	ЗСА
<i>Salmo salar</i>	0 – 2	Швеція
	2,7 – 3	Ірландія
	4,1	Ісландія
	11,5	Норвегія
<i>Salmo trutta</i>	0,1	Шотландія
	6,0	Швеція

Ця ізоляція в період нересту, посилена складною репродуктивною поведінкою, що сприяє утворенню чисельних репродуктивних популяцій. Оцінки точності хомінгу або інтенсивності стрейнгу відповідно (по дуже різним літературним джерелам) включають інформацію про 6 видів роду *Oncorhynchus* і двох видів роду *Salmo*.

Розкид середніх величин стрейнга складає від 1,25 % для кижуча до 8,1 % для поцяткованої форелі.

Біологічне значення отриманих величин можна оцінити на основі концепцій популяційної генетики, трансформувавши інтенсивність стрейнга в коефіцієнти генних міграцій. Ясно, що кількісні оцінки хомінгу в нерки або інших близьких їй по характеру структурованості видів не є точно відповідні коефіцієнту міграції в його суворо популяційно-генетичному сенсі. Але такого роду спостереження являють принциповий інтерес і дають природну основу для оцінки ізоляції популяцій чи субпопуляцій. Крім того, очевидно, що якщо під час використання цих оцінок і допускається певна помилка, то тільки в сторону завищення коефіцієнту міграції, оскільки інтенсивність «механічної» міграції переважно виявляється вище ефективної міграції генів (Wallace, 1979).

Очевидно, що рівні стрейнгу виявлені в популяціях лососевих риб являють собою верхні оцінки можливих генних міграцій. Експериментальні дані, які стосуються лососевих риб, підтверджують, що генетична міграція дійсно менша рівня стрейнгу. Наприклад, генетичний обмін, що оцінюється за допомогою алозимних маркерів між двома популяціями нерки, виявився меншим 1 %, що відповідає найменшим оцінкам стрейнгу за допомогою мічення (Quinn, 1987). У дослідженнях, що були проведені на трьох популяціях кети, було продемонстровано, що інтенсивність стрейнгу мічених риб була приблизно на порядок вища, ніж рівень обміну генами (Tallman, 1994).

Природні локальні стада лососевих далекі від панміксії і являють собою ієрархічно організовані популяційні системи (Алтухов, 1990). Добре відомо, що субпопуляційна структура таких метапопуляцій зміцнена в часі і просторі (точніше в часопросторі). На прикладі різних видів лососевих було показано, що під час нерестової міграції з океану в ріки та озера мігрують групи субпопуляцій, які з покоління в покоління, з року в рік відтворюють одну і ту ж картину біологічної динаміки. Наприклад, в кети та горбуші на початку нерестового ходу переважають самці, в середині ходу співвідношення статей вирівнюється, а наприкінці нерестової міграції переважають самки (Bakkala, 1970). У горбуші на півдні Аляски спостерігається три основних хвилі нересту, що формуються на основі температурних адаптацій. Вони відрізняються також мікрогеографічно: риби ранньої хвилі йдуть в материкові ріки, що замерзають взимку, пізня хвиля – в більш нагріті ріки на островах з морського боку, середня хвиля – в ріки на островах з материкової сторони (Sheridan, 1962). У нерки в багатьох водоймах чітко розділені в часі ранні та пізньомігруючі групи субпопуляцій, що отримали назву весняної та літньої рас, а в середині рас простежується початкова, середня та кінцева хвилі нересту (Foerster, 1968). Число подібних прикладів зростає. Така темпоральна або просторова або часопросторова ізоляція популяцій добре скорельована з унікальними біологічними рисами популяцій (Алтухов, 1980).

Про загальну кількість лососевих риб дозволяє судити статистика промислових відловів. Згідно статистики ФАО (Продовольча та сільськогосподарська комісія ООН) щорічний відлов тихоокеанських лососевих в 1981 – 1993 роках складав в середньому 720 000 т (Kaeriyama, 1998). Гроот та Марголіс наводять близькі

цифри, вказуючи, що загальний щорічний відлов тихоокеанських лососевих в останній період складає приблизно 800 000 т, що в перерахунку на чисельність складає до 300 000 000 риб. Загальна чисельність дорослих тихоокеанських лососевих, включаючи риб, що не ліквідуються промислом, приблизно в 2,5 більша (промисел охоплює біля 80 % риб, що йдуть на нерест) (Ricker, 1972). Загальний відлов атлантичного лосося складає до 14 000 т (Алексєєв, 1988), що відповідає приблизно до 3 000 000 дорослих особин. Отже, потрібно підкреслити особливості репродуктивної біології лососевих, що найбільш важливі щодо генетики популяцій:

1. Види роду *Oncorhynchus* моноциклічні. У репродуктивній структурі багатьох стад переважає лише одна репродуктивна група. Все це перешкоджає перекриванню поколінь в часі.
2. Інстинкт рідного дому сприяє не тільки макрогеографічній, але і мікрогеографічній ізоляції, аж до рівня субпопуляцій, що прив'язані до різних нерестилищ.
3. Відносно невелика ефективна чисельність локальних субпопуляцій не виключає помірного дрейфу генів в часопросторі (Алтухов, 1997).
4. Взаємодія між субпопуляціями, що створюють складну популяційну систему з кількома сформованими природним чином рівнями ієрархії.

Якщо, в відповідності до фон Берталанфі, визначити систему як сукупність взаємодіючих невивпадковим чином елементів, то слід говорити про деякі притаманні їй властивості, що не витікають з її структурних компонентів. Популяційні системи різних біологічних видів, в тому числі і риб, проявляють значну темпоральну генетичну стабільність. Вона сильніше виражена на більш високих

рівнях ієрархії популяційної структури, а її джерелом служить генетична мінливість на рівні елементарних нерестових популяцій. Згідно екологічним і популяційно-генетичним дослідженням, чим більш високий рівень популяційної ієрархії, тим менший рівень відповідного обміну генами. Саме популяційні системи, представлені локальними географічними популяціями, слід розглядати як цілісні незалежні об'єкти штучного відтворення, промислу, управління. З іншого боку, нерестові групи, що складають систему – це зв'язані спорідненістю популяції, які потрібно розглядати як одиниці, що підтримують екологічну та генетичну цілісність популяційної системи. Виявлення цього феномену вимагає перегляду традиційних підходів до експлуатації рибних ресурсів та застосування системного підходу до управління ними.

На сьогодні досліджено більш ніж 300 локальних популяцій кети. Оцінки генетичної різноманітності оцінені в вигляді усередненої на локус гетерозиготності по алейним генам для різних регіонів (H_T) і для окремих популяцій регіону (H_S), а також оцінки відносної міжпопуляційної різноманітності G_{ST} . Середня величина загальної гетерозиготності складала 0,071.

У сукупності популяцій кети з Аляски та Сибіру, що були досліджені по 62 генетичним локусам, для поліморфних генів складала приблизно 33 % (при умові порогової частоти поліморфного локуса $P = 0,99$) або 24 % (при $P = 0,95$) (Winans, 1994). У більш південних популяціях американського ареалу ці оцінки для 75 досліджених локусів складають 41,5 % і 26 % відповідно (Pheleps, 1994).

Рівні середньої очікуваної внутрішньопопуляційної гетерозиготності (H_S) суттєво коливались від популяції до популяції. Так, серед досліджених популяцій Сибіру мінімально гетерозиготною виявилась популяція р. Амур,

що найбільш чисельна в Сибіру ($H_S = 0,090$), а максимально гетерозиготними – невеликі популяції, що розмножуються в малих ріках острова Ітуруп ($H_S = 0,164$). У Британській Колумбії виявлено було найвищі величини середньої гетерозиготності по алозимним локусам також невеликих популяцій півночі Британської Колумбії та островів Королеви Шарлотти. У річці Фрейзер, де популяції найчисельніші, ця величина виявилась меншою.

Таблиця 19. Оцінки генетичної різноманітності по алозимним локусам популяцій кети.

Регіон	Число популяцій	Число локусів (поліморфні)	H_T	H_S	G_{ST} , %
Юкон	17	54 (24)	0,0644	0,0628	2,41
Брістоль	12	54 (24)	0,0670	0,0648	3,21
Пн. Аляска	44	50 (40)	0,1314	0,1279	2,66
П-ів Аляска	20	50 (40)	0,1284	0,1245	3,03
Пд. Аляска	37	46 (25)	0,0892	0,0839	2,24
Пн. Брит. Колумбія	24	46 (25)	0,0891	0,0859	3,60
Пд. Брит. Колумбія	15	39 (22)	0,0868	0,0858	1,01
Сх. Камчатка	7	61 (37)	0,0777	0,0749	3,63
Анадир	6	15 (6)	0,0568	0,0550	3,31
Зх. Камчатка	9	61 (37)	0,0779	0,0757	2,84
Магадан	10	15 (6)	0,0582	0,0566	2,65
Амур	10	16 (9)	0,0578	0,0566	2,23
Хокайдо	14	22 (13)	0,0420	0,0415	1,19
Хонсю	29	22 (13)	0,0412	0,0395	4,04

На сьогодні популяції кети досліджені по багатьом алозимним локусам майже по всьому ареалу, що дає можливість судити про мінливість різних генів. Найбільш мінливими виявились локуси ESTD (частота основного алеля варіює по ареалу від 0,16 до 1,0), sIDHP-2 (від 0,23 до 0,74), mAH-3 (від 0,21 до 0,79), LDH-A1 (від 0,55 до 1,0), sAAT-3 (від 0,49 до 0,82), sAAT-1, sAAT-2, mAAT-1

(від 0,5 до 1,0). По максимально мінливим локусам ESTD, sIDHP-2, mAH-3, sAAT-3, mAAT-1 найбільш частими в різних локальностях можуть бути різні алелі. По більшості ж локусів на всьому ареалі переважає по частоті один і той же алель (Okazaki, 1982). В азійських і північноамериканських популяціях виявлялися тотожні алелі. Алелі, що траплялися найчастіше з більшості локусів (крім найбільш поліморфних) виявились універсальними в своєму поширенні в різних частинах ареалу.

У деяких популяціях були виявлені специфічні рідкісні алелі. Так в амурських популяціях було виявлено наявність рідкісного алеля ESTD 118, що не виявлявся в інших популяціях. У популяції річки Тимь (Сахалін) було виявлено рідкісний алель у мономорфному локусі LDH-B2. У популяціях Східної Манжурії з відносно високою частотою зустрічаються варіанти в локусі sMEP, що кодують більш «швидкий» ізоzim (раніше позначали його MEP-3), а в одній з цих популяцій (р. Нарва) знайдений рідкісний варіант у мономорфному локусі LDH-A2. Велике число рідкісних алелей різних локусів описано в інших популяціях кети (Winans, 1994).

Рівень мінливості окремих алозимних генів сильно варіює по ареалу, що знаходить відображення в величині локусної внутрішньопопуляційної (H_s) та міжпопуляційної (G_{ST}) мінливості.

Як правило дослідники відмічають стабільність або дуже незначні коливання алельних частот алозимних локусів кети протягом багатьох років спостережень (Crane, 1999). Але для низки популяцій, що нерестяться в ріках північного узбережжя Охотського моря, описана міжрокова мінливість алельних частот кількох локусів (Макоєдов, 1999).

Дендрограми, що побудовані на основі спорідненості або відмінності між популяціями, як і розподіл популяцій в координатах головних компонент алейної мінливості, демонструє в основному географічний (регіональний) характер кластеризації. Було продемонстровано чітке розділення та розподіл популяцій кети північно-східної Азії та Японії. Але в менших географічних масштабах часто бувають виключення, коли окремі популяції потрапляють в кластери «не своїх» регіонів.

Таблиця 20. Оцінка середньої популяційної гетерозиготності (H_s) та рівня міжпопуляційної диференціації (F_{ST}) по низці поліморфних локусів кети різних регіонів.

Локуси	Аляска		Брит. Колумбія		Чукотка	
	H_s	F_{ST}	H_s	F_{ST}	H_s	F_{ST}
mAAT-1	0,181	0,025	0,395	0,052	0,080	0,044
sAAT-1	0,194	0,013	0,183	0,006	0,278	0,015
ALAT	0,173	0,013	0,283	0,025	0,274	0,008
ESTD	0,500	0,092	0,113	0,020	0,246	0,047
mIDHP-1	0,067	0,047	0,130	0,042	0,253	0,079
sIDHP-2	0,425	0,020	0,712	0,030	0,631	0,012
LDH-A1	0,350	0,041	0,066	0,012	0,234	0,016
sMDH-B1	0,034	0,016	0,095	0,017	0,036	0,006
mMEP-2	0,279	0,043	0,223	0,016	0,336	0,035
MPI	0,181	0,015	0,159	0,011	0,185	0,006
PEPB-1	0,203	0,024	0,452	0,018	0,201	0,014

Дендрограма і локалізація координат головних компонент досліджених популяцій показує максимальну відмінність трьох популяцій кети південного Сахаліну від всіх інших при значній їх подібності між собою. Було виявлено ще три компактні групи: перша - популяції Східної Манжурії, Курильських островів (островів Цупка-Куру), східного Сахаліну (Сахарен-Мосірі); друга –

Анадир, Пенжина, північний Сахалін, Амур; третя – Охотське море, Камчатка.

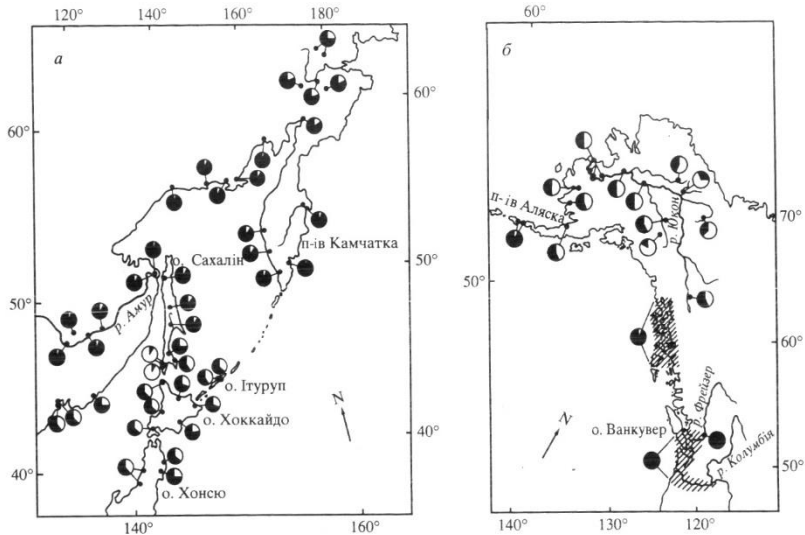


Рис. 60. Поширення алелей локусу ESTD в популяціях кети азійської та американської частин ареалу. Темний колір – частота «швидкого» алеля 100, світлий – частота «повільного» алеля 82 чи 90.

Виражена регіональна генетична диференціація відмічена і в інших ареалах кети. Рівень внутрішньорегіональної міжпопуляційної диференціації сильно варіює по ареалу. Особливо велика міжпопуляційна генетична різноманітність в групі популяцій кети басейну Японського моря.

В Японії мінливість серед популяцій Хонсю значно вища, аніж серед популяцій Хокайдо, бо останні більш чисельні і відтворюються переважно на рибних заводах.

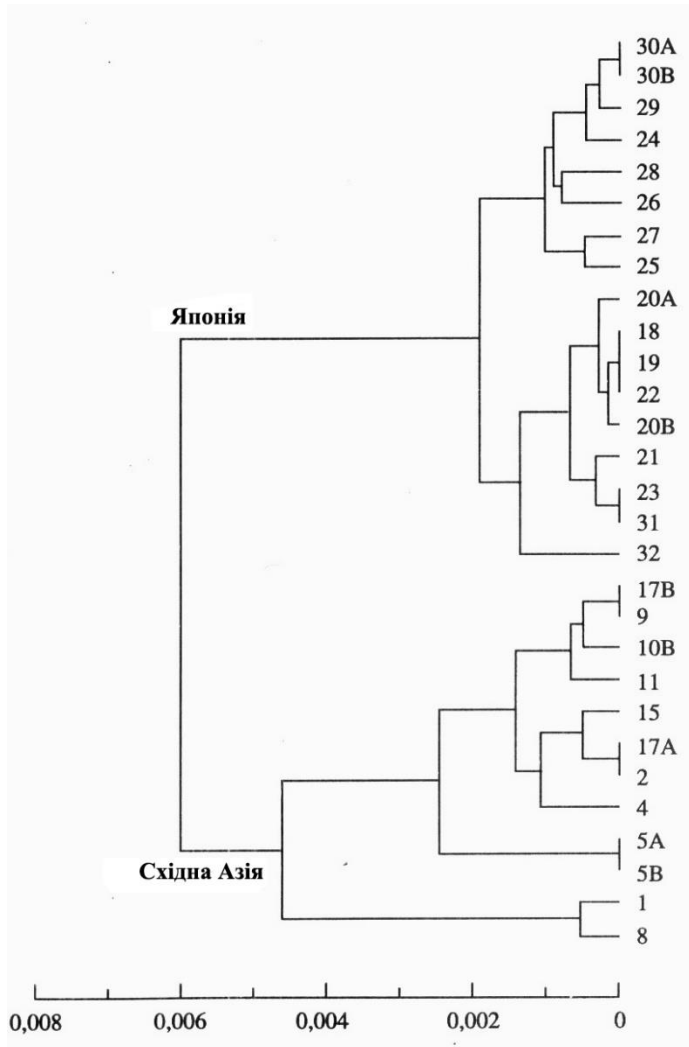


Рис. 59. Дендрограма генетичних дистанцій між популяціями кети Східної Азії та Японських островів. (1 – Анадир; 2, 4, 5А, 5В – східна Камчатка; 8, 9, 10В, 11 – західна Камчатка, 15, 17А, 17В – Охотське море; 18, 19, 20А, 20В, 21, 24 – 29, 30А, 30В – Хокайдо; 22, 23, 31, 32 – Хонсю (Nei, 1975).

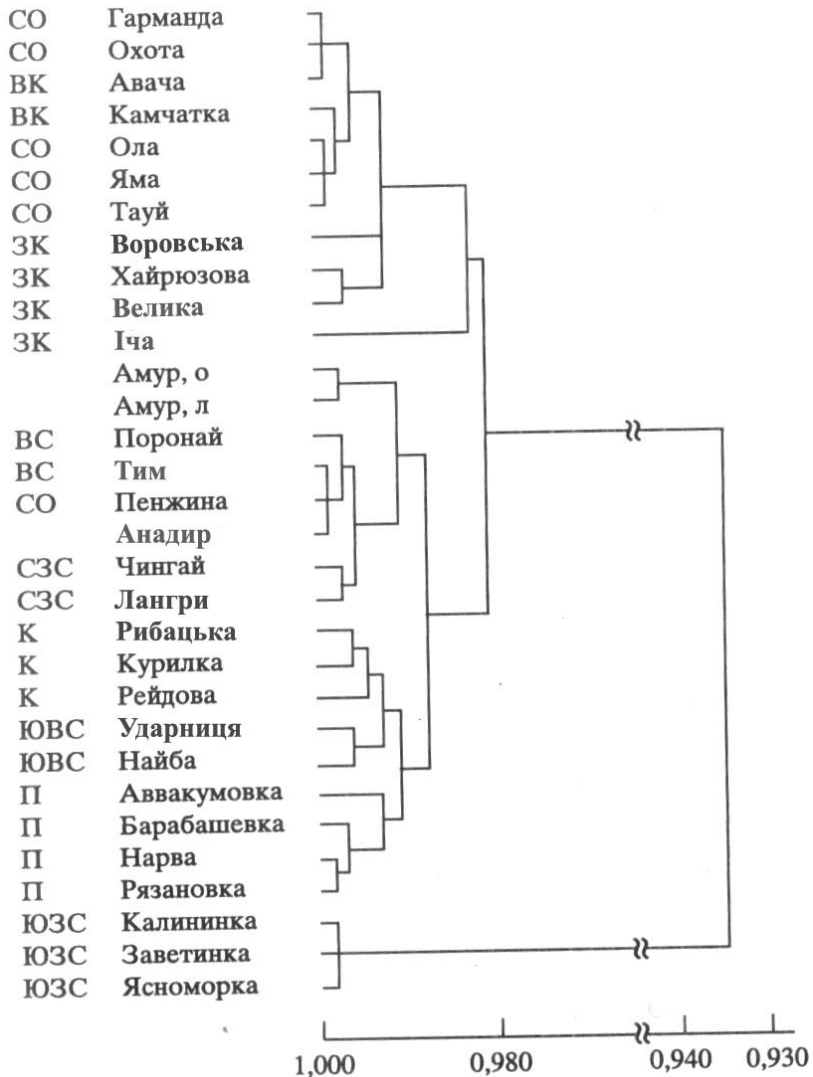


Рис. 61. Дендрограма генетичних дистанцій між популяціями кети Східної Азії.

Результати ієрархічного аналізу генетичної різноманітності в групі популяцій кети Східної Азії, р.

Юкон, інших рік Аляски, тобто в районах, де відсутнє природне відтворення популяцій, на більшому рівні, аніж в інших районах зберіглася природна генетична структура. Максимальна генетична дивергенція була виявлена між континентами. Між регіональними сукупностями популяцій і між популяціями в регіонах спостерігався приблизно однаковий рівень дивергенції.

Один із рівнів генетичної диференціації пов'язаний в кети з її темпоральною розділеністю. У басейнах таких великих річок, як Амур та Юкон, кета представлена літньою та осінньою расами. У результаті досліджень було виявлено, що між расами існує генетична відмінність, стабільна протягом 7 років досліджень (Салменкова, 1994).

Були виявлені генетичні відмінності між літньою і осінньою расами кети р. Юкон, що було потім підтверджено аналізом поліморфізму довжини рестрикційних фрагментів (ПДРФ) мтДНК (Wilmot, 1994). Потім були виявлені генетичні відмінності між літніми, осінніми, зимовими хвилями нересту кети на півдні американського ареалу – в річках стейту Вашингтон (Phelep, 1994). Цікаво, що відмінності в частотах алелей локусів ESTD та mIDHP-1 між літньою і осінньою хвилями нересту кети знайдені і в Амурі, і на Юконі.

Таким чином, за допомогою різних маркерів у кети виявили значне внутрішньовидове диференціювання. Воно простежувалось на макрогеографічному рівні – між регіональними популяціями в азійській та американській частинах ареалу, в середині регіональних груп – між популяціями окремих річок, а в великих річках – серед популяцій, що нерестяться в різних протоках або ізольовані часом розмноження. Слід відмітити особливо високий рівень генетичної дивергенції в сукупності популяцій, що нерестяться в річках північної частини Японського моря. Серед них особливо виділяється група з

трьох популяцій південного Сахаліну, причому окремішність цих популяцій відмічається і при широкому географічному аналізі по всьому ареалу. Особливість цих популяцій підтверджується і відмінностями в гаплотипах мтДНК.

Дослідження кети з використанням ПДРФ ДНК підтвердили її міжпопуляційну генетичну неоднорідність. За допомогою аналізу ND5 – ND6 генів мтДНК виявили максимальне диференціювання (контрастні частоти одного з гаплотипів) між популяціями Японії з одного боку, і Британської Колумбії з іншого, а популяції Чукотки та Аляски займають проміжне положення між цими групами популяцій (Park, 1993). У результаті аналізу мінливості поліморфних локусів мінісателітної ДНК сукупність популяцій кети з різних точок ареалу ділиться схожим чином на три регіональних групи:

- 1) японські популяції;
- 2) Чукотка і Юкон;
- 3) Південна Аляска і Британська Колумбія.

Як бачимо, картина генетичної кластеризації дуже схожа з тою, що виявляється під час аналізу ПДРФ мтДНК. Такий розділ відображає історію розселення кети з трьох основних рефугіумів: Берінгії на півночі, Каскадії на півдні, і району Охотського моря. Цікаво, що таку ж диференціацію популяцій кети можна спостерігати по розподілу вельми мінливого локусу ESTD.

Інший вид лососевих риб, що був інтенсивно досліджений щодо динаміки популяційних генофондів – горбуша. Для горбуші величини H_T та H_S складають біля 0,1; середня величина G_{TS} для однієї лінії поколінь – 1,8 %, для двох ліній поколінь в цілому – 2,1 %, що менше, аніж в кети.

Щодо внутрішньовидової диференціації горбуші найбільш характерна генетична відмінність поколінь, що

розмножуються в парні чи непарні роки, оскільки внаслідок дворічної тривалості життя і моноциклічності виду такі лінії поколінь репродуктивно ізольовані. У горбуші острова Сахалін та Курильських островів на генетичні відмінності між поколіннями припадає більша половина всієї міжпопуляційної мінливості.

Вперше відмінності між різними поколіннями по локусам, що кодують два ферменти – MDH та G3PDH, були відмічені в американській горбуші (Aspinwall, 1974), а потім знайдені щодо цих та інших генів по всьому ареалу: на острові Сахалін, на Курилах, на Камчатці, в Британській Колумбії, в стейті Вашингтон (Shaklee, 1994) та в інших регіонах.

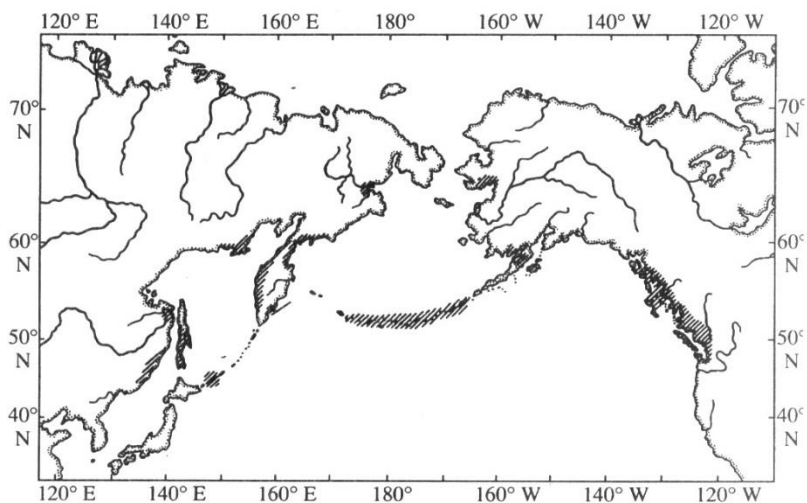


Рис. 62. Локалізація генетично досліджених популяцій горбуші.

Цікаво, що відмінності в алельних частотах між лініями поколінь мають однонаправлений характер практично по всьому ареалу. Наприклад, локус PGM-2

всюди мономорфний (або зустрічаються дуже рідкісні варіанти) у парні роки, але поліморфний в непарні роки.

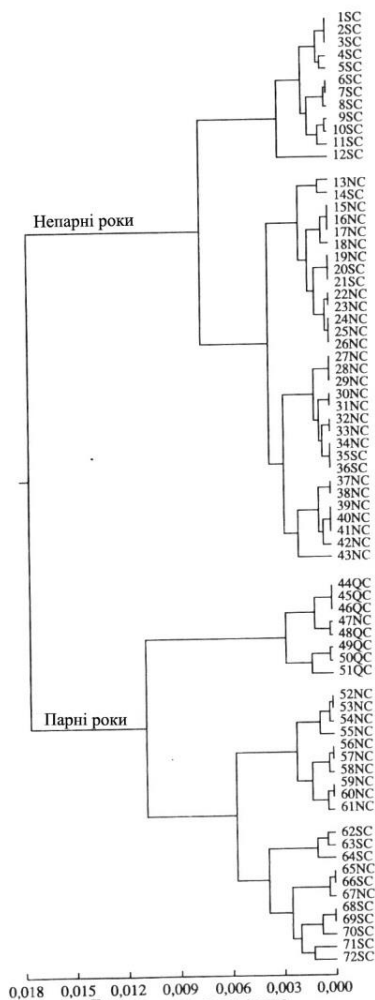


Рис. 63. Дендрограма генетичних дистанцій 72 популяцій горбуші Британської Колумбії (Nei, 1978). SC – південне узбережжя, QCI – Острів Королеви Шарлотти.

Всюди більш високі частоти основного алеля спостерігаються по локусам mMEP-1, PGDH, G3PDH-1, і більш низькі частоти по локусу MDH-B1 у непарні роки в порівнянні з парними роками. По багатьом іншим генам також відмічаються відмінності поколінь в тих регіонах, де були проведені відповідні дослідження. Однотипність таких відмінностей між поколіннями горбуші демонструється і кластерним аналізом, і аналізом головних компонент мінливості алельних частот, що чітко розділяють лінії поколінь (Beacham, 1988).

Генетичні відмінності цих ліній підтверджуються також дослідженнями поліморфізму мтДНК і мікросателітних локусів (Olsen, 1998), а також хромосомного поліморфізму (Горшкова, 1983). Слід відмітити, що якщо спостерігається по алозимним частотам на всьому ареалі однакова направленість генетичних відмінностей поколінь, це, начебто, вказує на єдність походження «парної» і «непарної» ліній в азійському та американському регіонах (Салмекова, 1989), то характер відмінностей мтДНК (незначна нуклеотидна дивергенція ліній і перекриття їх по наявності гаплотипів) трактується як свідчення неодноразового локального вимирання в минулому однієї з ліній та відновлення її з іншої лінії (Charrett, 2002). Судячи по всьому таке протиріччя може бути вирішене при розширенні числа досліджених мтДНК популяцій з різних районів ареалу.

Азійські популяції горбуші відрізняються від американських частотами спільних алелей і наборами рідкісних алелей (Shaklee, 1992). Кількісна оцінка рівня генетичної дивергенції в величинах G_{st} (щодо даних про алозимні частоти 26 локусів в 15 американських і 8 азійських популяціях «непарного» покоління) між континентальними сукупностями популяцій складає 1,8 %, а рівень міжпопуляційної дивергенції в середині цих груп

рівний 2,3 %. При цьому в американській групі величина G_{ST} суттєво вища, аніж в азійській, рівна 3,06 % супроти 0,90 %, що частково може пояснюватись суттєвою відмінністю в числі досліджених популяцій в цих групах.

Таблиця 21. Оцінка генетичної різноманітності по алозимним локусам популяцій горбуші.

Регіон	Число популяцій	Число локусів (поліморфні)	H_T	H_S	G_{ST}
П'юджет Саунд					
Непарні роки	21	14 (13)	0,1244	0,1220	1,7
Парні роки	4	12 (9)	0,1352	0,1320	1,4
Брит. Колумбія					
Непарні роки	51	18 (15)	0,0964	-	-
Парні роки	33	18 (15)	1,1249	-	-
Стейт Вашингтон					
Непарні роки	26	39 (21)	0,1036	0,1020	2,0
Алеути					
Парні роки	19	17 (17)	0,1140	0,1100	3,6
Аляска					
Парні роки	5	36 (36)	0,0740	0,0730	0,9
Західна Камчатка					
Парні роки	5	21 (21)	-	-	0,9
Східна Камчатка					
Непарні роки	8	16 (12)	0,1038	0,1030	0,8
Сахалін					
Обидва покоління	14	17 (5)	0,0460	0,450	2,2
Східна Манжурія					
Обидва покоління	33	4 (4)	0,1220	0,1190	2,2

Аналіз просторового розподілу аельних частот ферментних локусів виявляє пов'язану з географією (регіональну) генетичну диференціацію. Так в азійській горбуші популяції Сахаліну, Курил та Японії значно диференційовані від популяцій східної та західної

Камчатки і від популяцій околиць Магадану. Знайдені відмінності між групами популяцій Британської Колумбії, басейну р. Фрейзер і затоки П'юджет-Саунд (Beacham, 1985).

У самій Британській Колумбії група популяцій північного і центрального районів відрізняються від групи популяцій півдня країни; помітно також генетичну своєрідність популяцій з рік островів Королеви Шарлотти (Beacham, 1988). Популяції Алеутських островів дуже схожі між собою, відрізняються від популяцій Аляски (Gharrett, 1988).

Як правило, внутрішньорегіональна генетична диференціація між річковими популяціями горбуші менша міжрегіональної; це було чітко продемонстровано по алозимам (Gharrett, 1988) та мікросателітним локусам (Olsen, 1998). У середині окремих районів звичайно немає зв'язку між генетичною спорідненістю і географічною близькістю, але такий зв'язок проявляється, коли аналізується сукупність популяцій з різних регіонів (Beacham, 1988). При цьому на сукупному матеріалі по алозимному поліморфізму в азійських популяціях було показано, що подібний зв'язок краще виражений в поколіннях парних років, що мають більш рельєфну структуру, аніж в поколіннях непарних років (Hawkins, 2002). Хоча внутрішньорегіональна диференціація в популяціях горбуші дуже невелика, навіть під час невеликого числа досліджених локусів, використовуючи стійкі оцінки частот алелів, середні по вибіркам за кілька років в межах кожної лінії поколінь Сахалінсько-Курильського регіону, вдалося показати, що вибірки кластеризуються в відповідності з їх географічною належністю. Невелика, але суттєва генетична диференціація спостерігалась і між ранніми і пізніми нерестовими хвилями горбуші рік Східного Сахаліну

(Алтухов, 1983). Темпоральна диференціація в межах нерестового ходу в тих же ріках була виявлена під час аналізу мтДНК. Риба цих хвиль нересту відрізнялась місцями нагулу: рання хвиля нагулювалась в Японському морі, пізня – в районі Тихого океану біля Курильських островів (Єфанов, 1989). Пізніше темпоральна генетична гетерогенність під час нерестової міграції в ріки була показана на прикладі популяцій горбуші Аляски (McGregor, 1998).

Якщо в нерки та кети мінливість алельних частот по ареалу або навіть в межах одного регіону може досягати по деяким локусам $G_{ST} > 0,20$; то в горбуші максимальні величини G_{ST} по окремим локусам не перевищують 0,072 (наприклад, для локусу PEPLT у групі популяцій Британської Колумбії та стейту Вашингтон (Shaklee, 1991). Серед багатьох алозимних генів, досліджених різними авторами, тільки по локусу AAT-4 (що експресується в гепатоцитах печінки) діапазон частот одного з алелей на ареалі складає 0,3 – 0,7; тобто в різних популяціях переважає або один, або другий з двох основних алелей (Shaklee, 1994); по іншим локусам один і той же алель 100 є переважаючим на всьому ареалі. Загалом для горбуші характерна слабка просторова диференціація: регіональні значення G_{ST} у горбуші складають 0,01 – 0,03; що в 2 – 5 разів нижче, аніж в інших видів роду *Oncorhynchus*.

Цей факт разом некоректним трактуванням даних по міченню (коли виловлені в морі мічені риби використовуються як свідотство міжпопуляційного обміну особинами) були основою для гіпотези про значні періодичні міжрегіональні міграції горбуші. Було навіть запропоновано розглядати вид горбуша як систему флуктуюючих стад, в якій межі, число і об'єм популяцій підпадають під періодичні зміни, що обумовлені флуктуаціями інтенсивності обміну між ними в зв'язку зі

змінами міграційних бар'єрів. Стверджувалось, що в такій ситуації горбуша не може мати стійкої популяційної структури (Глубоковський, 1986). Просторова спорідненість частот алелей в рамках цих уявлень пояснювалась взаємодією процесів диференціюючого добору та міграціями, що стирали ефекти добору.

Але одноманітність алельних частот може бути не тільки наслідком потоку генів, але і результатом стабілізуючого добору, що незначно відрізняється по інтенсивності в різних локальних популяціях (Алтухов, 1989). Наявність такого добору була продемонстрована під час порівняння генотипічних розподілів, алельних частот і рівнів гетерозиготності по п'яти поліморфним ферментним локусам у молодих та статевозрілих риб в штучних та природних популяціях Сахаліну.

Про фактори такого добору в природі поки що нічого не відомо, але суть в тому, що не дивлячись на значну подібність або навіть тотожність частот генів у межах покоління в окремих ділянках видового ареалу, міжрегіональна генетична диференціація простежується чітку. Рівень відмінності (або подібності) варіює в часопросторі, і при незмінності свого вектору, добір може відрізнятися по інтенсивності, призводити до чисельних рівноважних точок і тої ж величини адаптивного ландшафту, що характерний для тої чи іншої лінії поколінь.

Але виникає питання: як пояснити стійкі генетичні відмінності по тим же локусам між поколіннями горбуші парних та непарних років? Не відкидаючи можливість досить значних відмінностей в середовищі проживання цих двох генетично ізольованих ліній (наприклад, добір, що залежить від щільності популяції), слід вважати більш імовірним вплив генного дрейфу в період початкової диференціації поколінь (принцип засновника). Генетичні

відмінності вихідних популяцій збереглися і в подальшому в репродуктивно ізольованих лініях поколінь парних і непарних років завдяки їх системній організації (баланс між та міграцією генів).

Принципово важливою в розв'язанні питань про внесок різних мікроеволюційних факторів в просторову генетичну диференціацію горбуші (як і будь-якого іншого виду) є оцінка таких демографічних параметрів як ефективна величина популяції і коефіцієнт генних міграцій.

Версія про великі міграційні потоки протирічать наступні факти і спостереження:

- 1) добре виражена морфологічна та екологічна диференціація багатьох вивчених популяцій;
- 2) стійкі відмінності в динаміці біологічних і генетичних характеристик (протягом дев'яти поколінь), що штучно підтримуються, і природних популяцій;
- 3) відмінності географічно близьких річкових популяцій по паразитарній мітці;
- 4) наявність значного генетичного диференціювання між регіональними популяціями, а інколи і між близькими річковими популяціями;
- 5) наявність суворого хомінгу в горбуші в дослідах з генетичними мітками;
- 6) критичний аналіз даних по мітках, що використовувався авторами гіпотези «флуктуючих стад» - було виявлено, що стрейнг горбуші не перевищує 10 %;
- 7) виявилось, що горбуші властиво заходити в інші ріки перед повернення в рідну річку;
- 8) ефективна міграція генів у горбуші складає лише частку від інтенсивності фізичної міграції особин;
- 9) існування в багатьох північноамериканських річках тільки однієї з двох ліній поколінь.

Результати моделювання динаміки чисельності і генетичної структури популяцій горбуші демонструють, що навіть слабкий міграційний потік (від десятих часток до кількох відсотків) забезпечує існуючий невисокий рівень генетичної диференціації та зміну домінування чисельності в суміжних поколіннях.

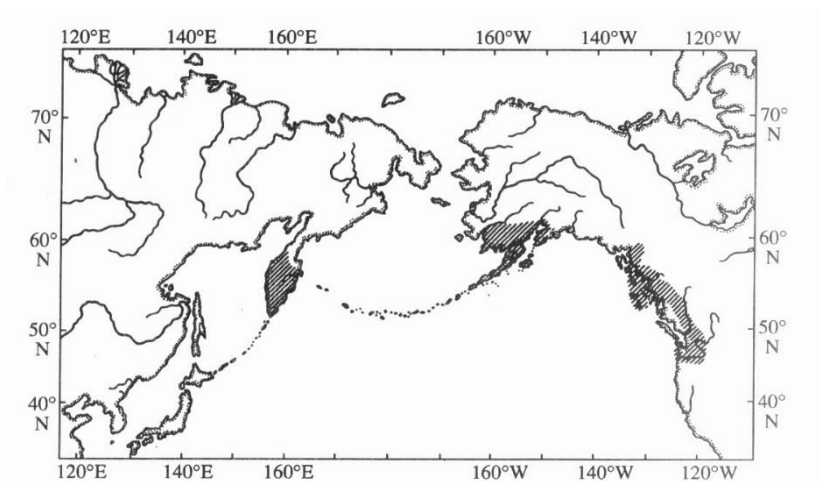


Рис. 64. Локалізація генетично досліджених популяцій нерки.

Якщо дійсно міграція в горбуші настільки невелика, то стає абсолютно невиправданим постулат про зміни меж, числа і об'ємів локальних популяцій горбуші, що нібито відбуваються з року в рік.

Отже, немає підстав розглядати локальні стада горбуші як позаісторичні позачасопросторні формування, що недоступні для дискримінації та прогнозу, як це роблять автори гіпотези про «флюктууючі стада». Такий погляд не тільки помилковий, але й небезпечний для практики.

Ще один вид лососевих риб, популяції якого ретельно досліджується протягом багатьох років – нерка. Рівень генетичної різноманітності популяцій нерки складає в середньому 0,043, що менше, аніж в кети та горбуші.

У нерки відносно невисока доля поліморфних локусів. Серед 87 досліджених локусів тільки 14 % були поліморфними на рівні $P_{0,99}$. Величини ж міжпопуляційної генетичної дивергенції в нерки значно перевищують такі в кети та горбуші. У нерки, як і в інших видів лососевих, не знайдено таких поліморфних локусів, які б в окремих локальностях були б фіксовані по різним алелям. Найбільш поліморфними виявилось у нерки локуси LDH-B2, ALAT, PGM-1, PGM-2. Рівень диференціації найбільш значний по локусам LDH-B2 та ALAT.

Таблиця 22. Оцінка генетичної різноманітності по алозимним локусам досліджених популяцій нерки.

Регіон	Число популяцій	Число локусів (поліморфні)	H_T	H_S	G_{ST}
Аляска	13	26 (6)	0,0460	0,0440	5,8
Зах. узбережжя	16	50 (12)	0,0347	0,0313	9,6
Камчатка	7	39 (9)	0,0483	0,0468	3,0
р. Фрейзер	15	33 (8)	0,0431	0,0404	6,4
р. Скіна	15	33 (9)	0,0459	0,0434	5,4
Брит. Колумбія	11	33 (10)	0,0413	0,0357	13,5
о. Ванкувер	6	33 (10)	0,0374	0,0350	6,4

Дослідження показали, що на різних рівнях внутрішньовидового розподілу відносні величини генетичної різноманітності G_{ST} дуже схожі. Ієрархічний аналіз даних про дуже детально вивчені популяції нерки з річок і озер Канади показують дуже близькі величини

відносної генної диференціації на різних рівнях популяційної структури.

Кластерний аналіз, що виконаний з використанням аельних частот найбільш поліморфних локусів, ділить всі досліджені по ареалу популяції на три групи: 1) західної Аляски; 2) річок Фрейзер та Колумбія; 3) Камчатки та північної Британської Колумбії. Картина кластеризації канадських популяцій, що були досліджені по 33 локусам, відрізнялися деякими деталями. У межах кожного такого кластера також простежується значна міжпопуляційна гетерогенність.

У нерки добре виражена мікропросторова диференціація, яка вперше була детально вивчена на прикладі стада нерки озера Азабач з детальним аналізом механізмів підтримки поліморфізму двох ферментних локусів, а також часопросторової генетичної гетерогенності нерестових популяцій. Генетичний розподіл на локальні нерестові субпопуляції в межах озер та річок, а також між нерестовими екотипами був продемонстрований різними авторами на прикладі алозимів (Wood, 1994) та з використанням мінісателітів та макросателітів (Burger, 1997).

Рівень міжпопуляційної генетичної різноманітності нерки не пов'язаний з географічними дистанціями між популяціями. Генетична гетерогенність в межах одного великого річкового басейну може перевищувати гетерогенність між регіонами, що було продемонстровано на прикладі просторової мінливості аельних частот в локусі LDH-B2.

Аналіз поліморфізму мінісателітної та мітохондріальної ДНК в вибірках, що представляють нерку озер Камчатки, водойм Аляски та Британської Колумбії, показує кластеризацію популяцій на дві групи: північно-західну і південну (Taylor, 1996). До першої

належать популяції Камчатки, західної Аляски і північної Британської Колумбії, а до південної – річок Фрейзер та Колумбія. ДНК-маркери демонструють майже такий же генетичний розподіл всіх популяцій нерки, що й алозимні маркери. Не дивлячись на селективне навантаження низки алозимних локусів, просторовий розподіл їх алелей в середньому в значній мірі відображає історичні процеси формування сучасних популяцій в післяльодовиковий період. Цікаво, що по тим же ДНК-локусам життєва та анандоромна форми нерки кластеризуються не самостійно, а відповідно до географічної належності розподіляються між двома основними кластерами – північно-західним і південним (Taylor, 1996). Ця обставина підтверджує точку зору про поліфілетичне походження життєвої форми щодо різних ділянок ареалу (Foote, 1989).

Генетична диференціація нерки, як і в інших видів лососевих, пов'язана не тільки з просторовою, але і з часовою диференціацією на пізню (літню) та ранню (весняну) раси. Величина генетичних відмінностей між расами невелика, складає в одиницях G_{ST} від 0,002 до 0,04 в басейнах різних озер.

Основа будь-якого генофонду – генетична різноманітність – складається з внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних компонент, незалежно від того, мова йде про природні чи штучні популяції тварин і рослин: будь-який біологічний вид являє собою багаторівневу, ієрархічно організовану популяційну систему, тобто сукупність субпопуляцій різного рівня складності, що взаємодіють між собою через обмін генами. Такі популяції називають розділеними (на відміну від «панміктичних» - безструктурних).

Мірою різноманітності служить гетерозиготність генів, що отримані від батьків нащадками і визначають

спадкові відмінності як між особами (внутрішньопопуляційна компонента), так і між різними субпопуляціями (міжпопуляційна компонента). Оскільки число генів, що функціонують в геномах різних видів велика (іноді до 60 000), оцінка рівнів гетерозиготності створюється по цілій сукупності генів, так само, як це робиться щодо оцінки мінливості (середня величина і дисперсія) будь-якої біологічної, морфологічної чи демографічної ознаки, що характерні для популяцій рослин, тварин і людини.

Для кількісної оцінки внутрішньовидової генетичної різноманітності використовуються показники F_{ST} – по статистиці С. Райта та його аналог G_{ST} – по статистиці М. Ней, які зв'язують загальну (для виду як системи, H_T) та внутрішньопопуляційну (H_s , середній для локальних популяцій) різноманітність.

Для опису генетичної структури розділеної популяції М. Ней (Nei), 1975 запропонував наступні характеристики генетичної різноманітності:

1) очікувана частка гетерозиготних генотипів H_T по всій популяції як міру загальної генетичної різноманітності, тобто:

$$H_T = 1 - \sum_i \bar{q}_i^2$$

де q_i – середня частота і-того алеля у всій великій популяції.

2) очікувана частка гетерозиготних генотипів H_{Sj} в j-й субпопуляції як міра її внутрішньопопуляційної генної різноманітності:

$$H_{Sj} = 1 - \sum_i q_{ij}^2$$

де q_{ij} – частота і-того алеля в j-тій субпопуляції.

3) частка міжпопуляційної генної різноманітності в загальній різноманітності:

$$G_{ST} = \frac{(H_T - \overline{H_S})}{H_T}$$

де H_S – середнє для всіх субпопуляцій значення внутрішньопопуляційної різноманітності H_{Sj} .

F_{ST} статистика, що є мірою генетичної розділеності популяції і одночасно еквівалентом інбридингу особин в субпопуляції, несе важливий біологічний сенс: вона відображає баланс процесів диференціації та інтеграції генофондів і, що також принципово важливо, виявляється величиною, що авторегулюється під час досягнення популяційної системи стаціонарного режиму. У цих умовах встановлюється негативний зворотний зв'язок між генетично ефективною чисельністю локальної субпопуляції (N_e) та потоком генів до неї (m) з інших популяцій: коли ефективна чисельність субпопуляцій, що складають структуру популяційної системи, зменшується, інтенсивність іміграції генів зростає, і навпаки. Така авторегуляція означає підтримку стійкого співвідношення гомозиготних і гетерозиготних генотипів, тобто баланс між інбридингом та аутбридингом.

У нативних популяційних системах, не зруйнованих надмірним антропогенним тиском, цей рівень є оптимальним: як зменшення гетерозиготності, так і її надмірне зростання несприятливі для нормального функціонування структурованої популяції.

Концепція оптимальної генної різноманітності як умови благополучного існування популяцій в нормально флуктуючому природному середовищі особливо важлива в зв'язку з проблемою збереження просторової популяційної структури виду. Знаючи співвідношення

внутрішньопопуляційної та міжпопуляційної компонент спадкової мінливості в умовах перебігу процесів нормального відтворення, можна отримати точку відліку, що характеризує стан норми і дозволяє оцінити характер змін видового генофонду при різних типах антропогенного тиску (промисел, штучне відтворення, трансплантації та ін.).

Антропогенний тиск на економічно цінні види лососевих риб (промисел, штучне відтворення) породжує в їх популяціях несприятливі генетичні процеси, що пов'язані з порушенням оптимальної генетичної різноманітності. Якщо є природне, непорушене відтворення видових генофондів, параметр F_{ST} лишається величиною постійною на адекватних рівнях популяційної ієрархії. Якщо ж у процесі промислу або штучного відтворення популяційна структура виду порушується, то спостерігається два протилежно направлених процеси, що призводять до перерозподілу величин G_{ST} та H_S на ареалі виду.

Так в одних випадках внутрішньопопуляційна компонента H_S зменшується, тоді як міжпопуляційна G_{ST} зростає. Ситуація типова для лососевих рибних заводів, що використовують або недостатнє число виробників і тим самим провокують інбридинг, або несвідомий добір на користь гомозигот, що по суті те саме, що інбридинг. Цей процес інадаптивний і може призвести до незворотньої деградації популяцій навіть після припинення відповідної дії.

Перерозподіл компонент генетичної різноманітності за рахунок збільшення внутрішньопопуляційної гетерогенності був виявлений під час моніторингу самовідтворюваних популяцій – об'єктів промислового риболовства, а також при штучному відтворюванні атлантичного лосося на рибних заводах. Цей процес

адаптивний, але кінцевий його результат – деградація популяцій, бо плата за адаптацію стає занадто великою, наприклад, заміна прохідних (мігруючих) високопродуктивних популяцій на малопродуктивні стаціонарні форми. В інших випадках збільшення гетерогенності призводить до збільшення смертності на ранніх онтогенетичних стадіях розвитку. Своєчасне припинення несприятливої зовнішньої дії лишає шанс для відновлення порушеної субпопуляційної структури і нормалізації генетичних процесів у популяційній системі.

Рівень порушення

внутрішньовидової генетичної різноманітності (ВГР)

Природні види. Термін «ВГР» має цілком певний кількісний сенс, відповідні оцінки отримані для обмеженого числа цінних для людини природних видів, переважно для лососевих риб. Найбільш порушені генофонди стад благородного лосося в Європі та чавича в Північній Америці. Використання малого числа виробників на рибних заводах протягом останніх 150 років призвело до прогресуючого інбридингу, і як наслідок, до різкого скорочення чисельності, багато річок втратили своє промислове значення. Ці порушення є інколи незворотними, бо межі допустимих антропогенних дій перевищені.

Менше постраждали від селективного промислу популяції тихоокеанських лососів, бо промисел ліквідує переважно крупних, більш гомозиготних риб з ранньомігруючих субпопуляцій і призводить до зростання внутрішньопопуляційної компоненти ГР (H_S). Це супроводжується прискоренням статевого дозрівання, зменшенням розміром риб різних видів (горбуша, кета, чавича, нерка), зниженням чисельності та біомаси, зсувам міграцій в нерестові ріки на більш пізні терміни. Точно

така ж динаміка характерна для багатьох морських та прісноводних риб – об'єктів промислу. Це дозволяє припустити, що загальне скорочення чисельності промислових риб, що спостерігається всюди, слід пов'язувати не з перевиловом, а саме з селективним промислом, що порушує популяційно-генетичну структуру виду. Але таке порушення носить зворотний характер, оскільки ВГР не знижується, а зростає.

Надмірне продукування молоді риб заводами щодо можливостей кормової бази в прибережній частині моря теж призводить до падіння чисельності, іноді до катастрофічного. Є дані, що саме ця обставина разом з порушенням генетичної структури є головною причиною загибелі популяцій осетрових Каспійського моря.

Ще один фактор порушення структури ВГР – безсистемні трансплантації локальних генофондів х однієї частини ареалу в інші. Такі дії широко практикувались совітами на Сахаліні та Курилах в 1960 – 1970 роках з популяціями тихоокеанського лосося – кети, їх наслідки детально вивчені генетиками.

Крім заниженої адаптивності гібридів між місцевими і переселеними рибами був виявлений ще один важливий факт: у нових умовах переселена популяція повертається для розмноження в той же час, що і в рідну річку, при цьому генетична структура переселенців лишається практично незмінною. У наступних поколіннях нащадки переселенців часто не виявляються. Це свідчить про те, що добір в нових умовах носить вибірковий характер, тобто є катастрофічним. Коли експериментатори порушують зв'язок між елементами екосистем, що склалися дуже тривалий час, виривають популяцію з її «власного» середовища і переносять в нове середовище, то запасу генетичної пластичності переважно бракує.

Вітлер, проаналізувавши чисельні літературні дані про трансплантацію тихоокеанських лососів, прийшов до висновку, що така діяльність по створенню в межах природного ареалу нових анандромних стад виявилась вкрай безуспішною. Всі ці та інші факти свідчать про унікальність і консервативність локальних адаптацій, що формуються добором протягом тисяч поколінь в тому конкретному середовищі, з яким пов'язана природна історія популяції.

Успішна акліматизація виявляється переважно небажаною по екологічним наслідкам, бо при цьому відбувається витіснення популяцій місцевих видів на основі трофічної конкуренції, або (що частіше) за рахунок поширення збудників захворювань, до яких не виробили імунітет місцеві форми.

Отже, моніторинг природних популяцій господарсько цінних риб показав доволі однотипну картину змін під час антропогенного тиску. Практично в усіх досліджених випадках мають місце **несприятливі генетичні процеси, тобто такий тип відтворення видових генофондів, при якому порушується оптимальне співвідношення внутрішньопопуляційної та міжпопуляційної компонент генетичної різноманітності, втрачається «генетична пам'ять» про минулий стан.** Ці процеси породжуються ігноруванням в господарській діяльності субпопуляційної структури, що утворилася історично. Навіть риборозведення, що на перший погляд має прекрасні і шляхетні наміри – відтворення біологічних ресурсів – може призвести до вкрай негативним наслідкам.

Наслідки антропогенного тиску на ВГР мають тривалий в часі характер (багато поколінь), завдяки чому вдається дослідити генетичні механізми, що їх породжують, інколи прогнозувати чи навіть попереджати

їх. Мова йде про поступову ерозію видових генофондів, якої можна уникнути, змінивши існуючі технології промислу і штучного відтворення природних популяцій, коли одні генотипи відновлюються (чи елімінуються) частіше за інші.

Штучні види. Щодо видів які докорінним чином змінила людина, форми яких не зустрічаються в природі і тільки штучно культивуються людиною найбільш детально щодо динаміки популяційних генофондів досліджені сорти ячменю та породи курей.

Щодо ячменю, то було досліджено на прикладі більш ніж 60 сортів, як суттєво змінилась гетерогенність популяцій, що оцінювалась по таких важливих ознаках як запасні білки насіння – гордеїни: якщо раніше вони були представлені набором різних генотипів, то нині переважають лінійні сорти. Рівень генетичної мінливості суттєво вищий в старих місцевих сортів у порівнянні з сучасними: в перших частка різновидностей 3-4 варіантами по гену HrdV досягає 30 %, тоді як серед нових сортів виявлено лише один, максимум два варіанти досліджених гордеїнових локусів. За останні 60 років щодо генетичної будови сортів ячменю відбулись значні зміни, пов'язані зі зменшенням генетичної різноманітності. Ці зміни викликані селекційною практикою – нові сорти є нащадками однієї або кількох рослин.

Такі ж тенденції втрати генетичної різноманітності в часі чітко простежуються під час моніторингу популяцій курей. Серед факторів, що викликають зниження генетичної мінливості у промисловому птахівництві слід відмітити різке зменшення числа порід, що використовуються з комерційною метою. До складу нинішніх промислових кросів належать 4 – 7 порід з 603, що перераховані в каталозі Сомса. Дуже багато порід курей знаходяться на стадії зникнення.

В останні десятиліття було досліджено десятки популяцій курей в різних країнах. Виявилось, що низькоспеціалізовані синтетичні породи характеризуються більш високим рівнем внутрішньопопуляційної гетерозиготності ($H_S = 0,213$) і низьким рівнем міжпопуляційної мінливості ($G_{ST} = 0,0975$) в порівнянні з спеціалізованими породами ($H_S = 0,183$; $G_{ST} = 0,2311$).

Значна міжпопуляційна генетична диференціація і занижений рівень гетерозиготності, що характерні для групи спеціалізованих порід, вказують на те, що селекція супроводжувалась втратою внутрішньопопуляційної генетичної різноманітності. Для групи неспеціалізованих порід характерна протилежна тенденція – ріст гетерозиготності і втрата своєрідності породи. Це все несприятливі генетичні процеси, що простежуються і в штучних, і в природних популяціях, і виникають внаслідок антропогенного тиску. За останні 150 років зникли сотні унікальних домашніх порід тварин і сотні сортів культурних рослин.

Динаміка генофондів у сучасних популяціях людини

Природа і суспільство являють собою єдину динамічну систему, в зв'язку з цим важливо зрозуміти: у чому подібність і відмінності в популяціях людини і в природних популяціях тварин? Це питання цікаве не тільки з теоретичної точки зору на коеволюцію природи і суспільства або, іншими словами, на коеволюцію генів і культури. Це питання безпосередньо стикається з проблемою сучасності, що називається «Людина і Біосфера», і правильна відповідь на це питання, можливо, стало б тою ниткою, що вказала б людству на вихід з лабіриту екологічних проблем, що посилюються.

Дослідження показали, що суть генетичних процесів у популяціях людини та інших біологічних видів одна і та

ж. Людина одночасно і творець і одночасно суб'єкт історії своєї господарської діяльності і породжує в природних популяціях ті ж самі генетичні процеси, що реєструються в власних популяціях – популяціях людини: відбувається еволюція до двох межових станів структури – до панміксії або ж до крайньої структурованості, коли стираються або надзвичайно гіпертрофуються міжпопуляційні відмінності. Процес першого типу характерний для населення Європи та північної Євразії, де відбувається згортання міжпопуляційних відмінностей і зростає внутрішньопопуляційний поліморфізм. Процес другого типу характерний для частини автохтонних монголоїдних популяцій північної Азії та Америки, які поблизу межі просторової диференціації. Ці процеси є платою за «цивілізацію» в одному випадку, і за «примітивний спосіб життя» - в другому. Який стан популяцій з цих двох сприятливіший для людського суспільства – предмет окремого обговорення. Але у випадку природних видів відповідь на це питання очевидне: **обидва процеси ведуть до зниження адаптивності і навіть деградації, наближаючи популяції до межі підтримки ними своєї цілісності.**

Але особливо вражаючими особливостями міст-мегаполісів як відносно нових популяційних структур: величезний ефективний об'єм; відсутність стійкого відтворення генофонду в поколіннях; переважаюча роль центронаправленої міграції населення; аутбредний тип шлюбної структури; наявність внутрішньої структурованості і міжгрупового добору; штучне середовище життя, що вимагає адаптації до нових умов; забруднення середовища генотоксичними агентами. Деякі з перерахованих особливостей носять загальний характер, інші мають часопросторову специфіку.

Багато специфічних рис були притаманні урбаністичним людським популяціям з моменту їх виникнення. Процеси природного відтворення міського населення в історичній ретроспективі завжди носили нестабільний характер. Спочатку урбанізації основною причиною була висока дорепродуктивна смертність, а на сучасному етапі – вкрай низька народжуваність. Як висловився Каваллі-Сфорца в 1971 році: «Гени народжуються в селі, а помирають в місті». З демографічної позиції цілком виправдана метафора ХІХ століття «Місто-Молох» (мається на увазі поганське божество, що вимагало людських жертвоприношень, особливо дітей). З позицій популяційної генетики можна сказати, що протягом багатьох віків інтенсивність природного добору в містах була вищою, аніж в сільській місцевості, внаслідок великої щільності населення, поганого санітарно-гігієнічного стану середовища, що було причиною жакливих епідемій, що в більшій мірі зачіпали міське населення. Згадати хоча б епідемію чуми 1348 року – під час цієї епідемії вимерло майже все міське населення, що переважно складалось з англійських колоністів, тоді як сільське населення, що складалось з автохтонних кельтів-ірландців було зачеплено епідемією менше. Потік мігрантів, що забезпечував ріст населення міст і числа міст, також призводив до нестабільного стану генофондів міського населення. Як висловився Алексєєв В. П (1993): «Міська популяція – проточний ставок, вода в ньому постійно змінюється, але обриси берегів лишаються надовго». У термінах популяційної генетики це означає постійне оновлення генофонду міської популяції за рахунок генів, що привносяться мігрантами. Внаслідок цього генофонд міської цивілізації являє собою не випадкову і змінну в часі вибірку генів генофондів багатьох не тільки сусідніх але і далеких популяцій.

Відносно новими особливостями міської популяції, що пов'язані зі змінами самого міського середовища, є збільшення темпів мутаційного процесу в результаті її забруднення і послаблення добору внаслідок зміни соціуму. Обидва ці фактори сприяють збільшенню генетичного вантажу популяції. Компонента добору, що пов'язана з диференційною дорепродуктивною смертністю, зменшилась в результаті соціального прогресу та успіхів медицини. Компонента добору, що пов'язана з диференційною плодовитістю, падає в зв'язку зі зменшенням народжуваності, що виникає в результаті поширення практики планування сім'ї. Нові екологічні фактори – харчування, образ життя, характер професійної діяльності – також пов'язані зі зростанням ролі штучного середовища, видозмінюють процеси добору в міських популяціях, роблять селективно значимими раніше нейтральні поліморфізми. Ще одним фактором динаміки генетичного вантажу є міграція, що призводить до зміни спектру спадкової патології. Сам характер міграційних процесів підпадає під зміни в часі – збільшується радіус центронаправленої міграції, слабне її залежність від географічної відстані (ізоляція відстанню), більш строкатим стає етнічний склад мігрантів, розширюється коло шлюбних зв'язків міщан.

Максимальні масштаби аутбрідингу характерні для багатьох країн, нащадки від змішаних міжетнічних шлюбів в основному вибирають національність матері. Особливістю останніх десятиліть в багатьох європейських країнах є різке погіршення параметрів природного відтворення населення, що отримало характер демографічної катастрофи в цілому. Народжуваність автохтонного населення впала до таких величин, які призводять до скорочення чисельності наступних поколінь у двічі в порівнянні з минулими. У той же час росте число

мігрантів, посилюються міжетнічні відмінності щодо показників середньої плодовитості, що призводить до збільшення інтенсивності міжгрупового добору. При цьому найбільшу адаптивність до умов урбаністичного середовища виявляють нові етнодисперсні групи мігрантів.

Популяційно-генетичні процеси серед міського населення не відповідають критеріям нормальності – генофонд автохтонних міщан не відтворюється в наступних поколіннях, а внутрішньопопуляційна генетична різноманітність росте за рахунок сукупної дії низки факторів популяційної динаміки (миск потоку генів, послаблення внутрішньогрупового добору, посилення міжгрупового добору, збільшення темпів мутаційного процесу). Такий процес може бути названим дезадаптивним, що робить актуальною розробку засобів генетичної безпеки, які здатні забезпечити відтворення здорового генофонду і збереження оптимального рівня генетичної різноманітності.

Важливим завданням є прогнозування подальших тенденцій динаміки генофонду міського населення, що важливо не тільки з позицій фундаментальної науки, але і з практичною метою – профілактичної медицини (динаміка параметрів генетичного вантажу), судової медицини (динаміка параметрів частот алелей та ДНК-локусів, що використовуються в криміналістиці).

Необхідне подальше вивчення і антропогенної динаміки генофондів як природних, так і окультурених видів. Прогнозування цієї динаміки також висувається на передній план сучасної популяційної біології.

Інбридинг у популяціях людини

У людини шлюбні відносини між батьками і дітьми або між братами і сестрами називаються

кровозмішуванням. У більшості людських культур існує сувора заборона на подібні шлюби, хоча в династіях єгипетських фараонів вони зустрічалися часто. Шлюб між близькими родичами, такими як двоюрідні брати і сестри, також часто бувають заборонені законом чи релігійними звичаями. У ЗСА приблизно в половині стейтів існують закони, що забороняють шлюби між дядечком та племінницею, між двоюрідними сибсами.

У більшості випадків закони і релігійні звичаї забороняють шлюби між близькими родичами, але іноді трапляються виключення. У римській католицькій церкві шлюби між дядечком та племінницею, двоюрідними та троюрідними сибсами та іншими двоюрідними родичами вимагають спеціального дозволу церковної влади. Церковноприходські архіви являють собою одне з кращих джерел інформації про шлюб між родичами в популяціях людини.

Таблиця 23. Інбредна депресія в популяціях людини. Частота різних захворювань, фізичних та розумових дефектів у дітей, батьки яких не є родичами і в дітей від шлюбу між двоюрідними сибсами (Stern C., 1973).

Популяції	Батьки є не родичі		Батьки – двоюрідні сибси	
	Величина вибірки	Частота %	Величина вибірки	Частота %
ЗСА	163	9,8	192	16,2
Франція	833	3,5	144	12,8
Швеція	165	4,0	218	16,0
Японія	3570	8,5	1817	11,7
Середнє		6,5		14,2

У деяких суспільствах шлюби між родичами не тільки дозволені, але і вважаються бажаними. В Японії, наприклад, шлюби між двоюрідними сибсами заохочуються і в низці місцевостей та в деяких соціальних групах складають до 10 % загального числа шлюбів.

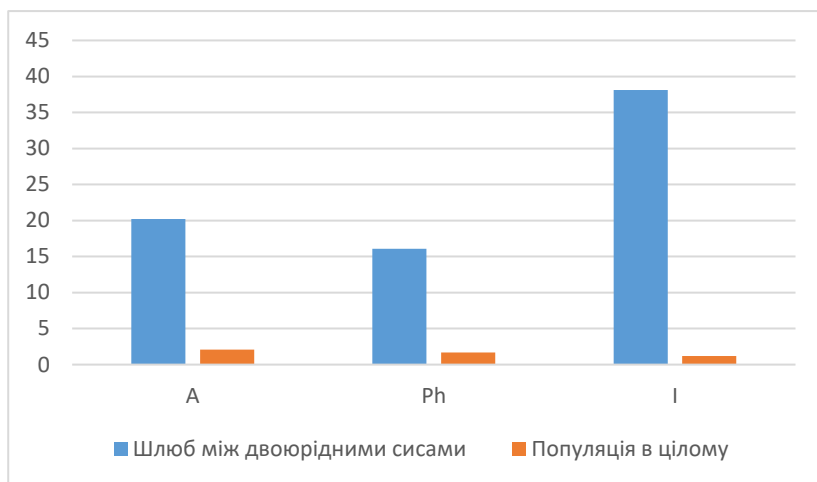


Рис. 65. Частота появи дітей зі спадковими захворюваннями у шлюбах між двоюрідними сибсами і в людській популяції в цілому. А – альбінізм, Ph – фенілкетонурія, I – спадкових іхтіоз.

У стейті Андхра-Прадеш (Індія) є каста які схвально ставляться до шлюбів між дядечком і племінницею і такі шлюби складають до 10 % шлюбів у цих кастах.

У результаті інбридингу в популяціях людини зростає частота появи гомозигот по різним шкідливим мутаціям. Частота гомозигот по рецесивному летальному алелю при темпі мутування $\mu = 10^{-5}$ серед нащадків шлюбів між двоюрідними сибсами приблизно в 20 разів вища, аніж при випадкових схрещуваннях.

У випадку шкідливих, але не летальних рецесивних алелей при коефіцієнті добору $s = 0,1$ рівноважна частота алеля рівна $q = \sqrt{10^{-5}/10^{-1}} = \sqrt{10^{-4}} = 0,01$. Серед нащадків шлюбів між двоюрідними сибсами частота гомозигот буде приблизно в 7 разів вищою, аніж при випадкових схрещуваннях. Якщо ж коефіцієнт добору $s = 0,01$; то теоретично очікувана частота гомозигот серед нащадків від шлюбів між двоюрідними сибсами буде приблизно в 3 рази вища, аніж при випадкових схрещуваннях.



Жителі острова Пальмерстон. Всі жителі цього острова, популяція людей, що нараховувала до примусового розселення Британською владою більше 5000 – нащадки одного єдиного матроса – Джона Майстера. Інбредна депресія не спостерігалась внаслідок гетерозису – віддаленої міжрасової гібридизації в рамках полігамної сім'ї і гетерозиготності всіх нащадків.



Джон Майстер – засновник популяції людей на острів Пальмерстон.

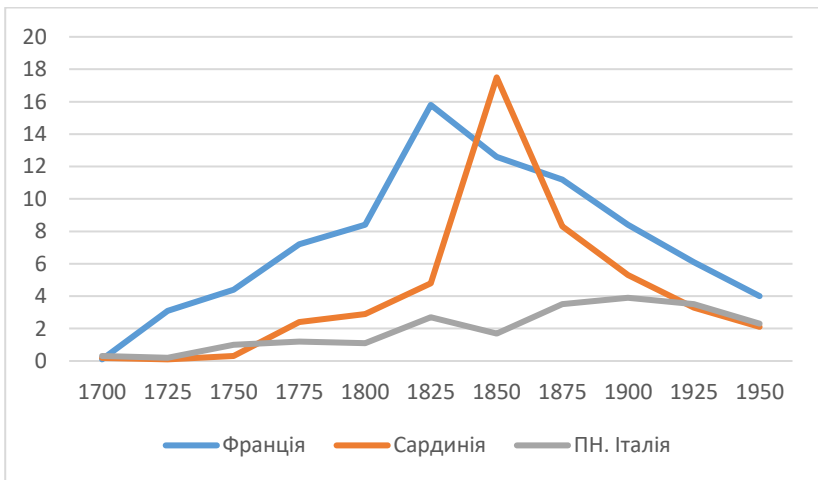


Рис. 66. Частота шлюбів між родичами у трьох європейських популяціях в 1700 – 1950 роках (Moroni A., 1969).

Загалом частота появи дітей з різними дефектами чи захворюваннями серед нащадків від шлюбів між двоюрідними сибсами приблизно в 2 рази вища, аніж від шлюбів між людьми, що не є родичами (табл. 23). Це менше, аніж впливає із розрахунків. Але розрахунки велися щодо рецесивних мутацій, а не різних патологій в цілому. Щодо домінантних мутацій, то їх частота прояву в нащадків не залежить від рівня спорідненості батьків. На малюнку 56 проказано, що частота появи гомозиготних дітей з різними рецесивними спадковими патологіями набагато вища від очікуваної у шлюбах між двоюрідними сибсами і набагато вища аніж від шлюбів між людьми, що не є родичами.



Аміші – замкнена релігійна секта, де простежується високий рівень ізоляції внаслідок соціальної поведінки, високий рівень близькоспоріднених шлюбів, що має наслідком високу частоту спадкових захворювань та інбридинг.

Особливості соціальних відносин часто призводять до певних генетичних наслідків. До 1700 року римська католицька церква надзвичайно рідко дозволяла шлюб між родичами.

Число таких шлюбів серед католиків Європи зросло протягом 1700 – 1850 років, а потім почало зменшуватись. Висока частота шлюбів між родичами в ХІХ столітті, зокрема пояснюється відміною Наполеоном Бонапартом права первістків, що призвело до дроблення земельної власності. Шлюби між родичами протидіяли цій тенденції.

Промислова революція, завдяки якій зросла мобільність населення відповідальна за зниження частоти шлюбів між родичами в 1850 – 1900 роках. Але якими б не були причини цих змін, вони мали важливі генетичні і медичні наслідки, оскільки впливали на частоту появи в популяції шкідливих рецесивних ознак.

Популяція і генетична коадаптація

Більшість живих істот на планеті Земля не здатні схрещуватись з представниками інших видів; міжвидові схрещування лише інколи відбуваються між спорідненими видами, але і в цьому випадку утворюються або нежиттєздатні зиготи, або зиготи з яких розвиваються стерильні організми. Нежиттєздатність або стерильність міжвидових гібридів яскраво свідчить про існування генетичної коадаптації. Наприклад генотипи коня і віслюка не є взаємно коадаптивними – в результаті гібридизації утворюються стерильні організми – мул або ішак відповідно (залежно від типу схрещувань).

Коли виникає нова генна або хромосомна мутація, що погано взаємодіє з іншим геномом, під впливом природного добору вона або елімінується, або підтримується на дуже низькій частоті в популяції, хоча в

іншому генетичному оточенні та сама мутація може мати високу частоту. Роль коадаптації між алелями можна вияснити за допомогою наступної аналогії. У симфонічному оркестрі кожним музиком (якщо він не вар'ят) повинен не тільки володіти своїм інструментом (ген повинен бути здатним функціонувати), але і виконувати партію в конкретному творі (ген повинен взаємодіяти з іншими генами). Якщо б віолончеліст почав би виконувати свою партію з Шостої симфонії Бетховена в той час, коли весь оркестр грав би «Болеро» Равеля, то вийшла б суцільна какафонія.

Внаслідок існування генетичної коадаптації певний алель або набір алелей підпадає під позитивний добір в одного виду і під негативний добір в іншого виду. Наприклад, *Drosophila equinoxialis* має в локусі Mdh-2, що відповідає за кодування цитоплазматичного ферменту малатдегідрогенази, алель 94 з частотою 0,99, тоді як *D. tropicalis* має в цьому локусі алель 86 з тою самою частотою. Генетична коадаптація – це властивість як виду в цілому, так і окремих популяцій. Одні і ті ж алелі можуть підпадати під позитивний добір в одних популяціях і під негативний – в інших популяціях, якщо вони добре взаємодіють з алелями в одній популяції і погано – з алелями в іншій популяції.

ПІСЛЯМОВА

Наприкінці XIX – на початку XX століття було виявлено тотальне поширення індивідуальної мінливості ознак і властивостей живих організмів і подальший розвиток біології був пов'язаний з осмисленням цього факту. У біології другої половини XX століття стала очевидною загальна популяційна структурованість видів, все більше число досліджень у різних областях біології пов'язані з вивченням популяційного рівня життя. Саме на

цій основі виникла сучасна популяційна біологія. Предметом дослідження популяційної біології є популяція, її структура та функції, її становлення і перетворення під час еволюції. *Популяція – це мінімальна самовідтворююча група особин певного виду, що протягом еволюційно тривалого часу живе на певному просторі, утворює самостійну генетичну систему і формує власний екологічний гіперпростір.* Як особлива біологічна система популяція характеризується цілісністю та незалежністю, структурованістю, динамічністю всіх параметрів, авторегуляторністю, поліморфністю та унікальністю. Популяція – природно-історична структура, елементарна одиниця еволюційного процесу, і, що важливо, основна одиниця будь-якої форми управління живими природними ресурсами: експлуатації, регулювання чисельності і охорони.

Популяційна біологія як новий фронт біологічних досліджень, новий фронт боротьби за пізнання Істини включає широкий спектр підходів, напрямків, дисциплін. Інтенсивний розвиток популяційної біології протягом останніх 50 років вимагає оцінки того, що вже зроблено і що потрібно зробити в майбутньому.

Щодо досліджень природних популяцій зроблено вже дуже багато. Короткий опис цього і складає зміст цього курсу лекцій. Нині виявлені важливі методологічні підходи до вивчення природних популяцій, серед них – неможливість відірвати вивчення генетики популяцій від екології, морфології, фізіології і в загальній формі – неможливість глибокого вивчення популяції без врахування умов її існування. Чисельні генетичні дослідження дають інформацію про частоту тих чи інших алелей, але не можуть відповісти на питання, чим же особини з даним генотипом фізіологічно або етологічно відрізняються від інших.

У популяційній біології сьогодні ще немає відповідей на багато питань, що виникають під час дослідження популяцій. Гостро відчувається недолік даних у цілій низці областей вивчення природних популяцій. Для таких крупних груп живих організмів, як Protozoa, гриби, нижчі рослини, прокаріоти, популяційні дані практично відсутні. Немає достовірних даних про кількісну оцінку роботи природнього добору, дифузю алелей в середині популяції, між популяціями, онтогенетичний контроль генетичних варіацій, місце і роль окремих популяцій в системі виду, місце популяцій в потоках речовини та енергії в екосистемах, визначення кордонів між популяціями, виділення груп схожих і відмінних популяцій, зв'язки між близькими і далекими популяціями, мікрофілогенез популяцій, особливості і регуляторні механізми динаміки біохорологічної структури і величини популяцій і про багато інших питань.

Всі ці завдання могли б швидко виконані, якби дослідники володіли (або могли б швидко отримувати) точні дані про генетичний будову будь-яких природних популяцій і про зміни генетичної будови, про стан і динаміку змін речовинно-енергетичних параметрів популяції. Нажаль, отримати такі дані важко, а інколи неможливо.

Протягом десятиліть одним з постійних питань популяційних досліджень було: наскільки популяційні характеристики визначаються дією природнього добору, а наскільки стохастичними процесами? Зараз відповідь стає все більш ясною: на перших стадіях виникнення популяції, коли вона представлена малим числом особин (і повинна називатися ще не популяцією, а лише **формою популяційного рівня**), вплив випадкових процесів є помітним і великим. Але популяції, що існують тривалий час, займають певне місце в екосистемі, всі основні

параметри знаходяться під постійним контролем природного добору, і випадкові процеси можуть лише призвести до змін частот дуже рідкісних алелей. Детальні дослідження природних ситуацій показують, що будь-які стійкі популяційні характеристики підтримуються дивовижно диференційованим впливом природного добору.

Багато чого в популяційній біології викликає дискусію. Часто такі суперечки викликані недостатнім обліком реальної суперечності природних ситуацій. Наприклад, твердження про те, що будь-який вид розділений на окремі популяції (самостійні частини з власною еволюційною долею), в загальному цілком вірно. Але в то же час з безперервного характеру еволюційного процесу (еволюційні сили працюють всюди і завжди) випливає і те, що в природі повинні бути популяції і в процесі виникнення, і в процесі згасання. Це означає, що можна зустріти групи особин популяційного рівня: або **ще** не популяції в точковому еволюційно-генетичному сенсі цього терміну, або **вже** не популяції.

Для розвитку популяційної біології, як і будь-якої іншої науки, характерним є не тільки просте накопичення фактів, а й зміна методів дослідження і робочих концепцій. Сьогодні робочих концепцій популяційної біології (безмежно велика менделівська популяція, з відсутнім тиском еволюційних сил і панміксією) недостатньо. Побудовані на їх основі моделі мають лише зовнішню подібність з природними ситуаціями, а не відкривають на потрібному рівні різноманітності діючих в природі сил.

Зміна концепцій відбувається і в методах вивчення популяцій. До 1960-тих років для вивчення популяцій вважалося достатнім порівнювати довільно взяті в природі вибірки особин, що не перевищують по чисельності 25 – 50 екземплярів. Сьогодні популяційні дослідження

вимагають отримання репрезентативної вибірки з багатьох демів, врахування розподілу в просторі всіх без виключення особин і (оскільки дослідників часто цікавить розподіл рідкісних алелей з частотами всього кілька відсотків) вибірок, що нараховують сотні і тисячі особин. Але з цими вимогами виявляється пов'язана необхідність застосування інших методичних підходів вивчення популяцій, що не порушують структуру популяцій, отримання репрезентативних характеристик однієї і тієї ж популяції протягом тривалого періоду часу.

Як і в будь-якій науці, що швидко розвивається, в популяційній біології відбувається швидке розширення методів досліджень. При цьому поява нового методу часто створює певну моду на проведення досліджень. Так було в популяційній біології під час широкого поширення, починаючи з 1950-тих років, методу вивчення хромосомного поліморфізму, що давало з одного боку можливість дослідження тонких особливостей мікродиференціювання природних популяцій, але одночасно це призвело до явного перебільшення значення цього явища в житті популяцій (наприклад, занадто швидкому виділенню різних дрібних таксономічних груп лише на основі каріологічних особливостей) – з іншого.

Наприкінці 1960-тих років у популяційних дослідженнях став популярним метод дослідження біохімічного поліморфізму, деякі ентузіасти стали говорити про нову еру популяційних досліджень. Але ні вивчення хромосомного, ні вивчення біохімічного поліморфізму не стали панацеєю для розв'язання популяційних проблем. Одна з основних причин цього полягає в тому, що ні один окремий метод не здатний розв'язати загальні проблеми популяційної біології. У цьому контексті перспективним є фенетичний підхід – вивчення будь-яких ознак-маркерів генотипічної

структури популяції (морфологічних, біохімічних, фізіологічних та інших). Безсумнівний примат генетичного підходу до вивчення популяцій не повинен призводити до забуття того факту, що гени є лише медіаторами фенотипу і саме фенотипи (а не гени та їх алелі) складають будь-яку природну популяцію.

Важливість вивчення природних популяцій часто недооцінюється в сучасних дослідженнях. Якщо нормальний хід популяційних досліджень повинен складатися з чотирьох послідовних етапів (спостереження – описання; лабораторні дослідження, польові дослідження, аналіз; моделювання, синтез; передбачення), то в сучасній популяційній біології дослідження часто, минаючи перші два етапи, приступають до третього. Це робить передбачення малонадійними, недовговічними, нецікавими.

Програмні вимоги до курсу «Популяційна біологія»

1. Основні концепції та історія популяційної біології.
2. Визначення поняття популяція з точки зору різних концепцій сучасної науки.
3. Дві основні моделі популяційної структури: класична та балансова.
4. Два типи підходів до вивчення популяцій: стохастичний та детерміністичний.
5. Статева структура популяцій.
6. Основні типи статевої структури популяцій.
7. Первинне співвідношення статей у популяції та способи її регуляції.
8. Вторинне співвідношення статей у популяції та способи її регуляції.

9. Третинне співвідношення статей у популяції та способи її регуляції.
10. Вікова структура популяцій. Вікові піраміди.
11. Репродуктивний вік особин в популяції.
12. Просторова структура популяцій. Радіус репродуктивної активності.
13. Внутрішньопопуляційні групи.
14. Ієрархія просторових угруповань в популяції.
15. Лабільність внутрішньопопуляційних угруповань.
16. Генетична структура популяцій.
17. Ідеальна популяція.
18. Закон Гарді-Вайнберга-Кастла.
19. Дрейф генів і потік генів у популяції.
20. Мутаційний тиск на популяцію.
21. Тиск добору на популяцію.
22. Екологічна структура популяції.
23. Популяційні угруповання по живленню.
24. Популяційні угруповання по фенології.
25. Величини природних популяцій.
26. Гомеостаз природних популяцій.
27. Фактори, що впливають на величину популяції.
28. Просторова ізоляція популяцій.
29. Біологічна ізоляція популяцій.
30. Зв'язок між популяціями.
31. Цілісність популяції.
32. Структурованість і поліморфність як основа адаптивності популяції.
33. Фенетика популяцій.
34. Ген і фен.
35. Популяція як елементарна одиниця еволюції.
36. Популяція як одиниця біомоніторингу.
37. Популяція як одиниця охорони.
38. Онтогенетика популяцій.
39. Етологія популяцій.

40. Концептуальна модель мікроеволюції.
41. Елементарна еволюційна структура.
42. Елементарний еволюційний матеріал.
43. Елементарні еволюційні фактори.
44. Основні моделі і рівняння популяційної біології.
45. Модель «безстатева популяція».
46. Рівняння еволюціонуючих популяцій.
47. Еволюція популяцій та інтегральні рівняння відновлення.
48. Моделювання панміксії та інші систем схрещування.
49. Поліалельний аутосомний ген і рівняння еволюції.
50. Глобальна панміксія і мультиплікативна плодовитість.
51. Найпростіші популяційні моделі.
52. Основне рівняння еволюції.
53. Умови існування поліморфізму.
54. Умови стійкості популяцій.
55. Популяційна модель без вікової структури, дискретна модель.
56. Експерименти і теорія поліморфізму.
57. Множинний алелізм в популяціях.
58. Стан генетичної рівноваги.
59. Середня адаптивність популяції.
60. Фундаментальна теорема Фішера.
61. Середня адаптивність як функція Ляпунова.
62. Адаптивна топографія популяції.
63. Моделі популяцій, що враховують статеву структуру.
64. Безперервна модель популяцій.
65. Дискретна модель популяцій.
66. Адаптивність з врахуванням статевої структури популяцій.
67. Моделювання популяції з порушеною панміксією.
68. Моделювання інбридингу.
69. Моделювання переваги при гібридизації.
70. Моделювання ізоляція і порушення панміксії.

71. Системи зв'язаних популяцій і міграції.
72. Міграції між двома популяціями різної чисельності.
73. Міграції між популяціями, що займають дві однакові екологічні ніші.
74. Стейка дивергенція в системі зв'язаних популяцій.
75. Моделювання динаміки популяцій.
76. Дискретна модель сезонних коливань.
77. Моделювання адаптації і адаптивності популяцій.
78. Популяції та видоутворення.
79. Популяції та мікроеволюція.
80. Популяції і географічне видоутворення.
81. Популяції і квантове видоутворення.
82. Популяція та концепція раси.
83. Популяція та концепція виду.
84. Динаміка популяційних генофондів.
85. Інбридинг в людських популяціях.
86. Динаміка генофондів людини.
87. Динаміка генофондів природних популяцій.
88. Динаміка генофондів штучних популяцій.

Література

1. *Айала Ф.* Введение в популяционную и эволюционную генетику. – М.: Мир, 1984. – 380 с.
2. *Айала Ф., Кайгер Д.* Современная генетика. В 3 томах. – М.: Мир, 1987. – 1065 С.
3. *Александров Д. А.* Популяционные системы и видообразование: теория, природа, эксперимент // Природа. – 1985. - № 3. – с. 122 – 125.
4. *Александров Д. А., Сергеевский С. О.* Генетическая структура периферических популяций полиморфного наземного моллюска *Succinea hortensis* (Mull.) // Доклады АН СССР. – 1980. – Т. 225., в. 1. – с. 206 – 208.

5. *Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. - М.: Наука, 1989. - 327 с.
6. *Алтухов Ю. П.* Генетика природных популяций и ресурсы биосферы // Вестник АН СССР. - 1975. - № 10. - с. 37 - 45.
7. *Алтухов Ю. П.* Генетический мониторинг популяций в связи с состоянием среды // XIV Международный генетический конгресс. Тезисы докладов. - М.: Наука, 1978. - с. 16 - 17.
8. *Алтухов Ю. П. (ред.)* Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. - Москва: Наука, 2004. - 620 с.
9. *Астауров Б. Л.* Фенотипическая изменчивость гомодинамичных частей в пределах организма // Труды всесоюзного съезда по генетике, селекции. - Ленинград. - 1930. - т. 2. - с. 155 - 162.
10. *Баранов А. С.* Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций. - М.: Наука. - 1982. - с. 201 - 214.
11. *Беляев Д. К.* О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. - Л.: Наука, 1974. - В. 2. - С. 76 - 84.
12. *Бендат Дж., Пирсол А.* Измерение и анализ случайных процессов. - М.: Мир, 1971. - 408 с.
13. *Береговой В. Е.* Проблема подвида и популяции полиморфных видов // Журнал общей биологии. - 1967. - т.28. - с. 50 - 67.
14. *Береговой В. Е., Новоженев Ю. И.* Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы // Экологические адаптации животных. - М.: Наука. - 1976. - с. 124 - 134.
15. *Васильев А. Г.* Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных

- группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 15 – 24.
16. *Васильев А. Г.* Популяционная изменчивость вида, дифференциация популяций и проблема изоляции расстоянием // Популяционная изменчивость вида и проблема охраны генофонда млекопитающих. – М., 1983. – с. 16 – 18.
 17. *Васильев А. Г.* Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журнал общей биологии. – 1984. – Т.45, в.2. – С. 164-176.
 18. *Воронцов Н. Н.* Синтетическая теория эволюции: её источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журнал Всесоюзного хим. Общества им. Д. И. Менделеева. – 1980. – т. 25, № 3. – с. 295 – 314.
 19. *Воронцов Н. Н.* Теория эволюции: истоки, постулаты, проблемы. – М.: Знание, 1984. – 64 с.
 20. *Гиляров А. М.* Популяционная экология. – М.: Из-тво МГУ, 1990. – 326 с.
 21. *Глотов Н. В.* Популяция как естественноисторическая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. – Махачкала: Даг. фил. АН СССР. – 1975. – в.1. – с. 17 – 25.
 22. *Грант В.* Эволюция организмов. – М.: Наука, 1980. – 467 с.
 23. *Грант В.* Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
 24. *Григорьева А. Д.* Фенетические исследования ископаемых популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 24 – 29.
 25. *Гриценко В. В., Креславский А. Г., Северцев А. С., Соломатин В. М.* Концепция вида и симпатрическое видообразование. – М.: изд-тво МГУ, 1983. – 193 с.

26. Гриценко В. В., Соломатин В. М. Морфологическая изменчивость и экологическая структура популяций колорадского жука // Проблемы микроэволюции. – М., 1988. – с. 55-56.
27. Дідух Я.П. Популяційна екологія/ Я.П. Дідух. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.: іл., табл.
28. Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // Журнал общей биологии. – 1948. – т. 9, №3. – с. 203 – 244.
29. Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. – М.: Наука, 1984. – 184 с.
30. Жирмунский А. В., Кузьмин В. И. Критические уровни в процессах развития биологических систем. – М.: Наука, 1982. – 179 с.
31. Захаров В. А. Ископаемая популяция: тафономия и вопросы систематики // Тезисы докладов I Всесоюз. совещ. палеобиохим и палеоэкологов. – Баку: Азерб. ун-т. – 1969. – с. 43 – 44.
32. Захаров В. М. Исследование внутривидовой изменчивости насекомых как метод выявления популяционных структур (на примере стрекозы *Syrpetrum flaveolatum*) // Зоологический журнал. – 1976. – т.55, №12. – с. 1816 – 1823.
33. Захаров В. М. Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – с. 45 – 56.
34. Корочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. – М.: Наука, 1977. – 300 с.
35. Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) в пределах ареала // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 233-245.

36. *Левонтин Р.* Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978. – 351 с.
37. *Ли Ч.* Введение в популяционную генетику / Чарльз Ли; пер. с англ. Мирошниченко Г. П. – М.: Мир, 1978. – 555с.
38. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
39. *Меттлер Л., Грегг Т.* Генетика популяций и эволюция. – М.: Мир, 1972. – 324 с.
40. *Новоженков Ю. И.* Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма // Исследование продуктивности вида в ареале. – Вильнюс. – 1975. – с. 87 – 105.
41. *Новоженков Ю. И.* Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. – М.: Наука, 1989. – С. 144-156.
42. *Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973. – 227 с.
43. *Ратнер В. А.* Математическая популяционная генетика. – Новосибирск: Наука, 1977. – 126 с.
44. *Рокицкий П. Ф.* Введение в статистическую генетику. – Минск: Высшая школа, 1978. – 447 с.
45. *Ромашов Д. Д.* Об условиях «равновесия» в популяции // Журнал экспериментальной биологии. – 1931. - № 7. с. 442 – 454.
46. *Свирижев Ю., Пасеков В.* Основы математической генетики. - М.: Высшая школа, 1989. – 207 С.
47. *Северцов А. С.* Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 318 с.
48. *Сергиевский С. О.* Фенотипическая структура континуальных популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 104 – 111.

49. *Сергиевский С. О.* Парapatрическая дифференциация популяций // Журнал общей биологии. – 1983. – Т 44, в. 4. – С. 491-500.
50. *Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 360 с.
51. *Стегний В. Н.* Эволюционные потенции хромосомно мономорфных и полиморфных видов // Фенетика популяций. – 1982. – М.: Наука. – с. 112 – 118.
52. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И.* Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. – М.: Изд. МГУ, 1966. – с. 114 – 130.
53. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969. – 407 с.
54. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М.* Об адаптивном полиморфизме в популяции *Adalia bipunctata* L. // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1966. – В.16. – С. 137-146.
55. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман И. К.* Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrisomelina* (Coleoptera) // Труды ин-та биол. – 1965. – т.5, в.44. – с. 27 – 63.
56. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. - М.: Наука, 1973. – 278 с.
57. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В.* Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. – 1973. - №5. – с.40-51.
58. *Тоцький В. М.* Генетика. – Одеса: Астропринт, 2002. – 710 с.
59. *Фасулати С. Р.* Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*

- Сау в Европейской части СССР // Экология. – 1985. - №6. – С.50-56.
60. *Шилов И. А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 263 с.
 61. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.: Изд-во АН СССР, 1946. – 396 с.
 62. *Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука, 1938. – 144 с.
 63. *Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. – Л.: Наука, 1969. – 493 с.
 64. *Шпыков А. В.* Оценка фено-генетической структуры популяций // Сравнительный анализ некоторых биологических параметров и методов их обработки применительно к системе биомониторинга. – Саратов, 1998. – с. 9 – 10.
 65. *Яблоков А. В.* Морфология и микроэволюция // Журнал общей биологии. – 1970. – т.31, №1. – с. 3 - 13.
 66. *Яблоков А. В.* Популяционная морфология животных // Зоологический журнал. – 1968. – т.47, в.12. – с. 1749 – 1765.
 67. *Яблоков А. В.* Популяционная морфология как новое направление в популяционных и эволюционно-морфологических исследованиях // Журнал общей биологии. – 1976. – т.37, №5. – с. 134 – 145.
 68. *Яблоков А. В.* Фенетика: эволюция, популяция, признак. – М.: Наука, 1980. – 132 с.
 69. *Яблоков А. В.* Фенетика. – М.: Наука, 1980. – 136 с.
 70. *Яблоков А. В. (ред.)* Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – 294 с.

71. Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – с. 3 – 24.
72. Яблоков А. В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии // Морфологические аспекты эволюции. – М.: Наука, 1980. – с. 65 – 73.
73. Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
74. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. – М.: Высшая школа, 1985. – с. 236 – 249.
75. Anderson E. Selection in experimental populations. Lethal genes // Genetics. – 1969. – N 62. – P. 653 – 672.
76. Ayala F. J., Powell J., Dobzhansky T. Polymorphisms in continental and island populations of *Drosophila willistoni* // Proc. Nat. Acad. Sci. US. – 1971. – v.68. – p. 2480 – 2483.
77. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetics. – 1963. – v.4. – p. 195 – 200.
78. Bodmer W. F. Genetic evolution and Man. – San-Francisco: Freeman, 1976.
79. Clarke B. C. Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species // Systematics Associations Publications – 1962. – vol. 4 – P. 47 – 70.
80. Crow J. F., Kimura M. An introduction to population genetics theory. – N.Y.: Harper & Row. – 1970. – 360 p.
81. Dobzhansky T. Anderson W. W., Pavlovsky O. Genetics of natural populations. Continuity and change in populations of *Drosophila pseudoobscura* in Western United States // Evolution. – 1964. – v.18, N2. p. 164 – 427.
82. Endler J. A. Gene flow and population differentiation // Science. – 1973. – v.179. – p. 243 – 250.
83. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection // Oxford: Clarendon Press, 1930. – 276 p.

84. *Gaston K. G.* Patterns in the local and regional dynamic of moth populations // *Oikos*. – 1988. – N 53. – p. 48 – 57.
85. *Haldane J. B. S.* The theory of a cline // *J. Genet.* – 1948. – v.48. – p. 277-284.
86. *Huxley J. S.* *Evolution: the modern synthesis*. – London, 1942. – 652 p.
87. *Kimura M.* Genetic load of population and its significance in evolution // *Jap. J. Genet.* – 1960. – v.35. – p. 7 – 33.
88. *Kimura M.* “Stepping stone” model of population // *Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Mishima*. – 1953. – v.3. – p. 63 – 65.
89. *Kimura M., Weiss G.* The stepping-stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance // *Genetics*. – 1964. – v. 49. – p. 561 – 576.
90. *Lerner I. M.* *Genetic homeostasis*. – Edinburgh: Oliver and Boyd. – 1954. – 134 p.
91. *Li C. C.* *Population genetics*. – Chicago: Univ. Chicago Press., 1955. – 346 p.
92. *Selander R. K.* Behavior and genetic variation in natural populations // *Amer. Zool.* – 1970. – v. 10. – p. 53 – 66.
93. *Solbrig O. T., Solbrig D. J.* *Introduction to population biology and evolution*. – L.: Addison – Wesley, 1979. – 510 p.
94. *Wright S.* *Evolution and the genetic of populations*. Vol. 4. *Variability within and among natural population*. – Chicago: Univ. Chicago press, 1978. – 580 p.

Зміст

Вступ	5
ЛЕКЦІЯ I. ПРЕДМЕТ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ БІОЛОГІЇ	6
Визначення поняття «популяція»	6
Історія популяційної біології та personalia	13
Дві моделі популяційної структури	20
ЛЕКЦІЯ II. СТАТЕВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ	21
Первісна статеву структура популяцій	21
Вторинна статеву структура популяцій	30
Третинна статеву структура популяцій	34
ЛЕКЦІЯ III. ВІКОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ	40
Вікові піраміди	40
Співвідношення різних поколінь, приплодів і вікових груп	41
Репродуктивний вік	44
ЛЕКЦІЯ IV. ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ	46
Внутрішньопопуляційні групи	52
Ієрархія просторових груп	54
Лабільність внутрішньопопуляційних груп	60
Топографія просторових груп	63
ЛЕКЦІЯ V. ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ	66
Закон Гарді-Вайнберга-Кастла	66
Генетична гетерогенність природних популяцій	72
ЛЕКЦІЯ VI. ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ	78

Трофічні групи	78
Групи по віково-статевим особливостям	80
Групи по особливостям рухової активності	81
Групи по фенології	84
ЛЕКЦІЯ VII. ІЗОЛЯЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ	85
Просторова ізоляція	85
Біологічна ізоляція	90
Зв'язок популяцій	95
Рівень зв'язків між популяціями	96
Оцінка спорідненості популяцій	98
ЛЕКЦІЯ VIII. ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦІЙ	102
Ген і фен	103
Застосування фенів у популяційних дослідженнях	107
Виділення фенів	110
Фени різних живих організмів	113
ЛЕКЦІЯ IX. МОДЕЛЮВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ	114
Опис популяції за допомогою математичних моделей	114
Найпростіші популяційні моделі. Основне рівняння еволюції	116
Умови існування поліморфізму	118
Достатні умови стійкості граничних станів популяції	121
Популяція без вікової структури. Безперервна модель	127
Популяція без вікової структури. Дискретна модель	131
Поліморфізм. Експерименти і теорія. Мальтузіанські параметри і адаптивність генотипів.	135
Екологічні моделі	140
Моделювання процесів в популяціях у випадку множинного алелізму	145
Середня адаптивність популяції. Фундаментальна теорема Фішера.	147
Середня адаптивність як функція Ляпунова	150

Адаптивна топографія популяції	151
ЛЕКЦІЯ X. ОНТОГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦІЙ	155
ЛЕКЦІЯ XI. ЕТОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ	162
ЛЕКЦІЯ XII. ВЕЛИЧИНА ПОПУЛЯЦІЙ	167
Фактори, що впливають на величину популяції	169
Діапазон коливань чисельності	169
Ефективна величина популяції	174
Коливання чисельності	174
Система схрещувань	175
ЛЕКЦІЯ XIII. ПОПУЛЯЦІЯ ЯК ОДИНИЦЯ ОХОРОНИ	178
Зміни структури популяції	180
Зміни величини популяції	182
ЛЕКЦІЯ XIV. ПОПУЛЯЦІЯ ТА ВИДОУТВОРЕННЯ	185
Популяція – елементарна одиниця еволюції	185
Вплив особливостей популяції на формування еволюційних явищ	189
Популяція і систематика	197
Популяція та мікрофілогенез	201
Популяція та концепція раси	210
Раси людини	211
Популяції, анагенез, кладогенез	218
Популяція та концепція виду	222
Популяція і процес видоутворення	225
Популяція і географічне видоутворення	229
Популяція та квантове видоутворення	233
Популяція і генетичне диференціювання під час видоутворення	236

ЛЕКЦІЯ XV. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙНИХ ГЕНОФОНДІВ ТВАРИН	245
Динаміка генофондів в природних популяціях лососевих риб	246
Рівень порушення внутрішньовидової генетичної різноманітності (ВГР)	278
Динаміка генофондів у сучасних популяціях людини	279
Інбридинг у популяціях людини	286
Популяція і генетична коадаптація	292
ПІСЛЯМОВА	293
Програмні вимоги до курсу «Популяційна біологія»	298
Література	301

Навчальне видання

Сіренко Артур Геннадійович

Популяційна біологія. Лекції

Художній редактор – *Калагурка В. С.*

Комп'ютерний макет – *Сіренко А. Г.*

Використані малюнки художника

Моріса Корнеліуса Есхера

Підписано до друку 13.07.2019. Формат 60x84/16

Папір офсетний. Друк цифровий.

Гарнітура «Times New Roman». Ум. друк. арк. 17,44

Наклад 100. Зам. № 123 від 12.09.2019.

Друк: підприємець Голіней О. М.

76008, м. Івано-Франківськ, вул. Галицька, 128

тел.: (0342) 58-04-32, +38 050 540 30 64