

ЛЕКЦИЯ 5. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Мутационный процесс, генетическая комбинаторика
- 2 Характеристика изоляции как элементарного фактора эволюции
- 3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль
- 4 Взаимодействие элементарных факторов эволюции

1 Мутационный процесс, генетическая комбинаторика

Элементарным эволюционным материалом в эволюции являются мутации, процесс же возникновения мутаций представляет собой мутационный процесс. *Постоянно идущий в природе мутационный процесс является основным механизмом наследственной изменчивости.* Он ведёт к изменению в популяции частоты одного аллеля по отношению к другому. Значительная часть (от нескольких до десятков процентов) особей в популяции – это носители вновь возникших мутаций.

Статистичность и ненаправленность мутационного процесса. Спонтанный мутационный процесс характеризуется определёнными чертами. В виду относительно высокой стабильности хромосом частота возникновения отдельных определённых мутаций всегда относительно низка ($10^{-4} - 10^{-9}$), по каждому отдельному гену давление мутационного процесса невелико. Но в связи с большим числом генов и хромосом общая частота всех возникающих мутаций достаточно высока. Следовательно, мутационный процесс оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции и в сочетании с генетической комбинаторикой оказывает вполне ощутимое давление на популяцию. Мутационный процесс, являясь источником наследственной изменчивости, не может, однако, направлять эволюционные изменения. Во-первых, мутационный процесс является случайным, возникают самые разнообразные мутации, изменяющие исходные признаки и свойства в различных направлениях, осуществляя в классической форме «неопределённую изменчивость» Ч. Дарвина. Такая ненаправленность мутационного процесса делает невероятной возможность его направляющего влияния на протекание эволюционных изменений. Во-вторых, давление мутационного процесса, хотя и вполне ощутимо, но относительно невелико, имеются давления других факторов, перекрывающие давление мутационного процесса. Мутационный процесс неизбежно ограничен онтогенетическими возможностями каждой формы организмов. Высокая стабильность геноти-

пов организмов к внешним воздействиям делает невозможным и направляющее влияние условий среды на ход эволюционных изменений. Значит, по всем своим основным свойствам мутационный процесс не является фактором, способным оказывать направляющее влияние на процесс эволюции. Статистичность и ненаправленность спонтанного мутационного процесса подтверждается результатами экспериментов. Установлено, что действие даже самых специфических мутагенов всегда даёт спектр разнообразных мутаций.

Эволюционное значение мутационного процесса определяется прежде всего тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций – основу для действия других факторов эволюции и прежде всего естественного отбора. Поскольку мутационный процесс приводит к возникновению мутаций, то он является поставщиком элементарного эволюционного материала. Мутационный процесс ведёт к возникновению части того «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность приспособления популяций к тем или иным изменениям условий среды. Груз мутаций, пополняемый мутационным процессом, – это цена, которую «платит» популяция за возможность сохранения в изменённых условиях, приобретения новых признаков и свойств и освоения ранее не доступных условий существования. В общем, мутационный процесс является постоянно действующим элементарным эволюционным фактором, оказывающим давление на популяцию.

2 Характеристика изоляции как элементарного фактора

Из наблюдений в природе известно о наличии большого числа различных по генотипическому составу и численности внутривидовых популяций, отделённых друг от друга разнообразными барьерами. Элементарный эволюционный фактор изоляция представляет собой возникновение любых барьеров – географических, морфологических, физиологических, генетических, этологических и др., расчленяющих исходную популяцию на две или более. Значение изоляции сводится к нарушению свободного скрещивания, ограничению панмиксии, а это ведет к увеличению и закреплению различий между частями населения вида. Изоляция – усилитель генетических различий между группами особей в популяциях. Разделенные барьерами части популяции или вида неизбежно попадают под различное давление отбора. В группах в составе вида или

популяции, которые различаются друг от друга генетически, различия будут постепенно накапливаться вследствие увеличения числа скрещиваний между особями этих групп. В дальнейшем на их основе могут образоваться новые подвиды.

Существуют две формы изоляции – пространственная и биологическая изоляции, причины их возникновения разные. *Пространственная (территориально-механическая)* изоляция может существовать в разных формах: она возникает при появлении труднопреодолимых барьеров – дрейфа материков, наличии рек, проливов, хребтов, ледников. Водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, барьеры суши изолируют население видов – гидробионтов, возвышенности изолируют равнинные, а равнины – горные популяции. Так, на одном из Гавайских островов имеется 25 долин, разделенными горными хребтами, и в каждой из них возникли самостоятельные популяции со своими специфическими особенностями. В настоящее время пространственная изоляция значительно возросла за счет деятельности человека – появления крупных городов, дорог, каналов, плотин и иных сооружений, ограничивающих свободное передвижение популяций многих видов. Пространственная изоляция возросла вследствие активной вырубке лесов, создания обширных окультуренных территорий, истребления популяций вследствие охоты. Все это существенно уменьшает возможности свободного скрещивания между разными популяциями и способствует разрыву одной популяции на ряд изолированных групп. Возникновение пространственной изоляции объясняется историей развития видов на определенных территориях.

Биологическая изоляция – это изоляция, которая возникает при потере возможности свободного скрещивания вследствие ряда биологических причин. Биологическую изоляцию обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивания (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные). Первые механизмы предотвращают потерю гамет, вторые связаны с потерей гамет и зигот. Существуют разные формы биологической изоляции: экологическая, морфофизиологическая, генетическая, этологическая (поведенческая изоляция). При экологической изоляции нарушается вероятность встречаемости партнеров. Экологическая изоляция возникает в результате действия биотических или абиотических факторов на популяции, обитающие на одной территории. Приспособление к разным температурам, например, приво-

дит к появлению весенних, летних и осенних форм растений, грибов и животных, активных именно в эти периоды и поэтому не скрещивающихся друг с другом. Отсутствие хозяев вынуждает паразитов и симбионтов приспособливаться к новым видам. При морфофизиологической изоляции изменяется не вероятность встречи полов (или половых продуктов), а вероятность оплодотворения. Морфофизиологическая изоляция возникает при мутациях, вызывающих изменение формы цветков и исключающих опыление ветром или определенными группами насекомых. У паразитов растений возникают мутации, позволяющие им развиваться на корнях, листьях, стеблях, цветках или плодах растений. У животных в результате мутаций могут изменяться размеры и формы копулятивного аппарата, изолирующие их от других особей. Генетическая изоляция появляется при перестройках генотипов – изменений числа или формы хромосом у близких видов, что уменьшает возможности образования полноценного потомства между ними, то есть результаты эффективного скрещивания оказываются ненормальными. У растений относительно часто возникают тетраплоидные формы и такие формы оказываются изолированными от исходной диплоидной в виду почти полной стерильности триплоидных гибридов между ними. Поведенческие изоляции возникают у животных при изменении ритуала ухаживания за самкой или ведения брачных поединков, ограничивающих их спаривание с представителями других популяций.

Важными характеристиками изоляции являются длительность ее действия, статистичность и ненаправленность. Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. Значение ее в эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки. Разделенные барьерами части популяций или вида попадают под различное давление отбора. Изоляция ведет к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.

3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль

В природных условиях постоянно происходят колебания численности популяций, их называют популяционными волнами, или волнами жизни. Численность популяций претерпевает значительные изменения, связанные с сезонными изменениями, годовыми колебаниями абиотических факторов среды, с биотическими факторами, с природными явле-

ниями, катастрофами, др. Масштабы колебаний численности популяций являются различными и могут быть значительными. Например, нередко случаи резкого сокращения численности популяции, связанные с пожарами, наводнениями, длительными засухами, извержениями вулканов. Известны случаи массового размножения популяций отдельных видов, например, саранчи, грибов, болезнетворных бактерий (эпидемии). Есть примеры резкой вспышки численности видов, представители которых оказались в новых для них условиях, где нет врагов, и имеется хорошая кормовая база (колорадский жук в Европе, кролики в Австралии). Процессы эти носят случайный характер, приводя к гибели одни генотипы и вызывая развитие других, вследствие чего происходят существенные перестройки генофонда популяции. Редкий перед колебанием численности генотип (аллель) может сделаться обычным и будет подхвачен естественным отбором. Влияние популяционных волн может быть особенно заметно в популяциях очень малой величины, обычно при численности размножающихся особей не более 500. В этих условиях популяционные волны могут подставлять под действие естественного отбора редкие мутации или устранять обычные варианты. Явления перестройки генофонда и изменения частот встречаемости, существующих аллелей (гена), связанные с резким и случайным изменением численности популяций, утраты генов, получили название дрейфа генов. Популяционные волны и связанные с ними явления дрейфа генов случайно изменяют концентрацию разных генотипов и мутаций, приводят к отклонениям от генетического равновесия в популяциях. Эти изменения могут быть подхвачены отбором и способны повлиять на дальнейшие процессы эволюционных преобразований.

Классификация популяционных волн: 1) периодические колебания численности короткоживущих организмов – сезонные колебания численности микроорганизмов, большинства насекомых, однолетних растений, грибов; 2) непериодические колебания численности, зависящие от сложного сочетания разных факторов (ослабление пресса хищников для жертв, увеличение кормовых ресурсов), обычно такие колебания численности касаются многих видов в экосистемах и порой ведут к коренным перестройкам всей экосистемы; 3) вспышки численности видов в новых районах, где отсутствуют их естественные враги (элодея канадская в водоёмах Европы, американская норка и ондатра в Евразии);

4) резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами» (несколько засушливых лет).

Действие популяционных волн, как и действие другого элементарного эволюционного фактора – мутационного процесса, статистично и ненаправленно. Популяционные волны служат поставщиком элементарного эволюционного материала.

Одним из факторов, играющих роль в эволюции, является *миграция*. Под миграцией понимается передвижение организмов из одного местобитания в другое. В эволюционном плане миграция означает, во-первых, переселение за пределы ареала материнской популяции, во-вторых, такое переселение, за которым следует либо обновление генофонда другой популяции в результате скрещивания мигрантов с ее особями, либо образование новой самостоятельной популяции. Эволюционное значение миграции состоит в изменении генетического состава тех популяций, в которые вливаются мигранты. Это изменение осуществляется такими процессами, как поток генов и интрогрессия генов. *Поток генов* – это обмен генами между популяциями одного вида в результате свободного скрещивания их особей. Часть особей-мигрантов одной популяции проникает в другую, и их гены включаются в генофонд этой популяции. Поток генов рассматривается в качестве важного источника генетической изменчивости популяций. В данном случае происходит перекомбинация генов на межпопуляционном уровне. *Интрогрессия генов* – это обмен генами между популяциями разных видов. При интрогрессии гены одного вида включаются в генофонд другого вида. Данный процесс протекает благодаря успешной межвидовой гибридизации. Интрогрессия широко распространена у растений (А.Б. Георгиевский, 1985).

4 Взаимодействие элементарных факторов эволюции

В природе все три элементарные эволюционные факторы действуют совместно, однако роль каждого может усиливаться в зависимости от конкретной обстановки. Сравнивая относительное значение давления элементарных эволюционных факторов, следует подчеркнуть, что вероятно давление популяционных волн, особенно в малых по численности популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса. Теоретические расчеты показывают, что в популяциях малой величины популяционные волны могут, как бы подставляться под действие

естественного отбора редкие мутации или устранять уже довольно обычные варианты. Давление изоляции, как правило, превосходит давление мутационного процесса, и, видимо, близко к величине давления популяционных волн. Все три фактора имеют стохастическую природу действия (суть стохастизма сводится к тому, что численность популяции определяется случайно распределенными во времени и пространстве факторами). Общим для них является и ненаправленность, неопределенность.