

Популяция — элементарная единица эволюции

Лекция № 5

Микроэволюция

во второй половине XIX в. -
закономерности эволюции крупных
групп организмов в геологических
интервалах времени (макроэволюция).
Начальные стадии эволюции - механизм
эволюционного процесса,
возникновение нового вида, -
малоизучены.

Микро- уровень исследования ЭВОЛЮЦИИ.

- Микроэволюция - эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием
- Популяционная генетика - возможность изучения механизма возникновения новых признаков и механизма видообразования
- *Возможность экспериментально моделировать эволюционные ситуации (дрозофила)*

В 1903 г. датский генетик Вильгельм Людвиг Иоганнсен впервые употребил термин «популяция» для обозначения группы особей, неоднородной в генетическом отношении

- Иоганнсен впервые применил комплекс генетических и статистических методов для изучения структуры популяции самооплодотворяющихся (самоопыляющихся) организмов. Он избрал объектом исследования популяции самоопылителей, которые можно было легко разложить на группы потомков отдельных самоопыляющихся растений, т. е. произвести выделение *чистых линий*. Анализу была подвергнута масса (размеры) семян фасоли *Phaseolus vulgaris*. В настоящее время известно, что масса семян определяется полигенно и в сильной степени подвержена влиянию факторов внешней среды.
- Иоганнсен провел взвешивание семян одного сорта фасоли и построил вариационный ряд по этому показателю. Масса варьировала в пределах от 150 до 750 мг. В дальнейшем семя на массой 250...350 и 550...650 мг были высеяны отдельно. С каждого выросшего растения семена были вновь взвешены. Тяжелые (550...650 мг) и легкие (250...350 мг) семена, выбранные из сорта, представляющего популяцию, дали растения, семена которых отличались по массе: средняя масса семян растений, выросших из тяжелых семян, составила 518,7 мг, а из легких – 443,4 мг. Этим было показано, что сорт – популяция фасоли состоит из генетически различных растений, каждое из которых может стать родоначальником чистой линии. На протяжении 6...7 поколений Иоганнсен отбирал тяжелые и легкие семена с каждого растения в отдельности. Ни в одной линии не произошло сдвига массы семян. Изменчивость размеров семян внутри чистой линии была ненаследственной, модификационной.
 - Таким образом, В. Иоганнсен генетически неоднородные (гетерогенные) популяции противопоставлял однородным *чистым линиям* (или клонам), в которых невозможен отбор (нет выбора!).
 - Вскоре подобные исследования были выполнены и для перекрестно-оплодотворяющихся организмов (работы Д. Джонса и Е. Иста с табаком).

История развития

- *Английский математик Годфри Харди (1908) сформулировал понятия панмиксии (свободного скрещивания) и создал математическую модель для описания генетической структуры панмиктической популяции, т.е. популяции свободно скрещивающихся раздельнополых организмов. Немецкий врач-антрополог-генетик Вильгельм Вайнберг (в этом же 1908 г.) независимо от Харди создал сходную модель панмиктической популяции.*
- *Учение о неоднородности популяций развил российский генетик Сергей Сергеевич Четвериков. Его работой «О некоторых аспектах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) было положено начало современной эволюционной и популяционной генетики. В 1928 г. Александр Сергеевич Серебровский создает учение о генофонде.*

Понятие «популяция»

- *Подлежащий изучению материал делится на единицы исследования.*
- *В генетике - ген, в систематике — вид*
- **Единица эволюционного исследования - популяция.**
- **Особи любого вида распределены в пределах видового ареала неравномерно**
- **Плотность видового населения варьирует.**

Понятие «популяция»

- «центры плотности» населения каждого вида - популяции.

Популяция это

- минимальная **самовоспроизводящаяся** группа особей одного вида
- на протяжении эволюционно длительного времени населяющая **определенное пространство**
- образующая **самостоятельную** генетическую систему
- формирующая собственную **экологическую нишу**.

Популяция

- самая мелкая, элементарная группа особей которой присуща эволюция
- «семья», «соседство», *«панмиктическая единица»* или другие мельчайшие группировки, отдельные особи не обладают собственной *«эволюционной судьбой»*:
- *они погибают, не успев эволюционно измениться*

три основных подхода к определению понятия «популяция»:

- экологический
- генетический
- синтетический.

Экологический подход

- С точки зрения экологии, популяцией является
- **совокупность особей одного вида в пределах одного биоценоза (фитоценоза),**
- **или целостная внутривидовая группировка, которой соответствует минимальная реализованная экологическая ниша.**
- *Такую группу особей иначе называют экологической, или локальной популяцией, а также (для растений) ценотической популяцией, или просто ценопопуляцией.*

Для описания экологических ниш используют

- Пространственные
- временн**ые**
- собственно экологические характеристики.
- *Реализованную экологическую нишу можно представить как фактическую совокупность пространственно-временных и собственно экологических условий, в которых протекает существование и воспроизведение вида. Совокупность пространственно-временных и собственно экологических условий, необходимых для воспроизведения вида, иначе называется его регенерационной нишей. У растений именно специфические особенности регенерационных ниш определяют основные типы хорологической (пространственной) структуры популяций.*
- *Таким образом, с точки зрения экологии, популяция представляет собой множество особей, объединенных в пространственно-временном и экологическом отношении.*

Основные характеристики популяции как эколого-генетической системы

Популяции – это надорганизменные биологические системы, которые обладают рядом свойств, которые не присущи отдельно взятой особи или просто группе особей.

характеристики популяции

- **статические**

- численность
- плотность
- популяционный ареал

- **динамические**

- рождаемость
- смертность
- относительный прирост численности
- абсолютный прирост численности

Популяционный ареал.

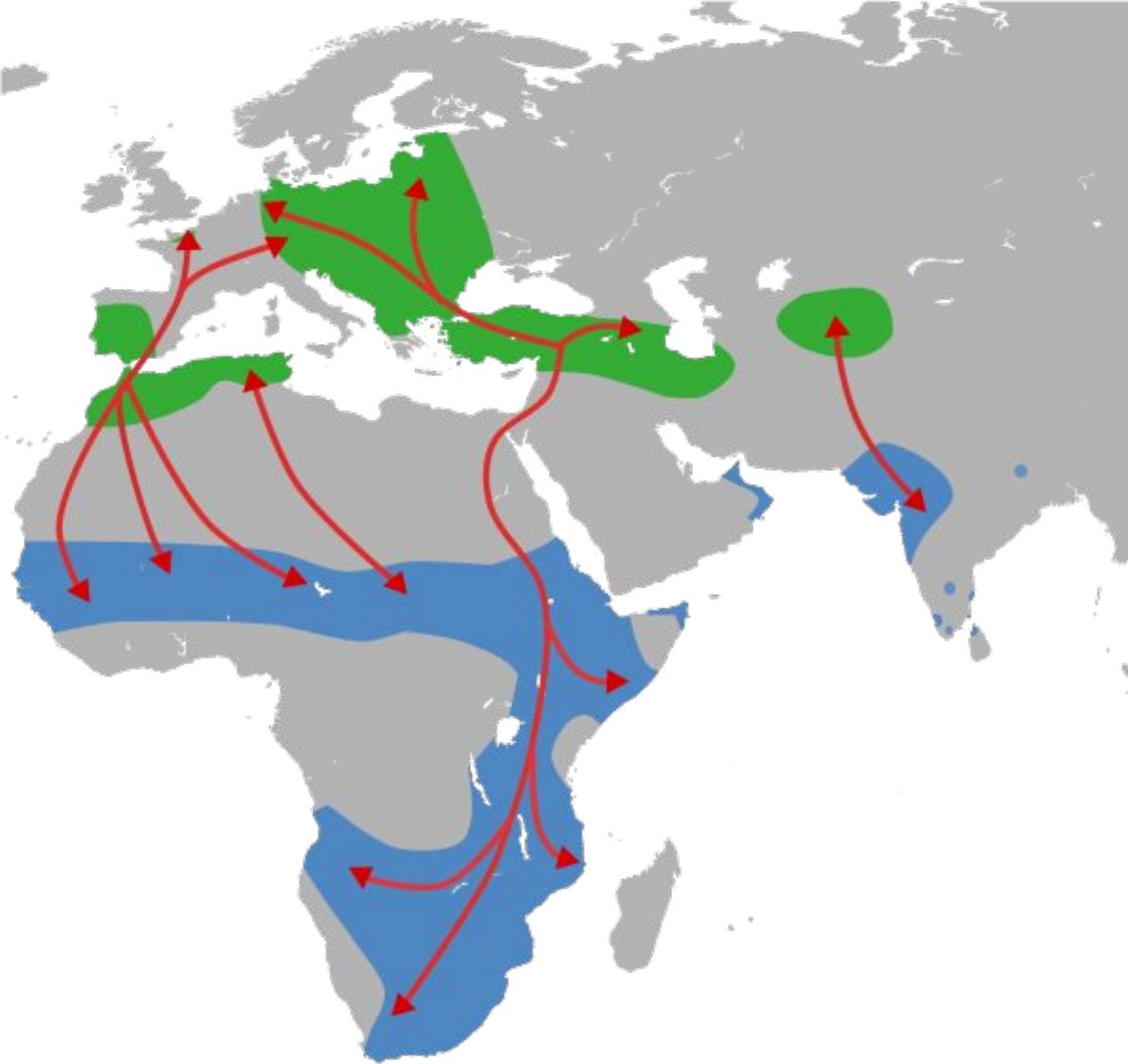
- как часть вида популяция обладает определенным ареалом
- особи вне ареала выходят из состава популяции
- ареал популяции может изменяться.

Ареал

- размеры зависят от величины популяции
- *популяция прыткой ящерицы (Lacerta agilis) - от 0,1 га до нескольких гектаров*
- *отдельные популяции водяной полевки (Arvicola terrestris) - до нескольких десятков гектаров*

Величина ареала

- зависит от степени подвижности особей — *«радиусов индивидуальной или, точнее, репродуктивной активности»* (Н. В. Тимофеев-Ресовский).
- *У растений радиус репродуктивной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.*
- Часто трофический ареал не совпадает с репродукционным.
- *огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia ciconia*), обитающего летом в Европе, а зимой в Африке, - во время размножения занимают сравнительно небольшую территорию.*



- *трофический
ареал белого
аиста (Ciconia
ciconia)*

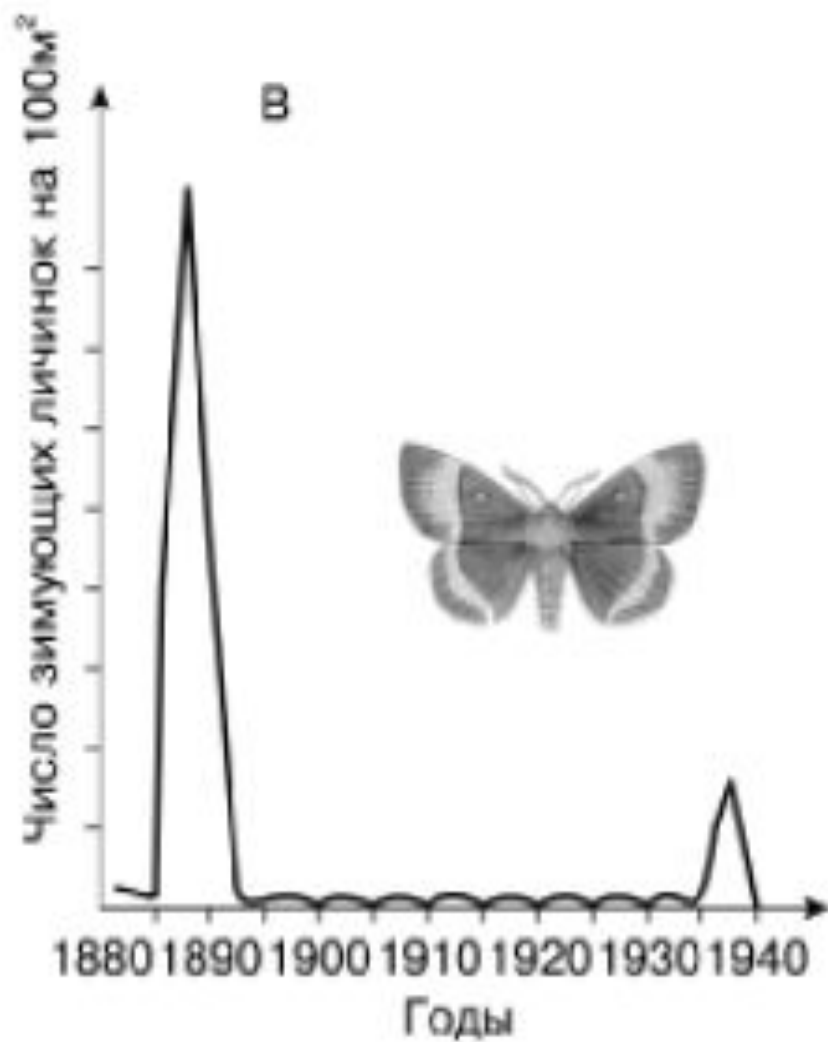
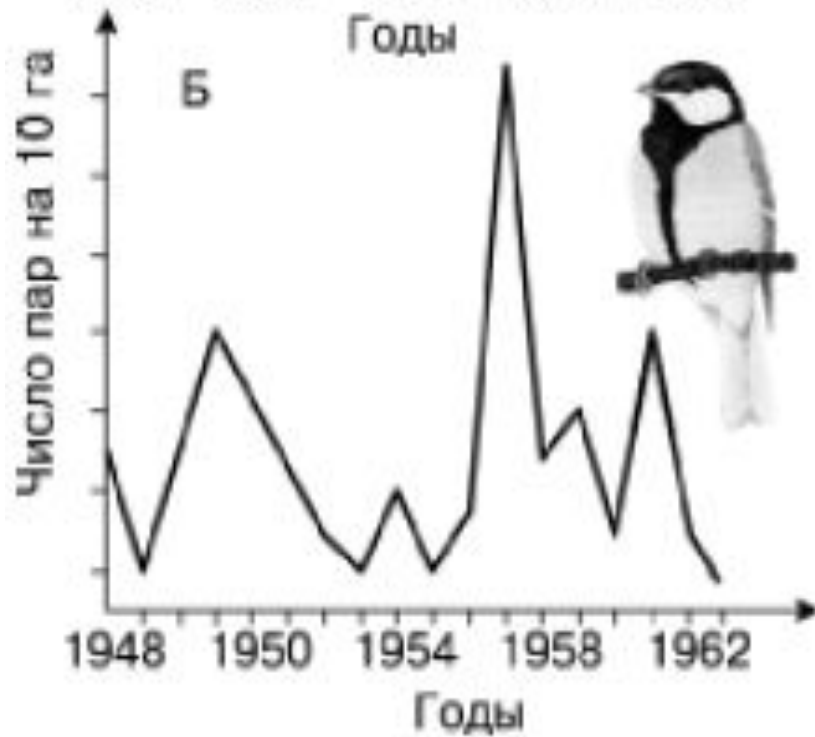
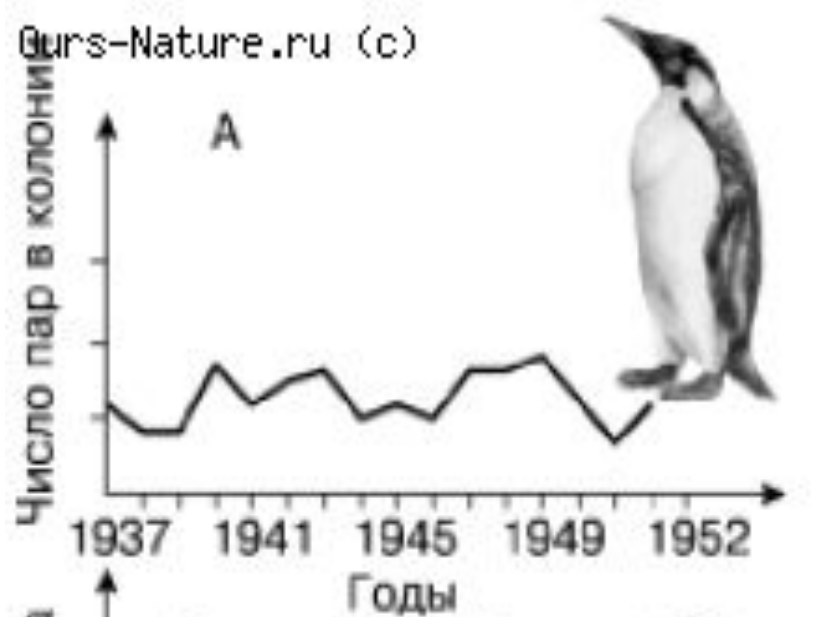


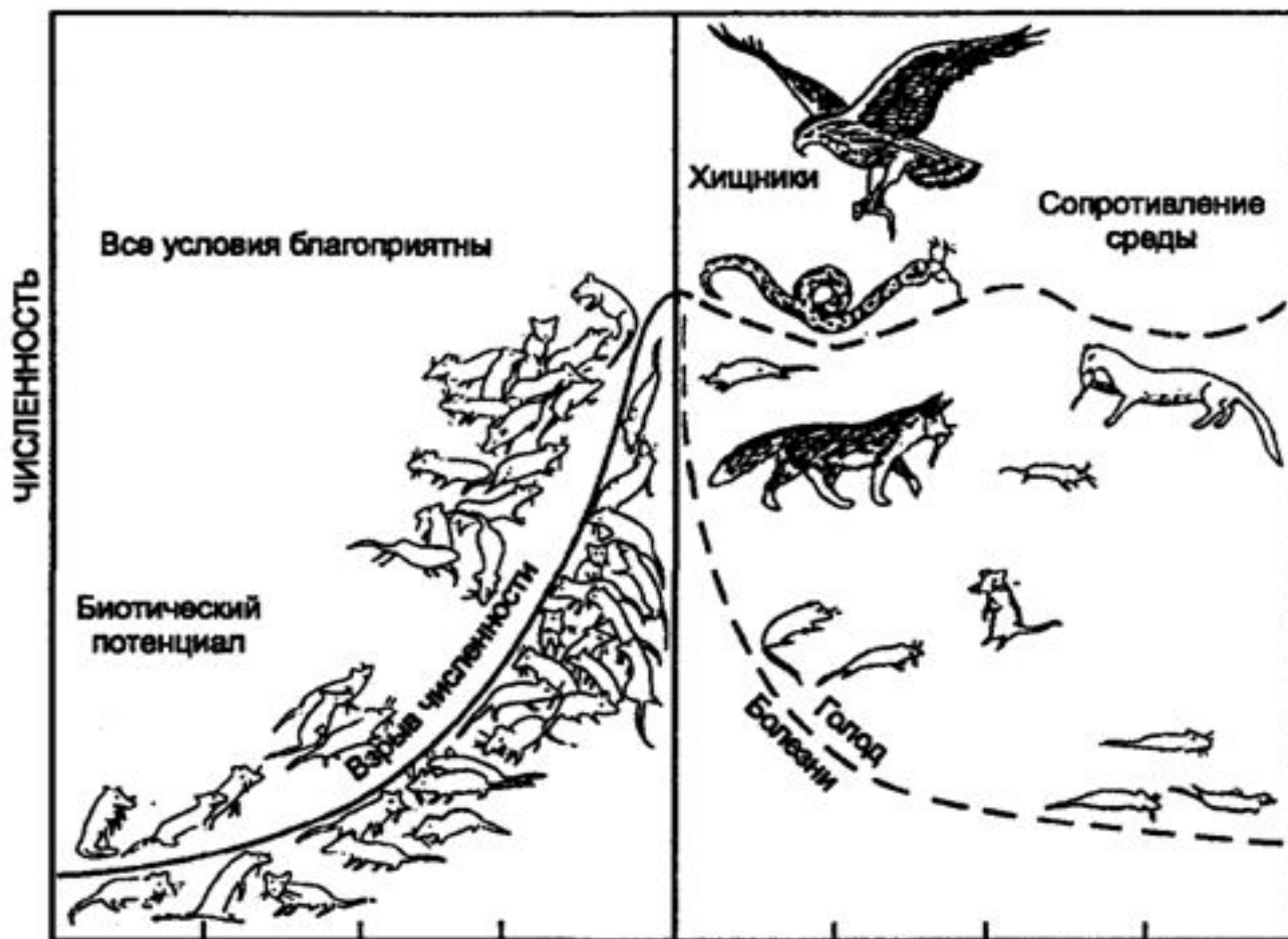
Численность особей в популяции

- Изменяется соответственно размерам ареала популяций
 - Зависит от размера – чем больше особь, тем меньше численность
 - Зависит от многих факторов
 - Резкие колебания численности
- 

численность популяций

- *измеряется сотнями и тысячами особей (такие популяции называют мезопопуляции)*
- *У крупных наземных млекопитающих численность популяций может снижаться до нескольких десятков особей (микрорепуляции)*
- *У растений и беспозвоночных существуют также мегапопуляции, численность которых достигает миллионов особей.*
- *У человека минимальная численность популяций составляет около 100 особей.*





Проблема минимальных численностей

- Минимальная численность — такая численность, ниже которой популяция неизбежно исчезает по эколого-генетическим причинам.
- Невозможно эволюционно длительное существование популяции с численностью меньше нескольких сотен особей
- *численность очень разреженной ныне популяции амурского тигра составляет около двухсот особей*

Динамика популяции

- Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям.
- Причины динамики многообразны
- влияние биотических и абиотических факторов

- Остров у побережья Англии
- обитает популяция кроликов (*Oryctolagus cuniculus*).
- В период максимальной численности (осенью) до 10 000, зимой - до 100 особей.



Колебания численности

- сезонные
- несезонные
 - периодические
 - непериодические

Возрастной состав популяции

Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей.

для каждой популяции (вида) характерны свои соотношения возрастных групп.

Зависит от

- общей продолжительности жизни
- времени достижения половой зрелости
- интенсивности размножения

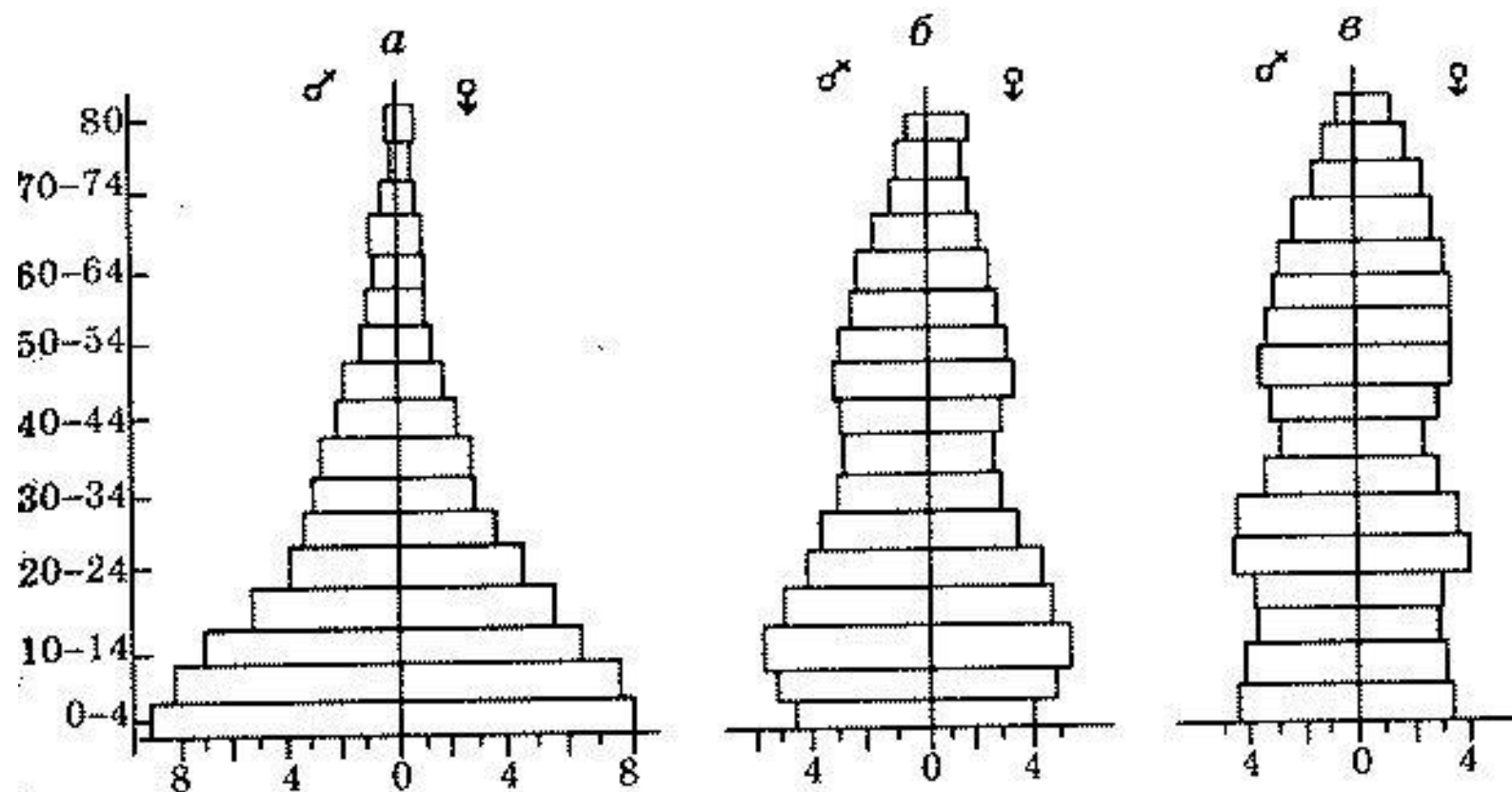
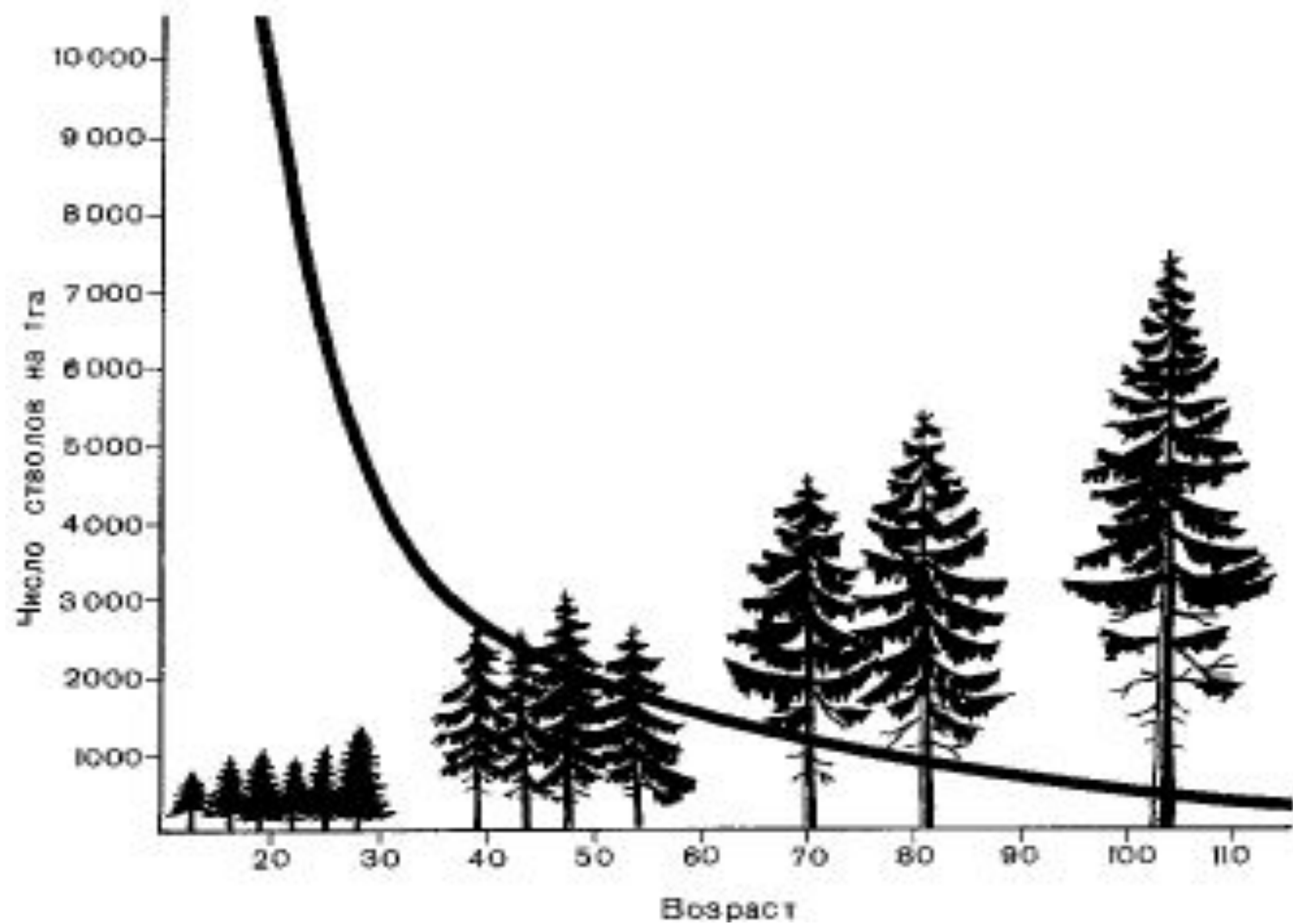


Рис. 9.3. Возрастная структура народонаселения в 1970 г. в трех странах, различающихся скоростью роста численности:
a — Мексика (быстро растущая популяция); *б* — США (медленно растущая популяция); *в* — Швеция (стационарная популяция)
 (Freedman, Berelson, 1974)

*возрастная структура популяции
млекопитающих- эфемеров землеройки
(Sorex)*

- *Весной - один-два приплода*
- *взрослые вымирают*
- *Осень - вся популяция состоит из
молодых неполовозрелых животных*
- *весне все перезимовавшие достигают
половой зрелости*
- *цикл повторяется*



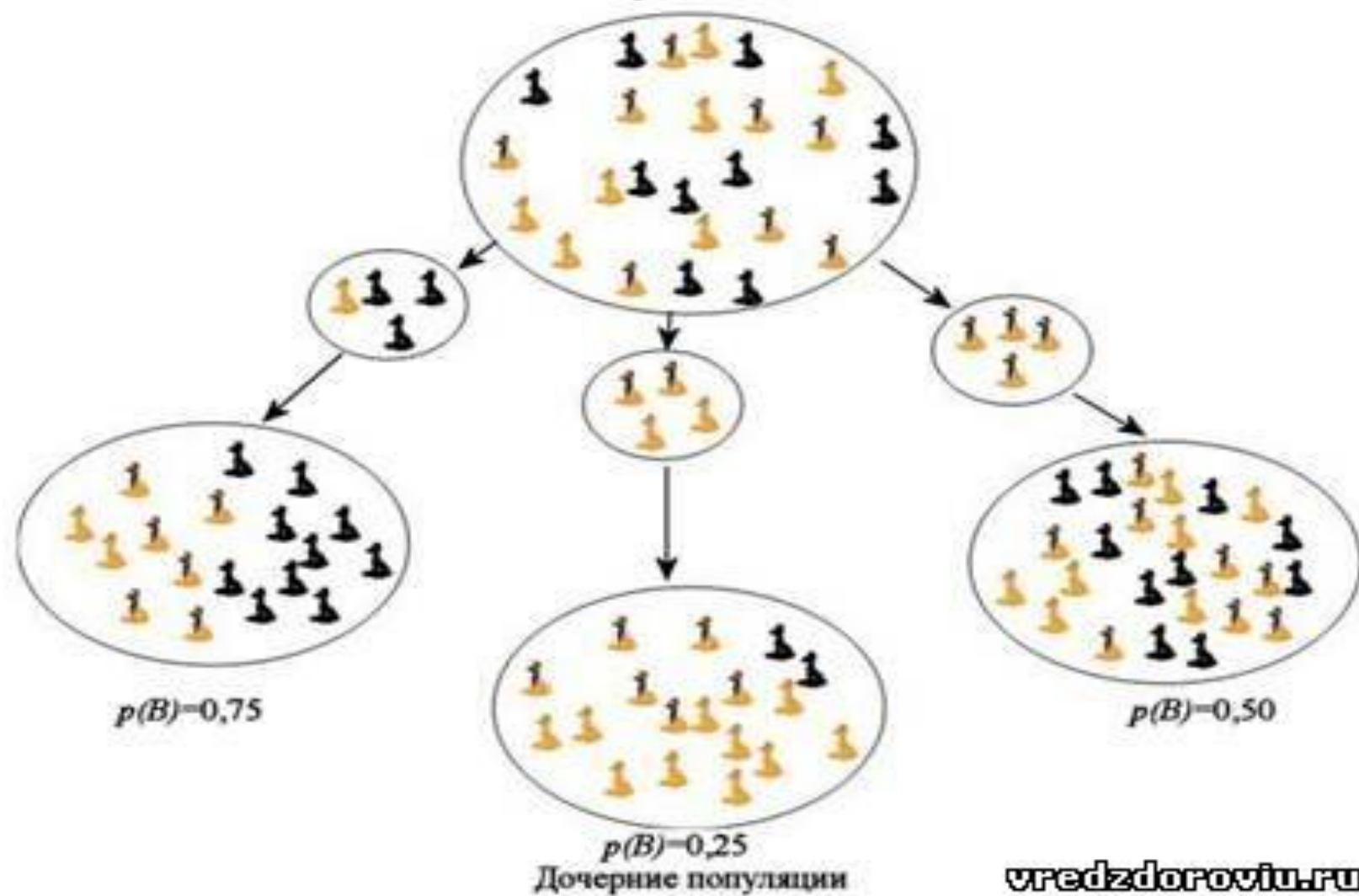
Половой состав популяции

- расщепление потомства по полу в отношении 1:1 - первичное (при зачатии)
- неодинаковая жизнеспособность мужского и женского организма – вторичное соотношение полов (при рождении)
- *третичное* — характерно для взрослых особей.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

- популяция – это генетическая система, обладающая исторически сложившейся генетической структурой.
- *Основные положения популяционной генетики сложились на основании изучения природных и модельных популяций высших раздельнополых животных (моллюсков, насекомых, позвоночных), которые воспроизводят себя с помощью нормального полового размножения – амфимиксиса, или объединения женских и мужских гамет.*
- В таких случаях группировка особей, способных скрещиваться между собой и производить полноценное (т.е. жизнеспособное и плодовитое) потомство, называется генетической, или менделевской популяцией.
- *В свою очередь, потомки, достигшие половозрелости, также должны скрещиваться между собой и производить полноценное потомство, то есть популяция должна существовать длительное число поколений.*

Материнская популяция
 $p(B)=0,50$



с точки зрения генетики

- популяция представляет собой множество особей, объединенных достаточно высокой степенью родства.
- представление об идеальной популяции.

Идеальная популяция

- – это абстрактное понятие, которое широко используется в моделировании микроэволюционных процессов. При описании систем скрещивания в идеальной популяции широко используется понятие панмиксии – случайного свободного скрещивания, при котором вероятность встречи гамет не зависит ни от генотипа, ни от возраста скрещивающихся особей. Если исключить половой отбор, то к панмиктической популяции применима концепция гаметного резервуара, согласно которой в популяции в период размножения формируется гаметный резервуар (генный пул), включающий банк женских гамет и банк мужских гамет. Если члены популяции равноудалены друг от друга, то встреча гамет и формирование зигот происходят случайным образом.

Реальные популяции

в большей или меньшей степени отличаются от идеальной. Одним из наиболее существенных отличий является множество способов воспроизведения. По способу воспроизведения различают следующие типы популяций:

- *амфимиктические* – основным способом размножения является нормальное половое воспроизведение;
- *амфимиктические панмиктические* – при формировании брачных пар наблюдается *панмиксия* (свободное скрещивание);
- *амфимиктические инбредные* – при формировании брачных пар наблюдается близкородственное скрещивание (инбридинг, инцухт, инцест); крайним случаем близкородственного скрещивания является самооплодотворение;
- *апомиктические* – наблюдаются различные отклонения от нормального полового процесса, например, апомиксис, партеногенез, гиногенез, андрогенез; наблюдается у *агамных* (бесполох) форм;
- *клональные* – при отсутствии полового процесса и размножении только вегетативным путем или с помощью спор бесполого размножения (например, конидий); частным случаем клонирования является *полиэмбриония* – развитие нескольких зародышей из одной зиготы;
- *комбинированные* – например, клонально-амфимиктические при метагенезе у кишечноротовых (чередовании бесполого и полового размножения) и гетерогонии (чередовании партеногенетического и амфимиктического поколений у червей, некоторых членистоногих и низших хордовых).

Основные морфофизиологические характеристики популяции

- популяции различаются количественным соотношением разных аллелей
- частотами встречаемости того или иного фенотипа.

Дискретные качественные признаки

- - *фены* или признаки-маркеры генотипического состава популяции
- *красная и черная окраска элитр у двухточечной божьей коровки*
- *наличие или отсутствие пленки на зерне*
- *зазубренная или гладкая ость у пшеницы*
- *наличие и расположение отдельных мелких отверстий в черепе млекопитающих*
- *форма отдельных костей черепа и швов между костями*

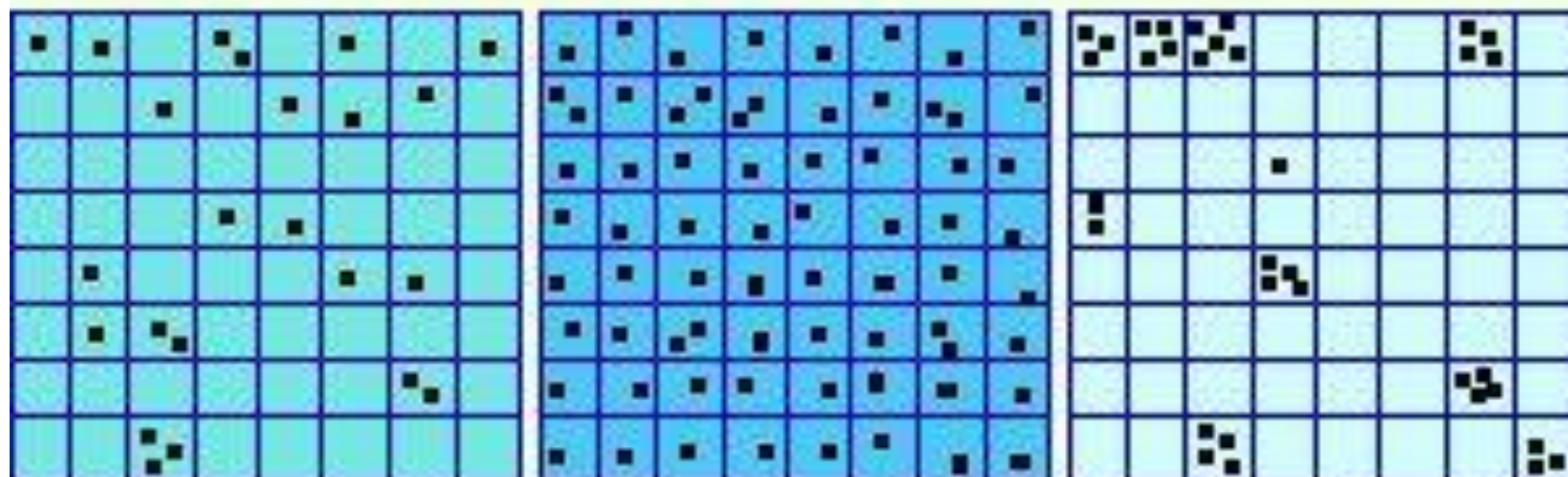
Генетическая гетерогенность популяции

- Популяция генетически едина
- особи ее генетически гетерогенны
- популяция - генетическая система, находится в динамическом равновесии.

Экологическое единство популяции.

- Особенность популяции - собственная экологическая ниша.
- Внутри вида нет двух одинаковых популяций, - каждая популяция обладает собственной экологической характеристикой.

- Территория (акватория), на которой распространена популяция, может быть разной протяженности в зависимости от биологии вида. Популяции видов крупных животных, способных преодолевать большие пространства, имеют больший ареал, могут располагаться на нескольких материках. Например, на всех континентах встречаются жуки-навозники, соколы-сапсаны. Огромный ареал имеют подвижные морские животные - кашалот, серый дельфин, синий кит, касатка. Такое же широкое распространение свойственно многим растениям и животным, сопровождающим человека, - синантропным видам (вши, блохи, тараканы, крысы). Виды, ареалы которых расположены в пределах всех континентов, называются всесветными, или космополитами.
- Популяции видов мелких животных с ограниченной подвижностью и непреодолимыми преградами занимают меньшие ареалы. К ним относятся островные или пещерные виды, обитатели горных долин или верхних зон горных хребтов. Например, живородящая рыба голомянка населяет только озеро Байкал, жуки жужелицы-брызгуны обитают на Кавказе в пределах одного-двух хребтов. Виды, имеющие узкий ареал распространения, называются эндемичными, или эндемиками.
- Кроме этого, в пределах одного вида популяции также могут занимать не одинаковое пространство.
-
- Пространственное распределение особей популяции на занимаемой территории определяется степенью однородности среды обитания, наличием пригодных для жизни участков, а также биологическими особенностями вида, поведением его особей. Знание типа распределения организмов позволяет правильно оценить плотность методом выборки.
- Природным популяциям свойственны три типа распределения особей (рис.):
- Случайное распределение особей - наблюдается в однородной среде обитания, при невысокой численности популяции и отсутствии у особей стремления образовывать группы (например, у планарий, гидр). В природе этот тип распределения встречается редко.
- Равномерное (регулярное) распределение - характерно для видов, отличающихся жесткой конкуренцией между особями за одинаковые ресурсы и сильным территориальным инстинктом (хищные рыбы, млекопитающие, птицы, пауки).
- Агрегированное (групповое) распределение - встречается в природе наиболее часто. Оно выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются значительные незаселенные территории. Причинами агрегированности особей могут быть неоднородность среды и ограниченность пригодных для жизни местообитаний, особенности размножения, стремление к жизни в группе. Жизнь в группе (семье, стаде, стае, колонии) облегчает защиту от хищников, поиск и добывание корма. У растений групповое распределение определяется главным образом способом размножения и расселения семян и плодов. Например, тяжелые плоды, падая рядом с материнским растением и в последующем прорастая, образуют группу рядом растущих дочерних растений.
- Популяционный ареал может меняться: сокращаться или расширяться при миграции, территориальной экспансии и даже в связи с сезоном года. В процессе освоения нового пространства и приспособления к новым экологическим условиям происходит формирование новых популяций.
- Главными причинами, которые влияют на формирование и особенности структуры ареала, являются экологическая пластичность вида, его способность к расселению и исторический возраст. В формировании ареалов синантропных видов роль человека является определяющей.



1

2

3

Типы пространственного распределения
особей популяции

1 - случайное, 2 - равномерное, 3 - групповое

- http://bono-esse.ru/blizzard/A/Posobie/EcoI/Genetik/zakon_HV.html