

ЛЕКЦИЯ 4. ПОНЯТИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

- 1 Формирование учения о микроэволюции, его задачи
- 2 Генетическая изменчивость – материал для эволюции
- 3 Характеристика наследственной изменчивости, как элементарного эволюционного материала
- 4 Роль среды в проявлении изменчивости, роль ненаследственных изменений в эволюции
- 5 Популяция как элементарная эволюционная единица

1 Формирование учения о микроэволюции, его задачи

Во времена Ч. Дарвина и в последующую эпоху расцвета его эволюционного учения почти ничего не было известно о двух таких основных явлениях жизни и наиболее общих характеристиках живых организмов на Земле как наследственность и изменчивость. Явления наследственности и изменчивости живых организмов были известны людям, но научных представлений о характере и механизмах наследования признаков и их изменчивости не было. Лишь после развития современной генетики с начала XX столетия появилась возможность положить достаточно точные сведения об основных закономерностях наследования и изменчивости признаков и свойств организмов в основу нового – микроэволюционного этапа изучения эволюционного процесса. Как отмечено выше, одним из важных положений в учении о микроэволюции является положение, об элементарном эволюционном материале, которым является наследственная изменчивость.

Как известно, строгий и достаточно точный анализ в любой области возможен лишь тогда, когда удастся вычлениить и описать элементарные структурные единицы и явления. Благодаря использованию генетических идей и подходов оно стало возможным в отношении эволюционного процесса. Микроэволюция – эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием. Термин «микроэволюция» был использован впервые Ю.Д. Филипченко в 1927 г., для того чтобы подчеркнуть несводимость, на взгляд автора, процессов эволюции крупного масштаба к процессам видообразования. В современном смысле термин «микроэволюция» впервые был предложен Ф.Г. Добржанским (1937) и Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1938).

Основные задачи микроэволюции - это изучение факторов и механизмов внутри видовой дифференциации завершающейся видообразованием.

2 Генетическая изменчивость – материал для эволюции

Общие причины генетической изменчивости разнообразны. В основе возникновения изменчивости как всеобщего явления живой природы на молекулярном уровне лежит конвариантная редупликация. Вся наблюдаемая *изменчивость* какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется *фенотипической*. В общей фенотипической изменчивости популяции (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989) могут быть выделены две доли: генотипическая, или наследственная, и паратипическая, вызванная внешними условиями.

Как отмечалось ранее, Ч. Дарвин выделял определенную и неопределенную изменчивость. Первая форма изменчивости, означающая по Ч. Дарвину определенную, характерную для данного вида реакцию на изменения внешней среды, по современной терминологии соответствует модификационной. При этом термин Ч. Дарвина в лучшей степени выражает характер изменений по сравнению с индифферентным современным понятием. Неопределенная изменчивость по современным представлениям в значительной степени соответствует мутационной изменчивости. Следует отметить, что и в этом случае терминология Ч. Дарвина является более выразительной. Неопределенность реакций вместе с наследственностью изменений служат наилучшими характеристиками мутаций. Между тем, термин «мутация» не выражает ни того, ни другого. Таким образом, дарвиновские определения основных форм изменчивости являются удачными.

3 Характеристика наследственной изменчивости, как элементарного эволюционного материала

Наследственная изменчивость – это изменения признаков, обусловленные изменениями генотипа и, следовательно, сохраняющаяся в ряду поколений. Выделяют две формы наследственной изменчивости – мутационную и комбинативную. При мутационной изменчивости происходят изменения (мутации) в самих генах, а значит и в генотипе. Эти изменения передаются из поколения в поколение, по наследству. Доля общей изменчивости, которая определяется генотипическими различия-

ми между особями по данному признаку, характеризует наследуемость этого признака.

Признак может меняться только в пределах определенной границы, характерной для каждого вида – нормы реакции. Величина наследуемости разных признаков варьирует, соответственно этому эффективность отбора для разных признаков является различной. Поэтому путем отбора удается сравнительно быстро добиться увеличения жирности и содержания белка в молоке (величина наследуемости для этих признаков высока – 60-70%), а отбор на величину удоя (наследуемость общей продуктивности не превышает 33%) малоэффективен. Высокая доля генотипической изменчивости популяции определяет успех селекции. Результаты исследований по установлению доли генотипической и паратипической составляющих в общем спектре фенотипической изменчивости, полученные на генетически хорошо изученных видах, позволяют с определенной степенью достоверности предполагать характер наследуемости основных групп признаков в природных популяциях. Изменения наследственного материала – мутации представляют собой элементарный эволюционный материал. Мутации – это дискретные изменения наследственной информации особи (примеры мутаций приведены на рисунке 5).

Важнейшими с эволюционной точки зрения характеристиками мутаций признаны: частота возникновения, встречаемость в природных популяциях, влияние мутаций на признаки особей. Мутации возникают внезапно, скачкообразно, стойко передаются из поколения в поколение, они ненаправленны – мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков (рисунок 6). По своему проявлению мутации могут быть полезными и вредными (нейтральность мутаций не доказана), доминантными (очень редкое событие), неполно доминирующими и рецессивными (основная масса мутаций).

Выделяют также генные, хромосомные, геномные, внеядерные мутации. Генные мутации затрагивают изменения одного гена. Эти мутации имеют первостепенное значение для эволюции. Во-первых, они универсальны, присущи всем живым организмам. Во-вторых, частота генных мутаций выше, чем частота других типов мутаций. В-третьих, и это главное, генные мутации вызывают преимущественно мелкие изменения фенотипа, накопление которых в процессе отбора составляет

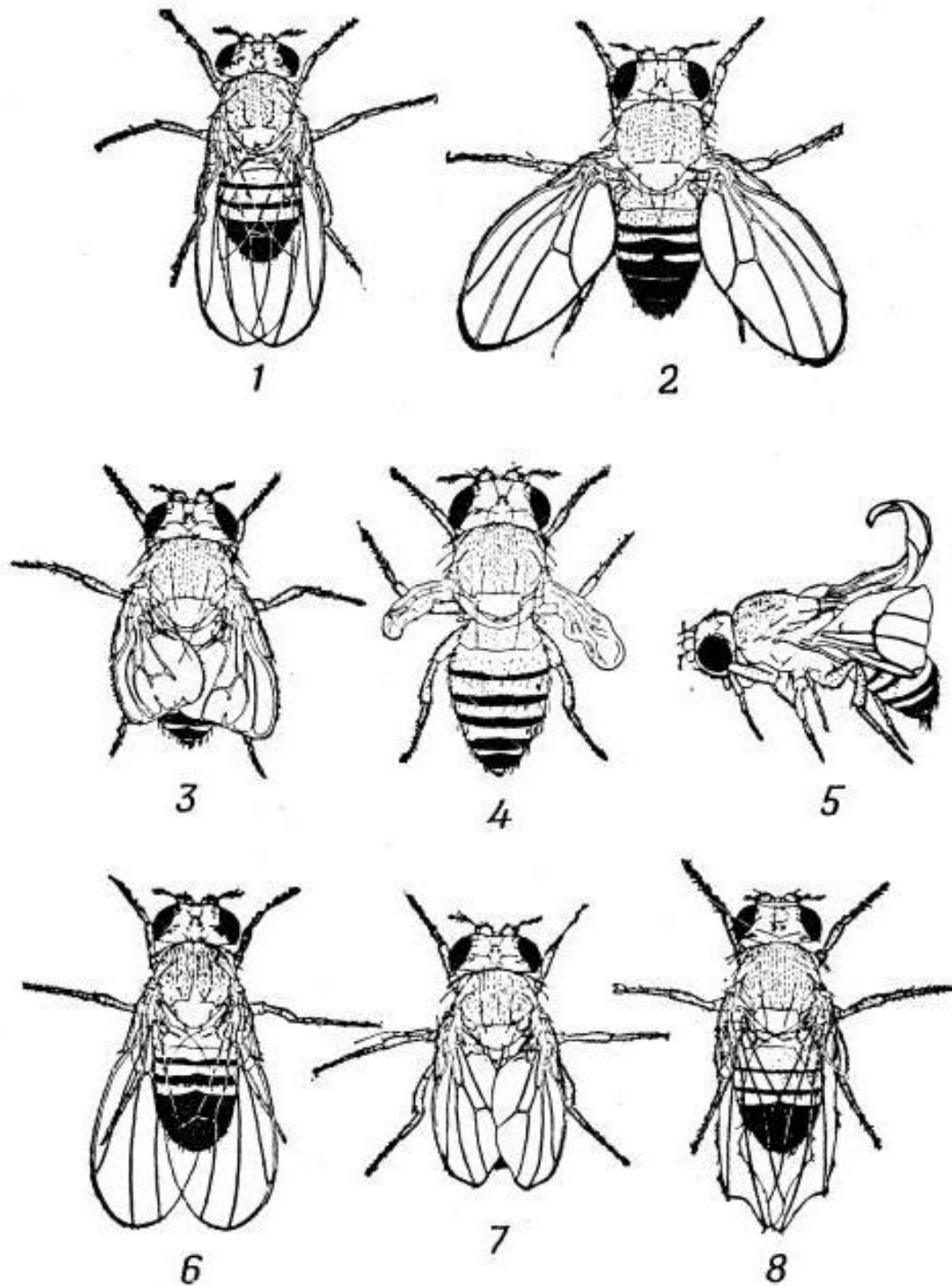
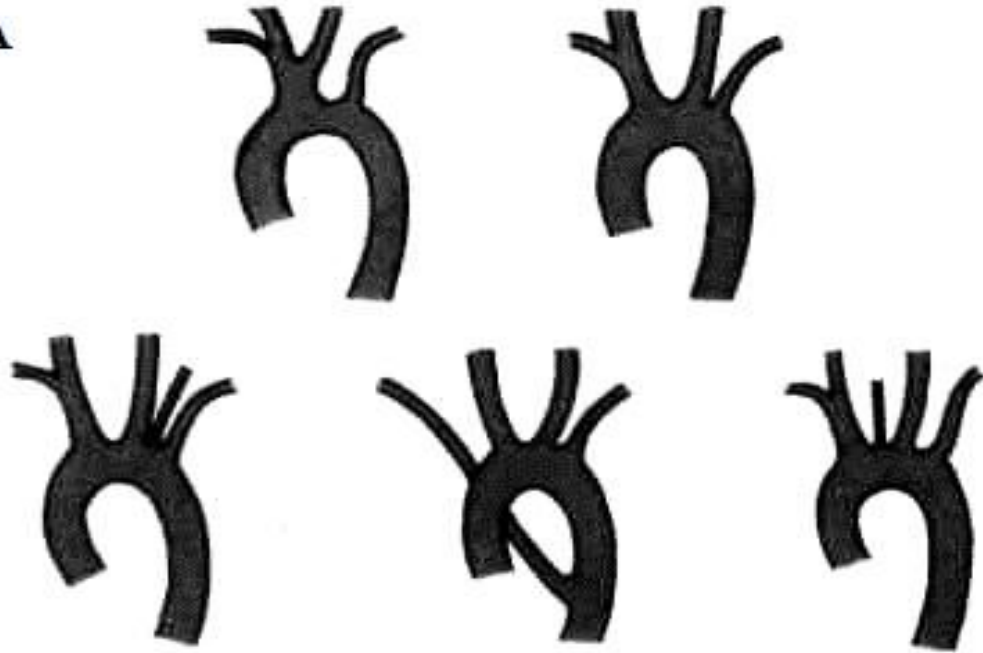


Рисунок 5 – Мутации плодовой мушки *Drosophila melanogaster*: 1 - forked (вильчатые щетинки); 2 - dichaete (нехватка двух щетинок и растопыренные крылья); 3 - rudimentary (рудиментарные крылья); 4 - vestigial (зачаточные крылья); 5 - curled (закрученные крылья); 6 - stubble (укороченные и утолщенные щетинки); 7 - miniature (маленькие крылья); 8 - scute crossveinless cut (отсутствие щетинок на щитке и поперечных жилок на крыле и наличие вырезки на вершине крыла) [31]

A



Б

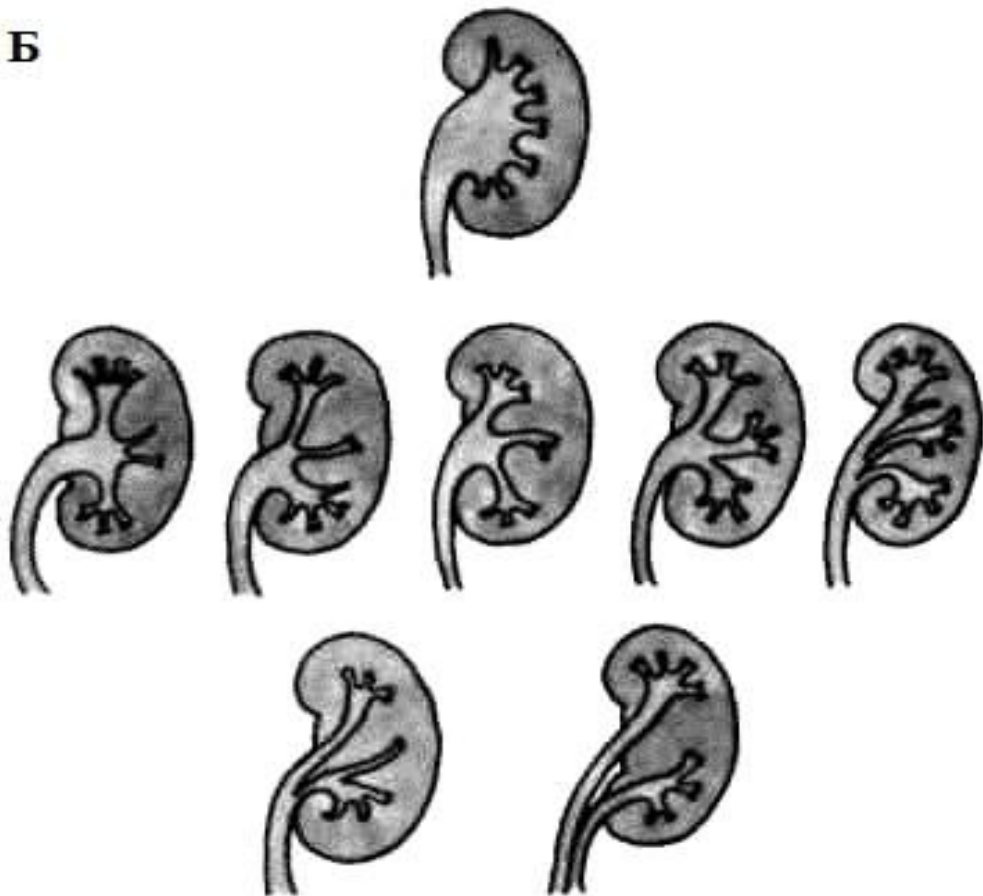


Рисунок 6 – Некоторые вариации в отхождении от сердца главного кровеносного сосуда – аорты (А), а также в строении выводящей системы почек (Б) [10]

основной путь микроэволюции. Хромосомные мутации изменяют структуру хромосом. Многие из хромосомных мутаций летальны. Рецессивные хромосомные мутации сохраняются в гетерозиготах и пополняют резерв внутривидовой наследственной изменчивости. Геномные мутации заключаются в изменении нормального числа хромосом, строго определенного для каждого вида. Так, у простейших (инфузории) число хромосом в макронуклеусе может увеличиваться в несколько тысяч раз (полиплоидия), что обеспечивает синтез большого количества веществ. Широко распространена полиплоидия у растений, в особенности, у высших покрытосеменных. Наблюдаются случаи полиплоидии у животных, в частности у рыб. Геномные мутации имеют большое эволюционное значение: они являются одним из важнейших факторов видообразования и прогрессивной эволюции. Значение для эволюции внеядерных мутаций изучено недостаточно. Однако по сравнению с ядерными мутациями их роль должна быть невелика.

Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается числом гамет одного поколения, несущих определенную мутацию по отношению к общему числу гамет. Частоты мутаций, точно определенные для некоторых видов растений, животных, микроорганизмов, составляют в среднем от 10^{-4} до 10^{-9} (А.В. Яблоков и Юсуфов, 1989). Для простоты обычно принимают что средняя частота мутирования составляет 1×10^{-6} , то есть одна мутация на 1 млн. генов (А.С. Северцов, 2005). Частота мутаций неодинакова для разных генов. Общая частота мутаций, складывающаяся из частот мутаций отдельных генов, колеблется у разных организмов от нескольких процентов (бактерии, одноклеточные водоросли, низшие грибы) до 25% (дрозофила) всех гамет одного поколения. При действии мутагенных факторов частота мутаций резко повышается и может достигать значительных величин. Проявление мутаций зависит от генетической среды, в которую попадает мутантный аллель; степени фенотипического проявления мутантного гена, в зависимости от условий, в которых он оказывается. Наследуемость определяет спектр возможных состояний признака – его нормы реакции, но возникновение вариантов этой нормы определяет взаимодействие генотипа и среды. Спектр признаков, затрагиваемых мутациями, очень широкий. Наследственной изменчивости подвержены все морфологиче-

ские, физиологические, биохимические, этологические и другие признаки и свойства (рисунок 6).

При комбинативной изменчивости изменяются сочетания наследственного материала и характер его взаимодействия в генотипе. Комбинативная изменчивость обеспечивает большое разнообразие фенотипов. Если учесть, что фенотипическое выражение данного гена определяется не только внешней, но и генной средой, и в тоже время генная среда неизбежно меняется от поколения к поколению в процессе скрещивания (комбинации геномов родителей), то необходимо признать, что комбинативная изменчивость, то есть изменчивость, возникающая в результате комбинирования генов при размножении, должна иметь в эволюции существенное значение. Комбинаторика не только меняет фенотипическое выражение признаков – она может создавать новые признаки. Так, при скрещивании кур с двумя аллелями, определяющими форму гребня, в гетерозиготе возникает новая форма гребня (ореховидный).

В сочетании с мутагенезом комбинативная изменчивость заметно ускоряет эволюционный процесс. В целом, наследственная изменчивость живых организмов приводит к полиморфизму, который и является основой для действия естественного отбора.

4 Роль среды в проявлении изменчивости, роль ненаследственных изменений в эволюции

Приспособление организма к известным условиям внешней среды означает, что эти условия становятся необходимыми не только для его нормального существования, но и для его развития. Выработка приспособительности реакций организма показывает, что известные факторы внешней среды становятся необходимыми условиями для самого осуществления этих реакций. Приспособление водяного лютика к жизни в воде, например, означает, что некоторый комплекс факторов водной среды становится необходимым условием, без которого водная форма не может развиваться. Существование нормы реакции организма на изменения внешней среды предполагает существование и нормы условий развития этого организма, в чем и выражается его приспособление. Организм приспособляется к условиям внешней среды на всех стадиях своего индивидуального развития. Между тем эти условия могут быть весьма различными для разных стадий развития. У растений в наших широтах развитие начинается обычно весной, при большой влажности,

при удлиняющемся дне и низкой температуре и заканчивается при большой сухости, при высокой температуре и укорачивающемся световом дне. Весь цикл развития растения обычно хорошо приспособлен именно к этой смене факторов внешней среды. В особенности это видно при сравнении наших растений с южными, которые требуют не столько иных условий температуры и влажности, сколько короткого светового дня для достижения полного развития, цветения и плодоношения.

Биологические данные являются прекрасной иллюстрацией исторической обусловленности всех реакций развивающегося организма. Эти реакции являются результатом эволюции.

Роль ненаследственных изменений в эволюции. Изменчивость, которая возникает в организме в процессе его роста и развития под воздействием разных условий среды, является ненаследственной (паратипической, модификационной) изменчивостью. В настоящее время разделение всей наблюдаемой изменчивости на наследственную и ненаследственную правильно лишь в общих чертах. Ненаследственных признаков нет: все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственно обусловлены. Наследуется не признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды. Степень варьирования признака, размах модификационной изменчивости называют нормой реакции. Норма реакции является индивидуальной наследственной программой развития. Широта нормы реакции обусловлена генотипом, она складывалась исторически, в результате естественного отбора. Узкая норма реакции свойственна, например, для окраски роговицы глаз, волос, шерсти, жирности молока; широкая норма реакции свойственна таким признакам, как количество цветков в соцветии, количество плодов, форма и величина листьев, молочность крупного рогатого скота, яйценоскость у кур, масса тела. Формирование признака или фенотипа, возможные пределы их изменения не случайны, а определяются генотипом и являются результатом взаимодействия генотипа и окружающей среды. При модификационной изменчивости (возникновении модификаций) имеет место ненаследуемость, групповой характер изменений, соответствие изменений действию определенного фактора среды, обусловленность пределов изменчивости генотипом. Модификации могут иметь приспособительный (адаптивный) характер по отношению к определенным условиям. Примером таких модификаций служат реакции многих амфибиотических растений, образующих на суше воздушные

стебли и листья, в воде – типичные водные листья. Клетки клубней картофеля, помещенные в темный подвал, содержат пластиды, лишенные хлорофилла. На свету побеги зеленеют, следовательно, синтез хлорофилла зависит не только от соответствующих генов, но и от внешнего фактора – освещенности. Под влиянием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возникает загар – накопление в клетках кожи пигмента меланина. Рост человека в значительной мере определяется генотипом, но подвержен и значительному влиянию среды. Степень развития мышц и массы тела очень сильно зависят от внешних условий (питания, физической нагрузки и т.д.). Модификационный полиморфизм является ярким показателем индивидуальной пластичности организма, дает предпосылки для быстрого его изменения в случае резкого изменения условий существования. Адаптивные модификации приобретают большое значение в эволюции во всех случаях быстрой смены условий существования. Обуславливая переживание особей, они определенным образом сказываются на всем процессе эволюции. В необычных для истории вида условиях среды нередко образуются неадаптивные модификации, называемые морфозами. У водяной гречихи при развитии во влажном воздухе образуются листья, плавающие на воде. Морфозы не имеют приспособительного значения потому, что это новые, ничем не подготовленные реакции на факторы, в природе не встречающиеся, как, например, рентгеновские лучи или химические соединения, отсутствующие в природе, а также крайне высокие или крайне низкие температуры. Морфозы (если организм не гибнет) не только не имеют приспособительного значения, но имеют иногда характер уродливости [31].

Таким образом, изучение разнообразных проявлений изменчивости и их роли в эволюции позволило сформулировать представление о генетических основах эволюции. Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов, поэтому понимание основных генетических процессов, происходящих в популяции, необходимо для всей современной эволюционной теории.

5 Популяция как элементарная эволюционная единица

Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида животных, растений или микроорганизмов распределены в пределах видового ареала неравномерно и плотность видового населения всегда варьирует. Участки с относительно высокой встречаемостью, плотностью особей

данного вида чередуются с участками низкой встречаемости, плотности. Такие «центры плотности» населения каждого вида называют, как правило, популяциями. *Популяция* – это совокупность особей одного вида, обитающих на определенной территории, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций. Популяция – минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу. Популяция – самая мелкая, элементарная группа особей, из которых присуща эволюция.

Различают несколько типов популяций. В качестве наименьшей группировки для высших позвоночных выделяют небольшую группу связанных тесным родством организмов – *парцеллу*, или *семью* (Н.П. Наумов, 1963). Примерами такой единицы могут служить прайд львов, гарем у морских котиков.

Выделяют также *микрораспуляции*. Группы особей вида, являющиеся менее близкородственными, чем семьи, объединениями, связанные единством территории и тесным экологическим взаимодействием, представляют собой микрораспуляции. Примером могут служить колония мышевидных грызунов, стадо оленей. Микрораспуляции образуются не у всех видов. Так, лоси ведут почти одиночный образ жизни. К микрораспуляциям приравнивают по рангу так называемые элементарные популяции. Примером их являются нерестовые скопления рыб, близких по возрасту и фенотипу. Грачиные колонии или тока глухарей и тетеревов определяют как микрораспуляции.

Группировкой более высокого ранга, чем микрораспуляция, является локальная (местная) популяция, основным признаком которой считают устойчивость территории, занимаемой данной группой организмов.

Более крупная группировка, выделяемая Н.П. Наумовым, представляет собой экологическую популяцию, т. е. группу особей, связанных единством ритмов жизни: например, сроками перелета у птиц, сроками начала размножения и диапаузы у насекомых и др. Над экологической популяцией стоит (или равна ей) географическая популяция, часто приравниваемая к морфологическому (морфогеографическому) подвиду, выделяемому систематиками. Иногда говорят даже о видовых популя-

циях, подразумевая под этим названием все население данного вида, отнесенное к его ареалу [3, 4].

Популяция регулирует свою численность путем обновления и замещения особей. При сбалансированной интенсивности рождаемости и смертности формируется *стабильная* популяция. Фактически же в природе нет популяций, которые сохранялись бы неизменными хотя бы на протяжении короткого промежутка времени. Чаще отмечается превышение рождаемости над смертностью, и численность популяции растет. Такие популяции будут *растущими*. Увеличение численности популяции характерно для колорадского жука, чайки обыкновенной, зайцарусака, элодеи канадской. Однако при чрезмерном развитии популяции ухудшаются условия существования, что вызывается ее переуплотнением. Это приводит к резкому возрастанию смертности, и в результате численность популяции начинает сокращаться. Если смертность превышает рождаемость, популяция становится *сокращающейся*. Хорошо известны случаи резкого сокращения численности популяций промысловых видов животных (соболя, бобра, выхухоли). Сокращающаяся популяция, достигнув какой-то минимальной численности, превращается в свою противоположность – в растущую популяцию, так как создаются благоприятные условия для ее восстановления. При оптимальной плотности популяции отношения между особями стимулируют протекание жизненных процессов (рост, развитие, половое созревание), а при перенаселении замедляют эти процессы.

Устойчивость популяции поддерживается исторически сложившимися способами самовоспроизведения благодаря смене поколений и способности к саморегуляции путем изменений своей структуры. У клональных популяций репродуктивная устойчивость обеспечивается делением индивида на дочерние особи (простейшие) или вегетативным размножением у растений. В популяциях, в которых репродуктивная целостность основана на скрещивании особей (панмиктические популяции), возникли различные дополнительные особенности генотипической и фенотипической организации (диплоидность, гомологичность хромосом, вторичные половые признаки и др.), имеющие специфическое эволюционное значение. Благодаря мутационной и комбинативной изменчивости генетический резерв панмиктических популяций несравненно богаче, чем у клональных организмов. Это свойство панмиктических популяций имеет огромное значение для эволюции.

Генетические и морфофизиологические особенности популяций. Популяция служит объектом изучения экологии, генетики, теории эволюции. С позиций экологии особи в пределах популяции рассматриваются как статические единицы, равнозначные друг другу. Выделяют экологические характеристики популяции – это величина (по занимаемому пространству и численности особей), возрастная и половая структуры, популяционная динамика и некоторые другие. С позиций генетики и теории эволюции выделяют эволюционно-генетические и морфофизиологические характеристики. При изучении природных популяций не всегда удается сразу найти такой признак, присутствие или отсутствие которого в заметной концентрации характеризует ту или иную популяцию по сравнению с соседними. В этих целях проще и надежнее сравнивать популяции по многим признакам. Особенно успешным такой подход бывает при использовании признаков – маркеров генотипического состава популяции. Примерами их могут служить зазубренная или гладкая ость у пшеницы, красная и черная окраска элитр у двухточечной божьей коровки, форма отдельных костей черепа и швов между костями. Удобным физиологическим признаком-маркером для определения границ, которые занимают определенные популяции серых крыс, является их нечувствительность к сильному антикоагулянту варфарину, используемому для борьбы с мелкими грызунами. Сопоставление аналогичных данных по тем или иным признакам позволяет характеризовать разные популяции, описывать их границы, выяснять сходство с соседними популяциями, строить гипотезы о путях исторического развития отдельных популяций и их групп, выяснять действие различных эволюционных факторов. Подход к изучению морфофизиологических особенностей популяции (фенетический подход) не исключает использования традиционных способов сравнения популяций по размерам, массе, пропорциям тела особей.

Каждая популяция обладает конкретной совокупностью генетической информации – это генофонд популяции. Она также обладает определенным фенофондом (совокупность фенотипов популяций вида). Признаки и свойства той или иной совокупности – фены детерминированы определенными генами и отражают характер внутривидовой и внутривидовой изменчивости. О генофонде популяции можно судить по ее фенофонду. Зная фенофонд популяции и вида, можно построить фенгеографическую карту, которая будет в определенном

плане и геногеографической. Такой подход использовал Н.И. Вавилов при создании теории центров многообразия и происхождения культурных растений. На животных подобные исследования проводились А.С. Серебровским, Ю.А. Филипченко, Н.К. Кольцовым, др. Ставшие классическими работы по геногеографии растений и животных имели большое значение для эволюционной теории.

Внутри вида популяции обмениваются особями и соответственно генетическим материалом. Поэтому популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или иного генотипа. При составлении генетической характеристики популяции необходимо учитывать частоту генов и генотипов.

Каждая популяция в той или иной степени неоднородна. Неоднородность популяции объясняется наличием в ней различных возрастных и половых групп, сезонных группировок, одиночных и стадных фаз и т.д. Такое явление носит название *полиморфизма популяций*.

Как показали многочисленные эксперименты, главнейшей особенностью природных популяций является их генетическая гетерогенность. Она поддерживается за счет мутаций, процесса рекомбинации (кроме форм с бесполом размножением). При скрещиваниях наследственные изменения накапливаются в популяциях, насыщают их. Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и скрещиванием, позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления наследственные изменения, вновь возникшие и те, которые возникли давно и существуют в скрытом виде. Несмотря на гетерогенность составляющих ее особей, любая популяция представляет сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии. Популяция – минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений. При скрещивании особей внутри популяции происходит выщепление в потомстве многих мутаций, в том числе, обычно понижающих жизнеспособность особей из-за гомозиготности. В природной популяции, при достаточном числе генетически разнообразных партнеров по спариванию, возможно поддержание на необходимом уровне генетической разнокачественности всей системы в целом. Этим свойством не обладает ни особь, ни отдельная семья или группа семей. Положение о генетическом единстве популяции является одним из наиболее важных выводов популяционной генетики.

Большое значение в жизни всех организмов имеет внутрипопуляционный генетический полиморфизм. Генетический полиморфизм заключается в сосуществовании внутри популяций нескольких генетически различных форм, в изменении частоты мутаций в пространстве, в разные годы или сезоны. Различие в генотипах определяет разнообразие и по фенотипам, которое выражается в довольно стойком внутрипопуляционном фенотипическом полиморфизме. Каковы же причины и механизмы возникновения и поддержания полиморфизма в популяциях? Ответ на данный вопрос был получен после изучения экологической стороны этого явления. Была обнаружена тесная связь между распределением в популяции форм с различными генотипами и спецификой условий существования этих форм в пределах местообитания популяции. Появление внутрипопуляционного полиморфизма оказалось обусловлено тем, что в популяциях в одних экологических условиях наиболее жизнеспособными являются одни генотипы, а в других – иные. В этих условиях в популяции происходит образование нескольких форм, приспособленных к разным условиям. Яркая иллюстрация такого полиморфизма – популяция богомолов, состоящая из форм с различной окраской особей – зеленая и бурая. Соответственно фону среды распределяются и концентрации генов, определяющих эти окраски: на зеленом фоне преобладают особи с генами, детерминирующими зеленую окраску, на буром – бурую окраску. Исследование внутрипопуляционного генетического полиморфизма позволяет выявить механизмы, поддерживающие динамическое равновесие в природных популяциях.

Кроме генетического, имеется еще модификационный полиморфизм. Являясь ярким показателем индивидуальной пластичности организма, он дает предпосылки для быстрого изменения организма в случае резкого изменения условий существования.

В динамике популяций полиморфизм имеет большое значение – отдельные группы, обладая специфическими чертами, занимают разные экологические ниши. При этом, усложняются и становятся более разнообразными связи организмов со средой. В результате популяции приобретают широкие возможности для освоения арены жизни, существования и эволюции при изменении условий внешней среды.

Популяции свойственна генетическая пластичность, которая обеспечивает адаптивные сдвиги. Это достигается различными способами. Например, у микроорганизмов с их огромной скоростью размножения и

многочисленными популяциями в любой момент имеется достаточное количество новых мутантов, способных размножаться в изменившихся условиях. За счет их быстрого размножения обеспечивается сохранение популяции в новой среде. У многоклеточных раздельнополых организмов размеры популяции и скорость размножения значительно меньше. В связи с этим, вновь возникающие мутации в редких случаях могут явиться основой для адаптивного ответа популяции на изменение внешних факторов. У таких организмов пластичность обеспечивается за счет скрытой генетической изменчивости. Пластичность популяции находится в прямой зависимости от её генетической гетерогенности.

Популяция обладает генетическим грузом – это снижение приспособленности популяций из-за появления неприспособленных особей. Поскольку мутационный процесс возникает случайно, то появление их неизбежно. Генетический груз устанавливается для определенного момента времени. Наследственные изменения, не адаптивные в конкретных условиях, в сменившихся условиях оказываются адаптивными.

Закон Харди-Вайнберга и условия его проявления. В природных популяциях постоянно имеются возможности для их стабильности, на что указывает закон Харди-Вайнберга (1908): «при наличии альтернативных аллелей гена в популяции и при одинаково высокой жизнеспособности разных генотипов первоначальное соотношение аллелей, независимо от их исходной частоты, сохраняется во всех последующих поколениях». Значит, при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными. Отклонение от равенства закона Харди-Вайнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо из факторов или их совокупность, то есть в результате продолжающегося мутирования гена, или по нему идет отбор, или в результате эмиграции и иммиграции особей популяции обмениваются генами с другими популяциями того же вида. Однако сохранение равновесия не всегда свидетельствует об отсутствии действия этих факторов. Например, при половом отборе частоты генов могут меняться от поколения к поколению, а частоты генотипов будут удовлетворять соотношению $p^2 : 2pq : q^2 = 1$

Поскольку в достаточно большой популяции при относительной редкости рецессивных гомозигот отбор по данному гену будет слабым, а повторное мутирование редким, можно полагать, что концентрация данной пары аллелей остается более или менее постоянной.

Из закона Харди-Вайнберга следуют два важных положения: во-первых, концентрация данного аллеля может меняться только под действием внешних по отношению к популяции факторов, влияющих на ее численность и состав; во-вторых, в популяции будут накапливаться разные аллели – разнообразие генов по мере мутирования будет возрастать. Это генотипическое разнообразие, точнее разнообразие генов данной популяции или вида, называемое генофондом, имеет большое значение для эволюции, так как представляет собой материал для отбора.

Итак, стабильность популяций нарушается объективно существующими в природе факторами. Кроме отмеченных, на генетическую структуру популяции, частоту генов в популяции оказывает влияние ее размер, количество родителей, определяющих генетический состав следующего поколения. Общая величина популяции – это число особей, входящих в данный момент в ее состав. Количество особей непременно сказывается на частоте генов в пределах популяции. Количество родителей, определяющих генетический состав следующего поколения, представляет собой репродуктивную величину популяции. Эффективная репродуктивная величина популяции постоянно снижается в виду ряда причин, в том числе: неравного соотношения полов, инбридинга – скрещивания особей, связанных близким родством. Следует отметить, что в малых популяциях неизбежен довольно тесный инбридинг, приводящий к гомозиготизации, а тем самым сводящий до минимума их генетическую гетерогенность. При таком предельном ограничении разнообразия наследственной изменчивости снижаются и возможности отбора. Поэтому для большинства случаев правомерно утверждение, что малые популяции зачастую находятся на грани полного исчезновения. Вместе с тем, в природе наблюдается много инбредных линий, в особенности у растений (самоопылители) и у клональных популяций. Сам факт существования инбредных линий показывает на относительность вреда гомозиготизации.

В общем, основными генетическими (эволюционно - генетическими) характеристиками популяции являются: постоянная наследственная гетерогенность, частота генов, генотипов и фенотипов, внутреннее генетическое единство, динамическое равновесие отдельных генов (аллелей), полиморфизм. Популяция обладает генофондом и фенофондом, генетической пластичностью и генетическим грузом; в популяции есть возможности для поддержания ее стабильности. Все это имеет большое

значение для эволюционного процесса. На популяционном уровне действуют эволюционные факторы, в том числе, борьба за существование, благодаря которым, выживают особи с полезными в данных условиях изменениями. Популяция является гетерогенной системой, то есть состоит из особей с неодинаковой приспособленностью к среде. Только в такой насыщенной различающимися особями системе может действовать естественный отбор. В результате популяция представляет собой элементарную эволюционную структуру. Как элементарная эволюционная единица популяция должна иметь следующие черты: 1) реально существовать в природе, 2) быть целостной в пространстве и времени, 3) постоянно наследственно изменяться.