

79
2-177

ა. შათირიშვილი
ი. ჭუჭულაშვილი

მიკროევოლუციის საფუძვლები



ივ.ჯავახიშვილის სახელობის
თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

ა. უათიროვილი
ჟი. ჭუჭულაშვილი



მიკროკოლუციის
საფუძვლები

Handwritten signature or initials.



თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა

თბილისი 2005

579(0458)

უკ (UDC) § 79

შ. 177

სახელმძღვანელო შედგენილია მოქმედი პროგრამის შესაბამისად. მასში განხილულია ევოლუციური თეორიის ისეთი მნიშვნელოვანი საკითხები, როგორცაა სახეობის პრობლემა, სახეობათა წარმოშობის ფორმები, მიკროევოლუციის ელემენტარული ფაქტორები, ადაპტაციის ფორმები და მისი წარმოქმნის მექანიზმები, პოპულაციის გენეტიკური და ეკოლოგიური სტრუქტურა, შიდაპოპულაციური პოლიმორფიზმი. გაშუქებულია გენეტიკური კოდის, გენისა და გენომის ევოლუცია. გადმოცემულია ევოლუციის სინთეზური თეორიის, ასევე ალტერნატიული თეორიების – ნეიტრალიზმისა და სალტაციონიზმის ძირითადი კონცეფციები.

განკუთვნილია ბიოლოგიის სპეციალობის სტუდენტებისათვის. იგი დააინტერესებს, აგრეთვე, სკოლის მასწავლებლებსა და კოლეჯის უფროსი კლასის მოსწავლეებს.

რედაქტორები: პროფ. ი. ელიავა
პროფ. თ. ლევავა

რეცენზენტები: პროფ. ს. ცაგარელი
დოც. ნ. ბარათაშვილი

რეკომენდებულია სახელმძღვანელოდ თსუ მეთოდსაბჭოს მიერ.

© თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, 2005

ISBN 99940-38-43-5

წინასიტყვაობა

ბაკალავრიატში ფუნდამენტურ ბიოლოგიურ დისციპლინათა ათვისება ევოლუციური თეორიის შესწავლით სრულდება. იგი აჯამებს და განამოგადებს ბიოლოგიის იმ კანონზომიერებებს, რომლებსაც სტუდენტები ცალკეული ბიოლოგიური დისციპლინის შესწავლის დროს დაეუფლნენ. ევოლუციურ თეორიაში ცენტრალური ადგილი მიკროევოლუციის კანონზომიერებათა განხილვას უკავია. მასში განხილვა ბიოლოგიის ისეთი საკვანძო საკითხები, როგორებიცაა სახეობის კატეგორია და მისი წარმოშობა, პოპულაციის სტრუქტურა, მიკროევოლუციის მამოძრავებელი ფაქტორები, ადაპტაციის ჩამოყალიბების მექანიზმები და ფორმები, პოპულაციური პოლიმორფიზმი.

ევოლუციურ გენეტიკასა და მოლეკულურ ბიოლოგიაში მოპოვებულმა წარმატებებმა მნიშვნელოვნად შეცვალა ჩვენი წარმოდგენები მიკროევოლუციის პროცესის შესახებ. გაღრმავდა და დაზუსტდა მიკროევოლუციის ბოგეირთი კარდინალური დებულება, ჩამოყალიბდა ევოლუციის ალტერნატიული თეორიები. სადღეისოდ მრავალი მიკროევოლუციური დებულება სრულიად განსხვავებულ ჭრილში განიხილება.

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტში ევოლუციის თეორიის სწავლებას დიდი ხნის ისტორია აქვს. 1936 წლიდან ფუნქციონირებდა გენეტიკისა და დარვინიზმის კათედრა, სადაც ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი დისციპლინა ევოლუციური მოძღვრება იყო. ყოფილ საბჭოთა კავშირში 1948 წელს მომხდარი მოვლენები თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტსაც შეეხო: დაიხურა გენეტიკისა და დარვინიზმის კათედრა, აიკრძალა გენეტიკისა და ევოლუციური თეორიის მეცნიერული კურსის სწავლება. მაგრამ პროფესორ-მასწავლებლები შენიღბულად მაინც ასწავლებდნენ სტუდენტებისათვის ობიექტური ინფორმაციის მიწოდებას. 1936-67 წლებში ევოლუციური თეორიის კურსს უნივერსიტეტში ასწავლიდნენ პროფ. გ. შაპალაშვილი, დოც. ი. ახალაია, უფროსი მასწავლებლები ჯ. ბუაჩიძე და ქ. გოგინაშვილი 1967 წლიდან ევოლუციური თეორიის კურსის წაყვანა პროფ. ი. ჭუჭულაშვილს მიანდეს, რომელსაც იგი გარდაცვალებამდე (1992) უძღვებოდა. მან ძირეულად განაახლა სალექციო და სასემინარო კურსის თემატიკა. ი. ჭუჭულაშვილის თაოსნობით უნივერსიტეტში სალექციო კურსის წასაკითხად მოიწვიეს გამოჩენილი ევოლუციონისტები პროფ. ვორონცოვი, პროფ. ა. იუსუპოვი, აკადემიკოსები ი. შახაროვი და ს. ინგე-ვერტომოვი. მანვე შეადგინა სახელმძღვანელო ევოლუციურ თეორიაში, რომლითაც სტუდენტები ეუფლებოდნენ ამ დისციპლინას.

სამწუხაროდ, იმხანად ამ სახელმძღვანელოს დასტამბვა ვერ მოხერხდა.

წინამდებარე სახელმძღვანელოს საფუძვლად დაედო პროფ. ი. ჭუჭულაშვილის შრომა. იგი საფუძვლიანად გადამუშავდა უახლესი მონაცემების გათვალისწინებით და დაემატა ახალი თავებიც.

სახელმძღვანელოზე მუშაობის პერიოდში კონსულტაცია გაგვიწიეს პროფესორებმა: გ. ბელოშვილმა, რ. ჟორდანიამ, თ. ჯოხაძემ, დოცენტებმა: მ. შენგელიამ, ნ. ჯმუხაძემ, მ. კაჭარავამ, ნ. ჭელიძემ, მ. ჭურაძემ მ.კ. შ. ბარჯაძემ. ხელნაწერი ყურადღებით წაიკითხეს გენეტიკის კათედრის თანამშრომლებმა: თ. სადაგიშვილმა, მ. შენაბდემ, ასპირანტმა თ. გარნაძემ. მათი მართებული შენიშვნები გათვალისწინებულ იქნა მუშაობის პროცესში. ინფორმაციის მოძიებაში დიდი დახმარება გაგვიწიეს პროფ. დ. ძიძიგურმა, პროფ. რ. გაგნიძემ და დოც. ე. მითაიშვილმა.

გვინდა აღვნიშნოთ სახელმძღვანელოს რედაქტორების – ე. წერეთლის, მეცნიერებათა აკადემიის წევრ-კორესპოდენტის პროფ. ი. ელიაშვილის და გენეტიკის კათედრის გამგის, პროფ. თ. ლეკავას, რეცენზენტების – ნეიროკიბერნეტიკის განყოფილების გამგის, პროფ. ს. ცაგარელის და დოც. ნ. ბარათაშვილის თანადგომა.

გულითად მადლობას ვუხდით ყველა მათგანს. მათ გარეშე ამ სახელმძღვანელოს არ ექნებოდა ის სახე, რომელიც ამჟამად აქვს. შენიშვნები, რომლებიც ხელს შეუწყობს სახელმძღვანელოს გაუმჯობესებას, მადლიერებით იქნება მიღებული.

პროფ. ა. მათიროშვილი

...დარწმუნებული ვარ, რომ ბუნებრივი გა-
დარჩევა იყო მეტად მნიშვნელოვანი, მაგრამ
არა ერთადერთი ფაქტორი ცვლილებისა.

ჩ. ღარვინი

ევოლუციურ ბიოლოგიას სრულიად სა-
მართლიანად უწოდებენ უდიდესსა და ყოვე-
ლისმომცველ ბიოლოგიურ თეორიას.

ე. მაირი

ჩ. ღარვინის ევოლუციურმა თეორიამ
უდიდესი გადატრიალება მოახდინა არა მხო-
ლოდ ბიოლოგიაში, არამედ, საზოგადოდ, სა-
ბუნებისმეტყველო მეცნიერებაში.

ო. შხალგაუშენი

შ ე ს ა ვ ა ლ ი

ორგანული სამყაროს ისტორიულ განვითარებას იკვლევს მეცნი-
ერება – ევოლუციური თეორია. იგი შეისწავლის ორგანული სა-
მყაროს ევოლუციის მოვლენებს, მიზეზებს, გზებს, კანონზომიერებებს
სა და მართვის ხერხებს. ევოლუციური თეორია განაზოგადებს ბიო-
ლოგიის ცალკეულ დარგში მიღებულ შედეგებს. იგი თანამედროვე
ბიოლოგიის, სასოფლო-სამეურნეო და სამედიცინო პრაქტიკის უმნიშ-
ვნელოვანესი თეორიული საფუძველია.

ბიოლოგიური ევოლუცია არის ცოცხალი ბუნების შეუქცევად-
ი და მიმართული ისტორიული განვითარება, რასაც თან ახ-
ლავს პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობის ცვლილება,
ადაპტაციების ფორმირება, სახეობათა წარმოქმნა და ამოწყ-
დომა, ეკოსისტემებისა და მთლიანად ბიოსფეროს გარდაქმნა.

ბიოლოგიური ევოლუცია ხასიათდება შემდეგი ძირითადი ნიშნებით:

1. ორგანული სამყაროს ევოლუცია; იგი, როგორც ყოველი განვი-
თარება, უწყვეტ პროცესს წარმოადგენს. ყოველი სახეობა ღრომი
წარმოდგენილია თაობათა უწყვეტი რიგით, თაობათა მონაცვლეობი-
სას ხდება ახალი ელემენტების პარმონიული ჩაშენება ძველის წიაღ-
ში. განვითარება არაა ძველის განმეორება. ხდება თვისებრივად ახა-
ლი ფორმების წარმოქმნა – ამდენად იგი შემოქმედებით პროცესს
წარმოადგენს.

2. ახალი ცვლილებების დაგროვება იწვევს ცოცხალ ფორმათა
თვისებრივ გარდაქმნას. თაობათა უწყვეტ რიგში ერთ-ერთი თაობა

იმდენად განსხვავებული შეიძლება აღმოჩნდეს დანარჩენებისაგან, რომ ამ უკანასკნელს ახალ სახეობად მიიჩნევენ. თაობათა უწყვეტ რიგში წარმოებს თვისებრივი ცვლილება. ახალი სახეობები ძველის არეალს იკავებენ. ხდება ფორმათა ცვლა დროში.

3. ევოლუციურ პროცესს შეგუებითი ხასიათი აქვს. სახეობების ევოლუცია მიმდინარეობს საარსებო პირობებთან შეგუების პროცესში. შეგუება (ადაპტაცია), პირველ რიგში, გულისხმობს ისტორიულ პროცესს, რომელიც იწვევს ისეთი ორგანული ფორმების განვითარებას, რომელთა აგებულება და ფუნქციები საარსებო პირობებთან სრულ შესაბამისობაშია, მეორე მხრივ, ადაპტაცია გულისხმობს ამ პროცესის შედეგსაც, ე.ი. ცოცხალი ფორმების მორფო-ფიზიოლოგიური ორგანიზაციის კონკრეტულ პირობებთან შესაბამისობის მოვლენასაც.

4. ევოლუციის საერთო მიმართულება იწვევს ცოცხალ ფორმათა ორგანიზაციის ღონის ამაღლებას, რთული ორგანიზაციის ფორმები წარმოიშენენ მარტივი ორგანიზაციის ფორმებიდან. იმავდროულად მიმდინარეობს მარტივი და რთული ორგანიზაციის ღონის ფორმების თანაარსებობა. ორგანიზაციის ღონის ამაღლება ევოლუციის საბოლოო შედეგია. ევოლუციის პროცესი ზოგიერთ შემთხვევაში ორგანიზაციის ღონის ამაღლების გარეშეც ხორციელდება.

5. ევოლუციის პროცესი შეუქცევადია. ისტორიულად წარმოქმნილი ფორმები არ მეორდებიან. ევოლუცია უკუმიმართულებით არ მიმდინარეობს. მისი შედეგი ყოველთვის თვისებრივად ახალი ფორმების წარმოქმნაა. ამდენად, ევოლუციის შეუქცევადობა და განუყოფლობა მისი ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა.

6. სახეობათა მრავალფეროვნება ევოლუციის შედეგია. ცნობილია ცხოველთა 1,5 მილიონი, მცენარეთა 0,5 მილიონი, სოკოების 44 ათასი, ხოლო მიკრობების 4,5 ათასი სახეობა. ეს მრავალგვარობა სრულად კანონზომიერია და განისაზღვრება სახეობათა შორის ნათესაობის ხარისხითა და გარემოსთან შეგუების ფორმებით. ყველა ორგანიზმს საერთო ნიშნების მთელი წყება ახასიათებს. ასეთებია, მაგალითად, ცხოველური და მცენარეული უჯრედის ორგანიზაცია, გამრავლების პროცესები, მემკვიდრეობისა და ცვალებადობის მოვლენები, უჯრედის მიტოზური და მეიოზური გაყოფა, ქრომოსომათა ქცევა, ნივთიერებათა პლასტიკური და ენერგეტიკული ცვლის პროცესები და ა.შ. აღნიშნული ფაქტები ორგანული სამყაროს ერთიანი წარმოშობის მიმანიშნებელია. ამავე დროს ორგანული სამყაროს ერთიანი წარმოშობის ფაქტი მის მრავალფეროვნებას უნდა დაუკავშირდეს. მრავალგვარობა ორგანული ფორმების სხვადასხვა მიმართულებით ევოლუციის (დივერგენციის) შედეგია.

ზემოთ ჩამოთვლილ მოვლენებს მოეპოვებათ თავისი მიზეზები, რომელთაც ევოლუციის თეორია შეისწავლის. ევოლუციის მთავარი მიზეზი ბუნებრივი ვადარჩევია, რომელიც ჩ.დარვინმა აღმოაჩინა. ევოლუციის თეორია ორ მთავარ პრინციპს – აქტუალიზმსა და ისტორიზმს ეფუძნება. ისტორიზმის პრინციპის თანახმად, თანამედროვე ორგანიზმები შეისწავლება იმ ცოდნის მომარჯვებით, რომელიც წარსულში მომხდარი ევოლუციის საფუძველზეა მიღებული. მის არსს გამოხატავენ თემით – „წარსულის შესწავლა აწმყოს შემეცნების გასაღებია“. აქტუალიზმის პრინციპი კი მდგომარეობს აწმყოს ცოდნის ექსტრაპოლაციით წარსულში მომხდარი მოვლენების შესასწავლად. მის არსს გამოხატავენ თემით: „აწმყოს შესწავლა წარსულის შემეცნების საფუძველია“.

§1. ევოლუციური თეორიის განვითარების მოკლე ისტორია

ევოლუციური თეორიის განვითარების საწყის ეტაპად მიჩნეულია პერიოდი, როდესაც გაერცელებული იყო სამყაროს ერთიანობისა და მისი განვითარების იდეა. ძველი სამყაროს (ჩინეთი, ინდოეთი, მესოპოტამია, ეგვიპტე, საბერძნეთი) მრავალი სწავლული და ფილოსოფოსი იზიარებდა ამ იდეას. ჯერ კიდევ ჩ.წ.ალ-მდე I ათასწლეულის ბოლოს ჩინეთში გაერცელებული იყო მოძღვრება თანდათანობითი ცვლილების გზით ერთი ფორმის ორგანიზმთა მეორედ გარდაქმნის შესახებ. ასევე ჩ.წ.ალ-მდე I ათასწლეულში ინდოეთში არსებობდა ფილოსოფიური სკოლები, რომლებიც იზიარებდნენ „პირველადი მაგერიიდან“ მაგერიალური (მათ შორის ორგანული) სამყაროს წარმოშობისა და განვითარების იდეას. აიურვედას უძველეს ტექსტებში გადმოცემულია შეხედულება მაიმუნიდან ადამიანის წარმოშობის შესახებ. სამყაროს ერთიანობისა და განვითარების იდეა სრულყოფილი სახით წარმოდგენილია ანტიკური ფილოსოფოსებისა და სწავლულთა (პერაკლიტე, ემპილოკლე, დემოკრიტე, ლუკრეციუსი, არისტოტელე და სხვ.) შრომებში. მათ მიერ მოცემულია მახვილგონივრული მოსაზრებანი ორგანულ სამყაროზე. ამ ეტაპისათვის დამახასიათებელია ორგანული ბუნების შემეცნებისადმი ანალიტიკური მიდგომა. იგი ძირითადად წარმოადგენდა აზროვნების ნაყოფს და არ ემყარებოდა ცოცხალ ბუნებაზე უშუალო დაკვირვებას, მათ განზოგადებას. ამდენად ძველი სამყაროს სწავლულები არ შეიძლება მივიჩნიოთ თანამედროვე ევოლუციონისტების უშუალო წინამორბედებად.

იან ბაგისტ ლამარკი



ურანგი ბუნებისმეტყველი იან ბაგისტ ლამარკი დაიბადა 1744 წლის 1 აგვისტოს ბაზანტენში (პიკარდიის პროვინცია), ლარიბი აზნაურის ოჯახში. მშობლებს უნდოდათ ის მღვდელი გამოსულიყო და კათოლიკურ სასწავლებელში მიიბარეს. 16 წლის ლამარკი გოგებს სკოლას და მოხალისედ მოქმედ არმიამი მიღის (მიმდინარეობდა 7-წლიანი ომი). იქ მან დიდი სიამაჲე გამოიჩინა და ოფიცრის წოდება მიიღო. 1768 წლამდე ლამარკი სამხედრო სამსახურში იმყოფებოდა. მაგრამ ავადმყოფობის გამო ის იძულებული შეიქნა სამხედრო სამსახურისთვის თავი დაენებებინა. ლამარკი სწავლას აგრძელებს პარიზის უმაღლეს სამედიცინო სკოლაში. შემდეგ მუ-

შაობას იწყებს სამეფო ბოტანიკურ ბაღში (1772-1776), რომელიც შემდგომში (1793) პარიზის საბუნებისმეტყველო მუზეუმად გადაკეთდა. შრომისმოყვარე და ნიჭიერმა ახალგაზრდა მეცნიერმა 1778 წელს დაწერა დიდი შრომა სამ გომად – „საფრანგეთის ფლორა“. ამ წიგნმა ლამარკს დიდი სახელი მოუხვეჭა და პარიზის აკადემიის წევრად აირჩიეს. 1778 წლიდან იგი სათავეში უდგას ბოტანიკის კათედრას, 1793 წლიდან კი ზოოლოგიის კათედრას სათავემობენ. 1801 წელს ის აქვეყნებს შრომას „უხერხემლო ცხოველთა სისტემა“, რომელშიც პირველადაა გამოთქმული ევოლუციური იდეები. 1809 წელს ლამარკმა დაბეჭდა ფუნდამენტური შრომა „ზოოლოგიის ფილოსოფია“, რომელშიც ჩამოყალიბებულია მისი ევოლუციური კონცეფცია. ლამარკმა შემოიღო ცხოველთა დაყოფა უხერხემლოებად და ხერხემლიანებად, რომელიც ამჟამადაც მყარადაა დამკვიდრებული ბიოლოგიაში. აღსანიშნავია, რომ გერმინი „ბიოლოგია“, თანამედროვე გაგებით, პირველად ერთდროულად, მაგრამ ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად ლამარკმა და გერმანელმა ბუნებისმეტყველმა გ. ტრევირანუსმა (1802) იხმარეს. ლამარკს ეკუთვნის გეოლოგიური, ჰიდროლოგიური და მეტეოროლოგიური გამოკვლევებიც, რომლებშიც ის ეყრდნობა განვითარების იდეასა და ისტორიზმის პრინციპს. სიცოცხლის უკანასკნელ წლებში ლამარკი დაბრმავდა და უკიდურეს სიღარიბეში ჩავარდა. ყველასაგან მივიწყებული 1829 წლის 18 დეკემბერს გარდაიცვალა.

XVII ს. დასაწყისიდან XIX ს. შუა წლებამდე, სისტემატიკის, შედარებითი ანატომიის, ბიოგეოგრაფიის განვითარებამ ხელი შეუწყო ფაქტობრივი მასალის დაგროვებას. მომდევნო ეტაპზე ჩამოყალიბდა შეხედულებათა სისტემა – გრანსფორმიზმი – მოძღვრება ორგანულ ფორმათა ცვალებადობისა და ერთი სახეობის მეორე სახეობად გარდაქმნის შესახებ. იგი შეიცავდა ევოლუციური იდეის ჩანასახს. გრანსფორმიზმის იდეის მიმდევართა (რ. ჰუკი, ე. ღარვინი, დ. ლიდრო, ე. სენგ-ილერი, ი. ვოეთე და სხვ.) შეხედულებები ზოგჯერ ანტიკური და

შუასაუკუნეების სწავლულთა და ფილოსოფოსთა შეხედულებებს ეფუძნებოდა. გრანსფორმისტები აღიარებდნენ ორგანიზმთა გარდაქმნას, მაგრამ სათანადო არგუმენტებით ვერ ასაბუთებდნენ. მართალია, მათ ვერ შექმნეს სრული ევოლუციური კონცეფცია, მაგრამ გამოიკვეთა ევოლუციური თეორიის ძირითად პრობლემათა სფერო. კერძოდ: ორგანიზმთა ევოლუციის არსი და მიზეზები, ორგანიზმთა მიზანშეწონილობისა და მრავალფეროვნების მიზეზები, ცალკეულ სახეობათა შორის მსგავსებისა და განსხვავების მიზეზები, პროგრესული ევოლუციის და განვითარების სხვადასხვა დონეზე მყოფ ორგანიზმთა ერთდროულად არსებობის მიზეზები, ცალკეულ სახეობათა ამოწყდომის მიზეზები. ამ პრობლემების არსში ჩაწედომამ და მეცნიერული დონის შემდგომმა განვითარებამ მოამზადა ნიადაგი ახალი ეტაპისათვის. კერძოდ, ხელი შეუწყო ევოლუციური თეორიის პირველი კონცეფციების ჩამოყალიბებას.

პირველი სრული და თანმიმდევრული ევოლუციური თეორიის ფუძემდებელია ჟან ბატისტ ლამარკი (1744-1829), რომლის ძირითადი დებულებები დასრულებული სახით გადმოცემულია შრომაში „ზოოლოგიის ფილოსოფია“ (1809). ლამარკის ევოლუციური კონცეფცია მოიცავს ორგანული სამყაროს განვითარების მთელ პერიოდს სიცოცხლის წარმოშობიდან, ადამიანის წარმოშობის ჩათვლით. ლამარკის კონცეფციით ორგანიზმები ცვალებადია, სახეობა (ასევე სხვა სისტემატიკური კატეგორიები) პირობითია და თანდათანობით სხვა სახეობებად გარდაიქმნებიან. ლამარკის აზრით, უმარტივესი ორგანიზმები თვითჩასახვით არაცოცხალი მატერიიდან წარმოიქმნებიან. მისი თეორიის მიხედვით ორგანიზმები იცვლებიან და ვითარდებიან უმარტივესიდან ურთულესისაკენ, ნაკლებ სრულყოფილიდან უფრო სრულყოფილისაკენ ორგანიზაციის დონის ამაღლების – „გრადაციის“ გზით. ევოლუციის მამოძრავებელ ძალად ლამარკს მიაჩნდა თვით ორგანიზმებში არსებული „სწრაფვა სრულყოფისაკენ“, განვითარების პროცესში მათი გარდაქმნის მიზეზად – გარემოს პირობების უშუალო ზემოქმედებით გამოწვეულ ცვლილებებს თვლიდა. გარემო პირობები თავისი ზემოქმედებით ცვლის და არღვევს გრადაციის ბუნებრივ მსვლელობას. მცენარეებსა და ღიფერენცირებულ ნერვულ სისტემას მოკლებულ ცხოველებზე გარემო უშუალოდ მოქმედებს და შეგუებით ცვლილებებს იწვევს. ნერვული სისტემის მქონე ცხოველებზე გარემოს ცვლილება ქცევებისა და ჩვევების შეცვლას იწვევს. ვარჯიშის შედეგად შესაბამისი ორგანო იცვლება საჭირო მიმართულებით (მაგ., კირაფის, გედის, ბატის გრძელი კისერი, წყლის ფრინველთა თითებს შორის საცურავი აპკი და სხვ.). უვარჯიშობით კი ორგანო სუსტდება, კნინდება და ქრება (მაგ., თხუნელას თვალი, სირაქლემას ფრთები, გველის კიდურების უქონლობა და სხვ.), (ე.წ. პირველი

კანონი). ეს ცვლილებები მექვიედრობით გადაეცემა (ე.წ. მეორე კანონი). მოგვიანებით, გენეტიკური გამოკვლევებით დადგინდა, რომ გარემოს ზემოქმედებით გამოწვეული ორგანოთა ცვლილება მოდიფიკაციაა და შექმნილი ნიშან-თვისებები არ მექვიედრობს. ლამარკის კონცეფციით, ადამიანი რომელიმე უმაღლესი მაიმუნიდან წარმოიშვა. იგი ანთროპოგენეზის ერთ-ერთ უმთავრეს ფაქტორად მემართულ სიარულზე გადასვლას და მეტყველებას მიიჩნევდა.

ამრიგად, ლამარკის თეორია სწორად ასახავს ევოლუციის პროცესის რეალურად არსებობას, მაგრამ ვერ იძლევა მისი მიზეზების მართებულ ახსნას. ვინაიდან ლამარკის ევოლუციური კონცეფცია სუსტად იყო არგუმენტირებული, თანამედროვეთა შორის აღიარება ვერ პოვა და იგი დავიწყებას მიეცა.

მეცნიერულად დასაბუთებული ევოლუციური კონცეფცია მხოლოდ XIX ს. მეორე ნახევარში ჩამოყალიბდა. საკუთარი დაკვირვებების, თავის დროის მეცნიერული ცოდნისა და სელექციის მიღწევათა განზოგადების საფუძველზე ჩარლზ რობერტ დარვინმა (1809-1882) ჩამოაყალიბა ევოლუციური კონცეფცია. თეორია ვადმოცემულია ტრილოგიაში: „სახეობათა წარმოშობა ბუნებრივი გადარჩევის გზით, ანუ უკეთშეგუებული ჯიშების გადარჩენა სიცოცხლისათვის ბრძოლაში“ (1859); „მინაური ცხოველებისა და კულტურული მცენარეების შეცვლა“ (1868); „ადამიანის წარმოშობა და სქესობრივი გადარჩევა“ (1871).

ჩ. დარვინი „სახეობათა წარმოშობაზე“ დაახლოებით ოც წელს (1837-58) მუშაობდა. 1858 წ. 18 ივნისს ჩ. დარვინმა მიიღო ინგლისელი მოლოგის ალფრედ რასელ უოლესისაგან (1823-1913) სტაგია, რომელშიც ევოლუციის იგივე კონცეფცია იყო გადმოცემული. ნაშრომში იღვა ნათლად იყო ჩამოყალიბებული, ხოლო შესრულებული იყო ნაჩქარევად. ავტორი სთხოვდა დარვინს სტაგია გადაეცა გამოჩენილი გეოლოგისათვის, ჩ. ლაიელისათვის. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ამ კონცეფციამდე ორივე ავტორი თომას რობერტ მალთუსის (1766-1834) ნაშრომმა „ხალხთომოსახლეობის ბუნებრივი კანონი“ (1822) მიიყვანა. დადგა პრიორიტეტის – პირველად მომჩენის საკითხი. დარვინს შეეძლო სტაგიის გადაცემა საკუთარი ნაშრომის გამოქვეყნების შემდეგ, რაც მან არაკეთილსინდისიერად მიიჩნია და უოლესს თხოვნა შეუსრულა. ორივე ავტორმა თავიანთი თეორია 1858 წ. 1 ივნისს მოახსენეს ლონდონის ლინეს საზოგადოებას და დაიბეჭდა ამავე წელს საზოგადოების აგვისტოს შრომათა კრებულში. მოგვიანებით უოლესი წერდა, რომ ევოლუციის თეორიაზე დარვინი გაცილებით ადრე მუშაობდა და პრიორიტეტი მას ეკუთვნისო. მანვე შემოიგანა ევოლუციის თეორიის აღსანიშნავად ტერმინი „დარვინიზმი“. ხშირად ევოლუციის ამ კონცეფციას დარვინ-უოლესის თეორიას უწოდებენ.

ჩარლზ რობერტ ღარვინი



ინგლისელი ბუნებისმეტყველი ჩარლზ რობერტ ღარვინი დაიბადა 1809 წლის 12 თებერვალს, ქალაქ შრუზბერში. მამა იყო ცნობილი ექიმი, ხოლო პაპა – ერაზმ ღარვინი – XVIII საუკუნის მოწინავე მეცნიერი, სახელგანთქმული პოლკოვნიკი, ექიმი, ნატურალისტი, ფილოსოფოსი და პოეტი.

ღარვინმა დაწყებითი განათლება შრუზბერში, კერძო სკოლაში მიიღო. 1825 წელს მამის რჩევით, ის ედინბურგის უნივერსიტეტის სამედიცინო ფაკულტეტზე აგრძელებს სწავლას, სადაც მან ორი წელი დაჰყო. ღარვინის მამა ღარწმუნდა, რომ მისგან ექიმი არ გამოვიდოდა და ურჩია კემბრიჯში ლმრთისმეტყველებას დაუფლებოდა. ღარვინმა წინადადება მიიღო. მას სურდა სოფლის მღვდელი გამოსულიყო, მაგრამ, ამასთანავე, ემუშავა ზოოლოგიაში როგორც მოყვარულ ნატურალისტს. 1831 წელს მან დაასრულა კემბრიჯის უნივერსიტეტის თეოლოგიის ფაკულტეტი და ბაკალავრის ხარისხი მიიღო.

უნივერსიტეტში ყოფნის დროს, ღარვინი ძლიერ გაიგაცა ზოოლოგიამ და ბოტანიკამ. უნივერსიტეტის დამთავრებისთანავე ღარვინმა გემ „ბიგლით“ დელაშიწის გარშემო იმოგზაურა (1831-1836 წწ.). სამეცნიერო ექსპედიციისას ჩატარებული ბოტანიკური, ზოოლოგიური, პალეონტოლოგიური და გეოლოგიური დაკვირვებების საფუძველზე შეაგროვა მდიდარი საკოლექციო მასალა. 1842 წელს ის დასახლდა სოფელ დაუნში, სადაც სიცოცხლის ბოლომდე, ცხოვრობდა. 1842 წელს ღარვინმა დაწერა 35 გვერდიანი (თავისთვის და არა გამოსაქვეყნებლად) ევოლუციური კონცეფციის პირველი ნარკვევი. 1844 წელს ევოლუციური თეორია ვანაერცი და 230 გვერდიანი ნაშრომი შეადგინა. გავიდა შეუპოვარი შრომისა და ძიების კიდე 14 წელი, ვიდრე ღარვინი თავის იდეის გამოქვეყნებას გადაწყვეტდა. მეგობრების ჩ. ლაიელისა და ჯ. ჰუკერის მტკიცე მოთხოვნის შემდეგ, ღარვინის შრომის მოკლე რეზუმე რატი, ა. უოლესის სტაგიასთან ერთად, 1858 წლის აგვისტოს შრომებში გამოქვეყნდა. 1859 წლის 24 ნოემბერს დაიბეჭდა ღარვინის კაპიტალური ნაშრომი „სახეობათა წარმოშობა...“, რომელიც ბიოლოგიაში ახალი ერის დასაწყისის მოასწავებდა. წიგნის ყველა ეგზემპლარი იმავე დღეს გაიყიდა, რაც მოწმობდა პროგრესულად მობრუნე საზოგადოების დიდ ინტერესს ამ თხზულებისადმი.

გულმოდგინე მუშაობა, დიდი წინდახედულება, ფართო დიაპაზონი ღარვინში შერწყმული იყო არაჩვეულებრივ თავმდაბლობასთან. მან მრავალრიცხოვანი შრომები დატოვა. ისინი ეხება ზოოლოგიის, ბოტანიკის, გეოლოგიისა და ნიადაგმცოდნეობის საკითხებს.

ღარვინის დიდი დამსახურებაა, რომ მან დაადგინა ევოლუციურის განვითარების კანონზომიერებები და სახეობათა ჩამოყალიბების პროცესი, აღმოაჩინა ევოლუციის მამოძრავებელი ძალები.

ღარვინი გარდაიცვალა 1882 წლის 19 აპრილს. ის დიდი პატივით დაკრძალეს უესტმინსტერის სააბატოში – ინგლისის პანთეონში – ნიუგონის, ფარადეისა და სხვა დიდ მოღვაწეთა გვერდით.

ალფრედ რასელ უოლესი



გამოჩენილი ბუნებისმეტყველი ალფრედ რასელ უოლესი დაიბადა 1823 წლის 8 იანვარს ასკიში (მონმუტშირის საგრაფო). დაწყებითი განათლება პერტფორდის დაწყებით სკოლაში მიიღო. 1844 წელს მსახურობს სკოლის მასწავლებლად ჯერ ლეიჩესტერში, ხოლო შემდეგ – უელსში. 1848-1852 წლებში გამოჩენილ ენტომოლოგ ბეიტსთან ერთად მდინარეების ამამონისა და რიუნეგრუს სანაპიროების ფლორა და ფაუნა გამოიკვლია.

1852 წელს ტროპიკული ციხეა შეეყარა და იძულებული გახდა ინგლისში დაბრუნებულიყო. შუა ზღვაში გემს ხანძარი გაუჩნდა და მრავალწლიანი შრომის შედეგად შევროვებული ძვირფასი კოლექცია და ხელნაწერები მილიანად განადგურდა.

1854-62 წლებში უოლესმა გამოიკვლია მალაის არქიპელაგის ფლორა და ფაუნა. შეაგროვა ზოოლოგიური და ბოტანიკური, ასევე გეოლოგიური კოლექციები. მან შეისწავლა არქიპელაგზე მცხოვრებ ხალხთა კრანიოლოგია. მოპოვებული მასალის საფუძველზე მან დაასაბუთა, რომ მალაის არქიპელაგზე გადის საზღვარი (ე.წ. „უოლესის ხაზი“), რომელიც ზოოგეოგრაფიულად ყოფს კუნძულ სულავეს არქიპელაგის სხვა კუნძულებისაგან.

უოლესმა დარეინისაგან დამოუკიდებლად ჩამოაყალიბა ევოლუციის კონცეფცია, კერძოდ, ბუნებრივი გადარჩევის კონცეპტი. 1858 წელს სტაგია დაბეჭდა ლინეს სამოგალოების შრომებში, სადაც დარეინის რეჟურატიც გამოქვეყნდა. მიუხედავად იდეათა მსგავსებისა, მან ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის შექმნის პირობები დარეინის მიანიჭა, ხოლო ევოლუციის შემსწავლელ ახალჩამოყალიბებულ ბიოლოგიის დარგს „დარეინიზმი“ უწოდა. მანვე ჩაუყარა საფუძველი ევოლუციურ ზოოგეოგრაფიას.

უოლესი გარდაიცვალა 1913 წლის 7 ნოემბერს ბროდსტონში (დორსეტშირის საგრაფო).

ამ კონცეფციის თანახმად ევოლუციის ფაქტორებია მემკვიდრულობა, ცვალებადობა და ბუნებრივი გადარჩევა. მექანიზმი, რომელიც წინარე სახეობიდან ახალი სახეობების წარმოშობას აპირობებს, არის ბუნებრივი გადარჩევა. ბუნებრივი გადარჩევის პრინციპი სამ მთავარ დაკვირვებასა და ორ დასკვნაზეა დაფუძნებული.

დაკვირვება 1. დარეინმა შენიშნა, რომ ყოველ ინდივიდს დიდი რეპროდუქციული პოტენციალი გააჩნია. მათ გეომეტრიული პროგრესიით გამრავლების უნარი აქვთ.

დაკვირვება 2. ყოველ სახეობაში ინდივიდთა რაოდენობა თაობათა მანძილზე თითქმის უცვლელია. რეალურად არსებულ ინდივიდთა რაოდენობა არ შეესაბამება გამრავლების ინტენსიობას (ჩნდება მრავალი შთამომავალი, მაგრამ სქესობრივ მომწიფებას მხოლოდ ერთეულები აღწევენ).

დასკვნა 1. ვინაიდან მშობლები დიდი რაოდენობით იძლევიან შთამომავლობას, ხოლო ზრდასრულ ასაკს ერთეულები აღწევენ, მათ შორის წარმოებს კონკურენცია საარსებო რესურსებისათვის, ანუ მიმდინარეობს „არსებობისათვის ბრძოლა“.

დაკვირვება 3. დარვინმა შენიშნა, რომ ერთსა და იმავე სახეობაში ორი აბსოლუტურად იდენტური ინდივიდი არ გვხვდება. შენიშვნება ნაირგვარობა (პოლიმორფიზმი), სხვაგვარად, ცვალებადობა ცოცხალი ბუნების ერთ-ერთი თვისებაა. თუ განსხვავებებიან ზრდასრული ფორმები, იმავე მოვლენას უნდა ვხვდებოდეთ მოზარდებშიც.

დასკვნა 2. არსებობისათვის ბრძოლაში იმარჯვებენ ის ინდივიდები, რომელთაც მოეპოვებათ სასარგებლო ნიშან-თვისებები, რითაც უკეთ ვგუებიან გარემო პირობებს და ამიგომ, ისინი დიდი რაოდენობით გოგებენ შთამომავლობას, ე.ი. მათ „რეპროდუქციული უპირატესობა“ აღენიშნებათ ნაკლებ შეგუებულებთან შედარებით. დროთა განმავლობაში ამ პროცესის მრავალჯერადი განმეორება საბოლოო ვარიაციების ელიმინაციას, და სასარგებლო ვარიაციების გადარჩენას იწვევს. უკეთ შეგუებულთა გადარჩენა არსებობისათვის ბრძოლაში ბუნებრივი გადარჩევის საფუძველია.

დარვინმა დამაჯერებლად აჩვენა, რომ ბუნებრივი გადარჩევის მეშვეობით შესაძლებელია აიხსნას ორგანული სამყაროს ყველა მახასიათებელი, გაქსონომიურ-იერარქიული სისტემიდან მოყოლებული, ფარშავანგის კაშკაშა მეფერილობის წარმოშობით დამთავრებული, როგორც რუდიმენტული ორგანოების არსებობა, ისე დედამიწაზე ორგანიზმთა განსახლების თავისებურებანი. დარვინის მეცნიერული მემკვიდრეობა მეტყველებს იმაზე, თუ როგორ ღრმად და მრავალმხრივ სწავლობდა იგი ბუნებას, რაოდენ დიდი იყო მისი სამეცნიერო ერუდიცია. ასევე განსაცვიფრებელია მისი თეორიული ნოვატორობა. დიდი წინააღმდეგობის მიუხედავად დარვინ-უოლესის კონცეფცია სწრაფად დამკვიდრდა მეცნიერებაში და საფუძვლად დაედო თანამედროვე ბიოლოგიას. დარვინის თეორია განუწყვეტლივ ვითარდება და მასში შეიძლება სამი პერიოდი გამოვყოთ: რომანტიკული, უარყოფისა და სინთეზური თეორიის (ნეოდარვინიზმი).

რომანტიკული პერიოდის (1859-1900) ბიოლოგიაში ჩამოყალიბდა ახალი მიმართულებები და დისციპლინები: ევოლუციური ემბრიოლოგია, ეკოლოგია, ევოლუციური პალეონტოლოგია, ბიოცენოლოგია, ისტორიული ბიოგეოგრაფია და სხვ. დადგენილ იქნა მნიშვნელოვანი კანონზომიერებები: ალოგენეზისა და აროგენეზის წესი, ბიოგენეზური კანონი, არასპეციალიზირებული წინაპრიდან წარმოშობისა და პროგრესული სპეციალიზაციის წესი, ევოლუციის შეუქცევადობის პრინციპი, ორგანოთა მულტიფუნქციონალობის და ფუნქციათა შეცვლით ორგანოთა ევოლუციის პრინციპი და სხვა. ამ პერიოდში ღარვინის ევოლუციურმა თეორიამ კლასიკური სახე მიიღო.

შემდგომი პერიოდი (1901-20-იანი წლები) კლასიკური ღარვინიზმის უარყოფის სახელწოდებით მოიხსენიება. ღარვინის კონცეფციის ქვაკუთხედი ბუნებრივი გადარჩევის თეორიაა. ამ პერიოდში დაიწყო გადარჩევის როლის მკაცრი კრიტიკა, რასაც რამდენიმე მიზეზი ჰქონდა. რომელთაგან მთავარი ის იყო, რომ ცოცხალი ბუნების ორ ძირითად თვისებაზე – მემკვიდრეულობასა და ცვალებადობის შესახებ მეცნიერული თეორია არ არსებობდა. გენეტიკასა და ევოლუციურ თეორიას შორის კონფლიქტი ძირითადად გენეტიკოსების მიერ ორი ძირითადი აღმოჩენის – მემკვიდრეობის კორპუსკულური ბუნების დადგენისა და მუტაციური ცვალებადობის გამოვლენის არასწორმა ინტერპრეტაციამ გამოიწვია. საჭიროა აღინიშნოს, რომ ჯერ კიდევ ღარვინის სიცოცხლეში შოგლანდიელმა მათემატიკოსმა ფ.ჯენკინმა გამოაქვეყნა სტატია (1867), რომლითაც უარყოფდა ბუნებრივი გადარჩევის თეორიას. მას თავის თანამედროვეთა მსგავსად მემკვიდრეობა განზაეების უნარის მქონე სითხედ წარმოედგინა. იგი შემდეგნაირად მსჯელობდა: შემთხვევით წარმოქმნილი მემკვიდრული ცვლილება, რომელიც ბუნებრივ გადარჩევას უნდა დაექვემდებაროს, ერთეულია. ორი ერთნაირი მემკვიდრული ცვლილების მქონე ინდივიდის შეჯვარებით შთამომავლობის წარმოქმნის ალბათობა ძალზე მცირეა. თუ ერთ მშობელს ახალი A ნიშანი ექნა, შეილებს ამ ნიშნის A/2 (ნახევარი) აღმოაჩნდებათ, შვილიშვილებს A/4 (მეოთხედი), შვილთაშვილებს A/8 და ა.შ. ამრიგად, ყოველ მომდევნო თაობაში ძველთან შეჯვარების კვალობაზე ახალი ნიშანი თანდათანობით განზაედება ძველში და ბოლოს გაქრება. ჯენკინის ამ მოსაზრების უკუგდება მხოლოდ გენეტიკის მონაცემებით შეიძლებოდა.

არსებობდა სხვა შრომებიც, რომლებშიც აკრიტიკებდნენ ღარვინიზმს. კერძოდ, გენეტიკის ფუძემდებლებმა (პ. ლე ფრიზი, უ. ბეტსონი, ვ. იოჰანსენი) ვერ შეძლეს მართებულად შეეფასებინათ თავიანთი

აღმოჩენის უმნიშვნელოვანესი როლი ევოლუციური თეორიის განვითარებაში. ვიოპანსენმა ჩატარებული ცდებით (1903) დაასაბუთა გადარჩევის არაუფექტურობა „წმინდა ხაზებში“. კ. ლე ფრიშმა „მუტაციური თეორია“ დაუპირისპირა ბუნებრივი გადარჩევის თეორიას. მისი აზრით, მუტაციები უშუალო დასაბამს აძლევენ ახალ გარემო პირობათა მიმართ შეგუებულ სახეობებს.

ჯ. ლოტის „პიბრიდოგენეზის“ კონცეფციაში აღინიშნებოდა კომბინაციური ცვალებადობის ევოლუციური როლის აბსოლუტიზაცია. ამ პერიოდში გენეტიკოსები ევოლუციის მთავარ მამოძრავებელ ფაქტორად მემკვიდრულ ცვალებადობას თვლიდნენ. ბუნებრივი გადარჩევა, მათი აზრით, მეორეხარისხოვანი იყო. იგი მხოლოდ საზიანო მუტაციებისა და ნაკლებ შეგუებულ პიბრიდულ ვარიანტთა „საყერის“ როლს ასრულებდა.

ნეოლარეინიზმის (ევოლუციის სინთეზური თეორიის) ჩამოყალიბებაში (30-50-იანი წლები) არსებითი მნიშვნელობა ჰქონდა გენეტიკის, ეკოლოგიისა და ევოლუციური თეორიის მონაცემთა სინთეზს. გენეტიკისა და ევოლუციური თეორიის სინთეზი ნული ტემპით მიმდინარეობდა. დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ა.ვაისმანის მიერ მემკვიდრეობის ქრომოსომული პიპოთეზის ჩამოყალიბებას და შექმნილ ნიშანთვისებათა მემკვიდრეობის შეუძლებლობის პრინციპს. მნიშვნელოვანი იყო ასევე ჯ. პარდისა და ვ. ვაინბერგის მიერ პოპულაციაში ალელთა სიხშირის წონასწორობის პრინციპის ფორმულირება (1908). სინთეზის პროცესზე გადამწყვეტი მნიშვნელობა შეასრულა ს. ჩეგვერიკოვის შრომამ „ევოლუციური პროცესის ბოგიერთი კანონზომიერებების შესახებ თანამედროვე გენეტიკის თვალთახედვით“ (1926). მან დაასაბუთა, რომ პოპულაციაში მიმდინარე მუტაციური პროცესი იძლევა ახალ მასალას და ამდიდრებს გენოფონდს, რაც აპირობებს გენეტიკურ ჰეტეროგენულობას. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ამ მასალის „გადამუშავება“ მიმდინარეობს და ხორციელდება ევოლუციის პროცესი. 1928-1930 წწ. ჩატარებული გამოკვლევებით (ნ. ღუბინინი და დ. რომაშოვი, ს. რაიტი და სხვ.) ნაჩვენები იქნა, რომ ევოლუციის პროცესში უდიდეს როლს ასრულებს არა მარტო მუტაციური პროცესი, არამედ გენური სიხშირეების არამიმართული ცვლილებებიც (გენთა დრეიფი). რ.ფიშერმა მათემატიკურად დაასაბუთა (1930) ევოლუციური ცვლილების მიმდინარეობა ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით. 1937-1939 წწ. ფ. ლობჟანსკიმ და ნ. ტიმოფეევი-რესოვსკიმ ჩამოაყალიბეს მოძღვრება მიკროევოლუციის შესახებ. ექსპერიმენტული გამოკვლევებით დაფორმულირდა შეხედულ-

ებები ელემენტარულ ევოლუციურ სტრუქტურაზე (პოპულაცია), მასალაზე და მოვლენაზე. ჯ.პაქსლის შრომამ „ევოლუცია: თანამედროვე სინთეზი“ (1942) დააჩქარა ევოლუციის სინთეზური თეორიის დაფუძნება.

ევოლუციის სინთეზური თეორიის ჩამოყალიბებაში არსებითი როლი შეასრულა დარვინიზმის ბაზაზე გენეტიკურ-პოპულაციურმა გამოკვლევებმა, არსებობისათვის ბრძოლის მათემატიკურმა და ექსპერიმენტულმა გამოკვლევებმა, სახეობის თეორიის დამუშავებამ, მაკროევოლუციის ზოგი სხვა პრობლემების შესწავლამ. ევოლუციის სინთეზური თეორიის ფუძემდებლებია ფ. დობჟანსკი, ე. მაირი, ჯ. სიმპსონი, ჯ. პაქსლი და ჯ. სტებინსი.

§2. პოპულაცია - ევოლუციური პროცესის ელემენტარული ერთეული

ბიოლოგიის ნებისმიერ დარგში მუსტი ანალიზის ჩატარება იმ შემთხვევაშია შესაძლებელი, როდესაც ხერხდება ელემენტარული ერთეულის გამოყოფა და შესწავლა, რომლის მონაწილეობით გარკვეული მოვლენა მიმდინარეობს. ბუნებრივია, ამგვარი ერთეული სიცოცხლის გარკვეული ორგანიზაციული დონისთვისაა ელემენტარული, ხოლო მისი შემადგენელი ნაწილები ამ თვისებას მოკლებულია. გენეტიკაში ასეთ ერთეულს წარმოადგენს გენი, სისტემატიკაში - სახეობა, ეკოსისტემაში - ეკოცენოზი და ა.შ. იგი სიცოცხლის დისკრეტულ ბუნებას გამოხატავს. გენეტიკური იდეისა და მეთოდოლოგიის გამოყენებით შეიძლება გამოიყოს ევოლუციური პროცესის ის ერთეული, რომლის მეშვეობითაც შეიძლება მიკროევოლუციის შესწავლა და ელემენტარული ევოლუციური ერთეულის დადგენა. მიკროევოლუცია ევოლუციის საწყისი ეტაპია, რომელიც სახეობის შიგნით მიმდინარეობს, იწვევს მის დიფერენცირებას და სახეობათა წარმოქმნით მთავრდება.

ვინაიდან ბიოლოგიური ევოლუცია წარმოადგენს ორგანიზმების ცვლილებისა და დივერგენციის პროცესს დროში, ამდენად საჭიროა განისაზღვროს ამ პროცესის ელემენტარული ერთეული, რომელიც დააკმაყოფილებს შემდეგ მოთხოვნებს:

1. აღარ უნდა ხდებოდეს მისი შემდგომი დაყოფა უფრო მარტივ ერთეულებად. ე.ი. უნდა წარმოადგენდეს ერთგვარ მთლიანობას დროსა და სივრცეში;

2. მას უნდა ჰქონდეს დროში ანუ ბიოლოგიური თაობების მანძილზე მემკვიდრული ცვლილებების უნარი;

3. ბუნებრივ პირობებში იგი რეალურად და კონკრეტულად უნდა არსებობდეს. ასეთი ელემენტარული ერთეული არის პოპულაცია.

ყოველ სახეობას გარკვეული არეალი უჭირავს. ცხოველთა, მცენარეთა და მიკროორგანიზმთა ნებისმიერი სახეობის ინდივიდები მათ მიერ დაკავებულ არეალში სიერცობრივად არათანაბრად არიან განაწილებულნი. ისინი შეიძლება დასახლებული იყვნენ „კუნძულურბრივად“ (ე.წ. იზოლატები) ან მჭიდროდ დასახლებული გერიტორიები შედარებით მეჩხერად დასახლებულ გერიტორიებს ცვლიდნენ (ე.წ. კონტინუმი). ერთი სახეობის ინდივიდთა ერთობლიობები, რომლებიც ქმნიან გერიტორიაზე (ხმელეთზე ან აკვატორიაში) მჭიდროდ დასახლებულ „ცენტრებს“, პოპულაციებს წარმოადგენენ. ერთი სახეობის ინდივიდთა ერთობლიობას, რომელიც ხანგრძლივად არსებობს გარკვეულ გერიტორიაზე, შედარებით გამოცალკევებულია ამავე სახეობის სხვა ერთობლიობებისაგან, ხასიათდება მის ფარგლებში თავისუფალი შეჯვარებით და ერთიანი გენეტიკური სისტემით, აქვს თავისი სტრუქტურის შენარჩუნების უნარი, პოპულაცია ეწოდება.

ამ განმარტებიდან გამომდინარეობს, რომ პოპულაცია საკმაოდ მრავალრიცხოვანი ინდივიდებისაგან შემდგარი ისეთი ჯგუფია, რომელსაც გარკვეული ეკოლოგიური ნიში უკავია და არსებობს ხანგრძლივად – განუსაზღვრელ თაობათა მანძილზე. პოპულაციის წევრები სხვადასხვა სიხშირით – თავისუფლად ეჯვარებიან ერთმანეთს (მიმდინარეობს პანიმიქსია) და სიერცობრივად მეტ-ნაკლებად იზოლირებული არიან, ამავე სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან. აქვე უნდა შევნიშნოთ, რომ ასეთი განმარტება არის ზოგადი და არსებობს გამონაკლისი. მაგ, ასექსუალური პოპულაციები (ამება, ქლორელა და სხვ.). იგივე ითქმის არეალზე, მაგ, მიმომფრენი ფრინველები შორს მიგრირებენ და ა.შ.

ისმის კითხვა, რაგომ ითვლება პოპულაცია ევოლუციის ელემენტარულ ერთეულად და არა სახეობა (როგორც ადრე თვლიდნენ) ან ცალკეული ინდივიდი (როგორც ზოგიერთ მეცნიერს მიაჩნდა). ცალკეული ინდივიდი ვერ აკმაყოფილებს იმ მოთხოვნებს, რომელიც ზემოთ იყო დასახელებული. პოპულაციაში ინდივიდი ევოლუციის მთავარი ფაქტორის – ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების ობიექტია, მაგრამ მას „საკუთარი ევოლუციური ბედი“ არ გააჩნია. ეს ნიშნავს, რომ ცალკეული ინდივიდი მცირე ხანს ცოცხლობს, მაშინ როდესაც ევო-

სსიპ-მოსთა პუნქტის
სახელმწიფო უნივერსიტეტის
ბიბლიოთეკა
№: ...

ლუციური მასშტაბი გრანდიოზულია და ათასობით და მილიონობით წლებს ითვლის. ამა თუ იმ ინდივიდის სიცოცხლე, რაგინდ ხანგრძლივი უნდა იყოს ის, მაინც ერთი ბიოლოგიური თაობაა. მასში წარმოქმნილი ვარიაცია, მათ შორის მემკვიდრული, შესაძლოა ვერ გამოვლინდეს. ალელთა დომინანტურ-რეცესიული ურთიერთდამოკიდებულების გამო მისი გამოვლენა სათუთა (შეიძლება გამოვლინდეს ან არა) მომდევნო თაობებში. ამდენად, ევოლუციის ელემენტარული ერთეული უნდა იყოს ინდივიდთა რომელიმე ჯგუფი (ევოლუციას ექვემდებარება არა ინდივიდი, არამედ ინდივიდთა ჯგუფი). ელემენტარული ერთეული არაა ისეთი ჯგუფი, როგორიცაა: ოჯახი, ჯოჯი და სხვ., ვინაიდან მისი არსებობაც დროში ეფემერულია. სახეობა ჩაკეტილი, რთული, პეტროგენული სისტემა აღმოჩნდა, მართალია მას აქვს ევოლუციური ბედი, მაგრამ მეტად მრავალრიცხოვანი წევრებისაგან შედგება, არათანაბრად არის განაწილებული სივრცეში და შედგება მცირე ერთეულებისაგან – პოპულაციებისაგან, რის გამოც იგი არაა ელემენტარული ერთეული. ამით სახეობის როლი ევოლუციის პროცესში როდი კნინდება, იგი ამ პროცესის მნიშვნელოვან ეტაპს წარმოადგენს. ამრიგად, პოპულაცია დამოუკიდებელი ევოლუციური სტრუქტურაა. იგი წარმოადგენს უმცირეს, ელემენტარულ ჯგუფს, რომელიც ორგანიზებული ერთიანი სახით ხანგრძლივად არსებობს განსაზღვრულ არეალში, ექვემდებარება ევოლუციური ფაქტორების მოქმედებას და აღენიშნება დამოუკიდებლად ევოლუციის უნარი. ამდენად, პოპულაცია ევოლუციის ელემენტარულ სტრუქტურულ ერთეულს წარმოადგენს.

§3. პოპულაციის ევოლუციური სტრუქტურა

მიკროევოლუციაში მუსტი ანალიზის ჩატარება მას შემდეგ ვახდა შესაძლებელი, რაც გამოყვეს და აღწერეს ევოლუციის ელემენტარული სტრუქტურული ერთეული – პოპულაცია. დადგენილია, რომ პოპულაციის კანონზომიერ ცვლილებას გარკვეული წელიწადი შეაქვს სიცოცხლის შენარჩუნებისა და ისტორიული განვითარების (მიკროევოლუციის) პროცესში. ისტორიულად პოპულაცია ფორმირდება კონკრეტულ ეკოლოგიურ პირობებში, ამიტომაც მის დახასიათებას ახდენენ: დაკავებული ტერიტორიით (სახეობის არეალის მონაკვეთი), რიცხოვნობით, ასაკობრივი და სქესობრივი შემადგენლობით, ასევე პოპულაციის დინამიკით.

პოპულაციის არეალი

ყოველ პოპულაციას სახეობის არეალში გარკვეული ტერიტორია უკავია და გააჩნია სიერცობრივი სტრუქტურა. დაკავებული ტერიტორია (არეალი) პოპულაციის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან კრიტერიუმს წარმოადგენს. იგი ასახავს პოპულაციის არეალში ცალკეული ინდივიდებისა და მათი დაჯგუფებების განაწილების ხასიათს. ერთი მხრივ, ეს განაწილება დამოკიდებულია პოპულაციის წევრებზე მოქმედ ნაირგვარ გარემო პირობებზე, მეორე მხრივ, პოპულაციის შემადგენელი ინდივიდების ბიოლოგიურ (გადაადგილებისა და აგრეგირების უნარი და მისთ.) თვისებებზე.

შესაძლებელია პოპულაციამ არეალი განაგრძოს, მაგრამ მან ახალი ტერიტორია უნდა აითვისოს. ეს იმ შემთხვევაშია შესაძლებელი თუ ტერიტორია პოპულაციის აუცილებელი ნიშა ვახდება. დაკავებული ტერიტორიით განსხვავდებიან, როგორც სხვადასხვა, ისე ერთი და იგივე სახეობის პოპულაციები. მაგალითად აღმოსავლური ნაძვი (*Picea orientalis*) საქართველოს დასავლეთ ნაწილში მასიურად გვხვდება და მოგჯერ ერთ პოპულაციას ათეულობით ჰექტარი ფართობი უკავია, აღმოსავლეთ ნაწილში, კერძოდ არაგვის ხეობაში ნაძვი მცირე პოპულაციების სახითაა აღრიცხული და შესაბამისად მცირე ფართობი უკავია (გავნიძე, 1996), მარდი ხელიის (*Lacerta agilis*) ერთმა პოპულაციამ შეიძლება 0,1-დან რამდენიმე ათეულ ჰექტარამდე ტერიტორია დაიკაოს. წყლის მემინდვრიამ (*Arvicola terrestris*) – 1-დან რამდენიმე ჰექტარამდე.

მოვიერთი პოპულაცია ამავე სახეობის სხვა პოპულაციებიდან მკაფიოდ არის გამიჯნული, რის გამოც ადვილია არეალის განსაზღვრა. ასეთია, მაგალითად, ღიზუნქციური არეალის მქონე პოპულაციები. მოგჯერ უწყვეტი არეალის მფლობელ სახეობაში გაერთიანებულ პოპულაციებს შორის საზღვარი გარდამავალი ფორმებით იმდენადაა წაშლილი, რომ საზღვრის დადგენა გაძნელებულია.

ნებისმიერ პოპულაციას ყოველთვის ახასიათებს წევრთა ინდივიდური გადაადგილების სპექტრი. ინდივიდთა ნაწილი მუდმივად რჩება გაჩენის ადგილზე, ნაწილი კი სხვადასხვა მანძილით განსახლდება. არეალის სიდიდე მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ინდივიდთა გავრცელების ხარისხზე – რეპროდუქციული აქტიობის რადიუსზე (ამ სიდიდით გამოხატავენ გაჩენის ადგილსა და კონკრეტული თაობის 95% ინდივიდების გამრავლების ადგილს შორის მანძილს). თუ ასეთი რადიუსი მცირეა, მაშინ პოპულაციის არეალიც მცირეა და პირუკუ. მცენარეებში რეპროდუქციული აქტიობის რადიუსი განისაზღვრება იმ მანძილით, რომელმაც ვრცელდება მტვრის მარ-

ცვლები, თესვები, სპორები და გამრავლების უნარის მქონე ვეგეტატიური ნაწილები (იხ. ცხრ. 3.1).

ცხრილი 3.1.

მოციერთი სახეობის რეპროდუქციული აქტიობის რადიუსი (იაბლოკოვი, 1987)

სახეობა	რეპროდუქციული აქტიობის რადიუსი, მ.
დროზოფილა <i>Drosophila pseudoobscura</i>	400
არყის ხის მზომელა <i>Biston betularia</i>	6000
შუააზიისეული კუ <i>Testudo horsfieldi</i>	700
რუხი ყანჩა <i>Ardea cinerea</i>	600000
თხუნელა <i>Scapanus townsendi</i>	300
ჩვეულებრივი მელა <i>Vulpes vulpes</i>	100000
მგელი <i>Canis lupus</i>	190000
შველი <i>Capreolus capreolus</i>	10000
კურდღელი <i>Lepus europaeus</i>	10000
სიასამური <i>Martes zibellina</i>	80000
კომბოსტო <i>Brassica oleracea</i>	24
სიმინდი <i>Zea mays</i>	10-20
ფიჭვი <i>Pinus silvestris</i>	100
ხახვი <i>Allium cepa</i>	1,8
პომიდორი <i>Lycopersicon esculentum</i>	7.3-50.3

ცხოველთა არეალის განსაზღვრისას ითვალისწინებენ გადაადგილების ხარისხსა და გამრავლების თავისებურებებს. მოციერთი ღამურა ზამთრის გასატარებლად საკმაოდ დიდი მანძილით (ასეულობით და ათასეულობით კმ.) მიგრირებს, მაგრამ წლოვით რამდენიმე კილომეტრის რადიუსის ტერიტორიაზე მრავლდება. ამ შემთხვევაში ტროფული (ტერიტორია, რომელზედაც ინდივიდი იკვებება) და რეპროდუქციული (ტერიტორია, რომელზედაც ინდივიდი მრავლდება) ერთმანეთს არ ემთხვევა. მსგავსი მაგალითების დასახელება ხერხემლიან ცხოველთა სხვა კლასებიდანაც შეიძლება. მაგ., ორაგული მღვაში ბინადრობს, ხოლო მდინარეში გოფობს. დიდი ტროფული



სურ. 3.1. თეთრი ყარყაგის (*Ciconia ciconia*)
 ტროფული არეალი და მიგრაციის
 გზები (დ. მაკ-ჟარლენდი, 1988).

არეალი ნიშანდობლივია მიმომჟრენი ფრინველებისათვის., მაგ. ყარყაგი (*Ciconia ciconia*) ზაფხულს ევროპაში ატარებს და ბუდობს, ხოლო ზამთრობს აფრიკაში. იგი მონოგამური ფრინველია და თითოეუ-

ლი წყვილი ევროპაში ძველ ბუდეს უბრუნდება. მართალია ზამთრობისას მრავალი განსხვავებული პოპულაციის ინდივიდები ერთმანეთს ერევა, მაგრამ გამრავლებისას მცირე გერიტორია უკავია. ამგვარ ცხოველებში გამოყოფენ გროფულ და რეპროდუქციულ არეალს, ასევე მიგრაციის გზებს (იხ. სურ. 3.1). ევოლუციურ-გენეტიკური თვალთახეღვით მნიშვნელოვანია რეპროდუქციული არეალი.

ინდივიდთა რიცხოვნობა პოპულაციაში

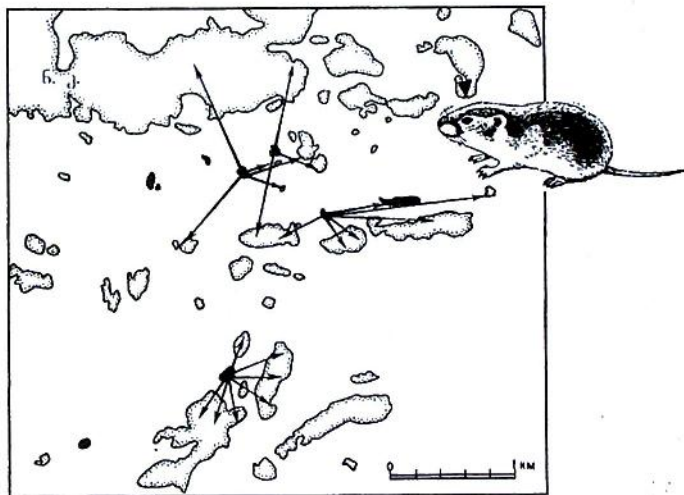
ინდივიდთა ერთობლიობის – პოპულაციის შემადგენელი წევრები არეალში არათანაბრადაა განაწილებული. ეს გამოწვეულია ფიზიკურ-გეოგრაფიული და სხვა პირობების არაერთგვაროვნობით, რაც საკვები რესურსების, თავშესაფარის, ამა თუ იმ სქესის, ასაკის, მორფო-ფიზიოლოგიური ჯგუფებისთვის ხელსაყრელი ადგილების არაერთგვაროვან, შეზღუდულ განაწილებას განაპირობებს. ამდენად, არეალში მხოლოდ განსაზღვრული რაოდენობის ინდივიდებს შეუძლია არსებობა.

რიცხოვნობა (ინდივიდთა რაოდენობა კონკრეტულ გერიტორიაზე) პოპულაციის მნიშვნელოვანი მახასიათებელია. არეალის ფართობის შესაბამისად პოპულაციის რიცხოვნობა მნიშვნელოვნად შეიძლება შეიცვალოს. ნორმალურ პირობებში კონკრეტულ პოპულაციას რიცხოვნობის სპეციფიკური სიდიდე გააჩნია. მაგალითად თბილისის მიდამოების გერიტორიაზე მოზინადრე ჩეულებრივი ტრიტონის (*Triturus vulgaris*) რიცხოვნობა ასეულიდან – 1500-მდე ინდივიდს შეადგენს, ხოლო სავარცხლიანი ტრიტონისა (*T. cristatus*) – რამდენიმე ათეულს არ აღემატება (თარხნიშვილი, 2004). ღია სივრცეებზე გავრცელებული ზოგიერთი მწერებისა და ერთწლოვანი მცენარის პოპულაციებში ინდივიდთა რაოდენობა ზოგჯერ ათეულ ათასს და მილიონსაც აღწევს.

პოპულაციის რიცხოვნობას უკავშირდება მინიმალური რიცხოვნობის პრობლემა. მინიმალური რიცხოვნობა ეს არის ის ზღვრული რაოდენობა რომლის შემდეგაც ინდივიდთა რიცხვის შემცირება, ეკოლოგიურ-გენეტიკური მიზეზების გამო, პოპულაციის გადაშენებას იწვევს. ეს მაჩვენებელი სხვადასხვა სახეობისათვის განსხვავებული და სპეციფიკურია. შეუძლებლადაა მიჩნეული ისეთი პოპულაციების ევოლუციურად ხანგრძლივად არსებობა, რომელთა წევრები რამდენიმე ასეულზე ნაკლებია. მაგ., ამურის ვეფხვი ერთი პოპულაციისაგან შედგება, რომელშიაც 400-მდე ინდივიდია. მიუხედავად დაცვის მკაცრი ზომებისა, შემთხვევითმა (სტოქასტურმა) ფაქტორებმა (ხანძარი, წყალდიდობა და სხვ.) შეიძლება ამ რიცხვის შემცირება გამოიწვიოს, ერთეულმა ინდივიდებმა გამრავლების პერიოდში საჭირო სიხშირით

ერთიმეორე ველარ იოკონ. დასაშვებია, მათი რიცხვი იმდენად შემცირდეს, რომ შობადობამ დანაკლისი ველარ დაფაროს და რამდენიმე თაობაში ამოწყდნენ. ამ მდგომარეობაში შეიძლება აღმოჩნდეს მრავალი იშვიათი მცენარე და ცხოველი.

ხანმოკლე დაჯგუფებები ხშირად ბუნებაში პოპულაციებისა და შიგაპოპულაციური დაჯგუფებების გარჩევა რთულია. ხანმოკლე დაჯგუფებები, თუნდაც მრავალრიცხოვანი, ბუნებრივ პოპულაციად არ შეიძლება ჩაითვალოს. მაგალითად, ბუნებრივი არეალიდან საკმაოდ დაცილებულ კუნძულზე (არქიპელაგი გვარმინი, ფინეთის ყურე) ნახნავის მემინდვრია (*Microtus agrestis*) გამოჩენიდან, სამ წელზე მეტი ხნით არ აღინიშნებოდა. ზოგიერთ დიდ კუნძულზე მათი რიცხოვნობა ასეულობით ინდივიდს აღწევდა. მიუხედავად ამისა არც ერთ კუნძულზე მემინდვრიები პოპულაციად ვერ ჩამოყალიბდა (იხ. სურ. 3.2).



სურ. 3.2. ნახნავის მემინდვრიას (*Microtus agrestis*) გავრცელება გვარმინის არქიპელაგის სამ კუნძულზე (ჯ. პოკი, 1981).

შუააზიის უდაბნოებისა და ნახევრადუდაბნოების ბინადარი საჯას (Syrnhaptes paradoxus) გუნდები ზოგიერთ წელს არეალიდან რამდენიმე ათასი კილომეტრის დაშორებითაა აღრიცხული. მრავალი ზრინველი ჩრდილო-დასავლეთ ევროპამდე აღწევს, მაგრამ ერთი ან ორი ბუდობის შემდეგ უკვალოდ ქრება. საჯები ახალ გერიგორიას ვერ ითვისებენ, ვინაიდან არ ხდება საკუთარი გენეტიკური სისტემის ფორმირება. ბუნებრივია ისინი დამოუკიდებელ პოპულაციას არ წარმოადგენენ.

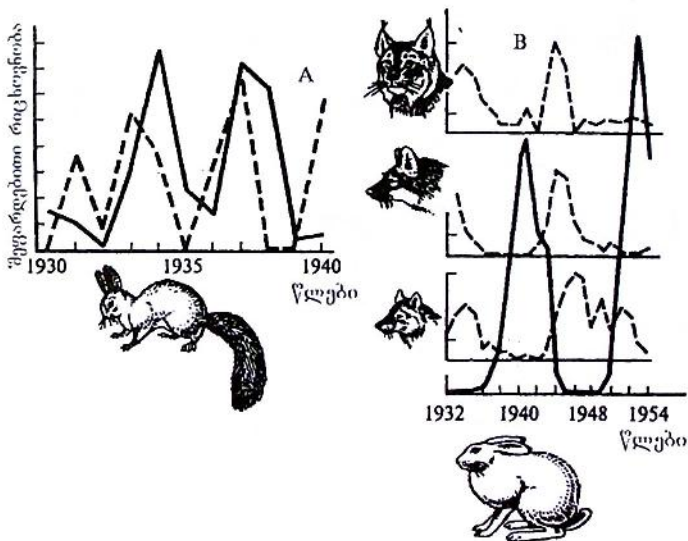
პოპულაციად არ შეიძლება მივიჩნიოთ აგრეთვე, წითურმუცელა მემინდვრიას (M. achrogaster), გბის (კრაბ-ორჩარდი, აშშ) 26 კუნძულზე განსახლებული მცირე ჯგუფები. მემინდვრიები ერთ ან ორ თაობას იძლევიან კუნძულებზე, შემდეგ კი ელიმინირდებიან. ძველის აღვილს მაგერიკიდან მიგრირებული ინდივიდები იკავებენ. მიუხედავად იმისა, რომ კუნძულებზე გამუდმებით სახლობენ მემინდვრიები ისინი დამოუკიდებელ პოპულაციას არ წარმოადგენენ. მათ არ გააჩნიათ საკუთარი გენოფონდი და არეალი. კონკრეტულ შემთხვევაში პოპულაცია არის მაგერიკისა და კუნძულებზე მოსახლე ინდივიდების ერთობლიობა. ასეთი საკმაოდ დიდი დაჯგუფება ხანგრძლივად არსებობს დამოუკიდებელი ევოლუციური გაერთიანების სახით.

პოპულაციის დინამიკა

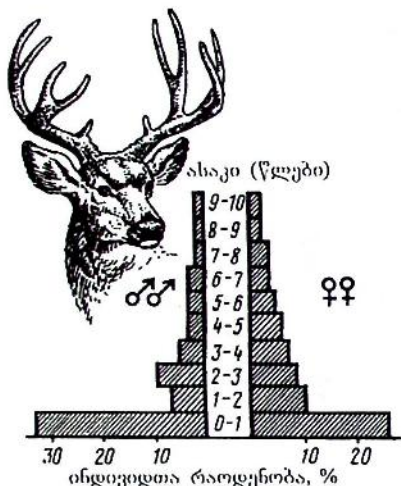
„რიცხოვნობის ტალღების“ დიდი ევოლუციური მნიშვნელობა და ცოცხალ სამყაროში მათი საყოველთაო ხასიათი რუსი გენეტიკოსის ს. ჩეკვერიკოვის (1905) შრომებით გახდა ცნობილი. პოპულაციის საზღვრები, ასევე მისი ყველა სტრუქტურა, დინამიურია. მისი ყველა პარამეტრი რომელიმე საშუალო სიდიდის მახლობლად განუწყვეტლივ ვარირებს. პოპულაციის რიცხოვნობა დროსა და სივრცეში პერიოდულად მერყეობს. ფლუქტუაციას იწვევს ერთი მხრივ, მრავალი გარეგანი აბიოტური და ბიოტური ფაქტორი, მეორე მხრივ, თვით პოპულაციის მახასიათებლებს შორის ურთიერთდამოკიდებული შინაგანი ფაქტორები. რიცხოვნობის ფლუქტუაციას შეიძლება აციკლური ან ციკლური ხასიათი ჰქონდეს. მაგალითად, ინგლისის ერთ-ერთ პატარა კუნძულზე ველურად ბინადრობს ბოცვერი (*Oryctolagus cuniculus*). გამაფხულ-გამაფხულში უხვი საკვების მოპოვებით შემოდგომისთვის, ინდივიდებმა მაქსიმალურ რაოდენობას – 1000-ს მიაღწია. ერთხელ მკაცრმა ზამთარმა და საკვების ნაკლებობამ მათი რაოდენობა 100-მდე შეამცირა. რიცხოვნობის უფრო დიდი სეზონური მერყეობა ზოგიერთ წლებში აღენიშნებათ თაგვისებრ მღრღნეულებს და მწერებს

(კალიები, მაისის ხოჭო, კოლორადოს ხოჭო და სხვ.), სადაც ინდივიდთა რაოდენობა მილიონჯერ და მეტჯერ მაგულობს.

სეზონური ცვლილებების გარდა მცენარეებსა და ცხოველებში ცნობილია რიცხოვნობის არასეზონური (პერიოდული და არაპერიოდული) ცვლილებები (იხ. სურ. 3.3). ევოლუციის პროცესში რიცხოვნობის მერყეობა დიდ როლს ასრულებს, იგი მკვეთრად და არამიმართულად ცვლის პოპულაციის გენეტიკურ სტრუქტურას (იხ. § 7.2; 7.3).



სურ. 3.3. ინდივიდთა რიცხოვნობის დინამიკა პოპულაციებში: A - ციყვის (*Sciurus vulgaris*) კოსტრომის მხარეში (პუნქტირით ნაჩვენებია ნაძვის თესლის მოსავალი); B - კურდლის (*Lepus timidus*), ზოცხვერის (*Felis lynx*), მგლის (*Canis lupus*) და მელიის (*Vulpes vulpes*) რუსეთის ჩრდილოეთ ევროპული ნაწილის პოპულაციებში (ა. იაბლოკოვი, ა. იუსუპოვი, 2004).



სურ. 3.4. კალიფორნიაში ვაერცელებული შაეკულა ირმის (*Odocoileus hemionus*) პოპულაციაში ფურირემის და ხარირემის ასაკობრივი პირამიდა (რ. დაეო, 1975).

პოპულაციას აქვს ასაკობრივი სტრუქტურა. ამრიგად პოპულაცია დიფერენცირებულია როგორც სივრცეში (არეალი), ისე დროში (შედგება სხვადასხვა ასაკის ინდივიდებისაგან). ხშირად სახეობის შემადგენელ ცალკეულ პოპულაციას მისთვის ნიშანდობლივი ასაკობრივი თანაფარდობა ახასიათებს. ამ თანაფარდობაზე მოქმედებს ორგანიზმთა სიცოცხლის ხანგრძლიობა, გამრავლების ინტენსიობა, თუ როლის აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს და სხვ. სწრაფად მზარდი პოპულაციები ძირითადად ახალგაზრდა ინდივიდებისაგან შედგებიან. სტაციონარულ პოპულაციებში ყველა ასაკის ინდივიდები გვხვდება და მათი თანაფარდობა თითქმის თანაბარია (იხ. სურ. 3.4).

კლებადი რიცხოვნობის პოპულაციებში ხანდაზმული ჯგუფები ჭარბობენ. ნებისმიერი სტაციონარული პოპულაციისათვის ნიშანდობლივია სტაბილური ასაკობრივი სტრუქტურის შენარჩუნების გენდენცია. მცენარეთა და ცხოველთა პოპულაციებში ძირითადად სამ ეკოლოგიურ ასაკობრივ ჯგუფს გამოყოფენ: პრერეპროდუქციულს, რეპროდუქციულს და პოსტრეპროდუქციულს. ადამიანში ასაკობრივი ჯგუფების თანაფარდობა თანაბარია და თითოეულის ხანგრძლიობა დაახლოებით 1/3-ს შეადგენს.

მეტად მარტივია ზოგიერთი პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა. მაგალითისათვის განვიხილოთ ეფემერული ძუძუმწოვრის ბიგას (*Sorex*) პოპულაცია. ისინი გაზაფხულზე ერთ ან ორ ნაყარს იძლევიან. ზრდასრული ინდივიდები მალე იღუპებიან. შემოდგომით პოპულაცია

მხოლოდ სქესობრივად მოუმწიფებელი ინდივიდებისაგან შედგება. გაზაფხულზე ყველა გამოზამთრებული ინდივიდი სქესმწიფეა და ციკლი კვლავ მეორდება.

საკმაოდ რთული, მდგრადი ასაკობრივი სტრუქტურა გააჩნია ხანგრძლივად მცხოვრებ თანასამოვადოებრივ ძუძუმწოვრებს. მაგ., ინდური სპილო (*Elephas maximus*) ბინადრობს 10-20 ინდივიდისგან შემდგარ ოჯახურ ჯოგებში. სქესმწიფობას 8-12 წლის ასაკში აღწევს. ცოცხლობს 60-70 წელს. მდედრი ოთხ წელში ერთხელ შობს 1, იშვიათად 2 ნაშიერს. ჯოგში მრდასრული სხვადასხვა ასაკის წევრები 80% შეადგენს, მოზარდები კი 20%-ს. გამრავლების მაღალი ინტენსიობის ზოოსოციალურ ძუძუმწოვრებში ასაკობრივი სტრუქტურა გაცილებით რთულია. მაგ., პოლარულ ზღვებში ბინადარ დელფინ თეთრანას (*Delphinopterus leucas*) გუნდი რამდენიმე ასაკობრივი ჯგუფისაგან შედგება. პირველ ასაკობრივ ჯგუფში წლამდე ასაკის ნაშიერებია გაერთიანებული, მეორეში – წინა წელს დაბადებულები, მესამეში – 2-3 წლის სქესმწიფე ინდივიდები, მაგრამ ისინი არ მრავლდებიან; მეოთხეში – 4-20 წლის ასაკის ინდივიდები, რომლებიც მრავლდებიან და სხვადასხვა ასაკის ინდივიდები ერთმანეთს ეჯვარებიან. ასაკობრივი სტრუქტურა მკაფიოააა გამოხატული მრავალ სემცენარეში. მაგ., მუხნარში ერთდროულად სხვადასხვა ასაკის მცენარეები გვხვდება. ახალგაზრდა 20 წლის მცენარემ შეიძლება დამკვეროს 1000 წლის (მშობელი) მცენარე.

სქესობრივი სტრუქტურა

ერთი შეხედვით სქესის მიხედვით თანაფარდობის შესწავლა მნიშვნელოვანია მხოლოდ ცალსქესიან ცხოველებსა და ორსახლიან მცენარეების პოპულაციებში. თითქოს მას მნიშვნელობა არ უნდა ჰქონდეს აგამურ, ჰერმაფროდიტ და პართენოგენეზურ პოპულაციებისათვის. ასეთი შეხედულება მცდარია, რადგან აგამურ ფორმებში აღმოჩენილია სქესობრივი პროცესის თავისებური ვარიანტი, ჰერმაფროდიტებში ობლიგატური თვითგანაყოფიერება მეტად იშვიათია, ხოლო ზოგიერთ პართენოგენეზურ პოპულაციებში აღმოჩენილია მამრები. ყოველივე ეს იმაზე მიგვანიშნებს, რომ სქესთა თანაფარდობა პოპულაციის მნიშვნელოვანი მახასიათებელია.

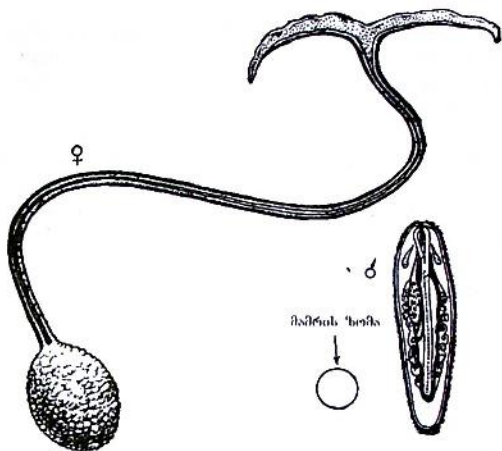
პოპულაციაში არჩევენ სქესის სამი სახის თანაფარდობას. პირველი თანაფარდობა ზიგოტების წარმოქმნისას ყალიბდება. სქესის განსაზღვრას საფუძვლად უდევს ქრომოსომული მექანიზმი (ე.წ. ეპი-

გამური ანუ გენოტიპური ტიპი). მდებარი და მამრი ინდივიდები დაახლოებით თანაბარი რაოდენობით ჩაისახებიან (თანაფარდობაა დაახლოებით 1:1).

მამრობითი და მდებარობითი სქესის განსხვავებული სიცოცხლისუნარიანობის გამო, მეორეული თანაფარდობა (დაბადებულ ან გამოჩეკილ ინდივიდებს შორის) განსხვავდება პირველადისაგან. მესამეული თანაფარდობა სქესმწიფე ინდივიდებისათვის არის დამახასიათებელი. მაგ., ადამიანებში ყოველ ახალშობილ 100 ქალზე 106 ვაჟი მოდის (მეორეული თანაფარდობა), 16-18 წლის ასაკში ეს თანაფარდობა, ვაჟების მაღალი სიკვდილიანობის გამო, თანაბრდება. 50 წლის ასაკში ყოველ 100 ქალზე 85 მამაკაცი მოდის, ხოლო 80-წლის ასაკში ყოველ 100 ქალზე – 50 მამაკაცი.

ცხოველებისა და მცენარეების პოპულაციებში სქესის მეორეული და მესამეული თანაფარდობა ხშირად მნიშვნელოვან ფარგლებში ვარიირებს. მაგ., დროშოფილაში სქესის თანაფარდობის ცვლილებას იწვევს მდებარის ნაყოფიერება, პოპულაციის სიმჭიდროვე, მამრების სიცოცხლისუნარიანობაზე მოქმედი სქესობრივი გადარჩევა. ზოგიერთ მწერებსა და რიგ კიბოსნაირებში სქესის მოდიფიკაციას ახდენენ ციტოპლაზმური სიმბიონტი ან პარაზიტი ბაქტერიები. ისინი იწვევენ ფემინიზაციას, პართენოგენეზს ან ანდროციდს რის გამოც შთამომავლობა მხოლოდ მდედრებისაგან შედგება. საზოგადოებრივ მწერებში (ფუტკრები, ჭიანჭველები და მისთ.) მდებარი ინდივიდების რაოდენობას სპეციფიკური საკვებით მუშა ინდივიდები არეგულირებენ. ზოგიერთი პართენოგენეზური პოპულაცია (მწერები, ხელიკები და სხვ.) მხოლოდ მდედრებისგან შედგება, სხვადასხვა პოპულაციებში პართენოგენეზული მდედრების რაოდენობა მნიშვნელოვნად ვარიირებს.

სქესთა თანაფარდობაში მეორე უკიდურესი ფორმაა ევოლუციურად ჩამოყალიბებული სქესის განსაზღვრის ლაბილური (ე.წ. ეპიგამერი ანუ მოდიფიკაციური) სისტემა. მაგ., ზღვის ბინადარი ჭია ბონელიას (*Bonellia viridis*) მივოტიდან განვითარებული, თავისუფლად მცხოვრები ბისექსუალური ლარვა მდებარის ხორთუმზე მოხვედრისას, ჩადის საშვილოსნოში და მამრად ყალიბდება, ზღვის ფსკერზე მოხვედრისას – მდებარად (იხ. სურ. 3.5). მსგავს მოვლენას ვხვდებით მცენარე არესემაში (*Arisaema japonica*). სქესი დამოკიდებულია მშობლის მიერ წარმოქმნილი ტუბერის ზომამზე. დიდი ზომის, საკვებით მდიდარი ტუბერიდან მდებარობითი, ხოლო პატარა, საკვებით ღარიბი (ფშუტე) ტუბერიდან, მამრობითი სქესის მცენარეები ვითარდებიან.



სურ. 3.5. მდედრი და მამრი ბონელია (*Bonellia viridis*). მდედრის სიგრძე 7 სმ-მდეა, გააჩნია 1მ-მდე სიგრძის ხორთუმი. მამრის სიგრძე 1-3 მმ-ია, რომელიც მდედრის საშვილოსნოში პარაზიტობს (ს. ინგე-ვეჩტომოვი, 1989).

პოპულაციის ეკოლოგიური ერთიანობა

პოპულაციისთვის ნიშანდობლივია მაღალდიფერენცირებული სტრუქტურა, რაც ვლინდება მორფო-ფიზიოლოგიურად განსხვავებული ჯგუფების არსებობით. პოპულაციის სტრუქტურის დიფერენცირება ემყარება გენეტიკურ საფუძველს, რომელიც ტერიტორიის ოპტიმალურად ათვისებისა და საარსებო რესურსების ეფექტურ გამოყენებისკენაა მიმართული. იგი ჩართულია პოპულაციის რეგულაციის ისეთ მნიშვნელოვან პარამეტრებში, როგორცაა რიცხოვნობა, ასაკობრივი და სქესობრივი შემადგენლობა. პოპულაციის სტრუქტურა გარკვეულ სივრცეში დიფერენცირდება. ამდენად, მის ძირითად თავისებურებას საკუთარი ეკოლოგიური ნიშის დიფერენცირება წარმოადგენს. მაშასადამე, კონკრეტულ პოპულაციას მისთვის ნიშანდობლივი ეკოლოგიური სტრუქტურა გააჩნია. ამ სტრუქტურის ცოდნა აუცილებელია პოპულაციის, როგორც ევოლუციის ელემენტარული ერთეულის ღრმად შესასწავლად.

§4. პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა

გენეტიკა შეისწავლის ორგანიზმთა გენეტიკურ კონსტიტუციას და მთამომავლობაში შემკვიდრული ინფორმაციის გადაცემის კანონებს. ევოლუციური გენეტიკა არის გენეტიკის განხრა, რომელიც იკვლევს სხვადასხვა სახეობების პოპულაციების გენეტიკურ სტრუქტურას და მის ცვლილებას თაობათა უწყვეტ რიგში. ევოლუციურ პროცესს საფუძვლად უდევს თაობებში მომხდარი შემკვიდრული ცვლილებები. ბუნებრივი პოპულაციები გენეტიკური ნაირგვარობით ხასიათდებიან, რაც მათში მიმდინარე მუტაციური და რეკომბინაციური ცვალებადობის შედეგია. ახალი სახეობების წარმოქმნა წინარე სახეობის წიაღში მის დივერგენტულ იზოლირებულ (შეუჯვარებად) ჯგუფებად დანაწევრებით იწყება. პოპულაცია წარმოადგენს იმ პირველად კერას სადაც ბუნებრივი გადარჩევისა და მიკროევიოლუციის სხვა მამოძრავებელი ფაქტორების მოქმედებით ახალი ფორმები ყალიბდება. პოპულაციის ფორმირებისა და მისი დინამიკის პროცესები შეადგენენ მიკროევიოლუციას. პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის შესწავლას საფუძველი ჩაუყარა დანიელმა გენეტიკოსმა ვ. იოჰანსენმა, ნაშრომით „შემკვიდრების შესახებ პოპულაციებსა და წმინდა ხაზებში“ (1903).

ავტობაჰური და ალობაჰური პოპულაციები

გამრავლება ავტობაჰურ პოპულაციებში თვითგანაყოფიერებით (მცენ. ინსუბტი, ცხოვ. ინბრიდინგი) ხორციელდება. ვ. იოჰანსენმა თვითმტვერია მცენარეებში (ლობიო, ქერი, ბარდა) შეისწავლა რაოდენობრივი ნიშნები, რომლებიც ოლიგოგენებით განისაზღვრებოდა. მან დაადგინა, რომ თვითმტვერია მცენარეთა პოპულაციები შედგებოდა გენეტიკურად განსხვავებული ხაზებისაგან (პომომიოგოტური ინდივიდიდან მიღებული გენოტიპურად ერთგვაროვანი მთამომავლობა), რომლებიც ერთმანეთს ვერ ეჯვარებიან. ყოველ ასეთ ხაზში თვითდამტვერვით მიიღწევა პომომიოგოტურობის მაღალი დონე, რის გამოც ცალკეული მათგანი გენეტიკურად წმინდაა. წმინდა ხაზებში ცალკეულ ნიშანსა და თვისებას შორის განსხვავება მოდიფიკაციური ანუ პარატიპური ცვალებადობის შედეგია. ამიტომ წმინდა ხაზებში, ნებისმიერი ნიშნის მიხედვით გადარჩევა არაუფექტურია.

სადღეისოდ მოგვეპოვება საკმაო ფაქტები, რომლებიც მეტყველებენ იმაზე, რომ აბსოლუტურად ავტობაჰური ორგანიზმები ბუნებაში მეტად იშვიათია. ავტობაჰური პოპულაციების ცალკეული ინდივიდები დაბალი სიხშირით მაინც ეჯვარებიან ერთმანეთს და შესაბამისად ცელიან შემკვიდრულ ინფორმაციას. აგრეთვე თვითმტვერია მცე-

ნარეებს გააჩნიათ გენები, რომლებიც ზღუდავენ თვითდამკვერვას. ავტოგამურ ორგანიზმებში მაღალი სიხშირით ინდუცირდება სპონტანური მუტაციები, რაც მათ პომოზიგოტურობას არღვევს.

ბუნებაში გვხვდება ავამური ორგანიზმები (ზოგიერთი პროტოზოა, სოკო, წყალმცენარე და მისთ.). მათ ევოლუციის პროცესში დაკარგეს სქესობრივი გამრავლების უნარი. ავამურ ინდივიდებს შორის არ მიმდინარეობს ინფორმაციის გაცვლა. ამ შემთხვევაში გადარჩევის ობიექტი არის ცალკეული კლონი (გენეტიკურად იდენტური შთამომავლობა). ვინაიდან განსხვავებული კლონური ინდივიდები ერთმანეთს ვერ ეჯვარებიან, ამიგომ პოპულაციის შემადგენელ კლონებს შორის გენეტიკური ერთიანობა (ინტეგრაცია) მეტად დაბალია. ბუნებაში ავამური პოპულაციების არსებობას განსაზღვრავს განსხვავებული გენოტიპების სიმბიოტურ დამოკიდებულებაზე დამყარებული გადარჩევა.

ალოგამური (ჯვარედინმკვერია მცენარეები, ცალსქესიანი ცხოველები) პოპულაციები გენეტიკურად განსხვავებული ინდივიდების თავისუფალი შეჯვარებით – პანმიქსიით ფორმირდება. ნაირგვარი გამეტების შემთხვევითი შეხვედრა განსაზღვრავს პოპულაციაში ყოველი მომდევნო თაობის გენოტიპური და შესაბამისად ფენოტიპური კლასების თანაფარდობას. მამასადამე პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა განსხვავებული გამეტების შემთხვევითი შერწყმით ყალიბდება. პოპულაციაში კონკრეტული გენოტიპის მფლობელი ინდივიდების რიცხოვნობა განსხვავებულ ალელთა სიხშირებზეა დამოკიდებული. ერთსა და იმავე პოპულაციის საარსებო პირობებთან უკეთ შეგუებულ ინდივიდებში დიდი რაოდენობით წარმოიქმნება გამეტები, ვიდრე ნაკლებ შეგუებულებში. ამდენად პოპულაციაში ამა თუ იმ გენის შეხვედრის სიხშირეს ბუნებრივი გადარჩევა განსაზღვრავს. ალოგამურ პოპულაციებში მემკვიდრეობა დისკრეტული მემკვიდრეობის კანონზომიერების შესაბამისად ხორციელდება. სშირად მათ „მენდელურ პოპულაციებს“ უწოდებენ. მართებულია ალოგამურ ერთობლიობებს ეწოდოს პანმიქტური პოპულაციები, ვინაიდან მათ არსებობას როგორც მენდელის კანონზომიერებები, ისე მიკროევოლუციის ყველა ფაქტორის ურთიერთქმედება განსაზღვრავს.

გენოტიპებისა და ალელების სიხშირე

ინდივიდთა თავისუფალი შეჯვარების (პანმიქსიის) შედეგად პოპულაციაში იქმნება ერთიანი გენეტიკური სტრუქტურა – გენოფონდი. ამრიგად, პოპულაციის გენთა ერთობლიობას გენოფონდი ეწოდება. როდესაც პოპულაცია N რაოდენობის დიპლოიდი ინდივიდებისაგან

შედეგა, მაშინ მას 2N რაოდენობის გენები გააჩნია, ასევე ცალკეული ალელების რაოდენობა 2N-ის ტოლია. გამონაკლისია სასქესო ქრომოსომაში ლოკალიზებული გენები.

პოპულაციის უმნიშვნელოვანეს მახასიათებლად ალელებისა და გენოტიპების სიხშირე ითვლება. პოპულაციის გენეტიკურ შესწავლას გენების სიხშირისა და გენოტიპების თანაფარდობის განსაზღვრის გზით ახდენენ. პოპულაცია ღია გენეტიკური სისტემაა, რაც იმას ნიშნავს, რომ პოპულაციათა შორის ხდება მიგრაცია. შესაბამისად მათ შორის მიმდინარეობს გენეტიკური ინფორმაციის გაცვლა (ე.წ. გენთა ნაკადი). მამასადამე ბუნებრივი პოპულაციები განსხვავდებიან ალელთა შეხვედრის სიხშირით და ამა თუ იმ გენოტიპის რაოდენობრივი თანაფარდობით. პოპულაციას ანალიზებენ არა უშუალოდ გენებისა და გენოტიპების, არამედ გენოტიპების დისკრეტული ერთეულის – ფენის მიხედვით. ამ სახის ფენს ზოგჯერ მარკერულ ნიშანს უწოდებენ. პოპულაციათა შესწავლისა და ურთიერთშედარებისას მოსახერხებელი და საიმედოა მრავალი განსხვავებული ფენის მიხედვით მათი ანალიზი. ფენთა სიხშირის მიხედვით ადგენენ მათი განმსაზღვრელი გენების შეხვედრის სიხშირეს და წარმოქმნილ გენოტიპთა თანაფარდობას პოპულაციაში. ასევე ადგენენ პოპულაციის საზღვრებს, სხვადასხვა პოპულაციათა შორის მსგავსება-განსხვავების დონეს. ასევე შესაძლებელი ხდება ცალკეული პოპულაციის ისტორიული განვითარების შესახებ დასაბუთებული ჰიპოთეზის ჩამოყალიბება, სხვადასხვა ელემენტარული ფაქტორის მოქმედების დადგენა.

მაგალითისათვის განვიხილოთ ადამიანში სისხლის MN ჯგუფი. როგორც გენეტიკიდან ვიცით, არსებობს სამი ჯგუფი M, N და MN, მათ ერთი გენის ორი L^M და L^N ალელი განსაზღვრავს. თბილისში პოპულაციის 500 ინდივიდზე ჩატარებული ანალიზისას, 198-ს აღმოაჩინდა M ჯგუფის სისხლი, 230-ს – MN, ხოლო 72-ს – N. სისხლის ჯგუფის შესაბამისად გენოტიპის სიხშირეს ადგენენ თითოეული მაჩვენებლის საერთო რიცხვთან თანაფარდობით. M ჯგუფის სიხშირე ტოლია $198/500=0,396$, შესაბამისად MN-ის – 0,460, N-ის – 0,144. ვინაიდან 500 ადამიანი შემთხვევით შერჩეული ერთობლიობაა, მიღებული შედეგი შეიძლება განვიხილოთ, როგორც მთელი პოპულაციისათვის დამახასიათებელი ნიშანი. ალელთა სიხშირის განსაზღვრა გენოტიპური კლასების ანალიზით ხდება: $L^M L^M$ გენოტიპის ინდივიდს ორი L^M ალელი გააჩნია, $L^M L^N$ – თითო L^M და L^N ალელი, ხოლო $L^N L^N$ გენოტიპისას ორი L^N ალელი. ერთობლიობაში L^M ალელის რაოდენობა ტოლია $(198 \times 2) + 230 = 626$; L^N ალელის რაოდენობა კი $(72 \times 2) + 230 = 374$. ალელთა რაოდენობა ორჯერ აღემატება შესასწავლ

პირთა რაოდენობას, ვინაიდან თითოეულს ორი ალელი აქვს $500 \times 2 = 1000$, ამრიგად, L^M ალელის სიხშირე შეადგენს $626/1000 = 0,626$; L^N ალელის სიხშირე კი $374/1000 = 0,374$.

როდესაც პომო- და პეტეროზიგოგური კლასები ერთიმეორისაგან ფენოტიპურად განსხვავდებიან (კოდომინანტობა, არასრული დომინანტობა და სხვ.) ფენის მიხედვით, ადვილია შესაბამისი გენოტიპის დადგენა. ვინაიდან სრული დომინანტობისას დომინანტ პომოზიგოგს (AA) და პეტეროზიგოგს (Aa) ერთიანი ფენი გააჩნიათ, ცალკეული ალელის სიხშირისა და ცალკეული გენოტიპური კლასების თანაფარდობის განსაზღვრა ფენოტიპური კლასების მიხედვით შეუძლებელია. ამ შემთხვევაში რეცესიული და დომინანტური ალელის სიხშირესა და შესაბამისი გენოტიპური კლასების თანაფარდობას პარდი-ვაინბერგის ფორმულით საზღვრავენ.

პარდი-ვაინბერგის კანონი

1908 წელს ერთიმეორისგან დამოუკიდებლად ინგლისელმა მათემატიკოსმა ჯ. პარდიმ და გერმანელმა ექიმმა ვ. ვაინბერგმა დაადგინეს კანონზომიერება, რომელსაც შემდგომ პარდი-ვაინბერგის კანონი უწოდეს (შევნიშნავთ, რომ 1903 წ. ამერიკელმა გენეტიკოსმა ვ. კასტლმა და ინგლისელმა ბიომეგრისტმა კ. პირსონმა მსგავსი პრინციპი უკვე ჩამოაყალიბეს, მაგრამ ეს შრომები შეუმჩნეველი დარჩა). ამ კანონით მტკიცდება, რომ მემკვიდრეობა პოპულაციაში არ ცვლის ალელთა სიხშირეს. ამრიგად, პოპულაციებში (თუ მასზე გარემო ფაქტორები არ მოქმედებს) დომინანტური პომოზიგოტების (AA), დომინანტური პეტეროზიგოტებისა (Aa) და რეცესიული პომოზიგოტების (aa) სიხშირე თაობათა მანძილზე უცვლელია, ე.ი. დინამიურ წონასწორობას ინარჩუნებს. თუ დომინანტი A ალელის სიხშირეს, ალენიშნავთ p-თი, რეცესიული a ალელისას კი q-თი, მაშინ პოპულაციაში მოცემული ლოკუსის მხოლოდ ორი ალელის არსებობის შემთხვევაში წარმოიქმნება გოლობა: $pA + qa = 1$. ამ შემთხვევაში გენოტიპთა თანაფარდობა იქნება: $(pA + qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa$, რაშიც ადვილად დაერწმუნდებით თუ პენეტის ცხრილს გამოვიყენებთ:

φ/σ	pA	qa
pA	p^2AA	pqAa
qa	pqAa	q^2aa

დავუშვათ, რომ პოპულაციაში ერთი გენის ორი განსხვავებული ალელის მქონე პომოზიგოტი ინდივიდები AA და aa თანაბარი რაოდენობით

დენობითაა და თავისუფლად შეეჯვარებიან ერთმანეთს (ჰანმიქსია). მამასადამე A და a ალელები გვხვდება თანაბარი – 0,5 სიხშირით. ამ შემთხვევაში F₁-ში გენოტიპურ კლასთა სიხშირე იქნება:

♀/♂	0,5	0,5a
0,5A	0,25AA	0,25Aa
0,5a	0,25Aa	0,25aa

ამრიგად, $0,25AA+0,50Aa+0,25aa=1$. ეს კი გვიჩვენებს, რომ პოპულაციის არსებულ თაობაში პომოზიგოტები AA და aa წარმოიქმნება შესაბამისად 0,25 სიხშირით, ხოლო ჰეტეროზიგოტები Aa-0,50 სიხშირით. შემდგომ თაობაშიც ალელებისა და გენოტიპების იგივე სიხშირე შენარჩუნდება. დომინანტი A ალელის მქონე გამეტების სიხშირეა 0,5 (0,25 AA პომოზიგოტებიდან +0,25 Aa, ჰეტეროზიგოტებიდან), ასევე რეცესიული a ალელის მქონე გამეტების სიხშირე 0,5-ია (0,25 aa პომოზიგოტებიდან +0,25 Aa ჰეტეროზიგოტებიდან). თუ ეს წონასწორობა პოპულაციაზე რაიმე ფაქტორის მოქმედებით არ იქნება დარღვეული, იგივე თანაფარდობა შენარჩუნდება მომდევნო თაობებში.

ბუნებრივ პოპულაციებში პომოზიგოტი AA და aa კლასები განსხვავებული სიხშირით გვხვდება. ამის შესაბამისად დომინანტური (A) და რეცესიული (a) ალელების სიხშირეც განსხვავებულია. დავუშვათ, რომ პოპულაციაში დომინანტური A ალელის სიხშირე 0,3-ია, ხოლო რეცესიული a ალელის კი 0,7. მაშინ გენოტიპური კლასების ასეთ სიხშირეს მივიღებთ:

♀/♂	0,3A	0,7a
0,3A	0,09AA	0,21Aa
0,7a	0,21Aa	0,49aa

მამასადამე $0,09AA+0,42Aa+0,49aa$. ამრიგად, შთამომავლობაში ყოველი 100 ზიგოტიდან 9 პომოზიგოტი AA, 49 პომოზიგოტი aa და 42 ჰეტეროზიგოტი Aa იქნება. მომდევნო თაობაში გენოტიპური კლასები იმავე სიხშირით წარმოიქმნება. ვინაიდან დომინანტი A ალელის მქონე გამეტები წარმოიქმნება 0,3 სიხშირით (0,09 AA პომოზიგოტებიდან + 0,21 Aa ჰეტეროზიგოტებიდან), ხოლო a ალელის მქონე გამეტები კი 0,7 (0,49 aa პომოზიგოტებიდან + 0,21 Aa ჰეტეროზიგოტებიდან).

თუ მოცემული გენის ერთი ალელის სიხშირეს აღვნიშნავთ q სიმბოლოთი, მაშინ ამავე გენის ალტერნატიული ალელის სიხშირე შეიძლება გამოისახოს როგორც 1-q. თუ ალელების აღვნიშნულ სიმბოლოებს პენეტის ცხრილში ჩავსვამთ, მაშინ იგი ასეთ სახეს მიიღებს:

φ/σ	q	$(1-q)$
q	q^2	$q(1-q)$
$(1-q)$	$q(1-q)$	$(1-q)(1-q)$

იგი შეჯამებული სახით შეიძლება ასე წარმოვიდგინოთ $q^2+2q(1-q)+(1-q)^2$ ან $[q+(1-q)]^2$; ჰარდი-ვაინბერგის ფორმულით შესაძლებელი ხდება პოპულაციაში ალელებისა და გენოტიპური კლასების თანაფარდობის განსაზღვრა იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც ყველა გენოტიპი არაა იდენტიფიცირებული. მაგ., ადამიანში ალბინიზმს იწვევს რეცესიული გენი. იგი პოპულაციაში დაბალი სიხშირით გვხვდება. თუ ნორმალური პიგმენტაციის განმსაზღვრელი გენის დომინანტურ ალელს აღვნიშნავთ A-თი, ხოლო ალბინიზმის გამომწვევ რეცესიულ ალელს კი a-თი, მაშინ ნორმალური პიგმენტაციის მქონე ადამიანების გენოტიპები იქნება AA ან Aa, ხოლო ალბინოსის – aa. თუ რომელიმე პოპულაციაში ალბინიზმის სიხშირეა 1:10000, მაშინ პომოზიგური (aa) კლასის სიხშირე იქნება $q^2=0,0001$; $q=0,01$, a ალელის სიხშირე კი 0,01-ის ტოლია. A ალელის სიხშირე კი იქნება $1-q=1-0,01=0,99$; ნორმალური დომინანტური პომოზიგოტი (AA) კლასის სიხშირე იქნება $p^2=0,99^2=0,98$; ჰეტეროზიგოტული Aa კლასების სიხშირე $2pq=2 \times 0,99 \times 0,01=0,0198$, ე.ი. დაახლოებით 0,02 ტოლია. მაშასადამე, რეცესიული ალელი ჰეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში 100-ჯერ მეტია, ვიდრე პომოზიგოტურში. ამრიგად, თუ ვიცით პოპულაციაში მხოლოდ რეცესიული პომოზიგოტების (aa) სიხშირე, საკმარისია ამ სიდიდიდან კვადრატული ფესვის ამოღება, რომ დავადგინოთ რეცესიული ალელის სიხშირე (q). დომინანტი ალელის სიხშირე კი შეადგენს $p=1-q$ -ს. ამ ხერხით პოპულაციაში A და a ალელების სიხშირის განსაზღვრის შემდეგ ადვილია პოპულაციის ყველა გენოტიპური კლასების სიხშირის დადგენა.

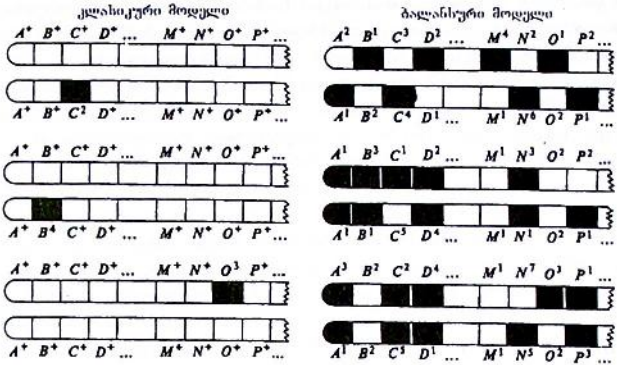
ამრიგად, ჰარდი-ვაინბერგის კანონის თანახმად, უსასრულოდ დიდი პანმიქტიური პოპულაციები, რომლებზეც არ მოქმედებს გარემო ფაქტორები, დინამიურ წონასწორობაშია, ანუ ალელთა და გენოტიპთა სიხშირე მასში თაობათა მანძილზე უცვლელია. ეს კანონი მოქმედებს იმ შემთხვევაში, თუ: 1. პოპულაცია არის მრავალრიცხოვანი; 2. შეჯვარება შემთხვევითი ხასიათისაა; 3. არ წარმოიქმნება ახალი მუტაციები; 4. ყველა გენოტიპი ერთნაირი სიცოცხლისუნარიანია და, მაშასადამე, გადარჩევა არ მიმდინარეობს; 5. თაობები ერთმანეთს არ ფარავენ; 6. არ მიმდინარეობს ემიგრაცია და იმიგრაცია (გენთა ნაკადი), ე.ი. პოპულაციათა შორის გენეტიკური მასალის მიმოცვლა არ ხდება.

თუ დაცულია ზემოთ ჩამოთვლილი პირობები, მაშინ სხვადასხვა ალელების სიხშირე თაობათა მანძილზე (ე.ი. ხანგრძლივად) უცვლელი რჩება, პოპულაციაში გენეტიკური წონასწორობა მყარდება და მასში არავითარი ევოლუციური ცვლილება არ მიმდინარეობს. ბუნებაში ასეთი პოპულაციები მეტად იშვიათია. მეტწილად პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის დინამიკაზე მოქმედ ფაქტორთა გავლენით თანაფარდობა ირღვევა.

გენეტიკური კეტიროგენულობა

ბუნებრივი პოპულაციების გენეტიკური კეტიროგენულობის მნიშვნელობას ყურადღება ს. ჩეკვერიკოვმა (1926) მიაქცია. მან პარდივაინბერგის კანონზე დაყრდნობით, თეორიულად შეისწავლა რეალური სიტუაცია და გამოთქვა მოსაზრება, რომ პოპულაციაში მეტწილად რეცესიული მუტაციები წარმოიქმნება. ისინი პოპულაციაში კეტიროგენოგოტულ მდგომარეობაში ინახება და არ ცვლის მის გარეგან სახეს (ფენოტიპს). ამის გამო პოპულაცია როგორც „ღრუბელი“, ისეა გაელენთილი მუტაციებით. ნებისმიერი პოპულაცია გენეტიკურად კეტიროგენულია.

XX ს. 50-იან წლებში პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის შესახებ ორი ალტერნატიული პიპოთეზა წარმოადგინეს (კლასიკური და ბალანსური მოდელი). კლასიკური მოდელის ავტორია ნობელის პრემიის ლაურეატი ჯ. მელერი, ამ შეხედულების მიხედვით, პოპულაციის გენეტიკური ცვალებადობის დონე მეტად უმნიშვნელოა. ბუნებრივი პოპულაცია ძირითადად დომინანტი პომომიგოტი ალელებისგან შედგება. დომინანტი ალელების სიხშირე თითქმის ერთს უტოლდება. ამასთანავე, პოპულაციას გენოფონდში მცირე რაოდენობით მოეპოვება სპონტანურად ინდუცირებული საზიანო რეცესიული მუტაციები. ბუნებრივი გადარჩევით მათი სიხშირე უმნიშვნელო დონეზე შენარჩუნებულია. ამ მოდელის მიხედვით გიპური ინდივიდის თითქმის ყველა ლოკუსი ფლობს ელური გიპის დომინანტ ალელებს. დასაშვებია, რომ ლოკუსთა მცირე რაოდენობას მუტანტური რეცესიული ალელი გააჩნდეს პეტიროგოტულ მდგომარეობაში. „ნორმალური“ ანუ იდეალური გენოტიპის მფლობელ ინდივიდში ყველა ალელი ელური გიპისაა და პომომიგოტურია. პოპულაციის ევოლუციური მიმდინარეობა იშვიათად ინდუცირებულ სასარგებლო ალელების გადარჩევას ეფუძნება. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით მათი სიხშირე პოპულაციაში იზრდება.



სურ. 4.1. პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის ორი: კლასიკური და ბალანსური მოდელი. მოწოდებულია სამი გიპური წყურის პიპოთეტიკური გენოტიპი. ლოკუსები აღნიშნულია ლათინური ანბანით. განსხვავებული ალელები მოცემულია ციფრებით (ინდექსებით). კლასიკურ მოდელში ველური ტიპის გენი „+“ ნიშნითაა აღნიშნული და მხოლოდ მოვიერთი ლოკუსებია პეტეროზიფოტულ მდგომარეობაში. ბალანსურ მოდელში მრავალი ლოკუსი პეტეროზიფოტულ მდგომარეობაშია (ფ. აიალა, ჯ. კაიგერი, 1988).

ბალანსური მოდელი შემოთავაზებულია გამოჩენილი ამერიკელი ევოლუციონისტი და გენეტიკოსი ფ. ლობჟანსკის მიერ, რომლის მიხედვით, ბუნებრივ პოპულაციებში ნიშანდობლივია ცვალებადობის მაღალი დონე. მათი გენეტიკური სტრუქტურა პოლიმორფულია. ცალკეული გენისათვის არ არსებობს ველური ტიპის კონკრეტული სახის ალელი. გენთა უმეტესი ნაწილი ალელთა სერიისგან შედგება, რომლებიც პოპულაციებში განსხვავებული სიხშირით გვხვდება. პოპულაცია განსხვავებულ გენთა ერთობლიობას წარმოადგენს. ბალანსური მოდელის თანახმად, „ნორმალური“ ანუ იდეალური გენოტიპი არ არსებობს. ევოლუციური ცვლილება ბალანსურ დამოკიდებულებაში მყოფი გენებისა და ალელების გადარჩევამზე დაფუძნებულია. ამის შედეგად ალელთა ტიპები და სიხშირე თანდათანობით იცვლება. ორივე მოდელის მიხედვით ახლად წარმოქმნილი სპონტანური მუტაციების უმეტესი ნაწილი ორგანიზმისთვის საშიანოა. ბუნებრივი გადარჩევით საშიანო მუტაციები ელიმირდებიან ან შენარჩუნებულია მეტად დაბალი სიხშირით. ევოლუციის პროცესში ისინი მეორეხარისხოვან ნეგატიურ როლს ასრულებენ (იხ. სურ. 4.1).

ბუნებრივი პოპულაციებისათვის ნიშანდობლივია გენეტიკური ცვა-
ლებადობა. პოპულაციის ცვალებადობის დონეს ჰიბრიდული შთამო-
მავლობის ანალიზით საზღვრავენ. ინბრიდინგით (იხ. § 7.4) იზრდება
შთამომავლობაში პომომიგოტების (მათ შორის რეცესიული პომომი-
გოტების) წარმოქმნის ალბათობა. ინბრიდინგის მეშვეობით შეძლეს
ფარულ მდგომარეობაში მყოფი რეცესიული მორფოლოგიური მუტა-
ციების გამოვლენა და მათი სიხშირის განსაზღვრა. კერძოდ, დადგე-
ნილია, რომ გენეტიკის კლასიკური ობიექტის – დროზოფილას ნების-
მიერი პოპულაციის თითქმის ყველა ინდივიდი ფარულად ფლობს რე-
ცესიულ ალელებს, რომლებიც პომომიგოტურ მდგომარეობაში იწვე-
ვენ ნორმალური ფენოტიპიდან გადახრას. ასევე გამოირკვა, რომ
მრავალ მცენარეს პეტრომიგოტულ მდგომარეობაში გააჩნია რეცე-
სიული ალელები, რომლებიც პომომიგოტურ მდგომარეობაში არღვე-
ვენ ქლოროფილის ნორმალურ სინთეზს ან ამ პროცესის სრულ ბლო-
კირებას იწვევენ.

გენეტიკური ცვალებადობის შესახებ სარწმუნო არგუმენტებია მო-
პოვებული ხელოვნური გადარჩევის ექსპერიმენტებით. გამოვლენი-
ლია ბიოლოგიური მასალის მაღალი პეტრომიგოტულობა სამეურ-
ნეო მნიშვნელობის ნიშნების მიხედვით ხელოვნური გადარჩევისას.
მაგ, თეთრ ლენპორნში გადარჩევით (1933-1965 წწ.) გაზრდილია
წლიური კვერცხმდებლობა 125,6-დან 249,6 ცალამდე. სიმინდის ორ
განსხვავებულ ხაზში ჩატარებული ხელოვნური გადარჩევით შეცე-
ლილია მარცვალში ცილის შემცველობა. პირველ ხაზში ცილის შემ-
ცველობა გაზრდილია 10,9%-დან 19,4%-მდე, მეორეში კი შემცირებუ-
ლია 10,9%-დან 4,9%-მდე. ხელოვნური გადარჩევით ადამიანისათვის
საინტერესო სამეურნეო ნიშანი შეცვლილია მრავალ კულტურულ
მცენარესა და შინაურ ცხოველში, ასევეა საწარმოო მნიშვნელობის
მიკროორგანიზმებში. ხელოვნური გადარჩევა წარმატებული აღ-
მოჩნდა პრაქტიკულად ყველა შემთხვევაში, რაც მიუთითებს, რომ ხე-
ლოვნური პოპულაციებისათვის (ჯიშები) ნიშანდობლივია გენეტი-
კური ცვალებადობის მაღალი დონე. ბევრთ ჩამოთვლილი არგუმენ-
ტებით დასტურდება ბალანსური პიპოთემის მართებულობა.

შხოლოდ XX ს. 60-იანი წლებში გახდა შესაძლებელი პოპულაცია-
ში პეტრომიგოტულობისა და პოლიმორფულობის უშუალო დონის
განსაზღვრა და სარწმუნო არგუმენტების მოპოვება. მოლეკულურ
ბიოლოგიაში შემუშავებული მეთოდებით ბუნებრივ პოპულაციებში
შესწავლილია გენეტიკური პეტროგენულობა. ჩაატარეს სხვადასხვა
პოპულაციებში მრავალი გენისა და მისი პროდუქტის – ფერმენტის
მოლეკულური ანალიზი. გამოვლენილია ბუნებრივ პოპულაციებში

გენეტიკური პეტეროგენულობის მაღალი დონე. ცვალებადობის დონის შეფასებას ორი სიდიდით ახდენენ: გენეტიკური პოლიმორფიზმით (P) და პეტეროგენულობით (H). პოპულაციის პოლიმორფულობას პოლიმორფული ლოკუსების საერთო რაოდენობაში მათი წილით გამოხატავენ. მაგალითად, კალიფორნიულ შღვის ჭიაში (*Phoronopsis viridis*) 30 შესწავლილი ლოკუსიდან 18 ლოკუსს აღმოაჩნდა ვარიანტები, 12 ლოკუსში ვარიანტები არ აღინიშნებოდა. ამ შემთხვევაში $p=18:30=0,60$. ამავე სახეობის ოთხ განსხვავებულ პოპულაციაში ეს სიდიდე აღმოჩნდა, 0,60; 0,50; 0,53; და 0,47. სახეობის საშუალო პოლიმორფულობა გოლია $(0,60+0,50+0,53+0,47)/4=0,525$.

გენეტიკური ცვალებადობის მუსგ მახასიათებელს პოპულაციის პეტეროზიგოტულობის განსაზღვრა წარმოადგენს. კონკრეტული პეტეროზიგოტულობა გამოისახება მაჩვენებლით: პეტეროზიგოტებისა და პოპულაციაში შესწავლილ ინდივიდთა საერთო რაოდენობასთან თანაფარდობით. თავდაპირველად საზღვრავენ კონკრეტული ლოკუსის პეტეროზიგოტულობას, ხოლო შემდეგ ყველა გაანალიზებული ლოკუსების მაჩვენებელს ასაშუალოებენ. დავეშვათ პოპულაციაში ოთხი ლოკუსის კონკრეტული ლოკუსების პეტეროზიგოტულობის მაჩვენებელია: 0,25; 0,42; 0,09 და 0,01. მოცემული ლოკუსების საშუალო პეტეროზიგოტულობა გოლია $(0,25+0,42+0,09+0,01)/4=0,19$. ამრიგად პოპულაციის პეტეროზიგოტულობა 19%-ის გოლია. თუ ერთი სახეობის რამდენიმე პოპულაციაა გაანალიზებული ერთი და იმავე ლოკუსის მიხედვით, მაშინ შესაძლებელია სახეობის საშუალო პეტეროზიგოტულობის დადგენა. დავეშვათ ოთხი პოპულაციის პეტეროზიგოტულობა შეადგენს: 0,19; 0,15; 0,13 და 0,17, მაშინ სახეობის საშუალო პეტეროზიგოტულობა გოლია $(0,19+0,15+0,13+0,17)/4=0,16$.

მრავალი სახეობისათვის განსაზღვრულია საშუალო პოლიმორფიზმი (\bar{P}) და საშუალო პეტეროგენულობა (\bar{H}). გამოირკვა, რომ უხერხემლო ცხოველებს ($\bar{H}=13,4\%$) გენეტიკური ცვალებადობის გაცილებით მაღალი დონე ახასიათებს ვიდრე ხერხემლიანებს ($\bar{H}=6,0\%$). ალოგამური მცენარეები ($\bar{H}=19\%$) გაცილებით ცვალებადია ვიდრე ავტოგამური ($\bar{H}=6\%$). ცილების გელ-ელექტროფორეზის შედეგად მიღებული მონაცემების საფუძველზე დადგენილია, რომ ადამიანის პოპულაციების საშუალო პეტეროზიგოტულობა 6,7%-ს შეადგენს. საინტერესოა განესაზღვროთ თუ რაზე მიგვიანიშნებს ეს სიდიდე.

თუ დავეშვებით, რომ ადამიანს დაახლოებით 30000 სტრუქტურული გენი აქვს (რეალურთან შედარებით ეს მაჩვენებელი რამდენადმე

შემცირებულია), მაშინ საშუალოდ თითოეულ ადამიანს ჰეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში $30000 \cdot 0,067 = 2010$ გენი ექნება. პოტენციურად ასეთ პოლიჰეტეროზიგოტაში $2^{2010} \sim 10^{65}$ განსხვავებული გიპის გამეტები უნდა წარმოიქმნას. ბუნებრივია გამეტთა რაოდენობის ასეთი პოტენციური კომბინაცია არა მარტო ცალკეულ ადამიანში, არამედ კაცობრიობის მთელი არსებობის მანძილზე არასოდეს არ რეალიზირდება. შედარებისათვის აღვნიშნავთ, ფიზიკოსების შეფასებით სამყარო 10^{76} რაოდენობის პროტონებისა და ნეიტრონებისგან შედგება. აქედან ცხადია, რომ ბუნებრივ ჰეტეროზიგოტულობაზე დამყარებული კომბინაციური ცვალებადობის პოტენციური შესაძლებლობებით, ბუნებრივი გადარჩევისათვის კოლოსალური რეზერვი იქმნება. ამრიგად, მუტაციური პროცესითა და შეჯვარებით შენარჩუნებული გენეტიკური ჰეტეროგენულობა პოპულაციას საშუალებას აძლევს საარსებო პირობებთან შეგუებისათვის გამოიყენოს როგორც ახლად ინდუცირებული, ისე ადრე წარმოქმნილი, პოპულაციაში ჰეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში არსებული მუტაციები. ამის მიხედვით შეიძლება ითქვას, რომ პოპულაციის ჰეტეროგენულობა უზრუნველყოფს მემკვიდრული ცვალებადობის ე.წ. „სამობილიზაციო რეზერვის“ არსებობას (შმალგაუმენი, 1969).

პოპულაციის გენეტიკური მრთიანობა

ჰეტეროგენულობის გამო ნებისმიერი პოპულაცია რთულ გენეტიკურ სისტემას წარმოადგენს, იგი დინამიურ წონასწორობაში იმყოფება. პოპულაცია ინდივიდთა ის უმცირესი ერთობლიობაა, რომელიც ხანგრძლივი დროის განმავლობაში (თაობათა მანძილზე) არსებობის უნარს ინარჩუნებს. თავისუფალი შეჯვარების შედეგად მრავალი მუტაცია (მათ შორის ისეთიც, რომლებიც ორგანიზმის ცხოველქმედებას აქვეითებს) პომოზიგოტურ მდგომარეობაში გადადის და ვლინდება კიდეც. მხოლოდ გარკვეული რიცხოვნობის ბუნებრივ პოპულაციებს აქვს უნარი საჭირო დონეზე შეინარჩუნოს გენეტიკური სისტემის ნაირგვარობა და მთლიანობა.

პოპულაციის გენეტიკაში მოპოვებული მონაცემების განზოგადების საფუძველზე გამოჩანს მნიშვნელოვანი დასკვნა, კერძოდ დებულება პოპულაციის გენეტიკური ერთიანობის შესახებ: ნებისმიერი პოპულაცია მისი შემადგენელი ინდივიდების ჰეტეროგენულობის მიუხედავად დინამიურ წონასწორობაში მყოფ რთულ გენეტიკურ სისტემას წარმოადგენს.

ამრიგად, პოპულაციის გენეტიკური მახასიათებელია: მუდმივი გენეტიკური ჰეტეროგენულობა, შიდაგენეტიკური ერთიანობა, ცალკეული ალელებისა და გენოტიპების დინამიკური წონასწორობა. ეს თავისებურებანი განსაზღვრავენ პოპულაციის, როგორც ევოლუციის ელემენტარული ერთეულის, ორგანიზაციას.

§5. ევოლუციის ბენეტიკური საფუძვლები

ბიოლოგიური ევოლუცია არის ბიოლოგიური ფორმების გენეტიკური სტრუქტურის ცვლილება და დიფერენცირება დროში. გენეტიკური ცვალებადობის პრობლემას ცენტრალური ადგილი უკავია ევოლუციურ თეორიაში. ორგანიზმის ნიშნებისა და თვისებების ევოლუციურ გარდაქმნას განაპირობებს გენოტიპში მომხდარი ცვლილებები. მიკროევოლუციის მექანიზმების შესასწავლად საჭიროა პოპულაციებში გენეტიკური ცვლილებების გამომწვევი წყაროების გამოვლენა და მათი ანალიზი. კლასიკური ფორმების გარდა თანამედროვე ეტაპზე გამოვლენილია არაკანონიკური ცვალებადობის ფორმები. ღვინდება თითოეული მათგანის მნიშვნელობა ევოლუციის პროცესის მიმდინარეობაში.

ცვალებადობა არის ცოცხალი სისტემის ზოგადი თვისება, რის შედეგადაც პოპულაციის შემადგენელი ორგანიზმები ნაირგვარი ფორმით არსებობს. ცვალებადობა გამოხატავს ორგანულ ფორმათა უწყვეტობას, რომლის დროსაც შთამომავლობაში განსხვავებული სტრუქტურისა და ფუნქციის ვარიანტები ჩნდება. ცვალებადობას მოლეკულურ დონეზე საფუძვლად უდევს დნმ-ის კონვარიანტული რედუქციკაცია. გენეტიკური ცვალებადობის ზოგადი მიზეზები მეტად ნაირგვარია. ჯერ კიდევ ჩ. დარვინი აღნიშნავდა, რომ ერთი წყვილი მშობლის შთამომავლები საკმაოდ განსხვავდებიან. „გამოცდილ ნატურალისტსაც კი განაცვიფრებდა ორგანიზმთა ყველაზე მნიშვნელოვანი ნაწილის ცვალებადობის მრავალრიცხოვანი შემთხვევა“. შემდგომში გენეტიკის განვითარებამ გამოავლინა ცვალებადობის მიზეზები.

გამოყოფენ ცვალებადობის ორ ძირითად ფორმას: ფენოტიპურს (არამემკვიდრულს) და გენოტიპურს (მემკვიდრულს). ჩ. დარვინი ნაშრომში „სახეობათა წარმოშობა...“ (1859) განასხვავებდა ცვალებადობის ორ ძირითად ფორმას – განსაზღვრულს და განუსაზღვრელს. ეს კლასიფიკაცია შეესაბამება თანამედროვე დაყოფას – არამემკვიდრულ და მემკვიდრულ ცვალებადობას.

მემკვიდრული ცვალებადობა განისაზღვრება გენოტიპით და გადაეცემა შთამომავლობას, ხოლო არამემკვიდრული ცვალებადობა გა-

ნისაზღვრება გენოტიპისა და გარემოს ურთიერთქმედებით. იგი სქესობრივი გამრავლებისას შთამომავლობას არ გადაეცემა. ამრიგად მემკვიდრული ცვალებადობა გენოტიპის ცვლილებაა, ხოლო არამემკვიდრული – მხოლოდ ფენოტიპის. ცვალებადობა მემკვიდრეობასთან ერთად უნივერსალური თვისებაა, რომელსაც ფლობს ყველა ცოცხალი ორგანიზმი და იძლევა მასალას ევოლუციისთვის.

5.1. ფენოტიპური ცვალებადობა

არამემკვიდრული ცვალებადობის დროს გენოტიპი უცვლელია, იცვლება მხოლოდ ფენოტიპი. ორგანიზმების ინდივიდური განვითარების პროცესში ვხვდებით მორფოლოგიურ, ფიზიოლოგიურ, ბიოქიმიურ და ორგანიზმის სხვა ნიშან-თვისებათა ცვლილებებს. ამდაგვარი ცვლილებების დრო და თანამიმდევრობა ონტოგენეზში გენოტიპით მკაცრადაა განსაზღვრული. ცვალებადობის ამ ფორმას ასაკობრივს ანუ ონტოგენეზურს უწოდებენ. ცვალებადობის ეს ფორმა თვალნათლივ ვლინდება მეტამორფოზული განვითარების ცხოველთა (მწერები, თასმისებრი ჭიები, უკუდოსნაირი ამფიბიები და მისთ.) სასიცოცხლო ციკლში. ასაკობრივი ცვლილების მიუხედავად ინდივიდს ყოველთვის ერთნაირი გენოტიპი აქვს.

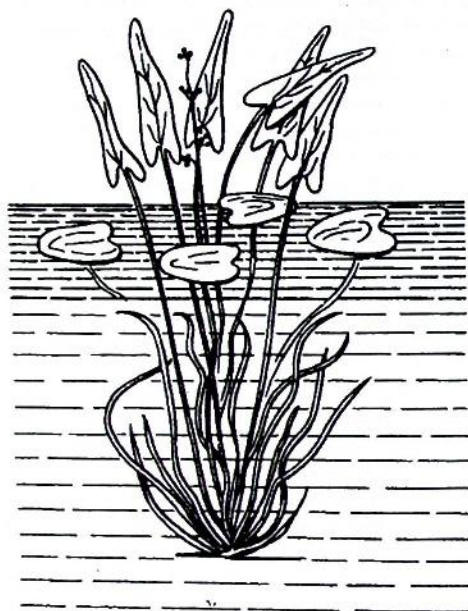
ლარვულ განვითარებას ადაპტური მნიშვნელობა გააჩნია, რომელიც ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდა. მოძრავ ფორმებში (მაგ., მწერები, უკუდოსნაირი ამფიბიები) ლარვები და ზრდასრული ფორმები განსხვავებულ გარემოში ცხოვრობენ და სხვადასხვაგვარ საკვებს იყენებენ, რის გამოც ერთმანეთს კონკურენციას არ უწევენ. მცირედ მოძრავ ან მჯდომარე ცხოველებში (მარჯნები, ორსაგდულიანები და მისთ.) ლარვული განვითარება ხელს უწყობს მათ განსახლებას და ახალ საბინადრო გარემოს ათვისებას. ზოგიერთ ორგანიზმთა (პარაზიტი ჭიები, ციბრუტელები და მისთ.) ონტოგენეზში შეინიშნება გენეტიკური მასალის (დიმინუცია, ღმ-ის მნიშვნელოვანი ნაწილის დაკარგვა) ცვლილება, რაც მას მემკვიდრულ ცვალებადობასთან აახლოებს.

ერთნაირი გენოტიპის ინდივიდებზე ან ინდივიდთა ჯგუფზე განსხვავებული გარემო პირობების მოქმედებით გამოწვეულ ცვალებადობას მოდიფიკაციურს ანუ პარატიპურს უწოდებენ. მოდიფიკაციური ცვალებადობა მეტაციურის ალტერნატიული ფორმაა. კერძოდ, მეტაცია – გენების რეპროდუქციის პროცესის დარღვევის შედეგია, ხოლო მოდიფიკაცია – გენის ექსპრესიის ცვლილების შედეგი.

ორგანიზმის ნებისმიერი ნიშან-თვისება მემკვიდრულადაა დეკერ-მინირებული. არამემკვიდრული ნიშან-თვისება არ არსებობს. მემკვიდრეობით გადაეცემა არა ნიშან-თვისება, არამედ მემკვიდრული ინფორმაცია, რომელიც განსაზღვრავს კონკრეტული ნიშნისა და თვისების შესაძლო განვითარებას. ამრიგად გენოტიპით პროგრამირდება მხოლოდ ნიშან-თვისების ჩამოყალიბების ზოგადი მიმართულება, ხოლო გარემო პირობები მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს მათ კონკრეტულ რეალიზაციაზე. გენოტიპის ფენოტიპური რეალიზაციისათვის აუცილებელია კონკრეტული გარემო პირობები. ნიშნის გამოვლენის ხარისხი შეიძლება გარემო პირობებზე დამოკიდებულების მიხედვით განსხვავებული იყოს. იგი გამოწვეულია იმით, რომ ყოველ გენოტიპს აქვს ცალკეული ნიშნის რეაქციის ნორმის განსაზღვრის უნარი. რეაქციის ნორმად მიჩნეულია ის ფარგლები, რომელშიაც შესაძლებელია მოხდეს ფენოტიპის ფლუქტუაცია გენოტიპის ცვლილების გარეშე. მიუხედავად იმისა, რომ ფენოტიპი მემკვიდრეობითაა განსაზღვრული, ის არ მემკვიდრეობს. მემკვიდრულია მხოლოდ ნებისმიერი კონკრეტული გენოტიპის გარემოს ზემოქმედებით გამოწვეული რეაქციის ნორმა.

გამოყოფენ მოდიფიკაციური ცვალებადობის რამდენიმე ფორმას, რომელთაგანაც ევოლუციის პროცესში მნიშვნელოვანია ადაპტური მოდიფიკაცია. იგი ბუნებაში ფართოდაა გავრცელებული. მას დიდი შეგუებითი მნიშვნელობა აქვს. ორგანიზმები ადაპტური მოდიფიკაციით ადვილად ეგუებიან შეცვლილ პირობებს და დიდი რაოდენობით გოვებენ შთამომავლობას. მაგალითად, წყლის მცენარე ისარას (*Sagittaria sagittariaefolia*) ფოთლის ფორმა მკვეთრად ვარიირებს განვითარების პირობების მიხედვით: წყალში განვითარებული ფოთლის ფირფიტა ლენტისებურია, წყლის ზედაპირზე – ოვალური, წყლის გარეშე – ისრის ბუნიკის ფორმისა. ამდაგვარი ვარიაცია სინათლის მოქმედების შედეგია (იხ. სურ. 5.1). ჩრდილის ამგან მცენარეებს გააჩნიათ: დიდი ფოთლის ფირფიტა, მესრისებურ პარენქიმაში რამდენიმე შრედ განლაგებული უჯრედები, ქლოროპლასტების დიდი რაოდენობა, რითაც აქტივიზირებულია ფოტოსინთეზი. ბეწვიანი ნადირის ბალანი დაბალი გემპერატურისას (შემოდგომა-ზამთარი) ხშირი და გრძელია. ზოგიერთ მწერს, თევზს, ამფიბიას, ქვეწარმავალს და რიგ სხვა ცხოველს გარემო ფონის შესაბამისად ეცვლება სხეულის შეფერილობა. ადაპტური მოდიფიკაციის შედეგია ზოგიერთ ცხოველში შეფერილობის სემონური ცვლა ე.წ. სემონური დიმორფიზმი: მაგ, თეთრი ვნოლი, თეთრი კურდღელი, ყარსალი, ზამთარში თეთრია, ზაფხ-

ულში კი არა. ნამზეურობა ადამიანში ადაპტური ცვლილებაა, რაც მას იცავს მზის რადიაციის მავნე ზემოქმედებისაგან.



სურ. 5.1. მცენარე ისარა. გააჩნია ფენოტიპურად განსხვავებული სამი სახის ფოთლები: წყალქვეშა, ზედაპირული და წყლის ზედა (ს. ინგე-ვერტომივი, 1989).

მობილური გენეტიკური ელემენტების ანალიზით დადგენილია, რომ გარემოს ზემოქმედებაზე უჯრედს, როგორც მთლიან სისტემას შეუძლია ადაპტურად გარდაქმნას გენომი. გარემოს ფლუქტუაციაზე უჯრედი აქტიურად რეაგირებს გენეტიკური სტრუქტურის ცვლილებით. ამდენად, იგი პასიურად არ ელოდება ადაპტური მუტაციის შემთხვევით ინდუქციას. საილუსტრაციოდ შეიძლება რამდენიმე მაგალითი მოვიყვანოთ.

მედიცინაში, კერძოდ ონკოლოგიაში აუთვისებიანი უჯრედების ზრდის შესაჩერებლად ფართოდ იყენებენ უჯრედის გაყოფის ინჰიბიტორს – მეტაგრექსაგს. ეს შხამი უჯრედში იწვევს ფერმენტ დიჰიდროფოლატრედუქტაზას ინაქტივაციას; რომლის სინთეზს კონკრეტული გენი განსაზღვრავს. უჯრედი სელექციური აგენტის ზემოქმედებას შხამისადმი მდგრადობის განმსაზღვრელი ლოკუსის რაოდენობის თანდათანობითი გაზრდით – გრანსპოზიციით რეაგირებს.

ტუბერკულოზის ქსოვილთა კულტურის უჯრედებში ხშირად ფორმირდება ტიპური ქრომოსომები, რომლებიც მეტაგრექსაგისადმი მდგრადობის განმსაზღვრელი გენის (30-40 ათასი ნ.წ.) მრავალი ასლისაგან შედგება. რის გამოც ამ ნივთიერებისადმი მდგრადობა რამდენიმე ათასით არის გაზრდილი.

კანის წყლულის გამომწვევ შოლგოსან ლეიშმანიას (*Leishmania tropica*) მეტაგრექსაგისადმი მდგრადობის მხოლოდ ერთი გენი გააჩნია. ინჰიბიტორის ზემოქმედებით იგი ამპლუცირებს და შხამისადმი მდგრადობა თანდათანობით მაგულობს. სელექციური ფაქტორის ზემოქმედებით ხორციელდება გენომის ვარდაქმნა და ერთი ობლივატური გენიდან, ფაკულტატური გენების ჩამოყალიბება. ნივთიერების ხანგრძლივი ზემოქმედებისას გენის შემცველი დნმ-ს ფრაგმენტები ქრომოსომებში ინტეგრირებს. ჩამოყალიბებული გენეტიკური კონსტრუქცია არასტაბილურია. როდესაც გარემოში მეტაგრექსაგი არ აღინიშნება გენთა რაოდენობა თანდათანობით მცირდება და საწყის დონეს უბრუნდება. ამდგვარი რეაქცია ნიმანდობლივია ხანგრძლივი მოდიფიკაციისათვის. კერძოდ, გამოწვეული ვარიაცია მასობრივი (ფლობს ყველა ინდივიდი), მემკვიდრეობითი და შექცევადია. გარკვეული დროის შემდეგ მეტაგრექსაგის განმეორებით ზემოქმედებისას, საწყის ფორმებთან შედარებით გაცილებით სწრაფად ფორმირდება მდგრადი ინდივიდები. ლეიშმანიებს გადატანილ სტრესზე უყალიბდებათ თავისებური ამპლიფიკაციური უჯრედული მეხსიერება. ამრიგად, ადაპტური მოდიფიკაცია არის ორგანიზმის საპასუხო რეაქცია შეცვლილ გარემოზე, რათა წარმატებულად აითვისოს და შეეგოს საარსებო პირობებს.

გენეტიკური პროცესი, როგორცაა გრანსკრიპცია (დნმ-ის მაგრიცამე რნმ-ის სინთეზი) და გრანსლაცია (ინფორმაციული რნმ-ის მაგრიცამე ცილის სინთეზი) საფუძვლად უდევს ონკოგენებში გენეტიკური ინფორმაციის რეალიზაციას. ამ პროცესების გარემო ფაქტორების ზემოქმედებით ღარდევია გარკვეული დონით საფუძვლად უდევს მოდიფიკაციურ ცვალებადობას.

5.2. მუტაციები - ევოლუციის ელემენტარული მასალა

ევოლუციის პროცესის შესწავლისას აუცილებელია ევოლუციის ელემენტარული მასალის გამოვლენა და მისთვის ნიშანდობლივი ნიშნების მკაფიოდ ფორმულირება. მემკვიდრული ცვალებადობის ელემენტარული ერთეული უნდა იყოს დაუყოფადი. ე.ი. არ უნდა შეიცავდეს ამავე თვისების მფლობელ სუბერთეულებს. მემკვიდრული ცვალებადობის დისკრეტული ერთეული, რომელიც წარმოადგენს ელემენტარული ევოლუციური პროცესისათვის მასალას უნდა აკმაყოფილებდეს შემდეგ მოთხოვნებს:

1. მემკვიდრული ცვალებადობის მაკერიალური ერთეულები მუდმივად და საკმაო რაოდენობით, სპონტანურად უნდა წარმოიქმნან ყველა ცოცხალ ორგანიზმში.

2. ცვალებადობა უნდა შეეხოს ინდივიდის ნებისმიერ, მათ შორის „სასიცოცხლო მნიშვნელობის“ ნიშან-თვისებას. ცვლილება უნდა იწვევდეს საწყისი ფორმიდან სხვადასხვა მიმართულებით გადახრას.

3. წარმოქმნილი ცვლილებები განსხვავებული სიხშირით უნდა გვხვდებოდეს ნებისმიერი ცოცხალი ორგანიზმის ბუნებრივ პოპულაციებში.

4. ცვლილებების ნაწილი უნდა „გავიდეს“ ევოლუციის ისტორიულ არენაზე. მათი მონაწილეობით უნდა ჩამოყალიბდეს უმდაბლესი ტაქსონები.

5. ბუნებრივი პანმიქტური პოპულაციები მემკვიდრული ცვალებადობის ელემენტარული ერთეულების ნაკრებით და კომბინაციით ერთმანეთისგან არ უნდა განსხვავდებოდნენ.

ექსპერიმენტულმა გენეტიკამ გამოავლინა, მთელი სისრულით აღწერა და გააანალიზა ელემენტარული დისკრეტული მემკვიდრული ცვლილებები - მუტაციები. მხოლოდ მუტაციები აკმაყოფილებენ იმ პირობებს, რომელიც წაეყენება ევოლუციის ელემენტარულ მასალას.

მუტაციური ცვალებადობა ცოცხალი სისტემის უნივერსალური თვისებაა. იგი მიმდინარეობს ყველა ცოცხალ სისტემაში ვირუსებიდან მოყოლებული უმაღლეს მცენარეებსა და ცხოველებში, თვით ადამიანის ჩათვლით. მუტაციებს მოქმედების ფართო სპექტრი მოეპოვებათ. იგი ეხება ორგანიზმის ყველა ნიშან-თვისებას. მასთან დაკავშირებულია გენის ახალი ალელების წარმოქმნა, შესაბამისად ახალი ნიშან-თვისების ჩამოყალიბება. ამრიგად მუტაციები არის ელემენტარული მასალა ევოლუციის პროცესისათვის.

მუტაციური ცვალებადობის საყოველთაოდ მიღებული კლასიფიკაცია სადღეისოდ არ არის შემუშავებული. კლასიკური პოზიციებიდან გამომდინარე, მუტაციის ტიპების დაჯგუფება რამდენიმე პრინციპით

ხორციელდება: 1. გენომის ცვლილების მიხედვით (გენური ქრომოსომული, გენომური) 2. პეტეროზიგოტაში გამოვლენის მიხედვით (დომინანტური, ნახეერადდომინანტური, რეცესიული). 3. მუტაციის გამომწვევი მიზეზების მიხედვით (სპონტანური, ინდუცირებული). 4. ნორმიდან (ველური ტიპიდან) გადახრის მიხედვით (პირდაპირი, შებრუნებული ანუ რევერსია) 5. უჯრედში ლოკალიზაციის მიხედვით (ბირთვული, ციტოპლაზმური) 6. შესაძლო შემკვიდრეობის მიხედვით (გენერაციული, სომატური).

გენური მუტაციები. ამ ტიპის მუტაციის დროს ხდება ცალკეული გენის სტრუქტურის ცვლილება. იგი სხვა ტიპის მუტაციათა შორის ყველაზე მაღალი სიხშირით ინდუცირდება და იწვევს ორგანიზმის მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური ნიშნების ცვლილებას. გენურ მუტაციებს იწვევს, რეპლიკაციის, გრანსკრიპციის, გრანსლაციის, რეპარაციის და რეკომბინაციის პროცესში მომხდარი შეცდომები. გენური მუტაციების დაჯგუფებას ახდენენ: 1. კოდის სტრუქტურის ცვლილების მიხედვით (გრანზიცია, გრანსვერსია, ნუკლეოტიდის ჩართვა ან ამოვარდნა). 2. კოდის ინფორმაციის ცვლილების მიხედვით (სეიმსენისი, მისენსი, ნონსენსი, ფრემშრიფტი).

ქრომოსომული მუტაციები. ეოლუციის პროცესში იცვლება არა მარტო ქრომოსომის ზომა, არამედ მისი ორგანიზაციაც. ქრომოსომის კონკრეტულმა მონაკვეთმა შეიძლება შეიცვალოს მდებარეობა ან გადავიდეს სრულიად სხვა არაპომოლოგიურ ქრომოსომაში. ქრომოსომის ზომისა და ორგანიზაციის ცვლილებას ქრომოსომული მუტაციები (სინონიმებია: აბერაცია, ქრომოსომული ვარდაქმნა) ეწოდება.

ამრიგად ქრომოსომულმა მუტაციებმა შეიძლება მოიცვას, როგორც ერთი ქრომოსომის მონაკვეთები, ისე სხვადასხვა (არაპომოლოგიური) ქრომოსომების უბნები. გამოყოფენ შიდაქრომოსომულ (დეფიშენსი, დელეცია, დუპლიკაცია, ინვერსია) და ქრომოსომთაშორის (გრანსლოკაცია) სტრუქტურულ დარღვევებს. შუალედური ადგილი უკავია გრანსპოზიციას, რომელიც მიმდინარეობს, როგორც არაპომოლოგიურ ქრომოსომთა შორის, ისე ერთი და იმავე ქრომოსომის ფარგლებში.

გენომური მუტაციები. გენომად უნდა მივიჩნიოთ ორგანიზმის მთლიანი შემკვიდრული სისტემა. იგი მოიცავს, როგორც ღნმ-ის ელემენტების ნაკრებს, ისე მათ შორის კავშირის ხასიათს, რომელიც განსაზღვრავს კონკრეტულ გარემო პირობებში ონტოგენეზურ ვანვითარებას. გენომი შედგება ორი: ობლიგატური (ქრომოსომებში ლოკალიზებული გენები და მათი მარეგულირებელი უბნები) და ფაკულტა-

ტური (დნმ-ისა და რნმ-ის სტრუქტურები, რომელთა რაოდენობა და ტოპოგრაფია სხვადასხვა უჯრედში განსხვავებულია) ნაწილისაგან.

გენომის ობლიგატურ სისტემაში მომხდარი ცვლილებებით იცვლება ქრომოსომთა რაოდენობა. გამოყოფენ შემდეგ ფორმებს: 1. რობერტსონული გრანსლოკაცია (ქრომოსომების ცენტრული შერწყმა ან დაშორება). 2. პოლიპლოიდია და პაპლოიდია (ქრომოსომთა რიცხვის ჯერადად გაზრდა ან შემცირება). 3. ანეუპლოიდია (ცალკეული ქრომოსომის რიცხობრივი ცვლილება, შემცირება ან გაზრდა). მუტაციის შედეგად წარმოქმნილი ცვლილებები ვრცელადაა განხილული გენეტიკისა და ზოგადი ბიოლოგიის სახელმძღვანელოში, ამდენად მასზე აღარ შევჩერდებით (იხ. მითითებული ლიტერატურა).

5.3. მემკვიდრული ცვალებადობის კლასიკური და არაკლასიკური ფორმები

კლასიკური შეხედულების მიხედვით გენეტიკისა და ევოლუციურ თეორიაში არჩევენ მემკვიდრული ცვალებადობის ორ ფორმას: კომბინაციურს და მუტაციურს. მუტაციური ცვლილებები არის ელემენტარული ევოლუციური მასალა. სპონტანური მუტაციების ინდუქცია საკმაოდ დაბალი სიხშირით მიმდინარეობს. ერთსა და იმავე გენის სპონტანური მუტაციის სიხშირე მუდმივია. იგი სხვადასხვა გენისათვის განსხვავებულია და საშუალოდ ეს მაჩვენებელი 10^{-3} - 10^{-7} (გენზე ერთი თაობის განმავლობაში) ფარგლებში ვარირებს. სპონტანური მუტაციის ასეთი დონე ოპტიმალურია, რომელიც ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდა. მუტაციის მაღალი სიხშირე გამოიწვევდა ევოლუციის პროცესის შენელებას და მას ქოტურ ფლუქტუაციაზე დაიყვანდა.

XX ს. 30-იან წლებიდან მოყოლებული მრავალი ფაქტობრივი მასალა დაგროვდა, რითაც დასტურდება, რომ მუტაციური პროცესი ექვემდებარება გენეტიკურ კონტროლს. მრავალ მცენარესა და ცხოველში გამოავლინეს გენი-მუტატორები, რომლებიც სხვა ლოკუსების მუტაბოლობას ზრდიდა, კ. მემქელმა დროზოფილას ერთ-ერთი პოპულაციაში აღმოაჩინა გენი-მუტატორი, რომელიც პეტეროზიგოტურ მდგომარეობაში ქრომოსომებში მუტაციას 34-ჯერ, ხოლო პომოზიგოტურ მდგომარეობაში ყოფნისას 70-ჯერ ზრდიდა. მ. როდსმა სიმინდში გამოავლინა გენი-მუტატორი, რომელიც სხვა ლოკუსის მუტაციურ არასტაბილობას იწვევდა.

ვინაიდან წარმოქმნილ მუტაციათა უმეტესობა საზიანო მოქმედებას აუღენს, წამოაყენეს იდეა ევოლუციის პროცესში მუტაციის სიხშირის შენელების და ყოველ სახეობაში მისი მინიმალურ დონეზე

სტაბილიზაციის შესახებ (სტერტევიანი, 1937). კონკრეტული სახეობის ინდივიდების სიცოცხლის ხანგრძლიობა რაც უფრო დიდია, მით უფრო დაბალია მუტაციის ინდუქციის სიხშირე. წინააღმდეგ შემთხვევაში ჩანასახოვანი და სომატური უჯრედების ქრომოსომები გაიკვებოდა საზიანო მუტაციებით.

მემკვიდრული ცვალებადობა თუ განპირობებულია გენთა კომბინაციით და რეკომბინაციით, წარმოადგენს კომბინაციურ ცვალებადობას. ამ შემთხვევაში გენები უცვლელია, იცვლება მხოლოდ მათი ურთიერთგანლაგება და გენოტიპის ერთიან სისტემაში ურთიერთდამოკიდებულების ხასიათი. იგი სამი მნიშვნელოვანი პროცესის შედეგია: 1. მეიოზის დროს ქრომოსომათა შემთხვევითი და დამოუკიდებელი განაწილების. 2. პომოლოგიურ ქრომოსომებს შორის მონაკვეთების რეციპროკული ვაცელის — კროსინგოვერის. ზოგჯერ იგი მიმდინარეობს ე.წ. ექტიპური ფორმით — არაკომოლოგიურ ქრომოსომებს შორის (მაგ, სოკობში). 3. განაყოფიერებისას გამეტების შემთხვევითი შეხვედრისა და შერწყმის. მუტაციური ზეწოლა პანმიქტური პოპულაციების ევოლუციაში მეტად უმნიშვნელოა. ახალი გენოტიპების ფორმირებაში დიდ როლს ასრულებს რეკომბინაცია და სხვა პოპულაციებიდან გენთა შემოღინება (გენთა ნაკადი). რეკომბინაციით მიიღწევა გენოტიპური ცვალებადობის მაღალი დონე (მაირი, 1968).

პოპულაციებში სპონტანური მუტაციური პროცესის შესწავლით დადგენილია ე.წ. „მოღის“ მოვლენა მუტაციაზე. ეს კანონზომიერება თავდაპირველად დროზოფილასა და ადამიანის პოპულაციებში აღწერეს, ხოლო მოგვიანებით სხვა ორგანიზმების პოპულაციებზეც დადასტურდა. გამოირკვა, რომ პოპულაციაში პერიოდულად მნიშვნელოვანი კონცენტრაციით ჩნდებიან მუტანტური ფენოტიპის ინდივიდები. ეს ფორმები მრავალი თაობის განმავლობაში შენარჩუნებულია, მოგვიანებით მათი სიხშირე თანდათანობით კლებულობს და ბოლოს ქრება. პოპულაციაში მათ ცვლის სხვა მუტაციური ფენოტიპის ინდივიდები. ეს მოვლენა პერმანენტულად მეორდება განსხვავებული მუტანტური ფენოტიპების მონაწილეობით. მუტანტური აფეთქება ზოგჯერ ვრცელ ტერიტორიას მოიცავს.

ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში (კერძოდ ყოფილ საბჭოთა კავშირის ტერიტორიაზე, უკრაინიდან მოყოლებული შორეული აღმოსავლეთის ჩათვლით) შესწავლილ დროზოფილას პოპულაციებში 1937-1940 წწ. მაღალი სიხშირით აღინიშნებოდა სქესთან შეჭიდული y (yellow) ალელის მფლობელი ყვითელსხეულიანი ინდივიდები. 1945-1946 წწ. მათი წარმოქმნის სიხშირე დაქვეითდა და 1962-1964 წწ. ამ

სახის მუტანტები აღარ შეიმჩნეოდა. ამავე გერიგორიაზე 30 წლის განმავლობაში (1937-1967 წწ.) დროზოფილას პოპულაციებში X ქრომოსომაში ლოკალიზებული დომინანტი A ალელის (Abnormal abdomen – სეგმენტირებული მუცელი) 0.15%-ს არ აღემატებოდა. მომდევნო 7 წელში მისმა სიხშირემ 21.7%-ს მიაღწია. გენეტიკური ანალიზით გამოირკვა, რომ მუტაცია აბერაციის შედეგად იყო წარმოქმნილი. იგი, როგორც პომო – ისე პეტეროზიტების 80%-ში ვლინდებოდა ე.ი. აღინიშნებოდა არასრული პენეტრანტულობა. ლოკუსში ინტეგრირებული მობილური ელემენტებით იგი გადატანილი აღმოჩნდა სხვადასხვა ქრომოსომებში.

1975 წ. შემდეგ A ლოკუსის მუტაციის აფეთქება თანდათანობით ჩაცხრა, სანაცვლოდ 1973 წლიდან აღინიშნებოდა სქესთან შეჭიდული sn (შერუჯული ჯაგარი) მუტაციის მკვეთრი მომაგება. 1973-1977 წწ. მათი სიხშირე 0.3-0.4%-ს შეადგენდა, ხოლო 1979-1982 წწ. 0.003%-მდე დაქვეითდა. მომდევნო წლებში sn მუტაციის სიხშირე ნულს გაუტოლდა.

მუტანტურ გენთა სიხშირის ცვლილების ანალოგიური დინამიკა, მიოტოპიის გამომწვევი სამი განსხვავებული გენის მიმართ გამოვლენილია ადამიანის პოპულაციებში. დადგენილი უაქტები მიუთითებენ, რომ სივრცობრივად იზოლირებული პოპულაციები შეიძლება ერთდროულად და მსგავსად შეიცვალოს. წარმოქმნილი გენეტიკური ცვლილებები დიდხანს არ რჩება პოპულაციებში, ისინი სხვა მუტაციებით იცვლებიან.

გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ამდაგვარი ცვლილებები ვირუსული ბუნების ინფექციებითაა გამოწვეული. ვირუსის გენეტიკური მასალა შემოქმედებს მასპინძლის გენომზე, რომელიც მის სპეციფიკურ ცვლილებას იწვევს. მოგვიანებით პოპულაციებში ჩნდებიან კონკრეტული ვირუსული ინფექციისადმი რეზისტენტული ფორმები. პოპულაციაში ვრცელდება მდგრადობის განმსაზღვრელი ალელები და ეპიზოთია ქრება.

ბოლო პერიოდის გამოკვლევებით ახლებურად წარმოჩნდა მუტაციური პროცესის ბუნება. გამოირკვა, რომ სპონტანურად წარმოქმნილ მუტაციათა დიდი ნაწილი ინსერციული მუტაცევებით არის ინდუცირებული. ამ ვზით წარმოიქმნება, როგორც გენური, ისე ქრომოსომული მუტაციები. ინსერციული მუტაცევების დროს გენეტიკური მასალის მცირე მონაკვეთები ე.წ. მობილური (მიგრირებადი) გენეტიკური ელემენტები გადაადგილდებიან გენომში, ეს მექანიზმი იწვევს გენომის არასტაბილურობას.

დროზოფილას ბუნებრივ პოპულაციებში სპონტანურად შეცვლილ ლოკუსთა (folgend – ფიწლისებრი ჯაგრები, white – თეთრი თვალები, yellow – ყვითელი სხეული, cut – შეჭრილი ფრთები, bithorax – გაორმაგებული მკერდი და სხვ.) დიდი ნაწილი არასტაბილური აღმოჩნდა. ლოკუსთა არასტაბილურობას მათში ინტეგრირებული მობი-

ლური გენეტიკური ელემენტები იწვევდა. კერძოდ, არასტაბილური W ლოკუსის მუტირების სიხშირე $1 \cdot 10^{-3}$ შეადგენდა, მაშინ როდესაც ნორმალური ალელი $1 \cdot 10^{-6}$ სიხშირით მუტირებდა. მათში ინტეგრირებული აღმოჩნდა 10 ათასი ნ.წ. ზომის FB – ელემენტი. სპონტანურად ინდუცირებული W ლოკუსთა უმეტეს ნაწილს მობილური გენეტიკური ელემენტთა განსხვავებული სისტემები აღმოაჩნდათ ინტეგრირებული. მათი მოქმედებით ლოკუსებს სხვადასხვა სახის გენეტიკური გარდაქმნები (მიკროდელეცია, დუბლიკაცია, მიკროინვერსია) აღენიშნებოდათ. X ქრომოსომაში ლოკალიზებული W ლოკუსთან შეჭიდული ტრანსპოზონი იწვევდა როგორც ლოკუსის ავტოსომურ ქრომოსომებში გადატანასა და ინტეგრაციას, ისე მაღალი სიხშირით ლეგალური მუტაციების ინდუქციას.

გამოვლენილია მობილური დისპერგირებული გენეტიკური (მდგ) ელემენტების როლი ინსერციულ მუტაგენეზში. დროზოფილას cut ლოკუსში ინტეგრირებული მდგ-ელემენტი აელენდა პლეოტროპულ ეუქტს. იგი იწვევდა როგორც ლოკუსის არასტაბილურობას, ასევე ახალ ლოკუსთა წარმოქმნას. ტრანსპოზიცირებული ლოკუსები რამდენიმე ათეული ნუკლეოტიდური წყვილით იყენენ ერთმანეთისგან დაცილებული. იგივე ტრანსპოზონი მკვეთრად ზრდიდა სხვა ლოკუსების მუტაბილობას. გამოვლენილია განსხვავებული კლასის მდგ-ელემენტების ერთჯერადი მასობრივი გადაადგილება (ე.წ. ტრანსპოზიცირული აფეთქება). იგი იწვევდა მრავლობით მუტაგენეზს.

დადგენილია ტრანსპოზიცირული მეხსიერების მოვლენა, კერძოდ მდგ-ელემენტების არამემთხვევითი, მიმართული ჩართვა გენომის კონკრეტულ საიტებში. იგი მუტაგენეზს სპეციფიკურ ხასიათს ანიჭებდა. კერძოდ, განსაზღვრეს ხუთი განსხვავებული სისტემის მდგ-ელემენტის ლოკალიზაციის უნარი დროზოფილას განსხვავებულ ხაზებში. მათი განმეორებითი ლოკალიზაცია მიმდინარეობდა ძირითადად იმ ლოკუსებში რომელიც საწყის ხაზს აღენიშნებოდა.

არაკანონიკურ გენეტიკურ ცვალებადობას მიეკუთვნება აგრეთვე **ჰიბრიდული დისგენეზი**. იგი წარმოადგენს გენეტიკური ცვალებადობის კორელირებულ სინდრომს, რომელიც ნიშანდობლივია ხაზთაშორისი ჰიბრიდებისათვის, კერძოდ რეციპროკული შეჯვარებიდან ერთ-ერთისათვის. XX ს. 70-იან წლებში დროზოფილაში სათანადოდ შერჩეული მშობლების შეჯვარებით გამოავლინეს ჰიბრიდული დისგენეზის მოვლენა. ამჟამად დროზოფილაში შესწავლილია ამ ფენომენის გამომწვევი რამდენიმე განსხვავებული სისტემა. ამ სისტემების ფენოტიპური ეფექტი მსგავსია, ისინი განსხვავდებიან მოლეკულურ-გენეტიკური მექანიზმებით. ჩვენ განვიხილავთ მხოლოდ ერთ-

ერთ მათგანს, სადღესოდ ყველაზე სრულყოფილად შესწავლილ P-M სისტემას (გერმინებიდან paternal და maternal – შესაბამისად მამისეული და დედისეული). ამ სისტემების $\text{♀MX}\sigma\text{P}$ შეჯვარების შემთხვევაში F_1 -ის ჰიბრიდებს აღენიშნებათ შემდეგი გენეტიკური ანომალიები: სრული ან ნაწილობრივი სტერილობა; რეკომბინაციის პროცესი მამრებში; მომატებული მუტაბილობა, რომელიც ხშირად ალელთა არასტაბილობას იწვევს; ქრომოსომული აბერაციებისა და ქრომოსომთა განურიდებლობის მაღალი სიხშირით ინდუქცია.

ჰიბრიდულ დისგენეზს P-ელემენტების მფლობელ მამისეული ქრომოსომებისა და M-ტიპის დედისეულ ციტოპლაზმას შორის შეუთავსებლობა იწვევს. იმ შემთხვევაში, თუ დედისეული ქრომოსომები ფლობენ P-ელემენტებს, მათში მცირე რაოდენობითაა და ანომალურია. P-ციტოტიპის ინდივიდს ელემენტის 30-60 ასლი გააჩნია, რომელიც გაფანტულია (დისპერგირებულია) გენომში. ასლების ნაწილი სრულია (ნორმალური), ნაწილი კი დეფექტური (გააჩნიათ სხვადასხვა სახის მიკროდელეციები). გენომში P-ელემენტების გრანსპოზიციას ახორციელებს ფერმენტი – გრანსპოზაზა. მეორე კოდირებული ფერმენტია – რეპრესორი (რეგულატორი): რეპრესორის დაგროვების შემთხვევაში, იგი ახდენს გრანსპოზაზას ინჰიბირებას, რის გამოც P-ციტოტიპის უჯრედებში იბოჭება P-ელემენტების გრანსპოზიცია. ჰიბრიდული დისგენეზის დროს P-ელემენტების ინტეგრაცია მაღალი სიხშირით მიმდინარეობს. P-ელემენტების გრანსპოზიცია ნიშანდობლივია მხოლოდ ჩანასახის უჯრედებისათვის პრემიოზურ სტადიაზე. მხოლოდ ამ უჯრედებში მიმდინარეობს P-ელემენტების გრანსკრიპტის სპლაისინგი, გრანსლაცია და გრანსპოზაზას სინთეზი.

§6. ევოლუციის ელემენტარული მოვლენა - პოპულაციის გენეტიკური შეღებნილობის ცვლილება

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ევოლუციის ელემენტარული სტრუქტურა (ერთეული) არის პოპულაცია, ხოლო ევოლუციის ელემენტარულ მოვლენად ამ სტრუქტურის მემკვიდრული ცვლილება არის მიჩნეული. ყველა ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე სპონტანური მუტაციური პროცესის გამო თაობათა მანძილზე (დროის ამა თუ იმ მონაკვეთში) არსებული ნებისმიერი ერთობლიობა პეტეროგენული ხდება. პომოგენური მხოლოდ ახლად წარმოქმნილი წმინდა ხაზები და კლონებია. ფენოტიპურად მეტ-ნაკლებად ერთგვაროვანწევრები-

ანი პოპულაციაც კი განსხვავებული გენოტიპების მქონე ერთობლიობაა (პეტეროგენულია).

პეტეროგენულობას იწვევს როგორც მუტაციური პროცესის მუდმივი ზეწოლა, ისე გენეტიკური მასალის რეკომბინაცია (იხ. §5). თუ ფაქტორები პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის (გენოფონდის) დინამიკაზე უმნიშვნელოდ მოქმედებს, მაშინ მისი გენეტიკური შედგენილობის უმნიშვნელო ფლუქტუაცია გვექნება. იგი ძირითადად ხანგრძლივი დროის განმავლობაში უცვლელი დარჩება. როდესაც ფაქტორები პოპულაციის გენეტიკურ შედგენილობაზე (გენოფონდზე) ხანგრძლივად და ინტენსიურად მოქმედებს, მაშინ იგი უსათუოდ შეიცვლება. თუ გენოფონდის ხანგრძლივი და მიმართული (ვექტორიზებული) ცვლილება მიმდინარეობს, მაშინ თავს იჩენს ევოლუციურად მნიშვნელოვანი ხდომილება – ელემენტარული ევოლუციური მოვლენა. ელემენტარული ევოლუციური მოვლენა არის პოპულაციის გენოფონდის ხანგრძლივი, შეუქცევადი და მიმართული (ვექტორიზებული) ცვლილება.

ევოლუციის ელემენტარული მოვლენა ჯერ კიდევ არ წარმოადგენს ევოლუციურ პროცესს. ამასთანავე, ნებისმიერი ევოლუციური პროცესის მიმდინარეობას (უმცირესით დაწყებული, უდიდესი მასშტაბით დამთავრებული) გენოფონდის ცვლილება უდევს საფუძვლად. ამრიგად, ევოლუციის ელემენტარული სტრუქტურა არის პოპულაცია, ხოლო ელემენტარული მოვლენა კი მისი გენეტიკური სტრუქტურის ცვლილება. მოწოდებული თეორიული ფორმულირება მკაფიოდ და ცალსახადაა ჩამოყალიბებული. მიკროევოლუციის მოძღვრების განვითარების თანამედროვე დონეზე ამდაგვარი ფორმულირება საესეებით დამაკმაყოფილებლად შეიძლება მივიჩნიოთ.

მაგრამ ბუნებაში ხშირად ვხვდებით ისეთ კომპლექსურ მოვლენებს, რომლებიც მკაფიოდ არ არის გამოვლენილი, ან მისი საბღვრები წაშლილია. განსაკუთრებით ეს ეხება ყველა იმ დინამიურსა და ფლუქტუირებად სტრუქტურასა და მოვლენას, რომელიც დროსა და სივრცეში იცვლება. ამ სახის სტრუქტურათა რიცხვს მიეკუთვნება პოპულაცია და მისი გენეტიკური სტრუქტურა. ზუსტი და მკაფიო თეორიული ფორმულირება აუცილებელი, მაგრამ არასაკმარისი პირობაა. მაშასადამე აუცილებელია, მრავალ კონკრეტულ პოპულაციაში გენოფონდის ფლუქტუაციისა და ვექტორიზებული ცვლილებების შესწავლა. შესაძლებელია სახეობის მსგავსად პოპულაციაც დროის გარკვეულ მონაკვეთში დივერგირების (განტოტვის) პროცესში იმყოფებოდეს, რომლის შედეგადაც საწყისი პოპულაცია ორ ან ორზე მეტ პოპულაციად ჩამოყალიბდება.

პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის დინამიკაზე მოქმედი ფაქტორი შესაძლოა მრავალი აღმოჩნდეს, ვინაიდან არაერთი მოვლენა სხვადასხვა ვით და მექანიზმებით გაულებს ასდენს გენოფონდზე. მოქმედების ხასიათისა და შედეგის მიხედვით შეიძლება გამოიყოს ძირითადი ელემენტარული ფაქტორები, რომლებიც აუცილებელი და საკმარისია ელემენტარული ევოლუციური პროცესის წარმართვისათვის. ევოლუციის ძირითად ელემენტარულ ფაქტორებს წარმოადგენს: ბუნებრივი გადარჩევა, მუტაციური პროცესი, გენთა დრეიფი, გენთა ნაკადი, იზოლაცია. მათგან გენოფონდის მდგრად, შეუქცევად მიმართულ ცვლილებას მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევა იწვევს.

§7. ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორები

7.1. მუტაციური პროცესი - ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორი

მუტაციის წარმოქმნის სიხშირე და მიზეზები

მუტაციური პროცესი პოპულაციის დინამიკაზე მოქმედი ფაქტორია. ყველა ცოცხალ ორგანიზმში მუტაციური პროცესი სპონტანურად და მუდმივად მიმდინარეობს. მუტაციური ცვალებადობის დროს ადგილი აქვს გენეტიკური მასალის თვისებრივ ან რაოდენობრივ ცვლილებას. მუტაციები ესაა ელემენტარული ევოლუციური მასალა. ადაპტური მნიშვნელობის მიხედვით მუტაციები შეიძლება იყოს სასარგებლო, ნეიტრალური ან საზიანო. ეს დაყოფა პირობითია, რადგანაც გარემო პირობების შეცვლისას სასარგებლო მუტაციები შეიძლება გახდეს საზიანო ან - პირიქით. გარემო პირობების შესაბამისად ერთი და იგივე მუტაცია შეიძლება პირობით საზიანო ან პირობით სასარგებლო აღმოჩნდეს. მუტაციების სადღეისოდ არსებული ყველა კლასიფიკაცია არასრულყოფილია (იხ. § 5.2).

რ. ფონ ბერსგოლის კონცეფციის თანახმად, გენური მუტაციის სპონტანური ინდუქცია რეპლიკაციის, რეკომბინაციის ან რეპარაციის პროცესში მომხდარი დარღვევის შედეგია. მიკროორგანიზმების, მცენარეებისა და ცხოველების მრავალ სახეობაში, აგრეთვე ადამიანში შესწავლილია ზოგიერთი გენის სპონტანური მუტაციის სიხშირე. ეს მაჩვენებელი სხვადასხვა გენისათვის განსხვავებულია და საშუალოდ 10^{-5} - 10^{-7} -მდე ფარგლებში ვარიირებს (იხ.: ცხრილი 7.1), თუმცა ზოგიერთი გენი უფრო დაბალი ან მაღალი სიხშირით მუტირებს.

სპონტანური მუტაციის წარმოქმნის სიხშირე
(ს. ინგუ-ვერტომოვი, 1989)

სახეობა და ნიშანი	მუტაციის სიხშირე გენომზე
Escherichia coli	
სტრეპტომიცინისადმი მდგრადობა	$4 \cdot 10^{-10}$
სტრეპტომიცინისადმი მგრძობელობა	$1 \cdot 10^{-9}$
T1 ფაგისადმი მდგრადობა	$2 \cdot 10^{-8}$
Clamidomonas reinhardti	
სტრეპტომიცინისადმი მდგრადობა	$1 \cdot 10^{-6}$
Neurospora crassa	
ადენინისადმი პროტოტროფიზმის აღდგენა	$4 \cdot 10^{-8}$
Zea mays	
კბილა თესლი	$1 \cdot 10^{-6}$
მეწამული თესლი	$1 \cdot 10^{-5}$
Drosophila melanogaster	
თეთრი თვალები	$4 \cdot 10^{-5}$
ყვითელი სხეული	$1 \cdot 10^{-4}$
ყავისფერი თვალი	$3 \cdot 10^{-5}$
Mus musculus	
ყავისფერი შეფერილობა	$8 \cdot 10^{-6}$
ალბინიზმი	$3 \cdot 10^{-5}$

გენის სპონტანური მუტაციის სიხშირეს გამოსახავენ ერთი თაობის გამეტების (ან გენომის) საერთო რაოდენობის თანაფარდობით მუტაციის შემცველ გამეტებთან. ერთი და იმავე გენის სპონტანური მუტაციის სიხშირე განსაზღვრულ ფარგლებში ვარიირებს, რომელიც საკმაოდ დაბალია. იმის გამო, რომ ორგანიზმებს გენთა საკმაოდ დიდი რაოდენობა მოეპოვებათ, მუტაციის მქონე გამეტების საერთო რაოდენობა მნიშვნელოვან სიდიდეს აღწევს. კერძოდ, მისი საერთო

რაოდენობა რამდენიმე პროცენტადან (ბაქტერიები, ერთუჯრედიანი წყალმცენარეები და სოკოები) 25%-მდე (დროზოფილა) ვარირებს. წარმოიქმნება საკმაოდ დიდი მასალა ბუნებრივი გადარჩევისათვის.

გამოირკვა, რომ მუტაციური პროცესი გენეტიკური მექანიზმებით კონტროლდება. გამოვლენილია გენები, რომლებიც ცვლიან (ზრდიან ან ამცირებენ) მუტაციის სიხშირეს. სონგანურ მუტაციურ პროცესს განიხილავენ, როგორც ადაპტურ ნიშანს. იგი ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების გზით ყალიბდება. მუტირების რეგულირება ევოლუციის დროს სხვადასხვა გზით მიიღწევა: რეპარაციული სისტემის ეფექტურობით და უჯრედში ავტომუტაგენური ან ანტიმუტაგენური ნივთიერებების კონცენტრაციის ცვლილებით.

მუტაციის გამოვლენა და სექტირი

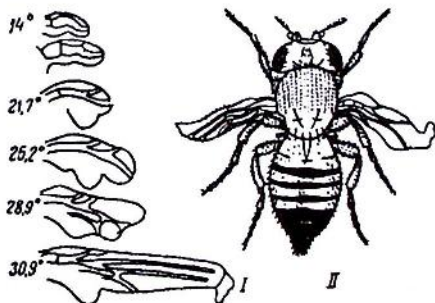
მუტაციის გამოვლენა ერთი მხრივ შეცვლილი ალელის დომინანტურ-რეცესიულ მდგომარეობაზეა დამოკიდებული. დომინანტური მუტაცია პირველსავე თაობაში ვლინდება და ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებას ექვემდებარება. თუ მუტაცია უპირატესობას ანიჭებს ორგანიზმს, იგი შეინახება, საზიანო კი გამოირიცხება, რადგან მისი მფლობელი ინდივიდი შესაბამისად ტოვებს შთამომავლობას ან იღუპება. თუ ახლად წარმოქმნილი მუტაცია რეცესიულია, მაშინ იგი პეტეროზოგოტულ მდგომარეობაში მრავალი თაობის განმავლობაში შეიძლება ხანგრძლივად დარჩეს პოპულაციაში, რადგან იგი ორგანიზმში პეტეროზოგოტულ მდგომარეობაში მოქმედებას ვერ აწევენ. ბუნებრივი გადარჩევა მასზე გაეყენას ახდენს მხოლოდ მაშინ, როდესაც მუტანტური ალელი პომოზოგოტურ მდგომარეობაში გადადის და ფენოტიპურად ვლინდება.

მეორე მხრივ, მუტანტური ალელის გამოვლენა დამოკიდებულია აგრეთვე იმ გარემოზე, რომელშიც მუტანტური ალელი ხედება. ხშირად ერთი და იგივე მუტანტური ალელი სხვადასხვა ორგანიზმში განსხვავებულ ფენოტიპურ ეფექტს ახდენს, რაც ექსპრესიულობითა (გენის ფენოტიპურად გამოვლენის ხარისხი) და პენეტრანტულობით (პოპულაციაში გენის გამოვლენის სიხშირე) არის გამოხატული. გენის გამოვლენის სიხშირეს **პენეტრანტულობა** ეწოდება. ზოგიერთი გენის ერთი და იგივე ალელი პოპულაციის მხოლოდ ნაწილში ვლინდება, დანარჩენში კი — არა. პენეტრანტულობის ხარისხს განსაზღვრავენ ალელის მფლობელ ინდივიდთა საერთო რაოდენობის ფენოტიპურად გამოვლენილ ინდივიდებთან პროცენტული თანაფარდობით. სრული პენეტრანტულობისას მუტირებული გენის დომინანტური ან რეცესიული ალელი უკლებლივ ყველა ინდივიდში (100%) ვლინდება. არასრული

პენეტრანტულობის დროს გენის ღომინანტური ან რეცესიული ალელის ეფექტი პოპულაციის წევრთა მხოლოდ ერთ ნაწილში ვლინდება.

ზოგჯერ ერთსა და იმავე ალელის გამოვლენის ხარისხი პოპულაციის წევრებში განსხვავებულია. ერთნაირი გენოტიპის ინდივიდებში გენის გამოვლენის ნაირგვარ დონეს ექსპრესულობა ეწოდება. პენეტრანტულობა გვიჩვენებს პოპულაციის წევრთა რა ნაწილში ვლინდება ნიშანი, ექსპრესულობა მიუთითებს, თუ რა ოდენობით ვარიირებს გენის გამოვლენის დონე. ექსპრესულობა შინაგან და გარეგან გარემოზე ერთნაირი გენოტიპის მქონე ინდივიდების რეაქციას გამოხატავს. ამ რეაქციას ორგანიზმებისა და მთლიანად პოპულაციისათვის დიდი ადაპტური მნიშვნელობა აქვს. ამ უნარს ორგანიზმში ბუნებრივი გადარჩევით ინარჩუნებს.

ნებისმიერი ნიშან-თვისების (ფენის) ჩამოყალიბება გარემო პირობებისა და გენოტიპის ურთიერთქმედების შედეგად ხორციელდება. მაგალითად, დროზოფილაში მუტაცია vestigial-ის („ჩანასახოვანი ფრთები“) გამოვლენა გარემოს ტემპერატურაზე დამოკიდებულია. 14°C ტემპერატურაზე განვითარებულ ინდივიდს ფრთები საერთოდ არ გააჩნია, ხოლო 31°C ტემპერატურაზე კი თითქმის ნორმალური ფრთები აქვს (სურ.7.1.).



სურ. 7.1. სხედასხვა ტემპერატურის გავლენა დროზოფილას ფრთის განვითარებაზე. 1 – ფრთის ზომის ცვლილება სხედასხვა ტემპერატურაზე განვითარებულ მუტანტ ბუზებში. 2 – მუტაცია „vestigial“ – (ჩანასახოვანი ფრთები) განვითარებული 29°C ტემპერატურაზე (გ. გულიაევი, 1971).

მუტაციის სპონტანური ინდუქცია ორგანიზმის ონტოგენეზის ნებისმიერ პერიოდში ხდება, გამეგებიდან და ზიგოგებიდან მოყოლებული, ვიდრე ორგანიზმის სიბერით დამთავრებული. იგი ორგანიზმის ნებისმიერი ნიშან-თვისების განსამზღვრელ გენში მიმდინარეობს. სპონტანურ მუტაციურ პროცესს ფართო სპექტრი გააჩნია. განსხვავებული დონით ორგანიზმის ყველა ნიშნისა და თვისების (მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური, ბიოქიმიური, ეთოლოგიური და ა.შ.) განსამზღვრელი გენების მუტაცია ხდება. მუტაციამ შეიძლება შეასუსტოს ან გააძლიეროს ნიშანი. მუტაციის შედეგად ნიშანი შეიძლება მკვეთრად იყოს გამოხატული (ლეგალური მუტაციის ჩათვლით) ან თითქმის უშინშენილოდ (ე.წ. „მცირე“ მუტაციები). წარმოიქმნება საკმაოდ მრავალფეროვანი მასალა ევოლუციის პროცესისათვის.

მუტაციების გავრცელება და მუტაციური პროცესის გავლენა პოპულაციის სტრუქტურაზე

მიკროორგანიზმთა, მცენარეთა და ცხოველთა პოპულაციების შესწავლისას გამოირკვა, რომ ისინი განსხვავდებიან მუტაციის შეხვედრის სიხშირით. ბუნებაში არ ვხვდება ერთსა და იმავე სახეობის ორი ერთნაირი გენეტიკური სტრუქტურის (გენოფონდის) მქონე პოპულაცია. ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან როგორც შემობელი, ისე საკმაოდ დაცილებული პოპულაციები. მცენარეების (დევისპირა, ია, თავეცებლა და სხვ.), უხერხემლო ცხოველების (დროზოფილა, ჭიაჩაია), ხერხემლიანების (სახლის თაგვი, ვირთაგვა, მემინდვრია და სხვ.) პოპულაციების შესწავლისას გამოირკვა, რომ ისინი განსხვავდებიან ერთიმეორისაგან გენური, ქრომოსომული ან გენომური მუტაციების შეხვედრის სიხშირით.

ახლად წარმოქმნილი მუტაციების დიდი ნაწილი ორგანიზმისათვის საშიანოა, რადგან ისინი ცვლიან ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბებულ ერთიან გენეტიკურ სტრუქტურას. ინდივიდის გენეტიკური სტრუქტურის (გენოტიპის) ჩამოყალიბება ევოლუციის პროცესში უკეთესი კომბინაციების გადარჩევის გზით მიმდინარეობს. ნებისმიერი გადახრა ამ სისტემაში იწვევს დისბალანსს. ამიტომაც გადახრები მეტწილად საშიანოა. ბუნებრივ პოპულაციებში ერთი მხრივ, რეცესიული მუტაციების ფართო გავრცელება წარმოადგენს გენეტიკურ გვიროს პოპულაციისათვის, მაგრამ მეორე მხრივ, ის, როგორც სამობილიზაციო რეზერვი, ემსახურება პროგრესულ ევოლუციას. გენთა ნაირგვარი მუტაციები, რომლებიც განსხვავებული სიხშირით წარმოიქმნება, არღვევს პოპულაციაში არსებულ წონასწორობას, ხოლო

შემდგომ კელავ მყარდება გენოტიპთა ახალი წონასწორობა. ამრიგად, პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა იცვლება ერთი წონასწორობიდან მეორე წონასწორობამდე, რაც მისი დინამიკის ხასიათს განსაზღვრავს.

პოპულაციის გენოფონდი ყოველ თაობაში ახალი მუტაციებით ივსება. ამ პროცესს მუტაციური მუწოლა ეწოდება. მუტაციური მუწოლის დონე განსაზღვრავს პოპულაციაში სხვადასხვა გენის ალელების სიხშირეს. მუტაციის გავრცელებას პოპულაციაში განაპირობებს, უწინარეს ყოვლისა, გენის მუტაბილობა (ამა თუ იმ ლოკუსის მუტაციის უნარი), მაგრამ მისი დონე დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა გავლენას ახდენს მუტაცია ინდივიდის ცხოველმყოფელობასა და ნაყოფიერებაზე.

სქესობრივი პროცესის მეშვეობით ხდება საზიანო მუტაციების „უენებელყოფა“. კერძოდ, შეინიშნება ამ გიპის მუტაციების პეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში გადასვლა. მრავალი მუტაცია პეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში მეტწილად აძლიერებს სიცოცხლის უნარიანობას (ხდება ე.წ. პეტეროზისი). სქესობრივი პროცესით ერთი მხრივ ხორციელდება მუტაციის გზით ახლად წარმოქმნილი გენეტიკური მასალის შენახვა, მეორე მხრივ, საზიანო მუტაციების უენებელყოფა, გადაყავს რა იგი „ფარულ“ (პეტეროზიგოტურ) მდგომარეობაში.

მუტაციათა მცირე ნაწილი სასარგებლო ან ნეიგრალური აღმოჩნდება. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად ხდება, თაობათა მანძილზე მათი შენარჩუნება და შეიძლება მნიშვნელოვანი როლიც შეასრულოს ევოლუციის პროცესში. ამჟამად მიაჩნიათ, რომ ევოლუციაში არსებით როლს მცირე მუტაციები ასრულებენ, რადგან ისინი ნიშნის უმნიშვნელო ცვლილებას იწვევენ; სასარგებლო მცირე მუტაციების გენოტიპში დაგროვებისას ნიშნის არსებითი ცვლილება ხდება.

მრავალი მუტაცია პლეოტროპული მოქმედებისაა: ზოგჯერ ერთ ნიშანზე დადებითად მოქმედებს, მეორეზე კი უარყოფითად. თუ დადებითი ეფექტი ჭარბობს უარყოფითს, მაშინ ასეთი მუტაცია პეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში ინახება. მიმდინარეობს გენი-მოდიფიკატორებისა და მცირე მუტაციების მეშვეობით პლეოტროპულ მუტაციაზე მემოქმედება და უარყოფითი ეფექტის შესუსტება. როდესაც მუტანტურ ინდივიდებს შესაძრწნევი უპირატესობა აქვთ საწყის ფორმებთან შედარებით: სწრაფად ვრცელდებიან ბუნებაში და სახლდებიან სახეობისათვის ადრე არსებობისათვის ნაკლებ ხელსაყრელ პირობებში.

ოკეანურ კუნძულებზე, სადაც განუწყვეტლივ ქრის ქარი, გავრცელებულია მწერები, რომლებსაც ფრენის უნარი არა აქვთ. უნდა აღინიშნოს, რომ ეს მოვლენა პიპოთემის სახით ჯერ კიდევ ჩ. დარვინმა განიხილა. იშვიათი მუტაციებიც კი, რომლებიც ფრთების რელუქციას

იწვევენ, სასარგებლო აღმოჩნდებოდა. ფრთიანი მწერები ქარს მიჰქონდა ზღვაში და მასიურად ილუკებოდნენ. დროზოფილაში ინდუციონებულა მრავალი სახის მუტაცია, რომლებიც ფრთის ცელილებას იწვევს. მაგ. vestigial, apterous („უფრთო“) და სხვა. მუტაცია vestigial-ი პლეოტროპული მოქმედებისაა, იგი ნაყოფიერებას აქვეითებს.

ხელოვნური გაწონასწორებული პოპულაცია, რომელიც ჩანასახოვანფრთიანი და ნორმალურფრთიანი (ველური ტიპი) ინდივიდებისაგან შედგებოდა, ყუთებში მოათავსეს და ზღვის სანაპიროზე განალაგეს. ორი თვის განმავლობაში ქარიან ამინდში, პოპულაციის შემადგენლობა შეიცვალა (2,5%-დან ჩანასახოვანფრთიანი ბუზების რაოდენობა 67%-მდე გაიზარდა). უქარო ამინდის დროს კი პოპულაციის შემადგენლობა არ იცვლებოდა. როდესაც ყუთები დახურულ შენობაში მოათავსეს, ფრთიანმა ფორმებმა, მაღალი ნაყოფიერების გამო, ჩანასახოვანი ფორმები ძლიერ შეავიწროვეს. ოკეანის კუნძულებზე უფრო ფორმების გაჩენა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ექსპერიმენტულად იქნა დამტკიცებული.

განუწყვეტელი ცვალებადობა ორგანიზმისათვის საშიანო იქნებოდა, რადგანაც გენების სასარგებლო კომბინაციების დამყარების შესაძლებლობა მოისპობოდა. ამიტომ ევოლუციის პროცესში გამოიშვა მავდა მექანიზმები, რომლებიც ზღუდავენ როგორც მუტაციის სიხშირეს, ისე სპექტრს. მოლეკულურ დონეზე ასეთი მექანიზმია კოდში სინონიმური გრაძლეგების არსებობა, რეპარაციის სისტემები, გენეტიკური პროცესების გენეტიკური კონტროლი; უჯრედის დონეზე ქრომოსომების ინდივიდუალურობა და შეჭიდულ გენთა არსებობა; ორგანიზმის დონეზე მიტოზური გაყოფა და ქრომოსომთა დიპლოიდური კომპლექტის არსებობა; პოპულაციის დონეზე კი პანმიქსის დარღვევა და არსებობისათვის ბრძოლაში ინდივიდთა გარკვეული ნაწილის დაღუპვა (ელემინაცია).

მუტაციური პროცესის არამიმართული ხასიათი

გენეტიკასა და ევოლუციურ თეორიაში მნიშვნელოვანი კონცეფციაა ის, რომ მუტაციურ პროცესს არამიმართული და შემთხვევითი ხასიათი აქვს. ეს კი იმას ნიშნავს, რომ ახლად წარმოქმნილი მუტაცია არაადეკვატურია მასზე მოქმედი ფაქტორის მიმართ. მაგ., კოლხიციანით გამოწვეული პოლიპლოიდია, ორგანიზმს ამ ალკალოიდის მოქმედებისაგან არ იცავს, ხოლო რადიაციით ინდუცირებული მუტაციები არ იწვევენ მისგან დამცველი ნივთიერებების – რადიოპროტექტორების გამოიშვებებს. ყოველი მუტაციის მუტაციების მთელ სპექტრს იწვევს, ისინი სხვადასხვა სახის მუტაციის ინდუქციას

იწვევენ. სხვადასხვა მუტაგენს კი აქვს შესაფერისი მუტაციის ინდუქციის უნარი. ღნმ-ის მოლეკულაში ერთი წყვილი ნუკლეოტიდის ცვლილება მუტაციის ინდუქციას იწვევს. რადიუსი, სადაც მუტაციური ცვლილება ხდება, საკმაოდ მცირეა და 10^{-7} სმ-ის ტოლია. მუტაციური პროცესი შემთხვევითი პროცესია. შეუძლებელია წინასწარ განისაზღვროს, როდის და სად მოხდება ესა თუ ის მუტაცია. მაგრამ შეიძლება ვივარაუდოთ მოცემულ ლოკუსში რა სიხშირით მოხდება მუტაციის ინდუქცია.

მუტაციური პროცესის მეთოდოლოგია ევოლუციაში

სხვადასხვა ტიპის მუტაციების წარმოშობის სიხშირით პოპულაციების განსხვავება, მუტაციების ორგანიზმის შინაშენელოვან ნიშნებზე მოქმედება, ბუნებრივი პოპულაციების პეტეროგენულობა და მათი გავრეება მუტაციებით საშუალებას გვაძლევს დავასკვნათ, რომ მუტაციები ევოლუციის ელემენტარული მასალაა.

მუტაციური პროცესის ევოლუციური როლი, აგრეთვე, იმაში მდგომარეობს, რომ იგი განაპირობებს პოპულაციაში მაღალი დონით პეტეროგენულობის შენარჩუნებას. პეტეროგენულობას კი ეფუძნება ევოლუციის სხვა ელემენტარული ფაქტორების, მათ შორის ბუნებრივი გადარჩევის, მოქმედება. ამრიგად, მუტაციური პროცესი არის ელემენტარული ევოლუციური მასალის მიმწოდებელი ფაქტორი.

7.2. გენთა დრეიფი როგორც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორი

პოპულაციაში ალელთა სიხშირეზე გავლენას ახდენს გენთა დრეიფი. ამერიკელმა მეცნიერმა ს.რაიგმა და რუსმა გენეტიკოსებმა ნ. დუბინინმა და ლ. რომაშოვმა ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად და ერთდროულად დაადგინეს (1931) ნებისმიერ განსაზღვრულ პოპულაციაში თაობათა მანძილზე ალელთა მოცემული კონცენტრაციის განუსაზღვრელად შენარჩუნების შეუძლებლობა. პოპულაციაში ალელთა კონცენტრაციის დარღვევა შეიძლება მოხდეს მუტაციური პროცესისა და ბუნებრივი გადარჩევის გარეშე. თაობათა მანძილზე (ბიოლოგიურ დროში) შემთხვევითი პროცესებით გამოწვეულ ალელთა სიხშირის ცვლილებას პოპულაციაში **გენთა დრეიფი** (გენეტიკურ-ავტომატური პროცესი) ეწოდება. გენთა დრეიფი განსაკუთრებით შესამჩნევია მცირერიცხოვან პოპულაციებში.

ალელთა წონასწორობის პარდი-ვაინბერგის კანონი 30-იან წლებამდე უნივერსალურად მიაჩნდათ. იგი არ ირღვევა, როდესაც პოპუ-

ლაცია უსასრულოდ მრავალრიცხოვანია და მიმდინარეობს პანმიქსია (იხ. §.4). მაგრამ სინამდვილეში ბუნებრივ პოპულაციებში ეს პირობა არასდროს არ რეალიზდება. საარსებო პირობების ცვლილების შედეგად ხდება პოპულაციის რიცხოვნობის მკვეთრი ზრდა ან შემცირება, ე.წ. სიცოცხლის (პოპულაციური) ტალღები (ჩეკვერიკოვი, 1926). ნებისმიერი პოპულაცია გადის მაქსიმალური და მინიმალური რიცხოვნობის პერიოდებს, რომელსაც შეიძლება პქონდეს ციკლური ან აციკლური ხასიათი. ამ სახის ფლუქტუაციის მიზეზი საკმაოდ მრავალგვარია. იგი შეიძლება გამოიწვიოს როგორც აბიოტურმა, ისე ბიოტურმა ეკოლოგიურმა ფაქტორებმა. ორგანულ ბუნებაში ნაირგვარ პოპულაციურ ტალღებს ვხვდებით. განვიხილოთ ძირითადი მათგანი:

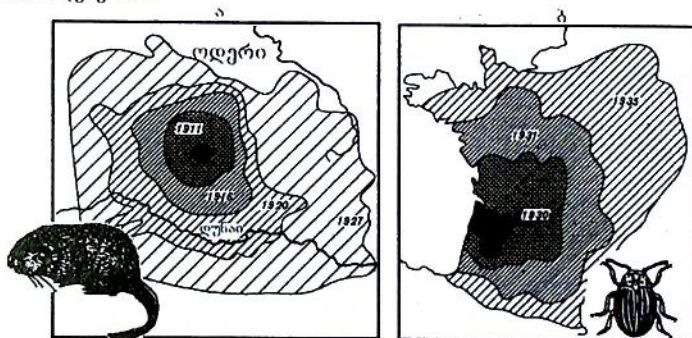
1. **ხანმოკლედ მცხოვრები ორგანიზმების რიცხოვნობის ციკლური მერყეობა.** იგი ახასიათებს ერთწლიან მცენარეებს, მრავალ მწერს, სოკოსა და მიკროორგანიზმს. რიცხოვნობის ამდაგვარი სემონური მერყეობა მკაფიოდაა გამოხატული მიკროორგანიზმებში. მაგალითად, გრიპისა და სხვა მსგავსი დაავადებების საგაზაფხულო და საშემოდგომო ტალღები, რაც ვირუსების მასობრივი გამრავლებითაა გამოწვეული.

2. **რიცხოვნობის აციკლური მერყეობა, გამოწვეული სხვადასხვა ფაქტორის შემთხვევითი თანხვედრით.** იგი უმთავრესად გამოწვეულია კვებით ჯაჭვში კონკრეტული პოპულაციისათვის ხელსაყრელი პირობების შექმნით. მაგ. მტაცებლების რიცხვის შემცირება მსხვერპლთათვის, მტაცებლებისათვის საკვები რესურსების გამრდა და სხვა.

3. **ახალ რაიონებში სახეობათა რიცხოვნობის აფეთქებები,** როდესაც არა ჰყავთ ბუნებრივი მტრები. საილუსტრაციოდ შეიძლება დაეხასხებოთ XIX-XX სს. აესტრალიაში ბოცვერის მასობრივი გავრცელება; ჩრდილოეთ ამერიკაში – სახლის ბელურისა; ევრაზიაში – კანადური ელოდეს, ამერიკული წაულას, ონდანტრასი და კოლორადოს ხოჭოსი, საქართველოში – დიდი ლაფანჭამიასი და სხვა (იხ.: სურ. 7.2). XVI-XVII სს. შღვაოსნობის განვითარების შედეგად ვირთაგვები (*Rattus norvegicus*) განსახლდნენ მთელ მსოფლიოში. ადამიანის სამოსახლოსთან ნაგავსაყრელებმა ხელი შეუწყო ოთახის ბუზის (*Musca domestica*) რიცხოვნობის მკვეთრ ზრდას.

4. **ბუნებრივ „კატასტროფებთან“ დაკავშირებული რიცხოვნობის მკვეთრი მერყეობა.** იგი გამოწვეულია ეკოცენოზების ან მთელი ლანდშაფტების დამლით, გვალით, ხანძრით და ა.შ. სწრაფი გადაადგილების უნარის მქონე ფორმები (მაგ., მსხვილი ძუძუმწოვრები, ფრინველები და სხვა) და ნიადაგის ღრმა ფენებში ბინადარი ინდივიდები, შედარებით ნაკლებად ნადგურდებიან, ხოლო ხმელეთის ზედაპირზე ბინადარი უძრავი ან ნაკლებმოძრავი (მცენარეები, მო-

ლუსკები, მყვარები, რეპკილები და სხვ.) ფორმები დიდი რაოდენობით ილუქებიან.



სურ. 7.2. ონდაგრას და კოლორადოს ხოჭოს მიერ ტერიტორიის სწრაფი ექსპანსია. ა. ონდაგრას (*Ondatra zibetia*) გავრცელება ცენტრალურ ევროპაში 1909-1927 წლებში. ბ. კოლორადოს ხოჭოს (*Leptinotera decimlineata*) სწრაფი განსახლება 1930-1935 წლებში, ევროპაში (ნ. გიმოფევე-ერესოესკი და სხვ., 1977).

პოპულაციის გენოფონდის ცვლილება ხდება როგორც მაქსიმალური, ისე მინიმალური რიცხოვნობისას. რიცხოვნობის გაზრდისას აღრე კუნძულებრივად განლაგებული (განცალკევებული) პოპულაციების გენოფონდი ერთიანდება. იმის გამო, რომ თითოეული პოპულაცია თავისი გენეტიკური სტრუქტურით – გენოფონდით უნიკალურია, გაერთიანების გამო მათ საწყისისაგან განსხვავებული გენოფონდი უყალიბდებათ. რიცხოვნობის ზრდა პოპულაციათა შორის მიგრაციების ინტენსიფიკაციას იწვევს, რაც ხელს უწყობს გენოფონდში ალელთა კონცენტრაციის ცვლილებას. რიცხოვნობის ზრდას, ჩვეულებრივ, თან ახლავს შიგნითაგან არსებობისათვის ბრძოლის გამძაფრება და არეალის გაფართოება. როდესაც პოპულაციაში რიცხოვნობის მაგება პიკს აღწევს, ინდივიდთა ზოგიერთი ჯგუფი არეალის საზღვრებს გარეთ მიგრირებს. ისინი მათთვის უჩვეულო საარსებო გარემოში აღმოჩნდებიან. განსხვავებული საარსებო პირობების გამო მეტწილად ასეთი მცირერიცხოვანი ჯგუფები ილუქებიან. იშვიათად, სასარგებლო გენეტიკური სტრუქტურის გამო ზოგიერთი პოპულაცია გადარჩება. ისინი იზოლირებული აღმოჩნდებიან პოპულაციის ძირითადი მასისაგან. ბუნებრივია, მათი გენოფონდი განსხვავდება ძირითადისაგან და მასზე ღარიბია.

როდესაც პოპულაციის რიცხოვნობა მკვეთრად ეცემა, შემთხვევით ინდივიდთა მცირე რაოდენობა გადარჩება. ასეთი პოპულაციის გენური სიხშირე საწყისისაგან განსხვავებული იქნება. თუ შემდგომში რიცხოვნობა კვლავ გაიზრდება, მაშინ ახალ აფეთქებას დასაბამს მისცემს ინდივიდთა ეს მცირერიცხოვანი ჯგუფი. ამდაგვარი პოპულაციის გენოფონდს ამ მცირე ჯგუფის გენეტიკური შემადგენლობა განსაზღვრავს. რაც უფრო მცირერიცხოვანია ინდივიდთა ამონაკრები, მით უფრო მაღალია ალელთა სიხშირის მერყეობა. ალელთა ეს მერყეობა (გენთა დრეიფი) შემთხვევითია და გადარჩევის შედეგს არ წარმოადგენს. როდესაც პოპულაცია ბუნებრივ გადარჩევას ექვემდებარება, მაშინ იმავე მიმართულებით მიმდინარე ნებისმიერი შემთხვევითი ცვლილება გადარჩევის ეფექტურობას ზრდის ე.ი. აბლიერებს ან აჩქარებს. პირუკუ, გადარჩევის საწინააღმდეგოდ მიმართული ნებისმიერი შემთხვევითი ცვლილება ანელებს გადარჩევას. გენთა დრეიფი არამიმართული პროცესია, ამდაგვარმა პერეგრუბაციამ შეიძლება გამოიწვიოს ადაპტური ღირებულების მქონე ალელების ელიმინაცია და მოხდეს ნაკლები ადაპტური მნიშვნელობის ალელების ფიქსაცია. ამ შემთხვევაში ჩნდება შუუქცევადი ცვლილება (თუ დაკარგული ალელი მუტაციის შედეგად კვლავ არ ინდუცირდა). თუ გენთა დრეიფი შეგუებულობას მკვეთრად აქვეითებს, მაშინ ასეთი ინდივიდები შეიძლება ამოწყდეს. ამრიგად, გენთა დრეიფის შედეგად წარმოქმნილი ყველა ცვლილება როდი შენარჩუნდება. მაგრამ ზოგჯერ წარმოიქმნება მეტად შეგუებული ინდივიდები. ე. მაირმა ამ შემთხვევას „გენეტიკური რევოლუცია“ უწოდა. ზოგიერთი ევოლუციონისტი მიიჩნევს, რომ ახალი სახეობა სწორედ ამდაგვარი პროცესის შედეგად ყალიბდება. მაგრამ ამ მოსაზრებას მკვლევართა დიდი ნაწილი არ იზიარებს.

თუ რაგომაა ეფექტური მცირერიცხოვან პოპულაციებში გენთა დრეიფი, ამის საილუსტრაციოდ განვიხილოთ შემდეგი მაგალითი: დავუშვათ, რომ ორი განსხვავებული რიცხოვნობის პოპულაციაში გენთა სიხშირეები თანაბარია და იშვიათი ალელი ინდივიდთა 1%-ში გვხვდება ($q=0,01$). შემთხვევითი მოვლენის შედეგად მოხდა ამ ალელის მქონე ინდივიდთა ელიმინაცია პოპულაციიდან, ე.ი. $q=0$. თუ პოპულაცია 1.000.000 წევრისაგან შედგება, მაშინ იშვიათი ალელი 10.000 ინდივიდს ექნება. ხოლო თუ მეორე პოპულაცია 100 წევრისაგან შედგება, მაშინ ალელი მხოლოდ 1 ინდივიდს აღმოაჩნდება. ბუნებრივია ალელის შემთხვევითი დაკარგვის ალბათობა მცირერიცხოვანი (მეორე შემთხვევა) პოპულაციიდან გაცილებით მაღალია, ვიდრე მრავალრიცხოვანიდან.

გენტა დრეიფთანაა დაკავშირებული ე.წ. **დამფუძნებლის პრინციპი** (ემაირი, 1974). ამ მოვლენას ეხვებით იმიგრაციის შედეგად ახალი პოპულაციის ფორმირებისას. როგორც უკვე აღინიშნა, საწყისი პოპულაციიდან შემთხვევითი ამორჩევით ინდივიდთა ძალზე მცირე ჯგუფი შეიძლება განსახლდეს და სხვა ტერიტორია დაიჭიროს. ბუნებრივია, ინდივიდთა ეს მცირერიცხოვანი ამონაკრები ალელთა შედგენილობით არატიპურია და განსხვავდება საწყისი პოპულაციისაგან. ზოგიერთი ალელის კონცენტრაცია მაღალი იქნება, ზოგიერთი კი მათში საერთოდ არ აღმოჩნდება. ასორტატული შეჯვარების შედეგად ასეთ **პიონერულ** პოპულაციაში ყალიბდება ახალი გენოფონდი, რომელიც საწყისისაგან ალელთა კონცენტრაციითაა განსხვავებული. გენტა დრეიფით, იშვიათ ალელთა დაკარგვის გამო წესისამებრ, გენეტიკური ცვალებადობა ქვეითდება. ხანგრძლივი ასორტატული შეჯვარება ამცირებს პოპულაციაში პეტეროზიტების რაოდენობას, მკვეთრად ზრდის პომოზიტების წილს. ამრიგად, პოპულაცია მეტად დაბალი პოლიმორფულობით ხასიათდება. ახალი პოპულაცია სათავეს ამდაგვარი გაღარიბებული გენოფონდიდან იღებს. პოპულაციის დინამიკაზე მოქმედი ფაქტორების (მუტაციური პროცესი, ბუნებრივი გადარჩევა და სხვ.) ზემოქმედებით იცვლება გენტა კონცენტრაცია გენოფონდში და იგი პოლიმორფული ხდება. **საწყისი განსაზღვრული გენოფონდის გავლენას პოპულაციის შემდგომ ბედზე დამფუძნებლის პრინციპი ეწოდება.**

ოკეანის კუნძულებზე დასახლებული მრავალი სახეობა, რომლებიც ამჟამად დიდი რიცხოვნობით გამოირჩევა, ოდესღაც შემთხვევით მოხვედრილი ერთი (განაყოფიერებული მდედრი, პერმაფროდიტი ორგანიზმი, თესლი და სხვ.) ან რამდენიმე ინდივიდისაგან იღებს სათავეს. დამფუძნებლის ეფექტი გამოვლენილია ადამიანის მრავალ მცირერიცხოვან პოპულაციაში.

აშშ-ს პენსილვანიის შტატის ქალაქ ლანკასტერში სახლობს რელიგიური იზოლატი (დახშული პოპულაცია), ქორწინება მხოლოდ პოპულაციის წევრებს შორის ხდება. პოპულაციაში მაღალი სიხშირით გვხვდება ელისა – ვან კრეველდის (Evc) სინდრომი. დამახასიათებელია განსაკუთრებული ფორმის ჯუჯა სხეული და პოლიდაქტილია. ნიშანი რეცესიულია და პომოზიტებს უყალიბდებათ. რელიგიურ იზოლატს სამმა ცოლქმრულმა წყვილმა დაუდო სათავე, რომლებიც 1770 წელს ევროპიდან ამერიკაში გადასახლდნენ. პოპულაციის 40 საგვარტომოდან, რომელიც 13000 ადამიანს მოიცავს, 82 სინდრომის მატარებელია. ინბრიდინგის გათვალისწინებით გამოთვლილია რეცესიული გენის საშუალო სიხშირე, რომელიც დაახლოებით 0,066 შე-

ადგენს, ხოლო დაავადების სიხშირე – 0,005-ის ტოლია. თემის დამფუძნებელი ცოლქმრული წყვილებიდან მხოლოდ ერთი – სამუელ კინგი, ან მისი მეუღლე იყო პეტეროზიოგოგი. ამ მონაცემებიდან ირკვევა, რომ რელიგიურ იზოლატში დაავადების მაღალი სიხშირე დამფუძნებლის ეფექტიანად გამოწვეული (ფ. ჯედრიკი, 2004).

იშვიათ ან გაჭრობის პირას მისულ სახეობებში მცირერიცხოვანი პოპულაციებს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. უსისგემო ნადირობის შედეგად ზღვის სპილო (*Mirounga leonina*) XIX საუკუნეში მთლიანად ამოწყდა. კუნძულ გვადალუპეს (მექსიკა) ზოგიერთ პლაჟზე შემთხვევით 20-მდე ინდივიდი გადარჩა. დაცვის უმკაცრესი ზომების შედეგად ზღვის სპილოს რაოდენობამ ამჟამად 100 000 ინდივიდს მიაღწია, რომელიც სათავეს ამ მცირერიცხოვანი კოლონიიდან იღებს.

მრავალი სახეობა, როგორცაა პრევეალსკის ცხენი, კალიფორნიული კონდორი, მექსიკური მგელი გადაშენების პირასაა მისული. ამ სახეობის ამჟამად მცხოვრები ინდივიდები ხელოვნურ პირობებშია გამრავლებული და წარმომობილია მცირერიცხოვანი ჯგუფიდან. მაგალითად, პრევეალსკის ცხენი 1900 წელს დაჭერილი 13 ინდივიდიდანაა მიღებული, კონდორი კი 1970 წელს მექსიკაში დაჭერილი 14 ფრინველიდანაა წარმომობილი. ბუნებრივია, ყველა ჩამოთვლილ შემთხვევაში დამფუძნებლის ფენომენი მოქმედებს.

გენეტიკური დრეიფის თეორია ბუნებრივ და ხელოვნურ პოპულაციებში ჩატარებული გამოკვლევების საფუძველზე არაერთხელ გადაისინჯა. ამ მოვლენის აღმოჩენები ს. რაიტი და ნ. ლუბინინი თავდაპირველად გენთა დრეიფს თითქმის ისეთსავე მნიშვნელობას ანიჭებდნენ, როგორც ბუნებრივ გადარჩევას აქვს. მოგვიანებით თვით ავტორებმა შეიცვალეს პოზიცია. ევოლუციურ თეორიასა და პოპულაციის გენეტიკაში დამკვიდრდა შეხედულება, რომ მიკროეოლუციაში პრიმატი სელექციურ ფაქტორებს ენიჭება, ხოლო სტოქასტური პროცესები მეორეხარისხოვან როლს ასრულებენ. XX საუკუნის 60-იან წლების შემდეგ გენეტიკური დრეიფის ევოლუციური როლის შესახებ დისკუსია გამწვავდა, კერძოდ, ცილების მაღალი პოლიმორფულობის გამოვლენასთან დაკავშირებით წამოაყენეს ნეიტრალური ევოლუციის კონცეფცია (იხ.: §14.1). ამ კონცეფციის მიხედვით, მოლეკულურ დონეზე ევოლუციურ პროცესში წამყვან როლს გენთა დრეიფი ასრულებს. საზოგადოდ, გენთა დრეიფი და ინბრიდინგი პეტეროზიოგოგულობაზე მსგავს მოქმედებას ავლენენ, საბოლოო მოსალოდნელი შედეგებით კი – განსხვავდებიან.

გენეტიკური დრეიფის როგორც ევოლუციური ფაქტორის როლი ჯერ კიდევ არ შეიძლება ჩაითვალოს საბოლოო გადაწყვეტილად და

შემდგომ შესწავლას საჭიროებს. გენთა ღრვიფი არის შემთხვევითი, არამომართული პროცესი და მუტაციურ პროცესთან ერთად ელემენტარული მასალის ერთგვარ „მიმწოდებელ“ ფაქტორს წამოადგენს.

7.3. გენთა ნაკადი როგორც ეპოლუსიის ელემენტარული ფაქტორი

ნებისმიერი სახეობა არის რთული, მრავალსაფეხურიანი იერარქიული სისტემა. მასში გაერთიანებულია სხვადასხვა შიდასახეობრივი კატეგორიები, როგორებიცაა ქვესახეობა, ეკოტიპი, რასა, ღემი, პოპულაცია და ა.შ. (იხ.: §11.4). სახეობის ელემენტარულ-სტრუქტურულ ერთეულს პოპულაცია წარმოადგენს. ამასთანავე, სახეობა წარმოადგენს ინტეგრირებულ სისტემას. სახეობის შემადგენელ სტრუქტურებს შორის ინტეგრაცია გენთა ნაკადით მყარდება. გენთა ნაკადი მიეკუთვნება პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის დინამიკაზე მოქმედ ფაქტორს. პოპულაციათა შორის გენთა მიმოცვლას, გენთა ნაკადი ეწოდება. ერთი პოპულაციიდან მეორეში ინდივიდთა მცირე ჯგუფის იმიგრაცია იწვევს, მასში განსხვავებულ ალელთა შემთხვევით მოხვედრას. იმის გამო, რომ ერთ პოპულაციას ალელთა გარკვეული ფორმები აკლდება, მეორეს კი ემატება, თითოეულის გენოფონდში ალელთა ხვედრითი პროპორციები იცვლება. გენთა ნაკადის მეშვეობით პოპულაციაში ცვალებადობის დონე იზრდება. ამ პროცესის უშუალო შედეგი მუტაციების წარმოქმნის პროცესის მსგავსია. გენთა ნაკადი ალელთა კონცენტრაციის გაცილებით სწრაფ ცვლილებას იწვევს, ანუ მუტაციურ პროცესზე უფრო ეფექტურია. მართალია, გენთა ნაკადით გენოფონდი იცვლება, მაგრამ ევოლუციური ცვლილების თვალსაზრისით, მისი მოქმედება კონსერვატულია. პოპულაციათა შორის მიგრაციების მეშვეობით სახეობის გენოფონდი ერთიანი ხდება. ამრიგად, გენთა ნაკადი, ერთი მხრივ პოპულაციათა გენეტიკური ცვალებადობის წყაროა, მეორე მხრივ, არსებით როლს ასრულებს სახეობის, როგორც ევოლუციის ეტაპის, მდგრადობის შენარჩუნებაში. ამდენად, პოპულაციათა შორის გენთა ნაკადის შეწყვეტა (საიზოლაციო მექანიზმების განმტკიცება) ახალ სახეობათა ფორმირების ერთ-ერთი წინაპირობაა.

სახეობაში გაერთიანებულ სტრუქტურების ერთმანეთთან კავშირის ხარისხი მათ შორის მიმდინარე გენთა ნაკადის ინტენსიუობაზე დამოკიდებული. როდესაც ჯგუფებს შორის გენთა ნაკადის ინტენსიუობა მაღალია, გენთა ნაკადი იწვევს სახეობის შემადგენელ სტრუქტურებს

შორის არსებულ გენეტიკური ცვალებადობის პოპოგენიზაციას (ნიველირებას). იმ შემთხვევაში, როცა გენთა ნაკადის ინტენსივობა სუსტია, მაშინ გენთა დრეიფით, გადარჩევითა და მუტაციური ზეწოლით შესაძლებელია მოხდეს ცალკეულ ჯგუფთა გენეტიკური დიფერენცირება.

ზოგიერთი გიპის მიგრაცია (მაგალითად, ფრინველების სემონური მიმოფრენა) (იხ.: §3) პოპულაციათა შორის გენთა მიმოცვლას არ იწვევს. ინდივიდთა გადაადგილება ან გავრცელება სარჩოს საძიებლად, რომლის დროსაც შეჯვარება და რეპროდუქცია არ ხდება, ასევე არაფექტურ გენთა ნაკადს წარმოადგენს. სქესმწიფე ინდივიდების იმიგრაცია სხვადასხვა სტრუქტურებში, რომელთაც წვლილი არ შეაქვთ ახალი გენოფონდის ფორმირებაში, გენთა ნაკადს არ წამოადგენს. ენდლერმა ერთიმეორისაგან გამიჯნა გენთა ნაკადი, მიგრაციები და ინდივიდთა გავრცელება. სახეობის შემადგენელი სტრუქტურების ერთიან გენეტიკურ სტრუქტურად – გენოფონდად ჩამოყალიბებას მხოლოდ გენთა ნაკადი განაპირობებს.

გენთა ნაკადის ინტენსივობა განსაზღვრულია ადამიანის ისეთ პოპულაციაში, რომელიც რამდენიმე პოპულაციიდან არის ჩამოყალიბებული. აშშ-ში თეთრკანიანებსა (კავკასოიდური რასა) და ზანგებს შორის შერეულ ქორწინებათა შედეგად გაჩენილ შთამომავლებს (მულატი) ზანგებს აკუთვნებენ. ამდენად, შერეული ქორწინებები შეიძლება ჩაითვალოს როგორც გენთა ნაკადი თეთრკანიანებთან ზანგთა პოპულაციაში. აფრო-ამერიკელებში გენთა ნაკადის განსასაზღვრავად სისხლის ჯგუფობრიობის ლოკუსებს იყენებენ. მაგრამ გამოირკვა, რომ პოპულაციებში მარკერებად გამოყენებული ლოკუსების სისშირე ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით და გენთა დრეიფით იცვლება. ამდენად, ამ მაჩვენებელზე დაყრდნობით მიღებული შედეგები სარწმუნო არ არის. ამერიკელმა მკვლევარმა პარამ, თანამშრომლებთან ერთად (1998), ადამიანში 10 პოპულაციურ-სპეციფიკური ალელი გამოავლინა, რომლის გამოყენებითაც განსაზღვრა გენთა ნაკადის ინტენსივობა. 7.2 ცხრილში ნიმუშის სახით მოგანილია მხოლოდ ოთხი ლოკუსის მიხედვით მიღებული შედეგები. ასევე, მოცემულია ათივე ლოკუსის ანალიზის შედეგად მიღებული გასაშუალოებული (m) მონაცემები. მკვლევრებმა ანალიზისთვის შეარჩიეს ისეთი ორალელიანი ლოკუსები, რომელთა რესტრიქციულ საიგთაგან ზოგიერთი პოლიმორფულია, ხოლო ზოგიც – არა. სპეციფიკური ალელური სისშირით ხასიათდებოდა FY-NULL მარკერი. ის მხოლოდ გამოკვლეულ კავკასოიდური რასის პერსონებს მოეპოვებოდათ.

პოპულაციურ-სტეციფიკური ალელების სიხშირე ნეგროიდულ,
კავკასოიდურ და აშშ აფრო-ამერიკულ პოპულაციაში
(პარა და თანავეგ. 1998)

პოპულაცია	FY-NULL	OOCA2	RB2300	GC-IF	m
ნეგროიდები	0.000	0.098	0.920	0.824	
კავკასოიდები	1.000	0.769	0.333	0.156	
აფრო-ამერიკელები					
მეივუდი	0.185	0.203	0.776	0.710	0.188±0.014
ნიუ-იორკი	0.210	0.220	0.821	0.738	0.198±0.021
ფილადელფია	0.160	0.137	0.802	0.771	0.138±0.019
ჩარსტონი	0.112	0.208	0.888	0.765	0.116±0.013
ნიუ-ორლეანი	0.200	0.284	0.842	0.669	0.225±0.016
იამაიკა	0.065	0.091	0.870	0.790	0.068±0.013

გენთა ნაკადის დაბალი ინტენსივობა შეინიშნებოდა იამაიკისა და ჩარლსტონის (სამხრეთი კაროლინა) ერთობლიობებში. მიაჩნიათ, რომ აშშ-ის სამხრეთ პოპულაციების გენოფონდის ფორმირებაში კავკასოიდური რასის ხვედრითი წილი უმნიშვნელოა. ნიუ-ორლეანის ნაკრებში შეინიშნებოდა გენთა ნაკადის ყველაზე მაღალი ინტენსივობა. აშლენად, კავკასოიდური რასის ელემენტების წილი გენოფონდის ფორმირებაში საკმაოდ მნიშვნელოვანია. ამავე მკვლევარებმა განსაზღვრეს დელისა და მამის ხაზით (მგ-დმ-სა და Y-ქრომოსომების ვარიანტების მიხედვით) გადაცემული გენთა ნაკადის ინტენსივობა. მიტოქონდრიული დნმ-ს მარკერების მიხედვით გენთა ნაკადის სიდიდემ 0,140 შეადგინა, ხოლო სასქესო Y-ქრომოსომული მარკერების მიხედვით – 0,248. კავკასოიდური რასის მდელრობითი და მამრობითი სქესის განსხვავებული თანაფარდობით მონაწილეობა გენოფონდის ფორმირებაში ისტორიულად ჩამოყალიბდა. კერძოდ, ამერიკელი თეთრკანიანი მამაკაცებისა და შავკანიანი ქალების ქორწინება გაცილებით ჭარბობს თეთრკანიანი ამერიკელი ქალებისა და შავკანიანი მამაკაცების ქორწინებებს.

მე-17 საუკუნის დასასრულიდან (დაახლოებით, 300 წელი) აფრიკის მკვიდრი მოსახლეობის დიდი ნაწილი მონებად შემოჰყავდათ ამერიკაში. დაეშუათ, რომ გენთა ნაკადის ინტენსივობა ამ დროიდან მოყოლებული დღემდე ერთნაირი იყო, ხოლო თაობის საშუალო ხანგრძლივობა კი – 25 წელი. მაშინ 300 წლის განმავლობაში თაობათა რაოდენობა, რომლის პერიოდშიც გენთა ნაკადი მიმდინარეობდა, 12 თაობას შეადგენს. გამოთვლილია, რომ ნიუ-ორლეანის ზანგებს გენოფონდში გენთა დაახლოებით 21% თეთრკანიანი პოპულაციიდან, გენთა ნაკადის მეშვეობით აქვთ მიღებული, ჩარლსტონში მოსახლე ზანგებს კი – მხოლოდ 10%.

გენთა ნაკადის ინტენსივობას პოპულაციაში ზოგჯერ უშუალოდ, სათანადო მეთოდების გამოყენებით საზღვრავენ. პოპულაციაში ახდენენ ინდივიდების იდენტიფიცირებას. სანიმუშოდ მოვიყვანოთ სათანადო მაგალითს, რომლითაც საბუთდება პოპულაციის შემადგენელი წევრებისა და გენთა ნაკადის შეფარდებითი როლი შემდგომი გენოფონდის ფორმირებაში. განიოსმა და თანაავგორებმა (1997) გამოკვლევები ჩაატარეს დასავლეთ აფრიკაში გავრცელებულ შიმპანზეს სუბპოპულაციაში პოტენციური მამის გამოსაუღენად. გენოტიპის დადგენას მიკროსატელომერი დნმ-ის იდენტიფიცირებით ახდენდნენ. გამოსაკვლევი სუბპოპულაცია 52 ინდივიდისაგან შედგებოდა. შიმპანზეს ჯოჯოხეთის ნიმუშობლივია გამოკვეთილი იერარქიული სტრუქტურა. მას დომინანტი ლიდერი მამრი უდგას სათავეში. მამობის დასადგენად ანალიზი 14 დედა-შვილსა და 6 პოტენციურ მამაში (მათ შორის ლიდერში) ჩატარეს. წესისამებრ სუბპოპულაციის წევრები წყვილდებიან. უმეტეს შემთხვევაში ლიდერ მამრს მონოპოლიზებული აქვს მდედრებთან შეწყვილება. ზოგჯერ ეს პროცესი შემთხვევით ხასიათს ატარებს და ჯოჯოში გაერთიანებული მამრები ეწყვილებიან მენზისურ (ესტრუსულ) მდედმარეობაში მყოფ მდედრებს. ჩატარებული მოლეკულურ-გენეტიკური ანალიზით დაადგინეს, რომ 7 ნაშიერის მამა ჯოჯის წევრი იყო, ხოლო დანარჩენი 7 ნაშიერის კი – სხვა ჯოჯის მამრები. ამრიგად, 14 ნაშიერიდან შეიღმა გენები სხვა ჯოჯში მცხოვრები მამრებისაგან მიიღო. შესაბამისად, გენთა ნაკადი $m = (0,00 + 0,50)/2 = 0,25$ -ს. ყველა სქესმწიფე მდედრი პერიოდულად თავის ჯოჯს გოჯებს. გამოირკვა, რომ ის მდედრები, რომლებიც იმავე ჯოჯის წევრებს ეწყვილებიან, გაცილებით მცირე ხნით გოჯებენ ჯოჯს, ვიდრე ისინი, ვინც სხვა ჯოჯის მამრებთან ამყარებენ სქესობრივ კონტაქტებს.

გენთა ნაკადი არამიმართული და შემთხვევითი პროცესია. გენთა ნაკადის გავლენა პოპულაციის დინამიკაზე დამოკიდებულია რო-

გორც პოპულაციათა შორის სივრცობრივ მანძილზე, ისე გამეგების და ინდივიდების გავრცელების რაოდენობასა და სიხშირეზე. მაგალითად, მფრინავე ცხოველები, მტერის მარცვლები, თესლები აქტიურად ან პასიურად სწრაფად და ადვილად ვრცელდებიან სხვა ადგილებში. გენთა ნაკადის გენეტიკური შედეგი ისაა, რომ თუ ემიგრანტების გენოტიპური თავისებურებანი ახალ პირობებში მათ ადაპტურ უპირატესობას მიანიჭებს, ისინი გამრავლდებიან, თავიანთი წვლილს შეიგანენ პოპულაციის გენოფონდში და ამით გაულებას მოახდენენ პოპულაციის გენეტიკურ სტრუქტურაზე. ხოლო თუ, მათი ადაპტური ღირებულება დაბალი აღმოჩნდება, ისინი პოპულაციიდან ელიმინირდებიან.

7.4. ინბრიდინგი - პოპულაციის ინტროგრადიული ფაქტორი

პარდი-ვინბერგის (პოპულაციაში ალელთა წონასწორობის) კანონის მოქმედების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი პირობაა უსასრულოდ მრავალრიცხოვან წევრთა თავისუფალი შეჯვარება (პანმიქსია). პოპულაციაში ინდივიდთა სასრული რაოდენობის არსებობა კიდევ ერთ მნიშვნელოვან შედეგს - ინბრიდინგს იწვევს. ერთი პოპულაციის ინდივიდთა ახლონათესაურ შეჯვარებას ინბრიდინგი ეწოდება. რადგან პოპულაცია სასრული რაოდენობის წევრებისაგან შედგება და დაყოფილია შიგაპოპულაციურ სტრუქტურებად (სუბპოპულაციებად), ამიტომ მიმდინარეობს ასორტატული ანუ შერჩევითი შეჯვარება. ადამიანთა სამოგადობეაჲ კი ოჯახური და გომობრივი კავშირების, გეოგრაფიული ფაქტორების, ეროვნების, ასევე კულტურული, რელიგიური, სოციალური და ეკონომიკური ფაქტორების შედეგად ფენებადაა დაყოფილი. ერთსა და იმავე ფენის წევრებს შორის ქორწინება გაცილებით მაღალი სიხშირით მიმდინარეობს, ვიდრე სხვადასხვა ფენების წევრებს შორის. ყოველივე ზემოთ აღნიშნული ასორტატული ანუ შერჩევითი შეჯვარების ალბათობას ზრდის.

ადამიანთა შორის ნათესაობა გაცილებით მაღალია, ვიდრე ეს ერთი შეხედვით შეიძლება მოგვეჩვენოს. განვიხილოთ კონკრეტული მაგალითი: თითოეულ ჩვენგანს ორი მშობელი ჰყავს, ბებია-პაპების რაოდენობა ოთხია, დიდი ბებია-პაპების - რვა და ა.შ. თუ თვალს გავადევნებთ წარსულს, თითოეულ ჩვენგანს ჰყავს 2^n წინაპარი. ბოლო 20 თაობის მანძილზე თითოეული ჩვენგანის წინაპრების რაოდენობა $2^{20} = 700.000$ შეადგენს. დავუშვათ, რომ ყოველ საუკუნეში ადამიანის თაობათა რაოდენობა ოთხია, მაშინ ოცი თაობისათვის ხუთი საუკუნეა საჭირო. შემდეგი მსჯელობიდან ნათელია, თუ რამდენად რე-

აღურია აბსოლუტურად არანათესაური ქორწინებები. თუ დავეუშევრთ, რომ აშშ მთელი მოსახლეობის გარკვეულ ნაწილს არა აქვს ერთმანეთთან ნათესაური კავშირი (ყოველი 20 ადამიანიდან ერთი, ხოლო წარსულში წინაპართა ნათესაურად სრულიად დამოუკიდებელი ჯგუფები ჰყავდათ), მაშინ XV საუკუნეში ქვეყნის მოსახლეობა 3 გრილიონი უნდა ყოფილიყო. ეს რიცხვი 500-ჯერ აღემატება პლანეტის ამჟამინდელ მოსახლეობას.

ცხრილი 7.3.

პოპულაციაში გენოტიპთა თანაფარდობა თვითგანაყოფიერებით (ინბრიდინგი) გამრავლებისას

თაობა	გ ე ნ ო ტ ი პ ი		
	AA	Aa	aa
0	-	1	-
1	1	2	1
2	3	2	3
3	7	2	7
4	15	2	15
5	31	2	31
10	1023	2	1023
n	2 ⁿ -1	2	2 ⁿ -1

პოპულაციის გენოტიპურ სტრუქტურაზე ინბრიდინგის მოქმედება განეხილეთ ალელთა ერთნაირი სიხშირის მქონე პოპულაციაზე $p=q=0,5$. ასეთ პოპულაციაში გენოტიპების თანაფარდობაა: 0,25 AA: 0,50 Aa: 0,25 aa. ნულოვან თაობაში შთამომავლობის ნახევარი პეტეროზიგოტულია (0,50 Aa), მეორე ნახევარი – კომოზიგოტური (0,25 AA + 0,25 aa). თუ ამის შემდგომ გამრავლება მხოლოდ თვითგანაყოფიერებით განხორციელდება, ყოველ მომდევნო თაობაში პეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში მყოფი ალელების ნახევარი გადადის კომოზიგოტულ მდგომარეობაში. ამრიგად, პეტეროზიგოტების წილი ყოველ მომდევნო თაობაში ნახევრდება, რაც პრაქტიკულად იწვევს მთლიან კომოზიგოტიზაციას (იხ. ცხრილი 7.3). ზოგადი სახით მოსალოდნელი პეტეროზიგოტების რაოდენობა n თაობაში შეადგენს $2pq \times (1/2)^n$; სადაც $2pq$ - პეტეროზიგოტების ხედრითი წილია ნულოვან თაობაში, რომლიდანაც დაიწყო თვითგანაყოფიერება. ინბრიდინგის დროს კომოზიგოტურ მდგომარეობაში გადადინ და ვლინდებიან

რეცესიული გენები. მათ შორის არიან ისეთებიც, რომლებიც ორგანიზმის ცხოველმყოფელობაზე მოქმედებენ და მის დაკნინებას, ე.წ. ინბრიდულ ღეპრესიას იწვევენ.

ინბრიდინგი პოპულაციაში იწვევს რამდენიმე შედეგს, კერძოდ:

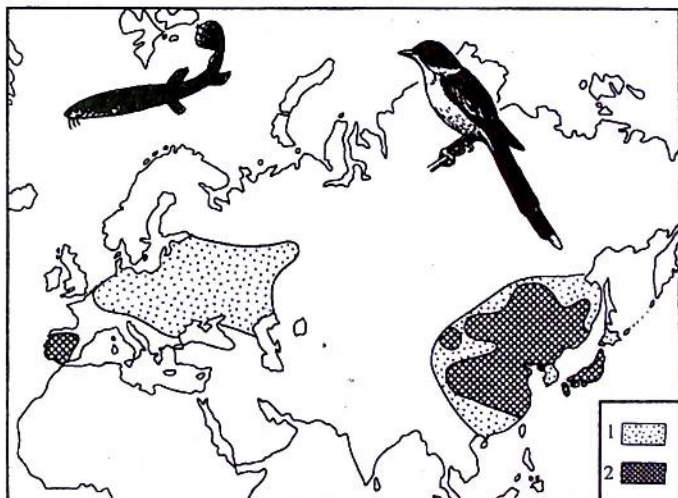
1. პომოზიგოტურობის გაზრდას;
2. რეცესიული ალელების გამოვლენას;
3. რეცესიული ალელების უარყოფითი ეფექტის დროს გამოვლენება ე.წ. ინბრიდული ღეპრესია;
4. პომოზიგოტურ მდგომარეობაში მრავალი ალელის გადასვლა იწვევს ფენოტიპური ცვალებადობის ამალღებას.

7.5. იზოლაცია როგორც ეპოლუციის ელემენტარული ფაქტორი

იზოლაცია ევოლუციის მნიშვნელოვან ელემენტარულ ფაქტორს წარმოადგენს. შიდასახეობრივი იზოლაცია არის პოპულაციების ნებისმიერი ბარიერით გამიჯვნა, რომლის შედეგადაც წყდება გენთა ნაკადი. ევოლუციის პროცესში იზოლაციის მნიშვნელობა ცხადყო ჩ. დარვინმა. ოკეანური კუნძულების ფლორისა და ფაუნის შესწავლის საფუძველზე მან დაადგინა, რომ იზოლაციამ შეიძლება გამოიწვიოს მონათესავე ორგანიზმთა შორის სხვაობის გაჩენა, მათი თანდათანობითი გაღრმავება და ბოლოს ბუნებრივი გაღარჩევის მოქმედებით ახალი სახეობების ფორმირება. ჩ.დარვინის ამ განზოგადებულ დასკვნას მნიშვნელობა ამჟამადაც არ დაუკარგავს.

მიკროევოლუციის პროცესში იზოლაციის როლი XX ს. 30-40-იან წლებში შეისწავლეს და განისაზღვრა მისი, როგორც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორის, მნიშვნელობა. გერმინი „საიზოლაციო მექანიზმები“ შემოთავაზებულია ფ.დობჟანსკის მიერ. როდესაც პოპულაციები ან პოპულაციის გარკვეული ნაწილი თაობათა მანძილზე (ხანგრძლივად) რჩება გამიჯნული, შეიძლება მოხდეს გენეტიკური სტრუქტურით მათი დივერგირება ან დიფერენცირება. ეს განსაკუთრებით მაშინაა შესაძლებელი, როდესაც ბუნებრივი გაღარჩევა გამიჯნულ პოპულაციებზე განსხვავებული მიმართულებით მოქმედებს. ამდაგვარი პოპულაციების დიფერენცირებამ შესაძლოა ახალ სახეობათა ფორმირება გამოიწვიოს. იზოლაცია გამოიხატება პოპულაციებსა ან მათ გარკვეულ ნაწილთა შორის ამა თუ იმ სახის ბარიერის არსებობით. ბუნებაში ბარიერთა ხასიათის შესაბამისად იზოლაციაც განსხვავებულია. გამოყოფენ იზოლაციის ორ ძირითად ფორმას: სივრცობრივსა და ბიოლოგიურს.

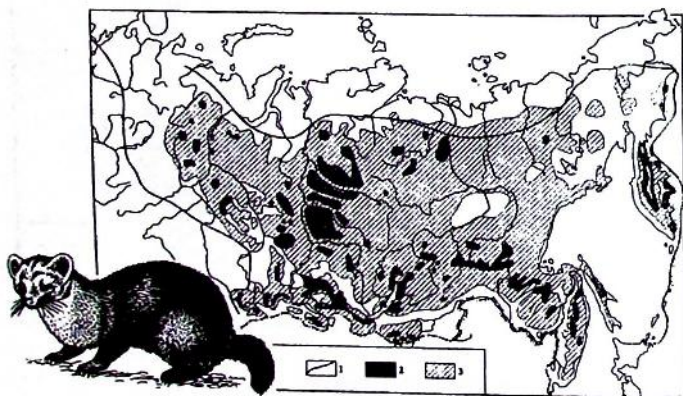
სივრცობრივი (ტერიტორიული) იზოლაცია გულისხმობს პოპულაციათა გამიჯვნას გეოგრაფიული ზღუდეებით (მდინარე, სრუტე, ხრამი, მთები და სხვ.) იგი შეიძლება სხვადასხვა ფორმით განხორციელდეს. ხმელეთის ბინადართ მიჯნავს წყლის ბარიერი, პიდრობიონტებს კი – ხმელეთის ბარიერი. დაბლობის პოპულაციებს – მთები, მთის პოპულაციებს კი დაბლობი და ა.შ. სივრცობრივი იზოლაცია ასევე შეიძლება ეკოლოგიური ფაქტორებით (მაგ, არახელსაყრელი ფიზიკურ-ქიმიური პირობები) ან გაუვალი ეკოცენოზებით (მაგ, ტყის მასივები, უდაბნოები და სხვ.) მოხდეს.



სურ. 7.4. ხლაკუნას *Misgurnus fossilis* (1) და ცისფერი კაჭკაჭის *Cyanopicca cyana* (2) წყვეტილი არეალი (სხვადასხვა ავტორების მონაცემებით, ლ. კაიდანოვი, 1996).

ვულკანური წარმოშობის (ოკეანურ) პატარა კუნძულ რაიონებზე ხმელეთის ლოკოინას, გვარ *Achatinella*-ში გავრთიანებული 25 ენდემური სახეობაა გავრცელებული. კუნძულზე ერთიმეორისაგან გამიჯნული, გროპიკული ტყით დაფარული 25 დაბლობია, თითოეულ მათგანზე ცალკეული სახეობა ბინადრობს. სივრცობრივი იზოლაციის არსებობა ზოგ შემთხვევაში გარკვეულ ტერიტორიაზე სახეობის ისო-

რიული განვითარებით შეიძლება აიხსნას. მაგალითად, ცისფერ კაჭკაჭს (*Cyanopica cyana*) წყვეტილი (დიზუქციური) არეალი აქვს. იგი გვხვდება როგორც პირინეის ნახევარკუნძულზე, ასევე შორეულ აღმოსავლეთში. მსგავს წყვეტილ არეალს ფლობს თევზი ხლაკუნა (*Misgurnus fossilis*), რომელიც გავრცელებულია დასავლეთ ევროპასა და შორეულ აღმოსავლეთში. ორივე სახეობის გამიჯვნა გამყინვარებითაა გამოწვეული (იხ.: სურ. 7.4). ხანგრძლივი ბიოლოგიური დროის გასვლის მიუხედავად გამიჯნულ პოპულაციებში არსებითი მორფოფიზიოლოგიური ცვლილებები არ მომხდარა. ისინი ერთსა და იმავე სახეობას მიეკუთვნებიან. სივრცობრივი იზოლაციის მიზეზად რიგ შემთხვევაში ანთროპოგენური ფაქტორი გვევლინება. გიპურ მაგალითს ევრაზიაში გავრცელებული სიასამურის (*Martes zibellina*) წყვეტილი არეალი წარმოადგენს. იგი XX ს. დასაწყისში ცხოველის უსისტემო რეწვამ გამოიწვია (იხ.: სურ. 7.5). სივრცობრივი იზოლაცია შეიძლება გამოიწვიოს როგორც გეოგრაფიული მზღვით გამიჯვნამ, ისე სხვადასხვა მიზეზით გამოწვეულმა შორი მანძილით განსახლება.



სურ. 7.5. სიასამურის (*Martes zibellina*) არეალის სივრცობრივი სტრუქტურა. 1 - არეალის საზღვრები; 2 - კუნძულებრივი არეალი XX ს. 30-იან წლებში; 3 - არეალი XX ს. 70-იან წლებში, ღაცვის ღონისძიების გატარების შემდეგ (ა. ნასიმოვიჩი, გიმოფევი, 1973).

სიერცობრივი იზოლაცია შეიძლება იყოს სრული ან არასრული (ფარდობითი). მაგ., საქართველოში გავრცელებული პრომეთესეული მემინდვრია (*Prometheomys schaposchnicovi*) სრულად იზოლირებული ოთხი პოპულაციითაა წარმოდგენილი. ორი პოპულაცია ღიდ კავკასიონზე გვხვდება (მის დასავლეთ ნაწილსა და არაგვის სათავეებში), ორიც – მცირე კავკასიონზე (მესხეთისა და არსიანის ქედებზე). ღიდ და მცირე კავკასიონზე გავრცელებული არჩვის (*Rupicapra rupicapra*) პოპულაციები არასრულადაა გამიჯნული, მათ ლიხის ქედი აკავშირებს. სიერცობრივი გამიჯვნა არ იწვევს რეპროდუქციულ იზოლაციას. თუ ინდივიდებმა ზღუდე გადალახეს, მაშინ ისინი ერთიმეორეს თავისუფლად შეეჯვარებიან. იგი ფიზიკურად მიჯნავს პოპულაციებს და აბრკოლებს გენთა ნაკადს. ამრიგად სიერცობრივი იზოლაცია ფიზიკური ხასიათისაა და არსებითად განსხვავდება ბიოლოგიური იზოლაციისაგან.

ბიოლოგიური იზოლაცია ორი გიპის **პრეკოპულაციური** და **პოსტკოპულაციური** მექანიზმით ხორციელდება. ამის გამო შეუძლებელი ხდება თავისუფალი შეჯვარება (პანმიქსია) და წყდება გენთა ნაკადი. პრეკოპულაციურ მექანიზმებში ერთიანდება იზოლაციის ყველა ის ფორმა, რომელიც ინდივიდთა შეჯვარებას აბრკოლებს. მათ მიეკუთვნება **ეკოლოგიური**, **მორფო-ფიზიოლოგიური** და **ეთოლოგიური** იზოლაციის ფორმები. პოსტკოპულაციური იზოლაციის მექანიზმები შეჯვარებულ ინდივიდებში გენომთა შეუთავსებლობას იწვევს, მას მიეკუთვნება **საკუთრივ გენეტიკური** იზოლაცია. ზოგჯერ მორფო-ფიზიოლოგიურ, ეთოლოგიურ და საკუთრივ გენეტიკურ იზოლაციას ერთ ჯგუფში – **რეპროდუქციულ იზოლაციაში** – აერთიანებენ.

იზოლაციის **ეკოლოგიურ** ფორმას სახეობის ის საარსებო პირობები განსაზღვრავს, რომელიც გამრავლების ადგილსა და ვადებთანაა დაკავშირებული. ამიგომ გამოყოფენ **სემონურ** და **ბიოტოპურ** იზოლაციას. მონათესავე ინდივიდების შეჯვარებას აბრკოლებს სქესობრივი აქტივობისა და გამეგების მომწიფების ვადების სხვადასხვაობა. გამრავლების სემონური გამიჯვნა მკვეთრ და სწრაფ დაცილებას იწვევს.

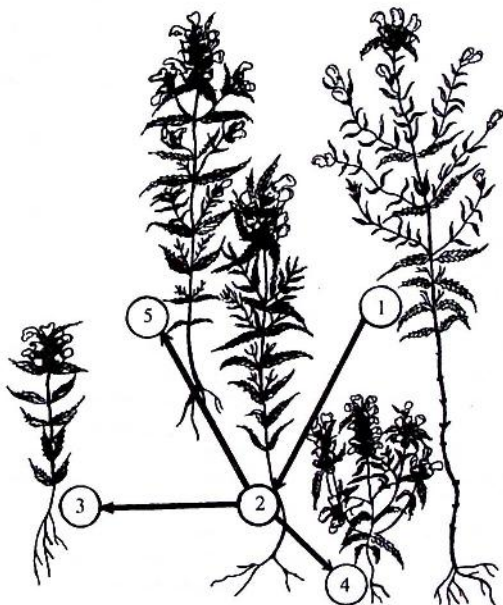
მკენარეებში ღიდი მნიშვნელობა აქვს განვითარებისა და ვეგეტაციის პერიოდების დაცილებას (ასინქრონულობას). მათში გამოვლენილია ისეთი სახეობები, რომლებშიც გაერთიანებული ინდივიდები ყვავილობისა და მტერის მარცელების გავრცელების პერიოდით განსხვავდებიან. ნცინგერმა ხრიალაზე (*Alectorolophus major*) დაკვირვებისას (1920) შენიშნა მემკვიდრეობით განსაზღვრული საადრეო და საგვიანო ფორმები. ადამიანის მიერ თაობათა მანძილზე წარმოებულიმა შეუგნებელმა გადარჩევამ (ვათიბვამ) ხრიალაში ფენოლოგიურ

რად განსხვავებული ფორმების ჩამოყალიბება გამოიწვია (იხ.: სურ. 7.6). სემონური იმოლაცია გამოვლენილია ცხოველებშიც. სემონური (ე.წ. „საგაზაფხულო“ და „სამემოდგომო“) რასები აღწერილია სალამურაში (Lampetra), თევზებიდან ძირითადად გვხვდება ორაგულისებრთა, მუთისებრთა და კობრისებრთა რიგში გავრთიანებულ სახეობებში. გოფობის ვადებით მკვეთრად განსხვავებიან ერთსა და იმავე გბაში ბინადარი თევზები. მაგ., ორხილისა (მაკედონია) და სევანის (სომხეთი) გბაში გავრცელებული კალმასის ენდემური სახეობები განსხვავებიან გოფობის პერიოდით, საქვირით ადგილითა და სიღრმით. იმოლაციის მსგავსი ფორმები გვხვდება მწერებშიც. მაგ., მუხის აბრეშუმხვევიას (*Lasiocampa quercus*) პუკლები ჩნდებიან იელის-აგვისტოში, მისი მორფოლოგიურად მსგავსი ქვესახეობა (*L.q. collunae*) – მაის-ივნისში. ამდენად, მათი შეჯერება გამორიცხულია.

ბუნებაში გაცილებით უფრო ხშირად გვხვდება ბიოტოპური იმოლაცია. პოტენციური პარტნიორები გამრავლების პერიოდში ერთიმეორეს ვერ ხვდებიან. მაგალითად, გომბემოს ერთი ფორმა (*Bufo americanus*) მრავლდება ჭაობებსა და გბებში, მეორე (*B.fewleri*) – გუბურებსა და ნაკადულებში. ბიოტოპური იმოლაციის საინტერესო მაგალითია სიმპატრიული შიდასახეობრივი ფორმების არსებობა ჩვეულებრივ გუგულში (*Cuculus conorus*). ევროპაში გუგულის რამდენიმე განსხვავებული ფორმა ბინადრობს, რომლებიც მხოლოდ გენეტიკურად დეკრემინირებული კვერცხის შეფერილობით განსხვავდებიან. კერძოდ, აღმოსავლეთ ევროპაში გავრცელებული გუგულის ერთი ფორმა ღებს ცისფერ კვერცხს, რომელსაც ბოლოცეცხლას ან მდუღოს ოვსადის ბუდეში ათავსებს, მეორე კი თეთრ დაწინწკლულ კვერცხს ღებს, რომელსაც პატარა ბელურისნაირ ფრინველთა ბუდეში ათავსებს. გუგულის განსხვავებულ ფორმებს შორის იმოლაციის შენარჩუნება მასპინძელი ფრინველის მიერ ნაკლებშენიღბული კვერცხების განადგურების შედეგად ხორციელდება.

იმოლაციის მორფო-ფიზიოლოგიური ფორმა გამრავლების ორგანოების განსხვავებული აგებულებითა და ფუნქციითაა გამოწვეული. იმოლაციის ამ ფორმის დროს მკვეთრად ქვეითდება განაყოფიერების ალბათობა, ე.ი. რეპროდუქტულ პერიოდში სასქესო პროდუქტების (გამეტების) შეხვედრის ალბათობა მეტად დაბალია. მცენარეებში ასეთ ბარიერს ქმნის პეგეროსტილია (ყვავილში მტვრიანების და ბუტკოს სხვადასხვა ღონებე განლაგება). იგი აბრკოლებს თვითდამტკვერვას. მაგ., ჩვეულებრივ ფურისულაში (*Primula vulgaris*) პოპულაციები გრძელ და მოკლებუტკოიანი ყვავილების თანაფარდობით განსხვავდება (§9.1 და 10.1). ზოგიერთი ენტომოფილური ყვავე-

ილი რთული აგებულებისაა, რაც ყვავილის დამტვევრავ მწერებთან შეგუებითაა გამოწვეული. მცენარეებში იზოლაციის ამავე ფორმას მიეკუთვნება გენეტიკურად დეტერმინირებული მტერის მარცელის განსხვავებული ვარიეტების უნარი და სისწრაფე. თუ ღინგზე სხვა სახეობის მცენარის მტერი მოხვდა, იგი ნელა ან ვერ ღივდება. სამტვერე მილი ნელა ყალიბდება, რომელიც ხშირად წყვეტს განვითარებას. ყოველივე ზემოთ აღნიშნული აბრკოლებს გამეტების შეხედრას.



სურ. 7.6. სრიალას (*Alectorolophus major*) ქვესახეობების ჩამოყალიბების სქემა. საწყისი ფორმა *A.m. montanus* (1) გაერცელებულია ყამირ ალპურ მდელოებზე. სათიბებზე გვხვდება ადრე მოყვავილე *A.m. aestivalis* (2). ორჯერადი გათიბვის შედეგად მისგან ჩამოყალიბდა ორი ქვესახეობა: *A.m. vernalis* (3) მწიფდება ადრე ზაფხულში და *A.m. polycladus* (4). მწიფდება გვიან ზაფხულში. ჭკაეის ყანაში გაერცელებული სარეველა (5), ქვესახეობა *A.m. apterus* (5). ცინვერი, ი. ჭუჭუ-ლაშვილით, 1992).

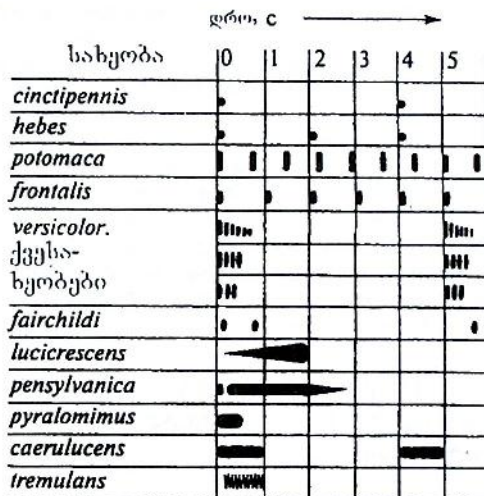
ცხოველებში მონათესავე სახეობებს ზოგიერთ შემთხვევაში განსხვავებული აგებულების საკოპულაციო ორგანოები აქვთ, რის გამოც შეუძლებელი ხდება განაყოფიერება. იგი აღწერილია ზოგიერთ ფილგვიან მოლუსკებში, მწერებსა და მღრღნელებში. მაგ., სასქესო ორგანოების განსხვავებული აგებულების გამო ვერ შეჯვარდებიან ერთსა და იმავე ბიოტოპში გაერცელებული მოლუსკები *Cerpeae namaralis* და *C. hortensis*. ზოგჯერ ახლომდგომ სახეობებში კოპულაცია ნორმალურად მიმდინარეობს. მაგრამ იმუნური შეუთავსებლობის გამო მდედრის სასქესო გზებში სპერმაგომოიდები ილუპებიან. ეს შემთხვევა აღწერილია *Drosophila*-ს გვარში გაერთიანებულ სახეობებში.

იზოლაციის ეთოლოგიური ფორმა ქცევის თავისებურებათა განსხვავების მეშვეობით უზრუნველყოფს მონათესავე ფორმების გამიჯვნას. ბუნებრივია, იზოლაციის ეს სახე გვხვდება მხოლოდ იმ ცხოველებში, რომელთაც კარგად აქვს განვითარებული ნერვული სისტემა (მაგ, მწერები, თევზები, მყვარები ანუ ამფიბიები, რეპტილიები, ძუძუმწოვრები). მრავალ მათგანს აქვს სპეციფიკური ნიშნები (მეორადი სასქესო ნიშნები), რითაც მონათესავე ფორმები ადვილად პოულობენ ერთიმეორეს, ასევე ასხვებენ სხვა სახეობის ინდივიდებს. ახლომდგომი ცხოველები სპეციფიკური სიგნალებით ადვილად ცნობენ და უკავშირდებიან ერთიმეორეს. ასეთი სიგნალები სხვადასხვა გამდიზიანებლებია (მაგ, მხედველობითი, სმენითი, ყნოსვითი და სხვ.). ეთოლოგიური იზოლაციის ნაირგვარი მექანიზმებია გამოვლენილი, მაგ, საქორწინო რიტუალში, ასევე მხედველობით, სმენით გაღიზიანებაში უმნიშვნელო ცვლილება ინდივიდების შეხვედრის ალბათობას მკვეთრად აქვეითებს. ცხოველები გამოყოფენ სპეციფიკურ ნივთიერებებს — ფერომონებს, რომელიც შორ მანძილზე ვრცელდება. გენეტიკურად ახლომდგომი ინდივიდები ადვილად პოულობენ ერთიმეორეს და შეჯვარდებიან. საკმარისია შეიცვალოს ფერომონის ქიმიური შედგენილობა, რომ ინდივიდებს შორის ჩნდება ბარიერი. მაგ, გარეული იხვი (*Anas crecca*) და კულსადგისა იხვი (*A. acuta*) ერთსა და იმავე ბიოტოპში ბინადრობენ, მაგრამ ბუნებაში ძალიან იშვიათად შეჯვარდებიან, ვოლერებში კი შეჯვარდებიან და მათი შთამომავლობა ფერტილურია.

ჩრდილოეთ ამერიკაში გაერცელებული ციციანთაფლების გვარში (*Photurus*) გაერთიანებულია გენეტიკურად ახლომდგომი სახეობები და ზოგჯერ ერთი სახეობის პოპულაციებიც კი ნათების ხანგრძლივობით, სიხშირით და ინტენსიურობით განსხვავდებიან (იხ.: სურ. 7.7.).

საიზოლაციო მექანიზმების მეორე ჯგუფი (ე.წ. პოსტკოპულაციური) შეჯვარების შემდეგ მოქმედებენ და იწვევენ გამიჯვნას. მას საკუთრივ გენეტიკური იზოლაცია მიეკუთვნება. აქვე უნდა აღინიშნოს

ნოს, რომ მემთო განხილული პრეკოპულაციური მექანიზმები გენეტიკური ფაქტორების მოქმედებითაა გამოწვეული. მაგრამ საჭიროა გამოიყოს საკუთრივ გენეტიკური ფაქტორები. მათ მიეკუთვნება: 1. პოლიპლოიდია; 2. ქრომოსომული აბერაციები; 3. ბირთველ-ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა; 4. მუტაციის შედეგად გამოწვეული ცალკეული გენის ექსპრესიის შეუთავსებლობა.



სურ. 7.7. ეკოლოგიურ-ეთოლოგიური იზოლაცია ციცი-ნათელებში (გვარი *Photurus*) შავი ლაქით მოცემულია ნათების ხანგრძლიობა და ინტენსიობა (ე. მაირი, 1968).

გენეტიკური საიზოლაციო მექანიზმების მოქმედებით იღუპება მივოტები ან ონტოგენეზის ადრეულ ეტაპზე ჩანასახები. მართალია, მოგჯერ ახლომდგომი სახეობების შეჯვარებით წარმოქმნილი ჰიბრიდები სიცოცხლისუნარიანნი არიან, მაგრამ მათში ნაყოფიერება მკვეთრად დაქვეითებული, მეტწილად სტერილური არიან. ისინი საწყის ფორმებს კონკურენციას ვერ უწევენ და ელიმინირდებიან. ამრიგად, როგორც გენეტიკური, ისე ბიოლოგიური იზოლაციის სხვა ფორმები ამაღლებენ მონათესავე ინდივიდების შეჯვარების ალბათობას, რის გამოც მკვეთრად აღიღებენ ინბრიდინგს პოპულაციაში.

იზოლაცია შემთხვევით, არამიმართულ და განუზღვრელი მოქმედების ფაქტორს წარმოადგენს. იგი, როგორც ევოლუციის ფაქტორი, არ წარმოქმნის ახალ გენოტიპებსა და შიდასახეობრივ ფორმებს. ევოლუციის პროცესში იზოლაციის მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ იგი გენეტიკური დიფერენცირების საწყის სტადიებს განამტკიცებს, აღრმავებს და აძლიერებს. აგრეთვე, იზოლირებულ პოპულაციებსა ან პოპულაციის შემადგენელ ნაწილზე გარდაუვალია ბუნებრივი გადარჩევის განსხვავებული ზეწოლა. იზოლაცია დივერგირებულ ფორმებში ჩამოყალიბებულ სპეციფიკური გენოფონდის შენარჩუნებას აპირობებს. ხანგრძლივი მოქმედება-იზოლაციის, როგორც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორის, მთავარი დამახასიათებელი ნიშანია. იზოლაციის მეშვეობით საწყისი ერთიანი პოპულაცია ორ ან მეტ შემადგენელ ნაწილად იყოფა. ინდივიდთა თითოეული ჯგუფი ხანგრძლივი დროით გამიჯნული რჩება. ამრიგად, ევოლუციის პროცესის ნებისმიერი ხანგრძლივი ეტაპი იზოლაციის მოქმედებით მიმდინარეობს.

ბიოლოგიური იზოლაციის ყველა მექანიზმი ევოლუციის შედეგია და იგი ჩამოყალიბდა როგორც ადაპტური თვისება, რომელიც სახეობის მდგრადობას უზრუნველყოფს. ამიტომაც იზოლაციის ევოლოგიურ, მორფოფიზიოლოგიურ და გენეტიკურ ფორმას განიხილავენ როგორც სახეობის ძირითად კრიტერიუმს.

§8. ბუნებრივი გადარჩევა - ევოლუციის მთავარი და წარმართვადი ფაქტორი ბუნებრივი გადარჩევის ფინამქმნევი

როგორც აღვნიშნეთ, ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორები: გენთა ნაკადი, მუტაციური პროცესი, გენთა დრეიფი და იზოლაცია არამიმართული, სტოქასტური და განუსაზღვრელი მოქმედებისაა. ევოლუცია ქაოსური როდია, არამედ შეუქცევადი და მიმართული პროცესია, რომლისთვისაც ნიშანდობლივია ახალი ადაპტაციების ფორმირება, ახალ სახეობათა წარმოქმნა და ზოგიერთის ამოწყდომა, გაქსონების იერარქიული სისტემის წარმოქმნა, ორგანული ბუნების პროგრესული განვითარება. ცნობილია მხოლოდ ერთადერთი მიმართული ფაქტორი - ბუნებრივი გადარჩევა, რომელიც აწესრიგებს და წარმართავს ევოლუციურ პროცესს.

ბუნებრივი გადარჩევის ხელშემწყობი პირობაა: 1. პოპულაციის გენეტიკური პეგეროგენულობა; 2. გამრავლების პროგრესია; 3. ბრძოლა არსებობისათვის.

8.1. პოპულაციის კომპროგნოზი

გენეტიკური პეტროგენულობა პოპულაციის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თავისებურებაა. პოპულაციათა გენეტიკური შესწავლით გაირკვა მნიშვნელოვანი მოვლენა, კერძოდ, ის რომ ბუნებრივი პოპულაციები ფარული მემკვიდრული ცვლილებებით (მუტაციებით) ყოფილა გაჯერებული. პოპულაციის ყოველი ინდივიდის გენოტიპი პეტროზოგოტულ მდგომარეობაში შეიცავს, როგორც ახლად ინდუცირებულ, ისე ადრე წარმოქმნილ და მემკვიდრეობით გადმოცემულ მუტაციებს. პეტროგენულობა (იხ. §9.3) მუტაციური პროცესის განუწყვეტელი მოქმედებით და რეკომბინაციით შენარჩუნდება. სხვადასხვა მეთოდებით დადგენილია ცილებისა და მათი განმსაზღვრელი ლოკუსების მაღალი პოლიმორფულობა. გამოირკვა, რომ მრავალი ლოკუსი პოპულაციაში ორზე მეტი ალელითაა (ე.წ. პოლიალელური ლოკუსები) წარმოდგენილი. მცენარეებისა და ცხოველების მრავალრიცხოვან სახეობებში ჩატარებული გამოკვლევებით მათში განისაზღვრა საშუალო პეტროგენულობის დონე. გამოირკვა, რომ ინდივიდში ლოკუსთა საერთო რაოდენობიდან 15-53% პოლიალელურია, ხოლო 4-15% პეტროზოგოტური. დადგენილია, რომ ასევე მაღალი პეტროგენულობა ახასიათებთ პართენოგენულ პოპულაციებს (მაგ, ზოგიერთი ქეპელა, ხოჭო, გარაკანი და სხვ.) და თითქმის არ განსხვავდებიან ტიპური სქესობრივი გამრავლების უნარიანი (პანმიქტური) პოპულაციებისაგან. პეტროგენულობით უზრუნველყოფილია მემკვიდრული ცვალებადობის „სამოზილიზაციო რეგერეის არსებობა“. იგი ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ხელშემწყობი პირობათაგანია.

8.2. გამრავლების პროგრესია

ბუნებრივი გადარჩევის მეორე აუცილებელ წინაპირობას გამრავლების პროგრესია წარმოადგენს. ბუნებრივი გადარჩევა მხოლოდ იმ შემთხვევაშია შესაძლებელი, როდესაც მშობლების მიერ პროდუცირებული ინდივიდები მათი შეცვლისათვის საჭირო რაოდენობას აღემატება. თუ პოპულაციის თითოეული წევრი მხოლოდ ორ შრდასრულ ინდივიდს დატოვებს, მაშინ ბუნებრივი გადარჩევის გზით ევოლუცია ვერ განხორციელდება.

სემონის ვანმელობაში ერთი ინდივიდის
რეპროდუქციის რიცხოვნობა

სახეობა	ლათინური სახელწოდება	შთამომავალთა რაოდენობა
ადამიანი	Homo sapiens	1
ძაღლი	Canis familiaris	7 (1 - 22)
მგელი	Canis lupus	3 - 10
შოშია	Sturnus vulgaris	5 - 8 კვერცხი
ჩვეულებრივი ანკარა	Nartix natrix	15 - 30 კვერცხი
ვიურმა	Vipera lebetina	15 - 20 კვერცხი
სამეფო კობრა	Ophiphagus hannah	20 - 40 კვერცხი
ჩვეულებრივი გომბეშო	Bufo bufo	1200 - 7000 ქვირითი
ტბის ბაყაყი	Rana ridibunda	5000 - 10000 ქვირითი
ბაყაყი - ხარი	Rana catesbiana	6000 - 20000 ქვირითი
ფორთევმა	Cadus morhua	2,5 - 10 მილიონი ქვირითი
კალმახი	Salmo truta	200 - 6000 ქვირითი
ადამიანის ასკარიდა	Ascaris lumbricoides	200000 კვერცხი 24 სთ-ში
ოთახის ბუზი	Musca domestica	600 - 2000 კვერცხი
ხილის ბუზი	Drosophila melanogaster	100 კვერცხი
ლენციოფა	Hyascyanus niger	~ 446500 თესლი
წიწმაგურა	Capsella bursa-pestoris	~ 73000 თესლი
მინდურის ნარი	Cirsium arvence	~ 35000 თესლი
ბაბუაწვერა	Taraxacum officinale	~ 100000 თესლი
ნაშხამი	Papaver somniferum	~ 30000 თესლი

ორგანულ სამყაროში ხდება გამრავლების პროგრესია. ყოველი ორგანიზმი შთამომავლობის მოცემის დიდი უნარით გამოირჩევა (იხ. ცხრილი 5-3). იგი ყოველ სახეობაში ინდივიდთა ჭარბ რაოდენობას წარმოქმნის. ინდივიდები გაცილებით დიდი რაოდენობით ჩნდებიან, ხოლო მრდასრულ ფორმას უმნიშვნელო რაოდენობა თუ აღწევს. ინდივიდების გეომეტრიული პროგრესიით გამრავლების უნარიანობას მრავალმა მეცნიერმა (უ. სენგ-ილერი, კ. ლინე, თ. მალთუსი...) მიაქცია ყურადღება. მათ გამოაგლინეს საგულისხმო ფაქტი, რომ ყოველ სახეობას პქონია უნარი გამრავლების პოტენციური შესაძლებლობის რეალიზაციის შემთხვევაში უმოკლეს დროში განსახლდეს და დედა-მიწის ზედაპირი დაფაროს. ჩ.დარვინამდე ვერავინ შეძლო ამ მოვლენის არსს ჩასწვლამოდა. მან განსაზღვრა გამრავლების პროგრესიის მნიშვნელობა ევოლუციის პროცესში, რაც არსებობისათვის ბრძოლის წინა პირობაა.

ცხრილი 5-3-დან ჩანს, რომ ინდივიდები გამრავლების დიდი უნარით გამოირჩევიან. ერთი ქაშაყი ყოველწლიურად 40 ათასამდე ქვირითს ყრის, ვირთევზა 10 მილიონამდე, ხოლო გბის ბაყაყი 10 ათასამდე. წყვილ ბელურას 10 წლის მანძილზე 200 მილიარდი ინდივიდის მოცემა შეუძლია. გამრავლების პროგრესის დასახსიათებლად პირობით (პიპოთემურ) მაჩვენებელს-ბიოტურ პოტენციალს იყენებენ, რითაც გამოხატავენ თუ ინდივიდს შეუზღუდველი გამრავლების შემთხვევაში დროის რა მონაკვეთში შეუძლია თანაბარი შრით დაფაროს დედამიწა. ბაბუაწვევრას ერთი მცენარე მეორე წელს 100 ინდივიდს წარმოქმნის. 5 წლის განმავლობაში 10^7 -ს, 10 წლის განმავლობაში კი- 10^{17} -ს. 10 წლის განმავლობაში მას შეუძლია დედამიწის ზედაპირი 20 სმ-ის სისქის ფენით დაფაროს. ხაშხაშს კი ჩვენი პლანეტის ზედაპირის დაფარვა 3-4 წლის განმავლობაში შეუძლია. გაცილებით მაღალი გამრავლების უნარი ახასიათებს მიკროორგანიზმებს. მაგალითად, ფიშერის ბაქტერიას 1,5 დღე-ღამის განმავლობაში შეუძლია დედამიწის ზედაპირის ფართობი თხელი შრით დაფაროს. გამრავლების პროგრესია ორ მნიშვნელოვან შედეგს იწვევს: 1. იქმნება ერთგვარი „სიცოცხლის ზეწოლა“, რაც არსებობისათვის ბრძოლის საფუძველია; 2. მიიღება მემკვიდრული ცვალებადობის ფართო სპექტრი, რომელიც მასალაა ბუნებრივი გადარჩევისათვის.

8.3 ბრძოლა არსებობისათვის

ორგანიზმის აქტიუობას, მიმართულს სიცოცხლის შესანარჩუნებლად და შთამომავლობის არსებობის უზრუნველსაყოფად, არსებობისათვის ბრძოლა ეწოდება. არსებობისათვის ბრძოლას საფუძვლად უდევს ორგანიზმთა ტენდენცია განუსაზღვრელი გამრავლებისაკენ და გარემოს ბიოტური და აბიოტური ფაქტორების წინააღმდეგობა ამ გამრავლებისადმი. როგორც უკვე აღინიშნა, ორგანიზმები გამრავლების დიდი უნარით გამოირჩევიან, მაგრამ მათი არსებობისათვის აუცილებელი პირობები (ტერიტორია, საკვები, წყალი და მისთ.) შეზღუდულია. ამდენად იქმნება შეუსაბამობა ინდივიდთა რაოდენობასა და საარსებო პირობებს შორის, რომელიც არსებობისათვის ბრძოლას უზრუნველყოფს. ბუნებაში გამრავლების პოტენციური შესაძლებლობის სრული რეალიზაცია შეუძლებელია. ყველა გაჩენილ ინდივიდს ზრდა სრული ასკისათვის რომ მიეღწია, მაშინ მათთვის საარსებო პირობები აღარ იქნებოდა. ამრიგად, ორგანიზმებს შორის ყოველთვის მიმდინარეობს ბიოლოგიური შეჯიბრი

ანუ კონკურენცია საარსებო პირობების მოსაპოვებლად. მეორე მხრივ, ორგანიზმები წინააღმდეგობას უწევენ გარემოს ბიოგური (მტრები, პარაზიტები და სხვ.) და აბიოგური (ტემპერატურის ცვალებადობა, ჟანგბადის, წყლის, სინათლის ნაკლებობა ან სიჭარბე და მისთ.) ფაქტორების მანეჟმენტს. ორგანიზმებისა და გარემო ფაქტორების ყველა ურთიერთმიმართება ჩ. დარვინმა გააერთიანა კრებსითი ცნებით – ბრძოლა არსებობისათვის. როგორც კლასიკურ დარვინიზმში, ისე ევოლუციის სინთეზურ თეორიაში ცნება – არსებობისათვის ბრძოლა მეტაფორული გაგებით იხმარება.

ამრიგად, ცნებაში „ბრძოლა არსებობისათვის“ იგულისხმება ორგანიზმის აქტიუობა, რომლითაც მიიღწევა როგორც თავისი, ისე მისი შთამომავლობის სიცოცხლის უზრუნველყოფა. ეს ცნება არ უნდა გავეიგოთ ვულგარულად. როგორც ინდივიდთა უბრალო ფიზიკური დაპირისპირება. იმის კითხვა თუ რა ფაქტორების მიმართ უხდებათ ბრძოლა? ინდივიდებს ბრძოლა უხდებათ ყველა იმ ფაქტორის მიმართ რომლებიც ზღუდავენ მათ რიცხოვნობას. ასეთი ფაქტორები მეტად მრავალრიცხოვანია. ინდივიდთა აქტიუობა არსებობისათვის ბრძოლის ყველა ფორმაში მქალაქდება და ცოცხალი სისტემის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა.

არსებობისათვის ბრძოლაში ორგანიზმს აქტიუობის განსაზღვრისათვის ჩვეულებრივ, მთავარ როლს გამრავლების გეომეტრიულ პროგრესიას მიაწერენ. ამ მახასიათებლით მხოლოდ გამრავლების ინტენსივობის პროცენტული დახასიათებაა შესაძლებელი. გამრავლების გეომეტრიული პროგრესიით შეუძლებელია ვიმსჯელოთ კონკრეტულ გარემოში ორგანიზმზე მოქმედ „სიცოცხლის ზეწოლაზე“, ასევე თუ რამდენად ეკონომიურად იყენებს ორგანიზმი საარსებო რესურსებს. ასე მაგალითად, ქარიშხალა წელიწადში მხოლოდ ერთ კვერცხს დებს, მაგრამ მისი აქტიუობა სიცოცხლის შესანარჩუნებლად გაცილებით მაღალია, ვიდრე სოკოსი (მილიარდობით სპორას წარმოქმნის) ან მტკნარი წყლის მოლუსკის – მარგალიტანასი (3 მილიონამდე კვერცხს ყრის). ეს ორი უკანასკნელი უმნიშვნელო აქტიუობას ავლენს.

ორგანიზმის რეალური გამრავლების უნარი, მისი ნაყოფიერებით განისაზღვრება ე.ი. მის მიერ მთელი სიცოცხლის განმავლობაში წარმოქმნილი შთამომავლობის რაოდენობით. სქესობრივი გამრავლებისას, ყვაილოვან მცენარეში ეს არის მომწიფებული თესლების საერთო რაოდენობა, ფრინველებში – დადებული კვერცხების. ბუნებრივია, ეს მაჩვენებელი კონსტანტური არ არის. იგი სახეობაში გაერთიანებულ ინდივიდებში საარსებო გარემოს მიხედვით და ეკოლოგიუ-

რი ფაქტორების (კლიმატური ფაქტორების ცვალებადობა, ბიოლოგიური მტრებისა და საკვები რესურსების რაოდენობის ცვლილება, ადამიანის ზემოქმედება და მისი.) ზემოქმედებით წლიდან წლამდე მერყეობს. ინდივიდის ნაყოფიერება სახეობისათვის ნიშანდობლივ საშუალო მაჩვენებლის მახლობელ (რეაქციის ნორმის) ფარგლებში ვარირებს.

როდესაც კონკრეტული სახეობის ინდივიდთა საშუალო რიცხოვნობა გარკვეულ პერიოდში მუდმივია, ეს იმას ნიშნავს, რომ ყოველწლიურად ჩნდება იმდენივე ინდივიდი, რამდენიც სხვადასხვა მიზეზით იღუპება. რეპროდუქციის უნარიან ინდივიდთა რაოდენობა არ იზრდება. კონკრეტული სახეობის მიერ გამოვლენილი „სიცოცხლის ზეწოლა“ მუდმივი რჩება. თუ N რაოდენობის სქესმწიფე ინდივიდები, ყოველწლიურად n რაოდენობის ნაშიერს ან კვერცხს წარმოქმნის, ხოლო განსხვავებული ასაკის (ძირითადად სქესობრივად მოუმწიფელები) n რაოდენობის ინდივიდი იღუპება, მაშინ კონკრეტულ პოპულაციაში (ასევე სახეობაში) ინდივიდთა საერთო რაოდენობა ($N+n-n=N$) უცვლელი რჩება.

ამდენად, გამრავლების გეომეტრიული პროგრესია, არ ასახავს „სიცოცხლის ზეწოლას“, ვინაიდან მკვდრადშობილი (მცენარეებში მოუმწიფებელ თესლები), სტერილური ან გენერაციულ სტადიამდე დაღუპული ინდივიდები შთამომავლობას არ გოვებენ. რეალური „სიცოცხლის ზეწოლა“ განისაზღვრება ფაქტობრივად არსებული ინდივიდებით და არა ინდივიდთა იმ რიცხვით რომლებიც შეიძლება გაჩენილიყვნენ ან შთამომავლობა მოეცათ ხელსაყრელ საარსებო პირობებში. გაჩენილ ინდივიდთა საშუალო რაოდენობა თუ გოლია დაღუპულ ინდივიდთა რაოდენობის, მაშინ არსებობისათვის ბრძოლის ინტენსიობის გარკვეულ მაჩვენებელს ვღებულობთ.

ორგანიზმის ნაყოფიერება (მაგალითად, მთელი სიცოცხლის მანძილზე დადებული კვერცხების ან განვითარებული თესლების რაოდენობა) დროის გარკვეულ მონაკვეთში არსებობისათვის ბრძოლის საერთო ინტენსიობის საზომ სიდიდეს წარმოადგენს, ე.ი. ყველა ასაკში (ჩასახვიდან სქესმწიფე ასაკის ჩათვლით) ორგანიზმის ჯამური ელიმინაციის სიდიდეს გამოხატავს.

8.3.1. არსებობისათვის ბრძოლის ფორმები

ნებისმიერი სახეობის პოპულაცია დამოუკიდებლად და განმხოლოებულად როდი არსებობს, იგი ბიოცენოზის შემადგენელი კომპონენტია. მისი წარმატებული არსებობა დიდად არის დამოკიდებული

იმაზე, თუ როგორ ურთიერთობას დაამყარებენ კონკრეტული პოპულაციის წევრები ერთმანეთთან ან სხვა სახეობის პოპულაციებთან. ამ რთული ურთიერთდამოკიდებულების ფორმირება აბიოტური ფაქტორების ფონზე მიმდინარეობს. ამდენად ორგანულ სამყაროში არსებობისათვის ბრძოლის სახეები, როგორც გამოვლენის ისე თავისი მოქმედების შედეგებით მეტად მრავალფეროვანია. არსებობისათვის ბრძოლის სხვადასხვა ფორმა დაკავშირებულია ბუნებრივი გადარჩევის სხვადასხვა მიმართულებასთან. ამდენად, მისი არსის გაგებისათვის აუცილებელია ამ ფორმების დაჯგუფება. ევოლუციური თეორიის სახელმძღვანელოში ზოგიერთი კომენტატორი ნაკლებ ყურადღებას უთმობს ამ საკითხს და მის როლს ევოლუციის პროცესში. ზოგჯერ არსებობისათვის ბრძოლას აიგივებენ უშუალო შებრძოლებასთან (ჩხუბი, აგრესია, განადგურება და მისთ.) ან მტაცებელი – მსხვერპლის დამოკიდებულებამდე დაკავთ.

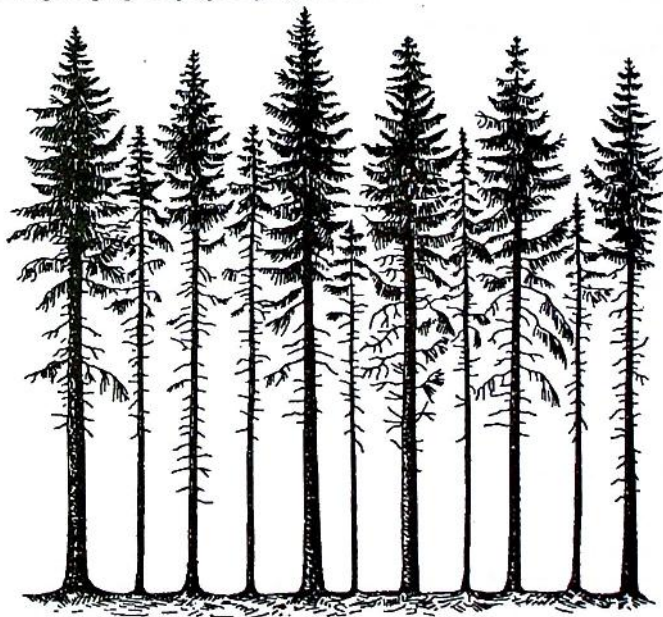
დარვინისეული გაგებით არსებობისათვის ბრძოლაში იგულისხმება, როგორც გარემო (აბიოტური და ბიოტური) ფაქტორების მოქმედება ორგანიზმზე, ისე ორგანიზმის აქტიობა – მათი გავლენა გარემოზე. დარვინი გამოყოფდა არსებობისათვის ბრძოლის ორ ძირითად ფორმას: შიგასახეობრივსა და სახეობათა შორისს. ლ. მორგანმა (1906) და ლ. პლატემ (1912) დამატებით გამოეყვანა მესამე ფორმა: კონსტიტუციური ბრძოლა არსებობისათვის, რომელიც ევოლუციურ თეორიაში საკმაოდ არის დამკვიდრებული. უნდა აღინიშნოს, რომ ჩ. დარვინი თავის ნაშრომში „სახეობათა წარმოშობა“ ვერცაღ მსჯელობს ბრძოლის ამ ფორმაზე, მაგრამ ფორმულირება არ მოუხდენია.

1. კონსტიტუციური ბრძოლა არაორგანული ბუნების ფაქტორებთან მიმდინარეობს იმ შემთხვევაში, როდესაც ინდივიდები ხელებიან აბიოტური ფაქტორების (გვალვა, სიცივე, ჭარბი ან ნაკლები მარილიანობა, ჭანგბადი, განათება და მისთ.) მათზე ზემოქმედების პირობებში. იგი გამოიხატება ფიზიოლოგიური რეაქციებით. მაგ, ტუქმუწოვრებში ხშირი ბეწვის, ფრინველებში ღინღლის განვითარება, ზამთარში ან გაფხულის გვალვებისას – ძილქუში, ინცისტირება, ანაბიოზში გადასვლა და მისთ. იგი ვლინდება აგრეთვე ქცევითი აქტებით, როგორცაა სოროში ჩაბერომა, ნიადაგში ჩამალვა, ადგილის შეცვლა, მიგრაცია და სხვ. ბრძოლის ამ ფორმის პროცესში იღუპებიან კონკრეტულ კლიმატურ პირობებთან ნაკლებ შეგუებული ფორმები, ხოლო გადარჩებიან და შთამომავლობას გოვებენ უფრო ამგანი კონსტიტუციის მქონე ინდივიდები.

2. შიგასახეობრივი ბრძოლა არსებობისათვის მიმდინარეობს ერთი და იმავე სახეობის (პოპულაციის) ინდივიდებს შორის და განსაკუთრებული სიმძაფრით გამოირჩევა. ჩ. დარვინის შეხედულებით,

ბრძოლის ეს ფორმა მეტად დაძაბულია, ძირითადად იგი განსაზღვრავს ინდივიდთა გადარჩენას ან ელიმინაციას, ამდენად ეკოლუცისათვის მეტად მნიშვნელოვანია.

ეკოლოგიურად რაც უფრო ახლოს იმყოფებიან ერთმანეთთან კონკურენტი ინდივიდები, მით მეტი პარამეტრის (გარემო ფაქტორთა) მიხედვით მიმდინარეობს კონკურენცია. ცალკეული ორგანიზმის კონკურენტუნარიანობას თითოეული მათგანის ინდივიდური თავისებურებები განსაზღვრავს. ძირითადად იგი ვლინდება საკუთარი სიცოცხლის დაცვისა და შთამომავლობის უზრუნველყოფისათვის უფრო ეფექტურ საშუალებათა გამოყენებაში, რაც უპირატესობას ანიჭებს მას სხვა ინდივიდებთან კონკურენციაში, მტრებისა და გარემოს არახელსაყრელ პირობებისადმი წინააღმდეგობის გაწევისას. ბრძოლის ამ ფორმას ამკარა ანუ პირდაპირი ხასიათი იშვიათად აქვს, რის გამოც იგი ნაკლებ თვალსაჩინოა.



სურ. 8.1. შიგასახეობრივი კონკურენცია წიწვოვან ტყეში (შხალგაუზენი, 1969).

სახეობის შიგნით (პოპულაცია, სახესხვაობა, ქვესახეობა და მისთ.) ურთიერთდამოკიდებულება უაღრესად მრავალფეროვანი, რთული და წინააღმდეგობრივია. მეტწილად ამ ურთიერთობის შედეგად ზოგიერთი ინდივიდის სიცოცხლისუნარიანობა ან ნაყოფიერება მკვეთრად ქვეითდება, რის გამოც მომდევნო თაობათა (გენოფონდის) ფორმირებაში მათი წვლილი მეტად უმნიშვნელო ან ნულის ტოლია. უმეტესად კონკურენტი ინდივიდები ერთიმეორეზე უშუალოდ არ ურთიერთქმედებენ. საარსებო რესურსების ექსპლუატაციის გამო კონკურენტებს უძნელდებთ სრულყოფილი საკვების და სხვა რესურსების (წყალი, სინათლე და მისთ.) მოპოვება. საილუსტრაციოდ შეიძლება მოვიყვანოთ გოლასაკოვანი ფიჭვის გყე. მასში გვხვდება კარგად განვითარებული (ფართოტოტებიანი, მძლავრად განვითარებული ფესვთა სისტემა) ინდივიდები. ისინი საარსებო რესურსების (მზის სხივური ენერჯია, CO₂, წყალი და მინერალური მარილები...) მეტ ექსპლუატაციას ახდენენ ვიდრე მეზობლად მდგომი სუსტად განვითარებული ხეები. სრულყოფილად განვითარებული ფიჭვები მეტ გირჩებს (შესაბამისად თესლს) იკეთებენ, სუსტად განვითარებულნი საერთოდ არ იკეთებენ (ზოგი კი იღუპება) ან ძალიან მცირე რაოდენობით წარმოქმნიან გირჩებს. ბუნებრივია, მომდევნო გენოფონდის ფორმირებაში წარმატებულია იმ მცენარეთა ხვედრითი წილი, რომლებიც დიდი რაოდენობით იძლევიან თესლს (იხ. სურ. 8.1).

ზოგიერთ შემთხვევაში ბრძოლა შეიძლება განსხვავებული სახითაც გამოვლინდეს, კერძოდ ერთი ინდივიდი აბრკოლებს სხვებს, რომ მის მიერ მონიშნული ტერიტორია სხვა ინდივიდმა დაიკაოს. იგი ტერიტორიას იცავს სხვებისგან, რათა არ გამოიყენონ საარსებო რესურსები (სრულფასოვანი საკვები, სინათლე, წყალი და მისთ.) ამ სახის ურთიერთდამოკიდებულება (ე.წ. ინტერფერენცია) მკაფიოდ არის გამოხატული ხერხემლიან ცხოველებში, თუმცა შეინიშნება უხერხემლო ცხოველებსა და მცენარეებშიც. მაგალითად, მურა დათვს და ჯიქს საარსებო ტერიტორია ხეზე ნაკაწრებით აქვთ მონიშნული, მგელი შარდით, ხოლო წიწკანები და სკვინჩები ვალობით აგვიბინებენ ერთიმეორეს ტერიტორიის დაკავებას. ცხოველები ერიდებიან მონიშნული ტერიტორიის საზღვრების დარღვევას.

პოპულაციის შემადგენელი ინდივიდებისათვის ნიშანდობლივია ურთიერთდახმარებაც: ერთობლივად ნადავლის მოპოვება და კვება, შთამომავლობის დაცვა და გამოზრდა. ეს თვისება მკაფიოდაა გამოხატული საზოგადოებრივ ცხოველებში (მაგალითად, ჭიანჭველების ბუდე, ფუტკრების სკა, ლომების პრაიდი, მაიმუნების ჯოჯი და მისთ.). ურთიერთდახმარება შეინიშნება მცენარეებშიც. ხშირად ერთი და

იმავე პოპულაციის ახლომდგომ ხემცენარეთა ფესვები ურთიერთ-შემზრდილია. იგი აძლიერებს ხეთა ღვთისა და ქარმდეგობას, აგრეთვე უზრუნველყოფს შეწოვილი წყლისა და მინერალური მარილების, ასევე სინთეზირებული ორგანული ნაერთების ურთიერთმიწოდებას. მაგალითად ხშირ ნაძენარში ყოველი 100 მცენარიდან დაახლოებით 30-40-ის ფესვები შემზრდილი აქვს.

პოპულაციის შემადგენელ წევრებს შორის შეინიშნება ანტაგონიზმიც, მაგალითად, საფუარ სოკოებში, ქალამანაში ე.წ. „კილერი“ ინდივიდის მიერ გამოყოფილი ცილა გოქსინით ახდენს მეორე მგრძობარე ორგანიზმის ელიმინაციას (იხ. § 10). ანტაგონიზმის უკიდურესი გამოვლენა კანიბალიზმი (მაგალითად, ქორჭილა, კალმახი, ორაგული და სხვ.). იგი მართალია საზიანოა ცალკეული ინდივიდისათვის მაგრამ სასარგებლოა მთლიანად პოპულაციისათვის. ამ გზით რეგულირდება პოპულაციაში რიცხოვნობა და მიიღწევა საარსებო რესურსების რაციონალური გამოყენება.

პოპულაციის შემადგენელ ინდივიდებს შორის ურთიერთდამოკიდებულება სხვადასხვა პერიოდსა და გარემოსთან მიმართებით შეიძლება იყოს ნეიტრალური, კონკურენტული ან შესაძლებელია გამოვლინდეს ურთიერთდახმარების ფაქტები.

მაგალითად, როდესაც ხელოვნურ საკვებ არეში დაბალია დროზოფილას ლარვების (მატლების) სიმჭიდროვე ისინი ერთმანეთს ეხმარებიან, რათა თავიდან აიცილონ საკვების გამოშრობა და მასზე ობის სოკოს განვითარება. საშუალო სიმჭიდროვის დროს ლარვებს შორის დამოკიდებულება ნეიტრალურია, მაღალი სიმჭიდროვის დროს კი მძაფრი კონკურენცია აღინიშნება.

3. სახეობათა შორის ბრძოლა არსებობისათვის გაცილებით ნაირგვარი და რთულია ვიდრე მემოთ განხილული ორი ფორმა. არსებობისათვის ბრძოლა სხვადასხვა სახეობის ინდივიდებს შორის ხშირად პირდაპირი ხასიათისაა. მაგ, ურთიერთდამოკიდებულება მცენარეებსა და ფიტოფაგ ცხოველებს შორის, მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის, პარაზიტსა და მასპინძელს შორის, ასევე საკვების, ბუდის წართმევა და სხვ. ზოგჯერ ბრძოლის ეს ფორმა ფარულ (არაპირდაპირ) ხასიათს ატარებს. მაგალითად, ერთი სახეობის მიერ მეორის დათრგუნვა ან არეალიდან თანდათანობით გაძევება. სხვადასხვა სახეობის ინდივიდებს შორის ურთიერთდამოკიდებულება განსხვავებულია და სიმძაფრის ხარისხი დამოკიდებულია არსებობისათვის აუცილებელი პირობების მსგავსების ხარისხზე. ურთიერთდამოკიდებულება შეიძლება იყოს დადებითი (მაგ. სიმბიოზი) უარყოფითი (მაგ. მტაცებელი – მსხვერპლი) ან ნეიტრალური.

არსებობისათვის ბრძოლის სხვადასხვა ფორმას ევოლუციაში თუმცა დიდი მნიშვნელობა აქვს, მაგრამ ახალი ფორმების წარმოქმნა მხოლოდ კონკრეტული პოპულაციის შიგნით ინდივიდებს შორის კონკურენციის გზით მიმდინარეობს. დარვინისეული ბრძოლა არსებობისათვის ორ ძირითად მომენტს შეიცავს. ერთის მხრივ ის დაკავშირებულია გარკვეული სახეობის ინდივიდების დალუქვასთან ე.ი. სხვადასხვა სახის ელიმინაციასთან. ეს თითქოს ბრძოლის უარყოფითი მახასიათებელია. მეორე მხრივ სახეობაში გაერთიანებულ ინდივიდებს შორის აქტიური ან პასიური კონკურენციის ელემენტები არსებობისათვის ბრძოლის მნიშვნელოვან დადებით დახასიათებას იძლევიან.

8.3.2 ელიმინაციის ფორმები

საარსებო პირობების შეზღუდვის ან არახელსაყრელი აბიოტური ფაქტორების მოქმედების გამო, არსებობისათვის ბრძოლის ყველა ფორმას თან სდევს ორგანიზმთა მეტ-ნაკლები ნაწილის ელიმინაცია (მოსპობა). ელიმინაციაში გამოიხატება გარემოს წინააღმდეგობა ორგანიზმთა გამრავლების მიმართ, ელიმინაციის კლასიფიკაცია შეიძლება მოვახდინოთ მოქმედების დროის მიხედვით, – მუდმივი და პერიოდული ელიმინაცია, მაელიმინირებელი ფაქტორების – ფიზიკური (სიცივე, გვაღვა და სხვა), ფიზიოლოგიური (შიმშილი), ბიოლოგიური (მტაცებელი, პარაზიტი, ეპიზოთია), ობიექტების (ინდივიდი, ოჯახი, პოპულაცია, სახეობა) ან ობიექტების ასაკის (გამეტა, ჩანასახი, ლარვა, მრდასრული ინდივიდი) მიხედვით. რადგანაც ყველა ეს მახასიათებელი გარკვეული მნიშვნელობისაა და ყოველი მათგანი ევოლუციის მიმართულებაზე არსებობისათვის ბრძოლის სხვადასხვა ფორმის გავლენის საუციუროს გათვალისწინების საშუალებას იძლევა, ამიტომ განვიხილოთ შშალკაუზენის კომბინირებული კლასიფიკაცია.

მოგადი ანუ შემთხვევითი ელიმინაცია. ცალკეული ინდივიდის სიკვდილი დამოკიდებულია მხოლოდ შემთხვევაზე. სიცოცხლისა და სიკვდილის საკითხები ორგანიზმის ინდივიდუალური თვისებებით არ წყდება, რადგანაც იგი შემთხვევით აღმოჩნდება გამანადგურებელი ფაქტორის წინაშე, რომელიც ანადგურებს სახეობის ნებისმიერ ინდივიდს, რაც კი მისი მოქმედების არეში ხვდება.

მოგად ელიმინაციის შეიძლება პქონდეს მუდმივი ხასიათი, თუ ის გარკვეულ სეზონთან არ არის დაკავშირებული, ან პერიოდული (წვიმები, გვაღვი, ყინვები, პარაზიტების გამრავლება). იგი შეიძლება გარკვეულ ასაკს მოიცავდეს (კვერცხი, ჩანასახი, მრდასრული ინდი-

ვიდი, თესლი, აღმონაცენი, მცენარე) – ასაკობრივი ზოგადი ელიმინაცია. ერთი შეხედვით, რაკი ზოგადი ელიმინაცია, არ ატარებს ამორჩევით ხასიათს, დამოკიდებულია ბრმა შემთხვევაზე და არა აქვს ორგანიზმის ინდივიდუალურ თვისებებს მნიშვნელობა, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ იგი არ არის დაკავშირებული ბუნებრივ გადარჩევასთან, მაგრამ ეს ასე არ არის. გადარჩევა ხდება შთამომავლობის შემთხვევითი გადარჩევით. საქმე იმაშია, რომ შემთხვევითი ელიმინაციის დროს, გადარჩენის მეტი შანსი აქვთ ნაყოფიერი წყვილის მრავალრიცხოვანი შთამომავლობის ერთეულ ინდივიდებს, ამ შემთხვევაში ბუნებრივი გადარჩევა მიმდინარეობს მაქსიმალური ნაყოფიერების მიმართულებით. ეს არის სტატისტიკური კანონზომიერების შედეგი – მრავალრიცხოვანი შთამომავლობის ინდივიდების გადარჩენის მეტი ალბათობაა, ვიდრე მცირერიცხოვანი შთამომავლობისა.

ასეთია შედარებით ნაკლებად თავდაცული პლანეტორული ორგანიზმების ელიმინაციის ხასიათი. მათი მაღალი ნაყოფიერება არის მაღალი ზოგადი ელიმინაციის შედეგი და მაჩვენებელიც. თუ ზოგად ელიმინაციას ასაკობრივი ხასიათი აქვს, მაშინ პოპულაციაში ასაკობრივი თანაფარდობა იცვლება. ზრდასრული ცხოველების მაღალი სიხშირით ამოწვევის შემთხვევაში ხდება ლარვული ფაზის გახანგრძლივება ზრდასრული სტადიის შემოკლების ხარჯზე. იგი გვხვდება ზოგიერთი მწერის სასიცოცხლო ციკლში. პირიქით, ლარვების მასიური ამოწვევისას ზრდასრული ფაზის გახანგრძლივება ხდება. ასეთია ჭიების, კიბოსნაირების, მწერების, მოლუსკების, ეკალკანიანების, თევზებისა და ამფიბიების სასიცოცხლო ციკლი, რომელთა ლარვები ღიდი რაოდენობით იღუპება თევზებით, მტაცებელი მწერებითა და ფრინველებით. ყველა ამ შემთხვევაში ორგანიზმებს მაღალი ნაყოფიერებაც ახასიათებთ.

ინდივიდური ანუ ამორჩევითი ელიმინაცია. ინდივიდურ ელიმინაციას შეიძლება ჰქონდეს მუდმივი ან პერიოდული ხასიათი. ის შეიძლება იყოს განსხვავებული ასაკის მიხედვით. მაგრამ ყველა შემთხვევაში ჩვეულებრივ შეიმჩნევა უკეთ შეგუებული ფორმების გადარჩენა. ამორჩევითი ელიმინაცია ხდება ყველგან და ყოველთვის, სანამ ინდივიდური განსხვავებებია. არსებობის ოპტიმალურ პირობებში როგორც ლაბორატორიულ ასევე ბუნებრივ პირობებშიც ასეთი ელიმინაცია არასოდეს წყდება და ბუნებრივი გადარჩევა მიმდინარეობს.

ინდივიდური ელიმინაცია შეიძლება იყოს პირდაპირი, თუ ცალკეული ინდივიდები ფიზიკური ან ბიოლოგიური ფაქტორების შემოქმედებით იღუპებიან. არაპირდაპირია თუ ცალკეული ინდივიდები ფიზი-

ოლოგიური ფაქტორით (შიმშილით) სუსტდება და შემდეგში ილუქება სხვა ფაქტორებით, ან ხდება გამრავლებისაგან ჩამოშორება.

1. ფიზიკური ფაქტორებით გამოწვეული პირდაპირი ელემინაცია, ნიშნავს არახელსაყრელი კლიმატური ფაქტორების (ტემპერატურა, ნალექები, ქარი, წყლის დინებები, ზღვის ზეირთყემა და მისთ.) შემოქმედებით ცალკეული ინდივიდის სიკვდილს. გადარჩებიან თავისი ზოგადი კონსტიტუციით ამ ფაქტორებისადმი მდგრადი ფორმები. მათ მოეპოვებათ სამარჯვეები (საფარველი რომელიც იცავს წყლის დაკარგვისა ან ტემპერატურის შემოქმედებისაგან, ჯაუშანი – იცავს მექანიკური დაზიანებისაგან და ა.შ.) რითაც თავს იცავენ ფიზიკური ფაქტორების მანეუ შემოქმედებისგან. ასევე გადარჩებიან ის ინდივიდები, რომლებიც მოძრაობითი რეაქციებით და ინსტინქტებით სწრაფად აღწევენ თავს ფიზიკური ფაქტორების შემოქმედებას. მაღალი სიხშირით ამოწყდომა სხვა თანაბარ პირობებში დაკავშირებულია მაღალი ნაყოფიერების უნარის მფლობელ ინდივიდების გადარჩევასთან.

2. პირდაპირი ელემინაცია ბიოლოგიური ფაქტორებით ნიშნავს ცალკეული ინდივიდების დალუქვას მტაცებლებისაგან, პარაზიტებისა და ინფექციური დაავადებებისაგან. ამ დროს გადარჩებიან ის ინდივიდები, რომლებიც მეტად დაცულნი არიან თავისი ზოგადი აქტიურობით და ძალით, აგრეთვე აქტიური დაცვის სპეციალური საშუალებებით (შეიარაღება, გრძნობათა ორგანოები, გადაადგილების სიჩქარე), მეტიც დაცულები ფიზიოლოგიური საშუალებებით (იმუნიტეტი) ან პასიური თავდაცვის საშუალებებით (ნემსები, ეკლები, მფარველობითი შეფერილობა, სათანადო ინსტინქტები), გარდა ამისა, გადარჩევიან აქტიური ინდივიდები, რომლებიც კარგად განვითარებულ გრძნობათა ორგანოებით, ინსტინქტებით და ნერვული მოქმედების უმაღლესი ფორმებით ხასიათდებიან, რის მეშვეობითაც ისინი მტაცებლებს თავს ადვილად არიდებენ, ამიგომაც ელემინაციის ამ ფორმას დიდი მნიშვნელობა აქვს პროგრესულ ევოლუციაში, ორგანიზაციის მორფოფიზიოლოგიურ სრულყოფაში. ამოწყდომის მაღალი ხარისხი ამ შემთხვევაშიც იწვევს უფრო ნაყოფიერი ფორმების გადარჩევას, რომლებსაც განაყოფიერების საიმედო საშუალებები და კვერცხის შენახვისა და შთამომავლობის კვების და დაცვის საშუალებები აქვს.

3. არაპირდაპირი ელემინაცია ფიზიოლოგიური ფაქტორებით ნიშნავს ორგანიზმის დასუსტებას შიმშილით, საკვები რესურსებისათვის კონკურენციაში, ნაყოფიერების დაქვეითებას და გამრავლებისაგან ჩამოცილებას (ნაწილობრივ სქესობრივი კონკურენციის

შედეგად). ამ ტიპის ელიმინაციის ინტენსივობა იზრდება ინდივიდთა სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად („ჭარბდასახლება“).

ორგანიზმის დასუსტება შიმშილით (მეტწილად სებონური) იწვევს მათ გაძლიერებულ ამოწვევებს სხვა ფაქტორებით (ფიზიკური და ბიოლოგიური) ასე, რომ შიმშილი იშვიათად წარმოადგენს ცხოველების სიკვდილის უშუალო მიზეზს.

არაპირდაპირი ელიმინაცია, დაკავშირებული ნაკლებად დასუსტებული ორგანიზმების გადარჩენასთან, ნიშნავს ისეთი ინდივიდების გადარჩევას, რომელთაც წარმატებით შეუძლიათ საკვების მოპოვება, მეტად ეკონომიურად და პროდუქტიულად მისი გამოყენება. ეს იწვევს გრძნობათა ორგანოების განვითარებას, თავდასხმის საშუალებების, და სათანადო ინსტინქტების განვითარებას. ამავე დროს ეს ნიშნავს ისეთი ინდივიდების გადარჩევას, რომელთაც მაქსიმალურად შეუძლიათ საკვების ეკონომიკური მოპოვება და პროდუქტიულად გამოყენება, რაც დაკავშირებულია არა მარტო საჭმლის მომწელებელ ორგანოთა პროგრესთან, არამედ მთელი ორგანიზაციის, კერძოდ ფიზიოლოგიური კონსტიტუციის პროგრესთან. საკვების მაქსიმალური გამოყენება, როგორც წესი, ნიშნავს კვების სპეციალიზაციას და რეზერვების დაგროვების სხვადასხვა საშუალებების სრულყოფას. და ბოლოს, ნაკლებად დასუსტებული ინდივიდების გადარჩენა ნიშნავს ნაკლებ ნაყოფიერი ინდივიდების გადარჩევას, რომლებიც ნაკლებ ენერჯიას ხარჯავენ სასქესო პროდუქტების წარმოქმნაზე. ამიტომ არაპირდაპირი ელიმინაცია იწვევს ნაყოფიერების დაქვეითებას (კომპენსაციის სახით იზრდება სიცოცხლის ხანგრძლივობა). ნაყოფიერების დაქვეითება დაკავშირებულია მცირერიცხოვანი შთამომავლობის სიცოცხლის მაქსიმალურ უზრუნველყოფასთან.

ოჯახური ელიმინაცია. ერთი წყვილის მთელი შთამომავლობის ამოწვევა არც თუ იშვიათი შემთხვევაა, ისე როგორც მთელი ოჯახების ამოწვევა, რადგან ერთად მცხოვრებთ ერთი და იგივე საშიშროება ემუქრებათ. მით უმეტეს, რომ ერთი წყვილის შთამომავლობა გენეტიკურად უფრო ერთგვაროვანია, ვიდრე პოპულაციის შემადგენელი ინდივიდები. ეს იმას ნიშნავს, რომ ყველა უპირატესობა, რომელიც იწვევს ცალკეული ინდივიდების გადარჩენას და ის უარყოფითი მომენტები, რაც იწვევს მათ დაღუპვას, ხშირად ვრცელდება ერთი წყვილის მთელ შთამომავლობაზე. ამიტომ ოჯახური ელიმინაცია გვხვდება იქაც, სადაც არ არის ორგანიზებული ოჯახი.

ოჯახური ელიმინაცია ხელს უწყობს ორგანიზებული ოჯახის ჩამოყალიბებას, ოჯახური ელიმინაციის დროს განსაკუთრებით ევო-

ლუიერებს ისეთი ნიშნები, როგორცაა მრუნვა შთამომავლობაზე, ბულის შენების ინსტიტუტები, შთამომავლობის დაცვა, კეება და ა.შ.

ჯგუფური ელიმინაცია. ასეთი ელიმინაციის საფუძველს წარმოადგენს გენეტიკური სიახლოვის გამო პოპულაციის ინდივიდებს შორის დიდი მსგავსება, ქვესახეობის ან სახეობის და სხვა ტოლფასოვან ჯგუფის ინდივიდებთან შედარებით.

ეს მსგავსება ერთი ბუნებრივი ჯგუფის ყველა წარმომადგენელს ერთნაირ მდგომარეობაში აყენებს არსებობისათვის ბრძოლაში. ამიტომ ელიმინაცია ხშირად ჯგუფის ყველა წარმომადგენელს ეხება, რომლებიც ნაკლებადაა შეგუებული საარსებო პირობებთან, ვიდრე სხვა ორგანიზმები. შედეგად ხდება მთელი ჯგუფის (პოპულაციის, სახეობის) ამოწყვეტა ან გაძევება კონკრეტული გერიტორიიდან სხვა ფორმების მიერ, რომლებიც აქ წარმოიშვნენ ან სხვა გერიტორიიდან მოვიდნენ.

ელიმინაციის ეს ფორმა გადარჩევის გამანადგურებელ და გამანაწილებელ როლზე მიუთითებს.

დიდი მნიშვნელობა აქვს ჯგუფური ელიმინაციის ინდივიდუალურ ელიმინაციასთან შეერთებას. თუ ყოველი ჯგუფი ცნობილ უპირატესობას ფლობს რეალურ პირობებში, ასეთი შეერთება, ჯგუფის ევოლუციას უბრუნველყოფს, იწვევს ნიშანთა დაცილებას და სხვადასხვა ბიოტოპების მიხედვით ფორმათა განაწილებას.

ბოლოს, ნაკლებად უპირატესი ჯგუფის ელიმინაცია და მისი გაძევება უფრო პროგრესული ფორმების მიერ ნიშნავს დიდი მაშტაბის ევოლუციას (მაკროევოლუციას), რომელიც განსაზღვრავს ორგანიზაციის არამარტო საერთო პროგრესს, არამედ ევოლუციის მექანიზმის გარდაქმნასაც. მაგრამ არ უნდა დაგვავიწყდეს ყოველი უპირატესი ჯგუფის პროგრესული განვითარება განისაზღვრება მისი ინდივიდების მხოლოდ ამორჩევითი ელიმინაციით.

8.3.3. შეჯიბრის ფორმები

ელიმინაციას ამორჩევითი ე.ი. ინდივიდუალური ხასიათი აქვს მხოლოდ პოპულაციის შიგნით გენეტიკურად განსხვავებული ინდივიდების შეჯიბრის შედეგად. შეჯიბრში ვლინდება არსებობისათვის ბრძოლის დადებითი მხარე, რაც დაკავშირებულია თვით ორგანიზმთან, მის აქტიუობასთან, მის მისწრაფებასთან გამრავლებისაკენ და ბუნებრივი გადარჩევის შემოქმედებით როლთან.

ჯგუფშიდა შეჯიბრი. ჯგუფშიდა, ანუ ინდივიდუალური შეჯიბრი მიმდინარეობს ერთი პოპულაციის ცალკეულ ინდივიდებს შორის, მას

შეიძლება აქონდეს უფრო აქტიური ხასიათი სიცოცხლის შენარჩუნების და გამრავლებისათვის ბრძოლაში კონკურენციისას, ხოლო უფრო პასიური გარემოს არასასურველ ფიზიკურ და ბიოლოგიურ ფაქტორებთან ბრძოლაში.

ინდივიდუალური აქტიური შეჯიბრი გამოიხატება სასიცოცხლო საშუალებებისათვის, ე.ი. საკვების (ქანგბადი, სინათლე, წყალი და მასში გახსნილი მინერალური მარილები) კონკურენციაში. იგი მწვაედება მოსახლეთა სიმჭიდროვის მაკებისას და პირდაპირ დამოკიდებულებაშია გამრავლების ენერჯიასთან. აქტიური შეჯიბრი ძირითადად განისაზღვრება საკვების შეზღუდვით და ამდენად, ხშირად მძაფრდება არახელსაყრელ სემონურ პირობებში (მაშთარში ან ზაფხულში). მომიერი და ცივი სარგყლის ცხოველებში იგი განსაკუთრებით მძაფრდება ზამთარში (ან ზაფხულში გვალებებისას), როცა მკვეთრად მცირდება საკვები რესურსების მოპოვების საშუალება. აქტიური შეჯიბრება დაკავშირებულია არაპირდაპირ ელიმინაციასთან.

თუ საკვების უკმარისობა მიმშლის იწვევს, თუნდაც პერიოდულს, ბრძოლა არსებობისათვის მიმდინარეობს არა მარტო საკვების მოსაპოვებლად, არამედ მარაგის შესანახად თვით ორგანიზმის მიერ საკვები მასალისა და საკუთარი რეზერვების მეტად ეკონომიკურად გამოსაყენებლად. ეს დაკავშირებულია კვების სპეციალიზაციასთან, მორფოლოგიური კონსტიტუციის სრულყოფასთან და ზოგიერთ სპეციალური შეგუებების წარმოქმნასთან (ცხიმოვანი ღეუო, მიგრაცია, ძილი). რადგანაც შეჯიბრების ამ ფორმაში გადარჩენა განისაზღვრება მიმშლის დროს ინდივიდის გამოფიგვით, დადებითი მნიშვნელობა აქვს სასქესო უჯრედებისა და კვერცხების პროდუქციის ეკონომიას. საბოლოო ჯამში შეჯიბრი საკვებისათვის იწვევს მორფოლოგიური კონსტიტუციის ბუნებრივ გადარჩევას, რაც დაკავშირებულია კვების სპეციალიზაციასთან და ნივთიერებათა ცვლის მეტად ეკონომიურობასთან, ასევე ნაყოფიერების დაქვეითებასთან, რაც შეიძლება კომპენსირებულ იქნეს სიცოცხლის გახანგრძლივებით და გამრავლების მრავალჯერადობით.

აქტიური კონკურენცია შეიძლება გამოვლინდეს შეჯვარებისათვის სქესობრივ კონკურენციაში. იგი დაკავშირებულია სქესობრივ გადარჩევასთან და მეორადი სასქესო ნიშნების და შესაბამისი ინსტრუქტების ევოლუციას იწვევს.

ინდივიდუალური პასიური შეჯიბრება ვლინდება უშუალოდ ფიზიკურ და ბიოლოგიურ ფაქტორებთან ბრძოლაში სიცოცხლის შენარჩუნებისა და შთამომავლობის დაგოვებისათვის. აქ საუბარია არასასურველი კლიმატური პირობების, მტაცებლების და პარაზიტ-

ების მიერ პირდაპირ ელიმინაციაზე. შეჯიბრს აქ პასიური ხასიათი აქვს, ვინაიდან მოვიერთი ინდივიდის უპირატესობა თავდაცვის საშუალების არსებობით საერთო მტრისაგან, სხვა ინდივიდების ინტერესებს უშუალოდ არ ეხება. იგი არ მწვავედა პოპულაციის ინდივიდთა რაოდენობის გაზრდით, მაგრამ ეს არ ნიშნავს, რომ სიცოცხლისათვის და გამრავლებისათვის ბრძოლაში ორგანიზმი ნამდვილად პასიურია. პირიქით, გარკვეული აქტივობა ორგანიზმისა მის ზოგად დახასიათებას იძლევა არსებობისათვის ბრძოლის ყველა ფორმისას. თუმცა, მოცემულ შემთხვევაში არ არის ჭარბდასახლება და იგი არ განსაზღვრავს კონკურენციის სიმძაფრეს, მაგრამ იგი მაინც პირდაპირ დამოკიდებულებაშია გამრავლების ინტენსივობასთან. შესაბამისად, ორგანიზმის აქტიურობა გამოიხატება აქ თავისი სიცოცხლის დაცვისა და გამრავლებისაკენ მისწრაფებაში. პასიური შეჯიბრი დაკავშირებულია ბუნებრივ გადარჩევასთან და მეტად ეფექტური თავდაცვის საშუალებების გამოუმუშავებასთან. ამ შემთხვევაში მნიშვნელობა აქვს ძლიერ კონსტიტუციას, ორგანიზმის საერთო აქტიურობას და ძალას, გრძნობათა ორგანოების განვითარების ხარისხს, ინსტინქტებისა და სპეციალურ შეიარაღებას სიცოცხლის აქტიური დაცვისა და პასიური დაცვის საშუალებებით (ჯაემანი, მუარველობითი შეფერილობა და ფორმა).

პასიური შეჯიბრი გამრავლებასთანაცაა დაკავშირებული. რაც უფრო მეტად ხდება ფიზიკური და ბიოლოგიური ფაქტორებით კონკრეტული სახეების ამოწვევა, მით უფრო შანსი აქვთ შთამომავლობის დატოვებისა, ნაყოფიერ ინდივიდებს სასქესო ნიშნებისა და ინსტინქტების გამოსაყენებლად ნიშნების განვითარებას, ნაყოფიერების გაზრდას და შთამომავლობის სიცოცხლის (ყვითრი, კვერცხის გარსები) უზრუნველყოფას.

ოჯახური შეჯიბრი. რადგანაც ერთი ოჯახის შთამომავლობა მემკვიდრულად უფრო მსგავსია ერთმანეთთან, ამიტომ სიცოცხლისათვის შეჯიბრში ისინი მსგავს პირობებში ვარდებიან. გადარჩენა ეხება მთელ ოჯახს. დიდ როლს ასრულებს ნაშიერთა სპეციალური დაცვის საშუალებები – ნაშიერთა ფარული განლაგება, გამოკვება, დაცვა მშობლების მიერ. ეს დაკავშირებულია შთამომავლობაზე ზრუნვის სხვადასხვა ფორმების ევოლუციასთან, რაც გამოიხატება, როგორც სპეციალურ ინსტინქტებში (ბუღობა, მოვლა), ისე კვერცხის, ჩანასახის და ნაშიერის დაცვაში (ჩანთები, ჯირკვლები).

ჯგუფური შეჯიბრი. ჯგუფთაშორის შეჯიბრი გამოიხატება სხვა წევრთა კონკურენციაში საერთო საკვებისა და გამრავლების პირობებისათვის (აქტიური ფორმა შეჯიბრის) ან სხვადასხვა ჯგუფის

ბრძოლა საერთო მტრებთან და ფიზიკურ პირობებთან (პასიური შეჯიბრი).

1. **აქტიური შეჯიბრი** ნიშნავს სხვა ჯგუფის ინდივიდთა კონკურენციას ერთნაირი საკვებისთვის (ნაწილობრივ, გამრავლების პირობებისათვის). ეს კონკურენცია არ აღწევს იმ სიმძაფრეს, როგორც ჯგუფის შიგნით. თუ ერთი ჯგუფის ინდივიდები უფრო ხელსაყრელ პირობებში აღმოჩნდებიან სასიცოცხლო პირობების ინტენსიურობასა და განსაზღვრულობის შემთხვევაში, მაშინ განუსაზღვრელი გამრავლებისაკენ (ჯგუფის შიგნით) მისწრაფებისას ხდება მოცემული ადგილიდან მეორე ჯგუფის მთელი პოპულაციის განდევნა. ეს ეხება ძირითადად გეოგრაფიულ ფორმებს ან ქვესახეობებს.

2. **პასიური შეჯიბრი**, სხვადასხვა ჯგუფის ინდივიდთა ბრძოლა საერთო მტერთან და არახელსაყრელ ფიზიკურ ფაქტორებთან.

თუ ჯგუფის აქტიური შეჯიბრის საფუძველს საარსებო საშუალებების ერთიანობა წარმოადგენს, პასიური შეჯიბრის საფუძველი საერთო საშიშროებაა, რომელიც სხვადასხვა ჯგუფის ინდივიდთა სიცოცხლეს ემუქრება. ეს უფრო მეტად მონათესავე ჯგუფებს ეხება, რადგანაც დაცილებულ ჯგუფებს მტრებიც განსხვავებული ჰყავთ. ამ შემთხვევაში ჯგუფი, რომელიც გარკვეულ უპირატესობას ფლობს, დევნის მეორე ფორმას. მაგრამ აქ ერთი ჯგუფის მიერ მეორე ჯგუფის განდევნა გერიგორიიდან არ ნიშნავს ამ ჯგუფის აუცილებელ დალუქვას, რადგანაც სხვა საარსებო პირობებში მეორე ჯგუფისათვის შეიძლება უფრო ხელსაყრელი პირობები იყოს. ამიტომ ჯგუფთაშორის შეჯიბრში ვლინდება გადარჩევის არა მარტო გამანადგურებელი, არამედ გამანაწილებელი როლიც.

ინდივიდუალური და ჯგუფთაშორისი შეჯიბრის გაერთიანებას დიდი მნიშვნელობა აქვს ნიშანთა დაცილების პროცესში. რაც დაკავშირებულია დაცილებული ფორმების განაწილებასთან სხვადასხვა ოლქებს, ბიოტოპებსა და ეკოლოგიურ ნიშებში.

ჯგუფთაშორისი შეჯიბრი ორგანიზაციის საერთო პროგრესს იწვევს, რაც უფრო სრულყოფილი ფორმების მიერ მოძველებული ორგანიზაციის ფორმის განდევნასთან არის დაკავშირებული. ჯგუფთაშორისი შეჯიბრი იწვევს აგრეთვე ევოლუციის ფაქტორთა ევოლუციას, რადგანაც დაკავშირებულია ისეთი ფორმების განდევნასთან, რომლებიც ევოლუციის გემპების და ხარისხის მხრივ ჩამორჩებიან. მაგრამ ამ ცელილებათა საფუძველს მაინც ჯგუფშიდა შეჯიბრი წარმოადგენს, რადგანაც იგი იწვევს მოცემული ჯგუფების უპირატესობას სხვა ჯგუფებთან ბრძოლაში. მეორე მხრივ, მხოლოდ ჯგუფთაშორისი შეჯიბრის დროს ყალიბდება ნიშნები, რომლებიც მთელი

ჯგუფების სიცოცხლეს და განსახლებას უწყობენ ხელს, მაგრამ არ აძლევენ ინდივიდებს უპირატესობას მათ ინდივიდურ ცხოვრებაში (მაღალი ნაყოფიერება, შთამომავლობაზე ზრუნვა, სიცოცხლის მცირე ხანგრძლივობა და ა.შ.).

ევოლუციის პროცესში არსებობისათვის ბრძოლას დარეინი განიხილავდა, როგორც ბუნებრივი გადარჩევის წინამძღვარს. არსებობისათვის ბრძოლის ერთგვარ ობიექტურ საზომს წარმოადგენს სხვაობა ჩასახულ და ზრდასრულ ინდივიდებს შორის. არსებობისათვის ბრძოლა რთულ ფენომენს წარმოადგენს, რომელსაც ბიოლოგიის ფუნდამენტური დარგი – ეკოლოგია შეისწავლის.

ბუნებრივი გადარჩევა და მისი ძირითადი ფორმები

8.4. ბუნებრივი გადარჩევის არსი

ბუნებრივი გადარჩევა ევოლუციის მთავარი მამოძრავებელი ფაქტორია. მოძღვრება ბუნებრივი გადარჩევის შესახებ ევოლუციის სინთეზური თეორიის ქვაკუთხედს წარმოადგენს. როგორც აღინიშნა, ბუნებრივი გადარჩევის თეორია ჩამოაყალიბა ჩ.დარვინმა (1837-58). მისი არსებობა დარვინისაგან დამოუკიდებლად დაადგინა ა. უოლესმა (1858). ჩ. დარვინის განმარტებით, ბუნებრივი გადარჩევა არის სასარგებლო ინდივიდუალურ განსხვავებათა ან ცვლილებათა მქონე ინდივიდების შენარჩუნება და საზიანოთა მოსპობა. დარვინის მიხედვით ბუნებრივი გადარჩევა არსებობისათვის ბრძოლის შედეგია.

მუტაციური და კომბინაციური ცვალებადობის შედეგად ნებისმიერი პოპულაცია პეკეროგენულია. მუტაციური ცვალებადობა იძლევა მასალას ბუნებრივი გადარჩევისათვის. პოპულაციაში ინდივიდთა პეკეროგენულობა და გამრავლების პროგრესია განაპირობებს სასიცოცხლო საშუალებათა (საკვები, თავშესაფარი და მისთ.) ნაკლებობას და წარმოადგენს არსებობისათვის ბრძოლის წინამძღვარს, რომლის დროსაც პოპულაციის შემადგენელ ინდივიდთა ერთი ნაწილი იღუპება (ან ვერ გოვებს შთამომავლობას), ნაწილი კი გადარჩება. მეტწილად იღუპებიან საზიანო ვარიაციის მქონე ინდივიდები, ხოლო გადარჩებიან სასარგებლო ვარიაციის მქონენი. ე.ი. ადგილი აქვს დიფერენციალურ სიკვდილიანობას. გადარჩენილი ინდივიდები ნიშან-თვისებებს გადასცემენ შთამომავლობას. ყოველ მომდევნო თაობაში სასარგებლო ვარიაციების წილი გაცილებით მეტი იქნება, ვიდრე წინა თაობაში იყო. ამ პროცესის მრავალჯერადი განმეორება

თაობათა მანძილზე (ბიოლოგიურ დროში) იწვევს საზიანო ვარიაცი-
ათა მქონე ინდივიდების ელიმინაციას და სასარგებლო ვარიაციათა
მქონე ფორმების გადარჩენას, რაც უზრუნველყოფს არსებობისათვის
ბრძოლაში გამარჯვებას.

ერთი და იმავე პოპულაციის ინდივიდები განსხვავებული რაოდე-
ნობით იძლევიან შთამომავლობას. დაეუშვათ, რომ ერთსა და იმავე
საარსებო პირობებში გაერცელებული ინდივიდები მხოლოდ ამ ნიშ-
ნით განსხვავდებიან. მშობელთა რომელი წყვილის შთამომავალი
შიაღწვევს რეპროდუქციულ ასაკს? ბუნებრივია, მშობელთა იმ წყვილ-
ის, რომელიც შედარებით მეტ შთამომავლობას იძლევა, რადგანაც
მეტია ალბათობა, რომ რომელიმე მათგანი ზრდასრულ ასაკს შიაღ-
წვევს და შთამომავლობას დატოვებს. ამ პროცესს **დიფერენციალუ-
რი გამრავლება** ეწოდება. ამრიგად, ბუნებრივი გადარჩევის პროც-
ესში მთავარია ინდივიდთა დიფერენციალური სიკვდილიანობა, დიფ-
ერენციალური გამრავლება და არა ინდივიდთა გაჩენა ან დაღუპვა.
ევოლუციაში პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის (გენოფონდის)
ფორმირებაში მთავარი როლი ენიჭება ინდივიდის გენოტიპს. გენო-
ფონდში იმ ინდივიდს შეაქვს მეტი წვლილი, რომელიც დიდი რაოდე-
ნობით ტოვებს რეპროდუქციული უნარის მქონე შთამომავლობას.
გამრავლების გარეშე რაგინდ დიდხანს უნდა იარსებოს ინდივიდმა,
იგი არავითარ როლს არ ასრულებს გენოფონდის ფორმირებაში.
იგივე ითქმის იმ ინდივიდებზე, რომლებიც რეპროდუქციულ ასაკამდე
დაიღუპნენ. გარემოს მალიმიტირებელი ფაქტორებისა და პოპულა-
ციის რიცხოვნობის ერთდროული მოქმედება ბუნებრივი გადარჩევის
შეწოლას იწვევს. მისი მოქმედებით ამა თუ იმ ალელის გავრცელება
პოპულაციაში დიდდება ან იზღუდება. გენოფონდში ალელის სიხ-
შირის ცვლილებამ შეიძლება ევოლუციური ცვლილება გამოიწვიოს.
პოპულაციაში გარკვეული ალელების ან გენთა კომპლექსის წარ-
მაგებული გავრცელება და გამყარება ელემენტარულ ევოლუციურ
მოვლენას იწვევს. იგი ნებისმიერი ევოლუციური პროცესის საფუძ-
ველს წარმოადგენს.

ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკურ-ევოლუციური არსი იმით გა-
მოიხატება, რომ პოპულაციაში დიფერენცირებულად (არაშემთხვევი-
თად) ინახება გარკვეული გენოტიპები, ასევე მომდევნო თაობას გე-
ნები შერჩევით გადაეცემა. ამრიგად, ბუნებრივი გადარჩევა არის
უკეთ შეგუებული ინდივიდების გადარჩენა და შთამომავლობ-
ის დატოვება ერთ კონკრეტულ საარსებო გარემოში გარკვეუ-
ლი გენოტიპების შერჩევითი შენარჩუნება და მომდევნო თაო-
ბებისათვის გადაცემა.

8.5. ბუნებრივი გადარჩევის ობიექტი და მოქმედების სფერო

ბუნებრივი გადარჩევა მჭიდროდაა დაკავშირებული არსებობისათვის ბრძოლასთან და მთლიანად მასზეა დამოკიდებული. იგი არის ელიმინაციის საწინააღმდეგო და შეჯიბრით განპირობებული პროცესი. მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევა წარმოადგენს მიმართულ ფაქტორს, რომელიც ინახავს უკეთ შეგუებულ ვარიანტებს (გენოტიპებს) და თავს უყრის ერთიან გენეტიკურ სისტემაში – გენოფონდში. იგი უზრუნველყოფს ნაირგვარ ინდივიდურ და ჯგუფურ (სახეობრივ) ადაპტაციათა ჩამოყალიბებას, ასევე წარმართავს და აორგანიზებს მთლიანად მიკროეკოლოგიის პროცესს (შმაღვაგუშენი, 1990).

დარვინმა ბუნებრივი გადარჩევა განსაზღვრა როგორც სასარგებლო ინდივიდური გადახრების მფლობელ ინდივიდების გადარჩენა და საშინაო გადახრების მქონეთა ელიმინაცია. მაგრამ ეს ფორმულირება გადარჩევის მნიშვნელოვან გენეტიკურ შედეგებს ვერ გამოხატავს. დარვინი ხშირად იყენებდა გამოთქმას „უკეთ შეგუებულთა გადარჩევა“ და ამიტომ მას ტაქსოლოგიაში დებენ ბრალს. „რომელი ინდივიდი გადარჩება? – მეტად შეგუებული; რომელია მეტად შეგუებული? – რომელიც გადარჩება“. მიიჩნევენ, დარვინი შეგუებულობაში გულისხმობდა, რომ უკეთეს გენოტიპს გადარჩენისა და შთამომავლობის დატოვების მეტი შანსი მოეპოვება, ვიდრე უარეს გენოტიპს.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში მთავარი მნიშვნელობა ინდივიდთა დიფერენცირებულ გამრავლებას ენიჭება. პოპულაციის გენოფონდის ფორმირებაში იმ ინდივიდს შეაქვს მეტი წვლილი, რომელიც დიდი რაოდენობით ტოვებს სქესმწიფე შთამომავლებს. ამრიგად ბუნებრივი გადარჩევა არის პროცესი, რომელიც განსაზღვრავს ინდივიდების დიფერენცირებულ წვლილს მომდევნო თაობის ჩამოყალიბებაში. იგი გენოტიპთა ნაირგვარი ვარიანტებიდან ამოარჩევს და ინახავს უკეთეს ფორმებს. გენოფონდის ფორმირებაში ამდაგვარ შეფარდებით წვლილს **შეგუებულობა** ანუ **ადაპტური ღირებულება** ეწოდება. გენოფონდის ფორმირებაში მონაწილე შთამომავლობის რაოდენობა მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული (პოპულაციაში რიცხოვნობის ციკლური მერყეობა, წელიწადის სეზონური ცვლილებები, კლიმატური პირობების მერყეობა, საკვების რაოდენობა და ხარისხი და სხვ.). დროის ნებისმიერ მონაკვეთში პოპულაციის ზოგიერთი წევრი სხვებთან შედარებით გაცილებით მეტ შთამომავალს ტოვებს.

გადარჩევის ობიექტია არა ცალკეული გენი, არამედ მათი ერთობლიობა – გენოტიპი, მისი მფლობელი ინდივიდი. გენო-

გაიშე არსებული ინფორმაცია ინდივიდური განვითარების პროცესში (ონტოგენეზში) ფენოტიპად რეალიზდება. სხვადასხვა გენოტიპები ადაპტური ღირებულებით ერთმანეთისგან განსხვავდებიან. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით არაადაპტური გენების მფლობელი გენოტიპები იყვრილება, რის გამოც გენოფონდში თანდათანობით ადაპტური ღირებულების მფლობელი გენოტიპების კონცენტრაცია იზრდება. გადარჩევის კონტროლს ექვემდებარება აგრეთვე ოჯახი. დემი, დემთა ჯგუფი, პოპულაცია, პოპულაციათა ჯგუფი და ბოლოს მთლიანად ეკოსისტემა, მაგრამ მხოლოდ პოპულაციის საზღვრებში ხდება ინდივიდთა გენოტიპების გადარჩევა. გენოფონდი ფორმირდება ძირითადად ისეთი გენოტიპებით, რომელთაც სხვებთან შედარებით ადაპტური უპირატესობა მოეპოვებათ. მაშასადამე **პოპულაცია წარმოადგენს ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორის ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების არეს.**

უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა გენსა და გენოტიპზე უშუალოდ არ მოქმედებს. იგი არაპირდაპირ – ფენოტიპის გზით მოქმედებს გენოტიპზე. პოპულაციაში გენთა სისშირის ცვლილება ფენთა სისშირის ცვლილებით ელინდება. როდესაც გენოტიპური ცვალებადობა ფენოტიპურად არ ელინდება (რეცესიული ალელები პეტეროზიგოტურ მდგომარეობაში, გენის პენეტრანტულობა), მაშინ მასზე ბუნებრივი გადარჩევა ვერ მოქმედებს. გადარჩევის საფეხურებრივი მოქმედება, გენოტიპების გადარჩევა ფენოტიპების მეშვეობით, განსაზღვრავს ევოლუციაში ფენოტიპისა და ფენოტიპური ცვალებადობის მნიშვნელობას.

ნებისმიერი ადაპტაცია ამა თუ იმ ფენის სახით ელინდება, რომელიც ინდივიდური განვითარების პროცესში ყალიბდება. ამდენად ევოლუციური თვალთახედვით მეტად მნიშვნელოვანია გენოტიპის ფენოტიპად რეალიზაციის პროცესი. ნებისმიერი მუტაცია, რომელიც უკეთ იცავს ორგანიზმს გარემო ფაქტორების უარყოფითი ზემოქმედებისაგან ან მეტაბოლიზმის პროცესში შესაძლო შეცდომებისგან, ადაპტაციის გაძლიერებასა და სრულქმნას იწვევს. არსებობისათვის ბრძოლა გენებსა და ფენებს შორის როდი მიმდინარეობს, არამედ მათ მფლობელ ინდივიდებს შორის. მაშასადამე ინდივიდები ბუნებრივი გადარჩევის ელემენტარულ ობიექტს წარმოადგენენ.

ბუნებრივი გადარჩევის დამამტკიცებელი არგუმენტები ორი კატეგორიისაა: 1. მათემატიკური ანალიზით დამაჯერებლად მტკიცდება, რომ მცირე სელექციური უპირატესობაც კი იწვევს პოპულაციაში იმ გენების დაგროვებას, რომლებიც კონკრეტულ ადაპტურ ნიშან-თვისებას განსაზღვრავენ (რ. ფიშერი, ს. რაიტი, ჯ. პოლდენი და სხვ.). 2. ნატურ-

რალისტების მიერ მოპოვებული მონაცემები, რომლითაც ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება დასტურდება. (იხ. § 8.4).

ანტიდარვინისტები უარყოფენ გადარჩევის სტატისტიკურ ხასიათს. მათი შეხედულებით ინდივიდთა სიკვდილიანობა მეტწილად შემთხვევითია და სელექციასთან (არსებობისათვის ბრძოლა) კავშირი არ გააჩნია. ანალოგიისათვის ასახელებენ შემდეგ მაგალითს, დიდი თევზი ან ვეშაპი პლანქტონით კვებისას არ არჩევს ცხოველებს. მათი განადგურება შემთხვევითობაზეა დამოკიდებული. ამასთანავე ისინი გვერდს უვლიან იმ ფაქტს, რომ გადარჩენილი ინდივიდების წარმატებული რეპროდუქცია სელექციურ ფაქტორებზეა დამოკიდებული. შეგუების შეფარდებითი მიზანშეწონილობა ასევე ბუნებრივი გადარჩევის არასელექციურ როლად მიაჩნიათ.

უ. მაირი სამართლიანად აღნიშნავს, რომ სელექციონისტები (პოპულაციონისტები) როდი აიღიათ ბუნებრივი გადარჩევის როლს, არაფერს ამტკიცებს, რომ გადარჩევა უკვდავებას იწვევს. იგი მხოლოდ განსაზღვრავს პოპულაციის ამა თუ იმ წევრის გადარჩენადობას და ადაპტურ ღირებულებას. ეს ფაქტორი თავისი მოქმედებით ხელს უწყობს შეფარდებით წარმატებულ გამრავლებას. ნებისმიერი გენი, რომელიც ამ პროცესზე უშუალოდ ან არაპირდაპირ დადებითად მოქმედებს. გადარჩევის მოქმედებით ხდება მათი გამყარება პოპულაციაში.

ანტიდარვინისტები ეჭვს გამოთქამენ გენთა სელექციურ ღირებულების მიმართაც, კერძოდ იმ გენებზე, რომლებიც უმნიშვნელოდ მრდინან შეგუებულობას. მათი მხედველობიდან რჩებათ ის ფაქტი, რომ გადარჩევა მოქმედებს არა ცალკეულ გენზე არამედ ფენოტიპზე. პოპულაციაში თანდათანობით (გრადაუალურად) ხდება სელექციური ღირებულების ნიშნების განსაზღვრელი გენების კუმულაცია. საილუსტრაციოდ განვიხილოთ მოდელური პოპულაცია, რომელსაც 100 გაუმყარებელი (არაფიქსირებული) პოლიალელური ლოკუსი მოეპოვება. დავუშვათ, რომ ცალკეული ალელი უმნიშვნელოდ მოქმედებს შეგუებულობაზე. გარემოსა და სხვა ფაქტორთა ვაგლენით ალელი შეიძლება ფლობდეს დადებით ან უარყოფით სელექციურ ღირებულებას. რეკომბინოგენური ცვალებადობისა და გარემოს კონკრეტული ფაქტორების ვაგლენით ინდივიდებს განსხვავებული რაოდენობით მიეძლევათ, როგორც სასარგებლო ისე საზიანო ლოკუსები. იმ ინდივიდებს, რომელთაც მეტი დადებითი ალელები აქვთ, წარმატებული გამრავლებისა და სქესმწიფე შთამომავლობის დატოვების მეტი შანსი გააჩნიათ. პოპულაციის ის წევრები, რომელთაც ძირითადად უარყოფითი ალელები (დაბალი ადაპტური ღირებულება) გააჩნიათ ილუ-

პებიან. პოპულაციის ყოველ მომდევნო თაობაში უარყოფითი გენების სისშირე კლებულობს, ხოლო დადებითი გენების კონცენტრაცია მატულობს.

ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებას თან ახლავს საზიანო ვარიაციათა მქონე ინდივიდების ელიმინაცია, ჯ. პოლდენის ხატოვანი გამოთქმით, **საზღაური გადარჩევისათვის**. რამდენიმე გენის შეცვლის საფუძველზე ჩატარებული მათემატიკური ანალიზით გამოიკვია, რომ ეს სიდიდე საკმაოდ მაღალია. მიღებული შედეგის საფუძველზე გამოგანილია პარადოქსული დასკვნა. მრავალი გენის შეცვლის საფუძველზე შეუძლებელია სწრაფი ევოლუციური ცვლილება. ეს პარადოქსი ადვილად იხსნება ვინაიდან გადარჩევას ექვემდებარება ფენოტიპი და არა გენები.

ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების სფეროს შეფასებისას საჭიროა იმის გათვალისწინება, რომ ნიშან-თვისებები, რომელზედაც გადარჩევის ბეწოლა მოქმედებს, უშუალოდაა დაკავშირებული რეპროდუქციის პროცესთან და წარმატებული გამრავლების შესაძლო ზრდასთან. ზოგჯერ ევოლუციის პროცესში „უასეულობათა გადაფასება“ მიმდინარეობს. კერძოდ შესაძლებელია ნეიტრალური ან საზიანო ნიშანი სხვა კონკრეტულ გარემოში ადაპტური აღმოჩნდეს. ამდაგვარი ადაპტური ნიშანი პოპულაციაში ვრცელდება და მყარდება.

გადარჩევის მოქმედების სფეროს ერთი შემზღუდვა მოუპოვება. ბუნებრივ გადარჩევას არ შეუძლია კონკრეტული სახეობის ორგანიზაციის შეცვლა იმგვარად, რომ მფლობელისთვის უსარგებლო აღმოჩნდეს, ხოლო სარგებლობა მხოლოდ სხვა სახეობისათვის ქონდეს. ამ სახის ცვლილებას თვით ბუნებრივი გადარჩევის პრინციპი „კრძალავს“. იგი მოქმედებს იმ ნიშან-თვისებათა სასარგებლოდ, რომელიც ხელს უწყობს ორგანიზმის წარმატებულ გამრავლებას.

ბუნებრივი გადარჩევა ხშირად იწვევს ისეთი ნიშნების ჩამოყალიბებასა და გამყარებას პოპულაციაში, რომელიც ცალკეული ინდივიდისათვის საზიანოა, მაგრამ სარგებლობა მოაქვს პოპულაციისა და მთლიანად სახეობისათვის (მაგალითად, ალტრუისტული ქცევა, რომელიც მოუპოვება სოციალურ ცხოველებსა და ადამიანს; ორატულისებრთა მოცივრთ სახეობაში გოფობის შემდეგ ინდივიდების სიკვდილი და მისთ.).

ევოლუციის პროცესში სულ უფრო იზრდება სელექციური მექანიზმების როლი, რომელიც ვლინდება ერთი სახეობის ან სხვადასხვა სახეობის ინდივიდთა შორის. სახეობათაშორისი ურთიერთობანი უფრო მეტად კვებითი კავშირების ხარჯზე ყალიბდება, მაშინ როცა ში-

და სახეობრივ ურთიერთობაში წამყვანი როლი გამრავლების ფუნქციას ენიჭება. ჯგუფური გადარჩევის კონტროლით სახეობის შიგნით სხვადასხვა ჯგუფური ადაპტაციები (სქესობრივი, შთამომავლობაზე მრუნვასთან დაკავშირებული ადაპტაციები და მისთ.) ფორმირდება. მათ დიდი მნიშვნელობა არა აქვთ ცალკეული ინდივიდებისათვის, გაცილებით მნიშვნელოვანია ჯგუფისათვის. ასეთ ადაპტაციებს ს. სევერცოვმა (1951) კონტრუენციები უწოდა.

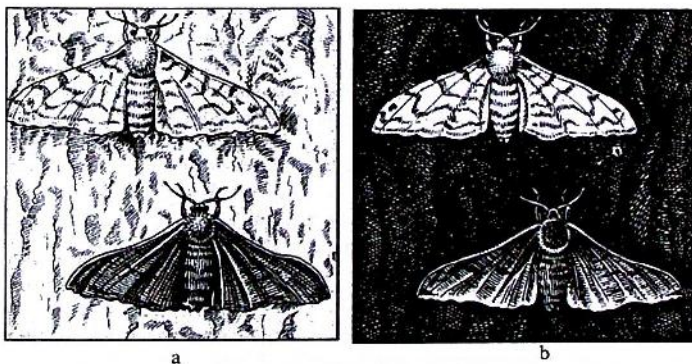
გადარჩევა არის ფაქტორი, რომელიც პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის სწრაფ შეცვლას იწვევს. რა მექანიზმების საშუალებით ხდება გენოტიპურად განსხვავებული კლასების შეგუებითი ღირებულების ჩამოყალიბება?

ადაპტური ღირებულების მახასიათებლად, პირველ რიგში, გადარჩენადობა და გამრავლების უნარი წარმოგვიდგება. გადარჩენადობა განისაზღვრება განვითარების სისწრაფით, სხვადასხვა დაავადების მიმართ გამძლეობით, არასასურველი შემოქმედების გადაგანისა და გარემოს მავნე ფაქტორების თავიდან აცილების უნარიანობით, საკვების მოპოვების უნარით და საერთოდ სასიცოცხლო აქტივობით და სხვ. გამრავლების კვლავწარმოების რეპროდუქციული უნარი დამოკიდებულია სქესობრივი მომწიფების სისწრაფეზე, კონკურენციის გამძლეობაზე, ფერტილობაზე, სქესობრივ აქტივობასა და ქცევაზე. როგორც ყველა ჩამოთვლილი თვისება ისე დანარჩენი ნიშანთვისება გენოტიპის კონტროლით ყალიბდება. ონტოგენეზში შემკვიდრული ინფორმაციის რეალიზაცია გარემოს გავლენით გარკვეული მოდიფიცირებით (რეაქციის ნორმის ფარგლებში) ხორციელდება.

რაც უფრო მაღალ ევოლუციურ საფეხურზე დგას ორგანიზმი, მით მეტ ხვედრით წონას იძენს ადაპტაციის სხვადასხვა ონტოგენეზური მექანიზმები. უმაღლეს მცენარეებს, ფართო მოდიფიკაციური ცვალებადობის უნარი, საშუალებას აძლევს სხვადასხვა საარსებო პირობებში განსახლდნენ და დაიკავონ სხვადასხვა ეკოლოგიური ნიში. ცხოველებში ნატიფი ადაპტაცია ონტოგენეზში გარემოს პირობებთან ძირითადად მიიღწევა ქცევითი რეაქციების პლასტიკურობით. ი. შმალგაუმენის (1969) მიხედვით, გრძნობათა ორგანოების განვითარება, ნერვული სისტემის ცენტრალიზაცია და უმაღლესი საკოორდინაციო ცენტრების განვითარება ისეთი თვისებების განვითარებას ნიშნავს, რომლებიც დიდ უპირატესობას ანიჭებენ ორგანიზმებს არსებობისათვის ბრძოლაში და თავის მნიშვნელობას ინარჩუნებენ ნებისმიერ პირობებში, ნებისმიერ გარემოში და მის ნებისმიერ ცვლილებაში.

8.6. ბუნებრივი გადარჩევის ღამამტკიცებელი არგუმენტები

XIX საუკუნის ბოლოს და XX ს-ში მრავალი ექსპერიმენტული გამოკვლევა ჩატარდა ჩ. დარვინისა და ა. უოლესის მიერ მოწოდებული ბუნებრივი გადარჩევის კიპოთეზის დასაბუთებლად. თვალსაჩინო არგუმენტები მხოლოდ XX ს-ის შუა პერიოდში იქნა მოპოვებული. კერძოდ, დასაბუთდა, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მთავარი და ერთადერთი მიმართული ევოლუციური ფაქტორია, რომელიც გადამწყვეტ როლს ასრულებს ორგანული სამყაროს ისტორიულ განვითარებაში. ყოველივე ზემოთ აღნიშნულმა განაპირობა ამ კიპოთეზის ბუნებრივი გადარჩევის თეორიად ჩამოყალიბება.



სურ. 8.2. არყის ხის მზომელას პეპლების ნორმალური და მელანისტური შეფერილობა. ა – მღიერებიან ღია შეფერილობის ქერქის ფონზე. ბ – გაჭვარტლულ ხის ქერქის ფონზე (ნ. იორდანსკი, 2002).

კლასიკური მაგალითია ინდუსტრიული მელანიზმის მოვლენა. XIX-XX სს. განვითარებულ ინდუსტრიულ რაიონებში ქარხნების გამონაბოლქვმა გარემოს დაბინძურება გამოიწვია. მცენარეული საფარი გაიჭვარტლა. ასეთ რაიონებში წარმოიქმნენ მუქი შეფერილობის მწერები. მათ პოპულაციიდან განდევნეს ღია ფორმები. ევროპაში პეპლების 80-ზე მეტ სახეობას შეფერილობა შეეცვალა. მათი შემად-

გენელი პოპულაციები ძირითადად მუქი შეფერილობისაა. ეს მოვლენა კარგადაა შესწავლილი არყის ხის მშომელას პეპლებში (*Biston betularia*) (სურ. 8.2). ბირმინგემის მიდამოებში მუქი შეფერილობის პეპლა (მელანისტური ფორმა) პირველად 1848 წელს ნახეს, 1953 წელს კი მთელი პოპულაციის 90% მუქი შეფერილობის ინდივიდებისაგან შედგებოდა. საწყისი შეფერილობის პეპლებს აქვთ ღია მონაცრისფრო-კრემისფერი, შავ წინწკლებიანი ფრთები (forma typical). ისინი ღამის პეპლებია, ღლისით უძრავად სხედან არყის ხის ქერქზე. მათი შეფერილობა ეხამება არყის ხეზე არსებულ მღიერებს. ბუნებაში გვხვდება მუქი რუხი (*f. insularia*) და მურა – შავ ფრთებიანი (*f. carbonaria*) ინდივიდები. ჩატარებული გენეტიკური ანალიზით დადგინდა, რომ მურა – შავი შეფერილობის განმსაზღვრელი ალელი (C^1) დომინირებს მუქ ნაცრისფრისაზე (C^2), ორივე მათგანი კი ღია შეფერილობისაზე (*c*). ე. ა. $C^1 > C^2 > c$. ასი წლის განმავლობაში ბირმინგემის მიდამოებში საწარმოო ნარჩენებით გყვები იმდენად შეიჭვარტლა, რომ არყის ხეზე მღიერები მოისპო, ხოლო ქერქი შავი შეფერილობის გახდა. ამ ფონზე მუქ ფორმებს მფარველობითი შეფერილობა აღენიშნათ. ისინი ნაკლებ შესამჩნევნი არიან. ბუნებრივი გადარჩევა ფრინველთა მეშვეობით ხდება: ადვილად ამჩნევენ და ჭამენ ღია შეფერილობის პეპლებს. არასამრეწველო რაიონებში საპირისპირო მოვლენა შეინიშნება. ინგლისის ძლიერ დაბინძურებულ რაიონებში გვხვდება *carbonaria*, შედარებით ნაკლებ დაბინძურებულში – *insularia*, ხოლო არაინდუსტრიულ რაიონებში, სადაც გყვები დაუბინძურებელია – typical.

ბ. ქეთლელმა (1958) შეისწავლა გადარჩევის გავლენა პეპლების მელანისტური ფორმების გავრცელებაზე. მან ბირმინგემის მახლობლად ძლიერ გაჭვარტლულ გყეში გაუშვა საღებავით მონიშნული სამივე ფორმის პეპლები, შემდეგ მათ საცყუარათი იჭერდა და აღრიცხავდა გადარჩენილი ინდივიდების რაოდენობას. გამოიჩვენა, რომ ფრინველები ღია შეფერილობის პეპლებს ორჯერ მეტს ანადგურებდნენ, ვიდრე მუქ ფორმებს. ანალოგიური ცდა მან ჩაატარა ღორსეგში, სადაც გყვები გაჭვარტლული არაა. არყის ხის თიერ ფონზე ფრინველები ადვილად ამჩნევდნენ მუქ პეპლებს და ისინი ორჯერ მეტი ნადგურდებოდა, ვიდრე ღია ფორმები. მას შემდეგ, რაც გარემოს დაცვას გაჭვყიანებისაგან დიდი ყურადღება მიექცა, კერძოდ ქვანახშირის გამოყენება საწვავად მკვეთრად შემცირდა, ადგილი აქვს უკუ პროცესს.

მღრღნელებში და მწერებში მხამქიმეიკატებისადმი, ხოლო პათოგენურ მიკროორგანიზმებში ფარმაკოლოგიური პრეპარატებისადმი

რემისტენტულობის ამაღლება გადარჩევის წამყვანი როლის დამადასტურებელი მნიშვნელოვანი არგუმენტია. 1944 წელს დაავადების გადამტან და სასოფლო-სამეურნეო მავნებლების წინააღმდეგ ფართო მასშტაბით გამოიყენეს ინსტექტიციდი ღღგ. 1960 წლისთვის უკვე გამოავლინეს ამ შხამქიმიკატისადმი რემისტენტული 120 სახეობის მწერი, მათ შორის 60 სახეობა მედევი აღმოჩნდა რამდენიმე ინსექტიციდის მიმართ. ორფრთიანებში ჩატარებული გამოკვლევებით გამოირკვა, რომ ღღგ-ს ზემოქმედებით 4-7 თაობის განმავლობაში ამ შხამქიმიკატისადმი მედეგობა 100-ჯერ იზრდება. ისინი უძლებენ ისეთ ღობებსაც კი, რომელიც საწყისი ფორმების 100%-ით სიკვდილს იწვევდა. შხამქიმიკატის ზემოქმედების შედეგად გადარჩებიან ერთეული რემისტენტული ინდივიდები. გამრავლების პოტენციალის რეალიზაციის შედეგად ყალიბდება პოპულაცია, რომელიც მხოლოდ შხამქიმიკატისადმი რემისტენტული ფორმებისაგან შედგება. ბუნებრივი გადარჩევის გზით მწერების პოპულაციაში მიმდინარეობს ისეთი ალელების ფიქსაცია, რომელიც შეგუების ფართო სპექტრს აპირობებს. გენების მოქმედებით, ერთი მხრივ, ყალიბდება შხამქიმიკატების დამშლელი ეფექტური ფერმენტული სისტემა, მეორე მხრივ, იზრდება მათი შეუღწევადობა ორგანიზმში, ასევე უყალიბდებათ რთული ქსეები, რითაც თავს არიდებენ შხამიან გარემოს. მიკროორგანიზმებში გამოვლენილია სამკურნალო პრეპარატებისადმი (ანტიბიოტიკები, სულფამინამიდური წამლები და მისთ.) მდგრადი შტამები. ჩატარებული გენეტიკური ანალიზით გაირკვა, რომ მუტანტური გენები ლოკალიზებულია R-პლაზმიდაში.

სანიმუშო მაგალითია ნამგლისებრუჯრედიანი ანემიის გავრცელება ადამიანის ზოგიერთ პოპულაციაში. რეცესიული კომოზიგოტი (HbS HbS) ინდივიდები ადრეულ ასაკში (იშვიათად ცოცხლობენ ორ წლამდე) იღუპებიან. ამ გენოტიპის შეგუებულობა თითქმის ნულის ტოლია. მიუხედავად ამისა, ლეტალი (HbS) ალელის სიხშირე ზოგიერთ პოპულაციაში საკმაოდ მაღალია, კერძოდ იმ რაიონებში, სადაც დაავადება მაღარიას იწვევს პარაზიტი *Plasmodium falciparium*-ი. ალისონის გამოკვლევებით აფრიკის აბორიგენების 20%, ინდოეთის ზოგიერთ რეგიონში მოსახლეობის 10-15% პეტეროზიგოტებია (HbA HbS). პოპულაციაში ლეტალური ალელის მაღალი სიხშირით ფიქსაცია იმითაა გამოწვეული, რომ პეტეროზიგოტები გაცილებით რემისტენტულებია მაღარიას დაავადებისადმი, ვიდრე ნორმალური კომოზიგოტები (HbA HbA). იმ რეგიონში, სადაც მაღარიას გავრცელებული, პეტეროზიგოტებს აღენიშნებათ სელექტიური უპირატესობა

ჰომოზიგოტებთან შედარებით: HbS HbS გენოტიპის ინდივიდები ანემიით, ხოლო HbA HbA გენოტიპის ინდივიდები მალარიით იღუპებიან. ბუნებრივი გადარჩევის მექანიზმის შედეგად ხდება ჰომოზიგოტების ნაწილობრივი ან მთლიანი ელიმინაცია.

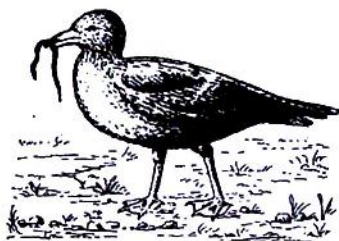
ნამგლისებრუჯრედიანი ანემიის გეოგრაფიული გავრცელება კიდევ ერთხელ ადასტურებს, რომ გენოტიპთა შეგუებადობა გარემო ფაქტორებზეა დამოკიდებული. იმ რეგიონებში, სადაც მალარია არ გვხვდება ან ლიკვიდირებულია, დომინანტი ჰომოზიგოტებისა და ჰეტეროზიგოტების შეგუებადობა ერთნაირია. ამასთანავე, იცვლება ბუნებრივი გადარჩევის მიმართულება. იგი ხელს აღარ უწყობს ჰეტეროზიგოტების შენარჩუნებას პოპულაციაში, რეცესიული ჰომოზიგოტების (HbS HbS) წინააღმდეგაა მიმართული და მის ელიმინაციას იწვევს, რის შედეგადაც ლეტალი გენის კონცენტრაცია გენოფონდში თანდათანობით ქვეითდება. აშშ-სა და ბრაზილიის ზანგ მოსახლეობაში ჰეტეროზიგოტი ინდივიდთა რაოდენობა გაცილებით ნაკლებია (9-10%), ვიდრე იმ აფრიკელებში, საიდანაც ისინი იღებენ სათავეს.

მიკროევილოციის პროცესი შესწავლილია ჩრდილო ამერიკის ერის ტბის სანაპიროზე და კუნძულებზე გავრცელებულ წყლის ანკარას (*Nerodia sipedon*) პოპულაციაში (სურ. 8.3). შეფერილობის მიხედვით ანკარები ოთხ ჯგუფად: A, B, C, D იყოფა. A ჯგუფი რუხი შეფერილობის თითქმის უზოლოა, D ჯგუფი მუქი, კარგად გამოხატული ზოლებით, ხოლო B და C ჯგუფის ცხოველებს შუალედი ადგილი უჭირავს ამ ორ კიდურა ჯგუფებს შორის. კუნძულებზე მხოლოდ A, B და C ჯგუფი გვხვდება, მაშინ როდესაც ტბის სანაპიროზე (ძირითადად აკრავს ჭაობები) შენიშნულია D ჯგუფის ინდივიდები. კუნძულთა კლდეები, ხეები და სანაპირო ზოლი კირქეებისაგან შედგება (ფონი მოთეთროა). შეისწავლეს კუნძულზე დაჭერილი განაყოფიერებული მღელრებისაგან მიღებული შთამომავლობა. გამოჩეკილ ინდივიდებში ოთხივე სახის შეფერილობა გვხვდება. ანალოგიური მოვლენა შეინიშნება კუნძულზე ახლად გამოჩეკილ ინდივიდებში. ბრდასრული ინდივიდები კი მხოლოდ A და B ჯგუფებისაგან შედგება. ამ მოვლენას პოსტემბრიონულ პერიოდში ინდივიდთა ამორჩევითი ელიმინაცია იწვევს. რუხი შეფერილობა მფარველობითია. კუნძულებზე ფრინველები ადვილად არჩევენ მუქ ფორმებს და ანადგურებენ. საპირისპირო მოვლენას ვხვდებით ტბის ნაპირზე გავრცელებულ ცხოველებში, სადაც დამცველობით როლს ბოლიანი შეფერილობა ასრულებს.

გამონეკლი
ინდივიდები

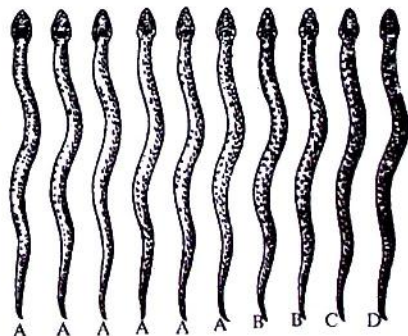


დიფერენცირებული
სიკვდილიანობა



გამრავლება

ზრდასრული
ინდივიდები



იმუტანტები



სურ. 8.3. ერის ტბის კუნძულზე გავრცელებულ ანკარუბში მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევა (სქემა) (ა. პარამონოვი, 1978).

კონგისა და ლოუსენის (1995) მიერ დადგენილია, რომ ზოლიანობას განსაზღვრავს ერთი ვარიაციული დომინანტური გენი. რეცესიული უზოლობის განსაზღვრელი ალელის სიხშირე კუნძულებზე ვაერცელებულ პოპულაციებში საშუალოდ 0, 73-ის ტოლია. ხელოვნურ პირობებში გამრავლებულ და კუნძულებზე გაშვებულ ინდივიდებში გამოთვლილია გადარჩევის კოეფიციენტი, რომელიც სხვადასხვა კუნძულზე განსხვავებულია და ის $S = 0, 11$ -დან $S = 0, 28$ -მდე ვარიირებს. მიუხედავად ბუნებრივი გადარჩევის ძლიერი გეწოლისა, კუნძულებზე მაინც გვხვდება ზოლიანი ფორმები. ეს, ძირითადად, გენთა ნაკადითაა გამოწვეული, რომელიც, დაახლოებით, 10% შეადგენს.

8.7. ბუნებრივი გადარჩევის ეფექტურობა და სიჩქარე

გადარჩევის, როგორც პოპულაციის გენეტიკურ დინამიკაზე მოქმედი ფაქტორის მოქმედების კანონზომიერებათა გასაგებად აუცილებელია ელემენტარული ევოლუციური მოვლენების შესწავლა, კერძოდ გადარჩევის მოქმედების ეფექტურობის შეფასება მონოგენურ პანმიქტურ პოპულაციაში გენური სიხშირეების ცვლილების მიხედვით. გადარჩევის მოქმედების ეფექტურობა ე.ი. გენოფონდის გარდაქმნის სიჩქარე (რომელიც შეიცავს ადაპტურ ალელებს) დამოკიდებულია მრავალ პარამეტრზე, რომელთაგან უნდა გამოიყოს რამდენიმე.

გენოტიპურად განსხვავებული კლასების ადაპტური ღირებულების გადაწყვეტ კრიტერიუმს წარმოადგენს მათ მიერ ყოველ თაობაში წარმოქმნილ შთამომავალთა შეფარდებითი რაოდენობა, რომელთაც ნორმალური ცხოველმყოფელობა ახასიათებთ. გენოტიპის უნარი გადარჩენისა და პოპულაციებში შთამომავლობის კვლავ წარმოქმნისა სხვა გენოტიპთან შედარებით გენოტიპის ადაპტურ ღირებულებას წარმოადგენს. იგი გენოტიპის შეფარდებითი შეგუებულობის ხარისხის მახასიათებელია და აღინიშნება ასო W -თი, გენოტიპის ადაპტური ღირებულება მერყეობს 0-დან 1-მდე. როცა $W=0$ ინდივიდის მიერ გენეტიკური ინფორმაციის გადაცემა შემდეგ თაობაზე არ ხდება, ხოლო $W=1$ დროს მოცემული – მემკვიდრული ნიშნით გამეტათა მაქსიმალური რაოდენობის წარმოქმნა ხდება.

გენოტიპის ადაპტური ღირებულება განისაზღვრება გენთა მთელი კომპლექსით. ამდენად გენოტიპები რომლებიც კომოზიგოტურები არიან ერთი და იმავე გენის მიხედვით, შეიძლება განსხვავებული ადაპტური ღირებულებით ხასიათდებოდნენ. ადაპტური ღირებულების მთავარ მახასიათებლებს წარმოადგენენ გადარჩენადობა და გამ-

რავლებადობის – კვლავწარმოქმნის უნარი, გადარჩენადობა განისაზღვრება განვითარების სიჩქარით, სხვადასხვა დაავადების მიმართ გამძლეობით, სხვადასხვა არახელსაყრელი ფაქტორების მოქმედების თავიდან აცილებით, სასიცოცხლო აქტივობით და სხვა. გამრავლებადობის უნარი – შთამომავლობის წარმოქმნის უნარი დამოკიდებულია სქესობრივი მომწიფების სისწრაფეზე, სქესობრივი ქცევის თავისებურებებზე, სქესობრივ აქტივობაზე, ფერტილობაზე, სახეობრივი ადაპტაციების განვითარების ხარისხზე, შთამომავლობის მრუნვაზე და სხვა. ყოველი ეს თავისებურება კონტროლირდება გენოტიპით, მაგრამ მათი რეალიზაცია ონტოგენეზში განპირობებულია შესაძლებლობების ფარგლებში – რეაქციის ნორმის ფარგლებში.

ადაპტურ ღირებულებას განსაზღვრავენ ალელთა სიხშირის აღრიცხვით გადარჩევამდე და გადარჩევის შემდეგ, ე.ი. მათი სიხშირის აღრიცხვით თაობებში, რაც თავის მხრივ გადარჩევის კოეფიციენტზეა დამოკიდებული.

გადარჩევის კოეფიციენტი ახასიათებს ელიმინაციის ინტენსივობას ან საწყის ფორმასთან შედარებით მუტანტური ალელის წარმოქმნის დაქვეითებას. იგი აღინიშნება ასოთი S და წარმოადგენს გენოტიპის ადაპტური ღირებულების საწინააღმდეგო სიდიდეს. თუ $W=1$ მაშინ $S=0$, თუ 100 გაჩენილი ინდივიდიდან გარკვეული ნიშნით გამრავლებამდე ყველა იცოცხლებს, ხოლო სხვა ნიშნით – მხოლოდ 99 ინდივიდი, მაშინ შეიძლება ითქვას, რომ პირველ შემთხვევაში გადარჩევის კოეფიციენტი 0-ია; ხოლო მეორე შემთხვევაში – 0,01, ბუნებრივ პირობებში კოეფიციენტი ჩვეულებრივ არ აღემატება 0,10 – 0,20, ხშირად და ამიგომ ნაკლები მნიშვნელობა აქვს. რასაკვირველია ლეგალური მუტაციების შემთხვევაში გადარჩევის კოეფიციენტი შეიძლება იყოს 1,0.

ბუნებაში გენოტიპის ადაპტური ღირებულების შეფასება ცალკეული ნიშნების მიხედვით იშვიათად ხდება, ჩვეულებრივ გადარჩევა წარმოებს ნიშანთა კომპლექსის მიხედვით, პოპულაციაში ყველა გენოტიპის ადაპტური ღირებულების დასახასიათებლად განსაზღვრავენ საშუალო შეგუებადობას, „ \bar{W} “. იგი გოლია გენოტიპის სიხშირის ჯამის გადარჩევის შემდეგ და განისაზღვრება პარდი-ვინბერგის ფორმულით:

$$\bar{W} = p^2W_0 + 2pqW_1 + q^2W_2$$

პირველად დებულობენ დომინანტური ჰომოზიგოტის საშუალო შეგუებადობას, ხოლო სხვა გენოტიპების შეგუებადობას მასთან აყარდებენ.

$$AA - W_0 = \frac{W_0}{W_0} = 1$$

$$Aa - W_1 = \frac{W_1}{W_0} = 1 - S_1$$

$$aa - W_2 = \frac{W_2}{W_0} = 1 - S_2$$

ამ ფორმულის გამოყენებით და გენოტიპების შედარებით გადარჩევამდე და გადარჩევის შემდეგ, შეიძლება გადარჩევის კოეფიციენტის განსაზღვრა (იხ. ცხრ. 8.2).

რაც უფრო მაღალი მნიშვნელობისაა გადარჩევის კოეფიციენტი, მით უფრო ინტენსიურია გადარჩევა რომელიმე გენოტიპის მიმართ, ე.ი. გადარჩევის მეწოლა მაღალია, გადარჩევის მეწოლა გარკვეულ მონაკვეთში განსაზღვრული დადებით შედეგს იძლევა (გენური სიხშირეების ცვლილება), ეს არის გადარჩევის ეფექტურობა და ის კოეფიციენტზეა დამოკიდებული.

ცხრილი 8.2.

გენოტიპის გადარჩევის კოეფიციენტის განსაზღვრა

მაჩვენებლები	გენოტიპები		
	AA	Aa	aa
სიხშირე გადარჩევამდე	0,25	0,50	0,25
სიხშირე გადარჩევის შემდეგ	0,35	0,48	0,17
შეფარდებით გადარჩენადობა	$W_0 = 0,35/0,25 = 1,4$ $\frac{W_0}{W_0} = 1,4/1,4 = 1,0$	$W_1 = 0,48/0,50 = 0,96$ $\frac{W_1}{W_0} = 0,96/1,4 = 0,7$	$W_2 = 0,17/0,25 = 0,68$ $\frac{W_2}{W_0} = 0,68/1,4 = 0,4$
გადარჩევის კოეფიციენტი	1,0-1,0=0	1,0-0,7=0,3	1,0-0,4=0,6

ბუნებრივი გადარჩევის სისწრაფე ამა თუ იმ ალელის მიხედვით დამოკიდებულია ალელის სელექციურ უპირატესობაზე. ალელის კონცენტრაციის ცვლილების სისწრაფე გადარჩევის კოეფიციენტის პროპორციულია. გადარჩევის სისწრაფე განისაზღვრება, აგრეთვე, მოცემულ თაობაში ალელის კონცენტრაციით. ამიტომ პოპულაციის გარდაქმნის სისწრაფე თაობიდან თაობამდე კანონზომიერად იცვლება.

ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების არეში ექვევა არა კონკრეტული ალელით განსაზღვრული ფენი, არამედ მათი ერთობლიობა – ფენოტიპი (ბუნებრივია გენოტიპი). ეს უკანასკნელი პოპულაციასთან ერთად ევოლუირებს. ინდივიდის ფენოტიპის ევოლუცია არის იმადროულად პოპულაციის ევოლუირების შედეგი. ამის გამო აუცილებელია ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად პოპულაციის გენოფონდის გარდაქმნის პროცესის განხილვა. შედარებით მუდმივ ერთნაირ პირობებში, რაც უფრო ღიდა კონკრეტული ალელის სელექციური უპირატესობა, მით უფრო სწრაფად მიმდინარეობს გადარჩევის პროცესი. სელექციური უპირატესობა გადარჩევის კოეფიციენტით გამოიხატება.

$$S = \frac{P_1 - P}{P - PP_1}$$

სადაც P – არის ალელის სიხშირე პირველ თაობაში, P_1 – კი ალელის სიხშირე მეორე თაობაში. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ თეორიულად გადარჩევის კოეფიციენტი 0-დან 1-ის ფარგლებში ვარიირებს. ალელის კონცენტრაციის ცვლილება (Δp) არის გადარჩევის კოეფიციენტის პროპორციული. როდესაც S -ის მნიშვნელობა მცირეა, მაშინ იყენებენ შემდეგ ფორმულას: $\Delta p = S(1-P)P$. ზოგადი ფორმულა კი შემდეგია

$$\Delta p = p(1-p) \frac{S}{1 - pS}$$

ითვლება, რომ ბუნებაში გადარჩევის კოეფიციენტი დაახლოებით 0,001-0,01-ია. გადარჩევის ასეთი კოეფიციენტისას ევოლუცია ძალიან ნელა მიმდინარეობს. ჯ. კოლდუინის გამოთვლით $S=0,01$, ლომინანგური ალელის კონცენტრაციის ასამაღლებლად $P=0,0000001$ -დან $P=0,0000002$ -მდე აუცილებელია 11739 თაობა, ხოლო რეცესიული ალელისათვის 321 444 თაობა. აქედან გამომდინარეობს კიდევ ერთი დასკვნა, რომ პოპულაციის გარდაქმნა სხვა თანაბარ პირობებში მით უფრო სწრაფად ხდება, რაც უფრო სწრაფია თაობათა ცვლა.

და ბოლოს, პოპულაციის გარდაქმნის სისწრაფე დამოკიდებულია პოპულაციის სიდიდებზე. რაც უფრო მცირერიცხოვანია პოპულაცია, მით უფრო სწრაფად შეიცვლება იგი მოცემული ალელის მიხედვით, მაგრამ მცირე პოპულაციაში როგორც ვიციტ გადარჩევას ხელს უშლის გენთა დრეიფი. გენთა დრეიფს შეუძლია გადარჩევის გარეშე პოპულაციის გენოფონდიდან ამა თუ იმ ალელის გაქრობა ან კონცენტრაციის გაზრდა და ნორმად ქცევა, მაგრამ როგორც კი ალელი ფენოტიპურად ვლინდება, მასზე უკვე მოქმედებს გადარჩევა, ამიტომ გენთა დრეიფი უპირატესად რეცესიულ ალელებსა და ნეიტრალურ ნიშნებზე მოქმედებს და შესაბამისად მნიშვნელოვან გავლენას არ ახდენს ადაპტურ ევოლუციაზე. მას შეუძლია იმოქმედოს ევოლუციის მასალაზე და არა მის მიმართულებაზე.

მცირე პოპულაციებში გარდაქმნის სიჩქარე დამოკიდებულია გარკვეული ხარისხის მუტირების სიჩქარეზე. დიდ პოპულაციებში სიგუაცია შებრუნებულია. მათში იზრდება თაობათა რიცხვი, რომლებიც საჭიროა იმისათვის, რომ მოცემული ალელი პოპულაციის ყველა ინდივიდში გავრცელდეს. გადარჩევა მეტად ეფექტურია იმ შემთხვევაში, როცა სახეობა არსებობს არა ძალიან მსხვილი ნაკლებად იზოლირებული, პოპულაციების სისტემის სახით. ასეთი სტრუქტურის არსებობისას ყოველი პოპულაციის შეფარდებით მცირე ზომები ადაპტური ალელების პომომიგოტიზაციას აიოლებენ, ხოლო ინდივიდთა მიგრაცია უზრუნველყოფს ყოველ პოპულაციაში ახალი ალელების ნაკადის უზრუნველყოფას, ე.ი. ამალღებს მის გენეტიკურ ცვალებადობას.

სახეობის სტრუქტურის განხილვისას ამ პოზიციიდან ნათელი ხდება, რომ სახეობის შიდა ჯგუფების რთული იერარქიული სისტემა ოპტიმალურია ევოლუციისათვის, რადგან იგი უზრუნველყოფს ახალი ალელების სწრაფ გამოვლენას ნათესაურ ჯგუფებში ინბრიდინგის შედეგად, ადაპტური ვარიანტების სწრაფ გავრცელებას ოჯახური და ჯგუფური ელიმინაციის ხარჯზე და ცვალებადობის მაღალ დონეს ჯგუფებს შორის გენთა ვაცელის გამო.

ამრიგად, პოპულაციის გენოფონდი გადარჩევის გავლენით იცვლება არაადაპტური ვარიანტების ელიმინაციისა და ადაპტური ვარიანტების გავრცელების ხარჯზე. გადარჩევის ტემპზე მოქმედებენ შემდეგი ფაქტორები: 1) გადარჩევის კოეფიციენტი, ე.ი. კონკრეტული ალელის სელექციური უპირატესობა, 2) მოცემულ თაობაში მოცემული ალელის კონცენტრაცია და მისი დომინანტობის ხარისხი. 3) თაობათა ცვლის სიხშირე 4) რიცხოვნობის მერყეობის ხარისხი 5) პოპუ-

ლაციის ზომა, მაგრამ ნებისმიერი პოპულაციის ევოლუციის რეალური ტემპი, პირველ რიგში, განისაზღვრება გარემოს ცვალებადობის სიჩქარით. გარემოს ცვლილების ტემპზე ევოლუციის ტემპების ჩამორჩენისას პოპულაცია იღუპება: ამრიგად, გადარჩევის კოეფიციენტი დამოკიდებულია არსებობისათვის ბრძოლის სიმძლავრეზე.

ბუნებრივი გადარჩევა როგორც უკვე აღვნიშნეთ წარმოადგენს პოპულაციაში ინდივიდთა ნაწილის დიფერენციალური გადარჩენისა და შემდგომ თაობებში გადარჩენილ ინდივიდთა გენოტიპის დიფერენციალური კვლავწარმოქმნის პროცესს. გენოტიპების დიფერენციალური კვლავწარმოქმნა პოპულაციაში ადაპტური ნიშნების გავრცელებას იწვევს, ამ გზით ხდება პოპულაციის გენოფონდის ევოლუციური ცვლილება. ეუკარიოტებში ადაპტური გენური კომპლექსები წარმოიქმნება არა უშუალოდ მუტაციური პროცესის შედეგად, არამედ გენოთა კომბინაციების გადარჩევის შედეგად. გადარჩევა ხდება ფენოტიპური ნიშნების მიხედვით, მაგრამ გადაირჩევიან ერთიანი გენოტიპები, ამის გამო ევოლუირებს ონტოგენეზი.

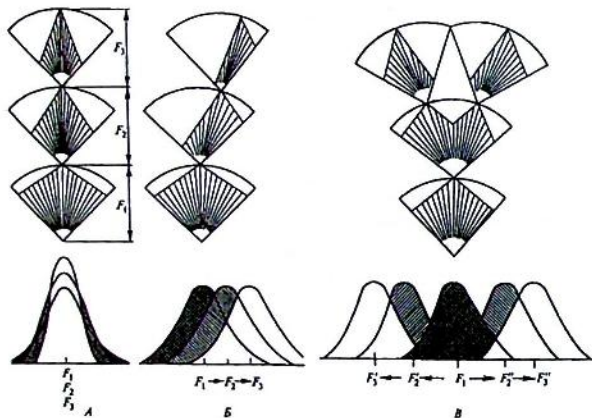
აუცილებელია ხაზი გაესვას იმას, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მიმართული, ექვტორიზებული პროცესია და როგორც ყოველ ექვტორს სამი პარამეტრი გააჩნია: 1. სათავე-ნიშანი, რომლის მიხედვითაც მიმდინარეობს გადარჩევა; 2. სიდიდე, რომელიც გადარჩევის კოეფიციენტით გამოიხატება; 3. მიმართულება, მისი განმსაზღვრელი არის არსებობისათვის ბრძოლა.

8.8. ბუნებრივი გადარჩევის ფორმები

თანამედროვე ევოლუციურ თეორიაში საკვანძოა საკითხი ბუნებრივი გადარჩევის ფორმების შესახებ. მკვლევართა მიერ გადარჩევის 30-ზე მეტი ფორმაა გამოვლენილი და გაანალიზებული. თითოეული მათგანი ზოგადი, ერთიანი ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების სპეციფიკურ, კერძო მხარეს წარმოადგენს. პოპულაციურ დონეზე გადარჩევის სამ ძირითად ფორმას გამოყოფენ: **მასტაბილიზებელს**, **მამოდრავებელს** და **დიზრუპტულს**. მასტაბილიზებელი და მამოდრავებელი გადარჩევის ფორმა პირველად ამერიკელმა მეცნიერმა რ. ფიშერმა (1930) გამოყო და მისი მოქმედების მექანიზმი მათემატიკურად დაასაბუთა. გადარჩევის დიზრუპტული ფორმა გამოყო და მისი მოქმედების მექანიზმი თეორიულად დაასაბუთა ჯ.სიმპსონმა (1944). ტერმინები „მასტაბილიზებელი და მამოდრავებელი“ გადარჩევა შემოიტანა ს.შმალგაუზენმა (1946).

მასტაბილიზებული გადარჩევა

მასტაბილიზებული გადარჩევა არის ბუნებრივი გადარჩევის ისეთი ფორმა, რომელიც მიმართულია პოპულაციაში ნიშნის საშუალო, ადრე ჩამოყალიბებული მნიშვნელობის შენარჩუნებისა და მდგრადობის ამაღლების რეალიზაციისაკენ. იგი მიმდინარეობს ნორმიდან ნებისმიერი გადახრის ელიმინაციის გზით (სურ. 8.4).



სურ. 8.4. ბუნებრივი გადარჩევის სამი ძირითადი ფორმა: მასტაბილიზებული (A), მამოძრავებელი (B) და დირექტული (C). მოცემულია გადარჩევის მოქმედების სქემა (ნ. გომოფევე-რესოფსკი და სხვ., 1977).

მასტაბილიზებული გადარჩევის მოქმედებისას უპირატესად მრავალელებიან და შთამომავლობას გოვებენ ის ინდივიდები, რომელთაც პოპულაციისათვის დამახასიათებელი ნიშნის საშუალო მაჩვენებელი აქვთ. ინდივიდები, რომელთაც საშუალო ნორმიდან ნებისმიერი მიმართულებით ფენოტიპური გადახრა აქვთ, ელიმინირდებიან. მასტაბილიზებული გადარჩევა ინახავს და აძლიერებს ადრე ჩამოყალიბებულ ადაპტაციურ ნიშნებს. ამასთანავე, იგი ასტაბილიზებს ორგანიზმების ურთიერთობას გარემოსთან. მასტაბილიზებული გადარჩევა მოქმედებს მეტ-ნაკლებად უცვლელ გარემო პირობებში (ე.ი. როდესაც გარემო პირობები საშუალო მაჩვენებლის ფარგლებში ფლუქტუ-

ირებს). ბუნებრივია, ამ პირობებში მოქმედებას აგრძელებს მუტაციური პროცესი, არსებობისათვის ბრძოლა და ბუნებრივი გადარჩევა, მაგრამ ინდივიდებში აღრე ჩამოყალიბებული ადაპტაციური ნიშნები არ იცვლება. წარმოქმნილი მუტაციები მავნეა, ვინაიდან არღვევენ გარემოსთან იმ შეგუებულობას, რომელიც ჩამოყალიბდა პოპულაციის ევოლუციის პროცესში, ამიგომაც ახალი ადაპტაციები აღარ წარმოიქმნება. ინახება მხოლოდ უკვე მიღწეული შეგუებითი ნორმა. ამრიგად, მასტაბილიზებული გადარჩევის ყველაზე თვალსაჩინო შედეგია უკვე არსებული ადაპტაციური ნიშნებისა და მათთვის დამახასიათებელი რეაქციის ნორმის შენარჩუნება და სტაბილიზაცია.

მასტაბილიზებული გადარჩევის მოქმედების საილუსტრაციოდ მოვიყვანთ რამდენიმე მაგალითს. ამერიკელმა ორნითოლოგმა გ. ბამპერსმა 1898 წლის ზამთარში მანჰეტენის ქუჩებში (ნიუ-იორკის უბანი) შეაგროვა ძლიერი ქარბუქისა და ყინვისაგან გათოშილი და ცოცხალმკვდარი 136 სახლის ბელურა (*Passer domesticus* ლაბორატორიაში ისინი გაათბეს და ჩაუტარეს ბიომეტრიული ანალიზი. გადარჩენის ბელურები (მხოლოდ 72), რომელთა ნიშნები პოპულაციის საშუალო მაჩვენებლებს უახლოვდებოდა. ნებისმიერი ნიშნის მიხედვით (ფრთის, ნისკარგის და სხეულის სიგრძე, სხეულის მასა და სხვა) ნორმიდან გადახრილი ფრინველები დაიღუპნენ.

მ. კარნომ და ლ.კენრუშმა (1952) ადამიანში გამოაყლინეს კავშირი ახალშობილის წონასა და მათ სიკვდილიანობას შორის. რაც უფრო მეტი იყო გადახრა საშუალო მაჩვენებლიდან -3,6 კგ (როგორც კლებადობით, ისე მაგებით) მით უფრო იზრდებოდა სიკვდილიანობა. გადარჩევა „იღვწის“ საშუალო მაჩვენებლის შენარჩუნებისთვის.

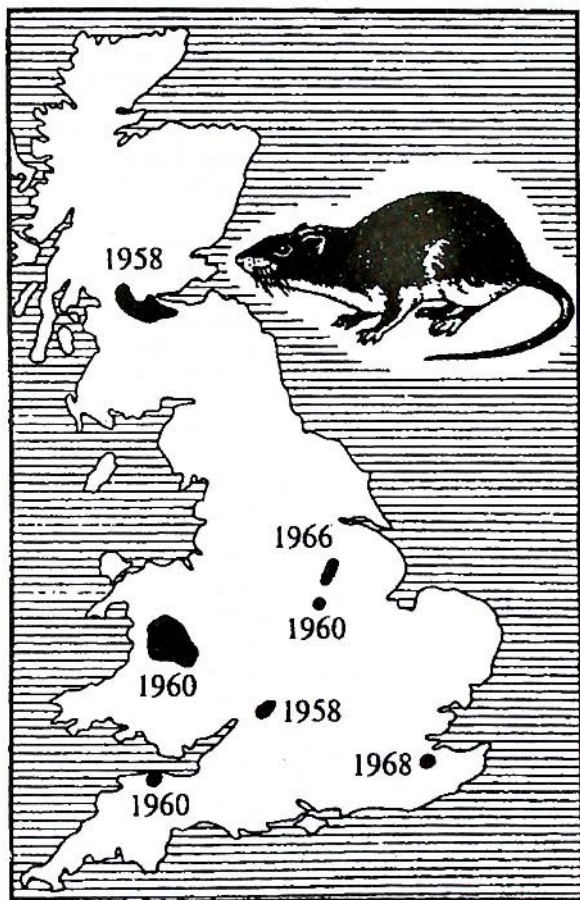
ენტემოფილურ მცენარეებში ყვავილის ფორმა და ზომა შედარებით უფრო სტაბილურია, ვიდრე ანემოფილურებში. ყვავილისა და მათი დამტვერავე მწერების ზომები ერთიმეორეს მიესადაგება. ყვავილის აგებულების მდგრადობა მასტაბილიზებული გადარჩევით შენარჩუნდება. მდგრადობა მრავალი მილიონი წლის მანძილზე მიმდინარე ენტემოფილური მცენარეებისა და მათი დამტვერავე მწერების ერთობლივი (მუულებული) ევოლუციითაა განპირობებული. ხდებოდა შეცვლილი ყვავილის მქონე მცენარეების „წუნდება“. ვინაიდან მწერები მათ ვერ მტვერავენ, თესლს მხოლოდ „სტანდარტული“ ყვავილის მქონე მცენარეები იკეთებენ.

ცოცხალი სისტემის ორგანიზაციის ნებისმიერ დონეზე ნიშნების შენარჩუნება მასტაბილიზებული გადარჩევის შედეგია. ორგანიზაციის მოლეკულურ დონეზე მისი მოქმედებით იქმნება სიცოცხლის ბიოქიმიური ერთიანობა და უნივერსალობა, კერძოდ გენეტიკური კოდის

უნივერსალობა (ვირუსებში, პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში ერთნაირი გენეტიკური კოდი ფუნქციონებს), ცილის მსგავსი ამინომჟავური შედგენილობა (შენებაში 20 სახის ამინომჟავა მონაწილეობს), ხერხემლიან ცხოველებში კემის მოლეკულის ერთნაირი აგებულება და სხვა. ორგანიზაციის უკრუნელ დონეზე მასტაბილიზებული გადარჩევის მოქმედებით შენარჩუნებულია ორგანიზმების ერთნაირი სტრუქტურა და ფუნქცია (ეუკარიოტებში), მიტოზური და მეიოზური გაყოფის ერთნაირი მექანიზმი და სხვ. სახეობის დონეზე კი პერსისტენტული ფორმების არსებობა. მასტაბილიზებული გადარჩევის ხანგრძლივი მოქმედების შედეგად ზოგიერთი სახეობა (ე.წ. პერსისტენტული ფორმები) მრავალი ათასი და მილიონი თაობის განმავლობაში თითქმის უცვლელი დარჩა. ამგვარი „ციოცხალი ნამარხი“ სახეობებია: მოლუსკი ნეოპილინა - *Neopilina galathea* (დაახლოებით 600 მილიონი წელია, რაც არსებობს), მოლუსკი ნაუტილუსი - *Nautilus pompilis* (დაახლოებით 500 მილიონი წელი), მახვილკუდიანები - *Xiphosura* (დაახლოებით 400 მილიონი წელია რაც არსებობს), გუაგარია (პაგერია) - *Sphenodon punctatus* (დაახლოებით 230 მილიონი წელია რაც არსებობს), გინგკო - *Gingko biloba* (დაახლოებით 240 მილიონი წელია რაც არსებობს), ციანობაქტერიის ზოგიერთი სახეობა (არანაკლებ 1,5-2 მილიარდი წელია, რაც არსებობს) და სხვა (სურ. 11.3).

მამოძრავებელი ბაღარჩევა

მამოძრავებელი გადარჩევა ბუნებრივი გადარჩევის ისეთი ფორმაა, რომელიც ნიშნის ან თვისების სამუალო მნიშვნელობის ცვლილებას განსაზღვრული მიმართულებით წარმართავს. ზოგჯერ მას დარწმუნულ გადარჩევასაც უწოდებენ. იგი მასტაბილიზებული გადარჩევის ალტერნატიული ფორმაა, რომელიც გარემოს შეცვლისას ვლინდება და ახალი ადაპტაციური ნიშნების ჩამოყალიბებას იწვევს. მამოძრავებელი გადარჩევის მეშვეობით ახალ გარემოში გამოუსადეგარი ძველი ნორმა ახლით იცვლება და მისი განმტკიცება ხდება. ამა თუ იმ ნიშნის გამოვლენის ხარისხი შეიძლება შესუსტდეს ან გაძლიერდეს. მამოძრავებელი გადარჩევის დროს ერთვება ევოლუციის პროცესში შეცვლილი გარემო პირობების შესაბამისი მემკვიდრული ცვლილებები, ე.წ. სამობილიზაციო რეზერვი. მუტაციები, რომელიც ადრე საშიანო ან ნეიგრალური იყო, ახლა შეიძლება სასარგებლო აღმოჩნდეს. ის ინდივიდები, რომელთაც ახალ გარემოში უპირატესობა არა აქვთ, ელიმინირდება. პოპულაციაში თანდათანობით ვრცელდება სასარგებლო გადახრა და ყალიბდება ახალ-ახალი ადაპტაციები (სურ. 8.4).



სურ. 8.5. სხვადასხვა წლებში ინგლისში ვარფარინისადმი მდგრადი რუხი ვირთაგვას (*Rattus norvegicus*) პოპულაციის გამოელენილი კერები (დ. ღრუმონდი, 1970).

ეეოლუციური თეორიის განვითარების საწყის ეტაპზე მოწოდებულ ბუნებრივი გადარჩევის დამამტკიცებელი პირდაპირი და არაპირდაპირი არგუმენტების დიდი ნაწილი გადარჩევის ამ ფორმას მიეკუთვნება და დარვინისეული, კლასიკური ბუნებრივი გადარჩევის არსის გამომხატველია.

მამოძრავებელი გადარჩევის საილუსტრაციოდ რამდენიმე მაგალითს მოვიყვანო. კლასიკურადაა აღიარებული ინგლისელი ზოოლოგის ე.უელდონის (1877) მიერ ჯერ კიდევ ჩ.დარვინის სიცოცხლეში კიბორჩხალაზე (*Carcinus maenas*) ჩატარებული გამოკვლევები. ხუთი წლის განმავლობაში იგი აკვირდებოდა ცხოველებს. ქ. პლიმუტის (ინგლისი) ნავსადგურში ახალი ჯებირის ამენებამ ფართო სალაყურე ნაპრალის მქონე ცხოველების ელიმინაცია გამოიწვია. გადარჩენენ ვიწრო სალაყურე ნაპრალის მქონე კიბორჩხალები. გამოიჩვენა, რომ ჯებირმა წყლის ცირკულაციის დარღვევა გამოიწვია. ორი მდინარის მიერ ჩამოტანილი მინარევეებით წყალი იმღვრეოდა. წყალში შეტივინარებული კირქვის მინარევეები ილექებოდა ფართო ნაპრალიანი კიბორჩხალების ლაყურებში და ისინი ილუპებოდნენ. დასკვნა დადასტურებულ იქნა ჩატარებული ექსპერიმენტით: აკვარიუმში მოათავსეს ორივე ფორმის 248 კიბორჩხალა და განუწყვეტლივ ამღვრევენ წყალს. სწრაფად დაილუპა 154 ცხოველი, ყველა მათგანს ფართო სალაყურე ნაპრალი აღმოაჩნდათ.

1947 წელს ინგლისში ვირთაგვების წინააღმდეგ გამოიყენეს ანტიკოაგულანტი-ვარფარინი. საცყურათი ნივთიერების მიღების შემდეგ ცხოველები ჩხუბში ან სხვა გზით წარმოქმნილი ნაკაწრებიდან სისხლდენის შედეგად ილუპებოდნენ. 1958 წელს შოტლანდიაში პირველად აღმოაჩინეს - ვარფარინისადმი შედეგი (ე.წ. „სუპერვირთაგვები“) ფორმები. 1960 წ. კი ინგლისის მრავალ მხარეში გამოავლინეს რემისტენტული პოპულაციები, რომლებიც მთელი ალბიონის კუნძულზე განსაზღვდნენ. გამოიჩვენა, რომ რემისტენტულობას იწვევდა ერთი მუტანტური დომინანტი გენი (სურ. 8.5).

ფუნქციური უვარგისობის შემთხვევაში მამოძრავებელი გადარჩევა ნიშნის დაკარგვას იწვევს. ზოგიერთ მწერებსა (ოკეანიის კუნძულებზე) და ფრინველებში (მაგ, კივი, სირაქლემა, პინგვინი) ფრთების, გველებში - კიდურების, ჩლიქოსნებში - თითების, მღვიმის ცხოველებში - თვალების, პარამბიგ მცენარეებში - ფოთლებისა და ფესვების დაკარგვა მამოძრავებელი გადარჩევით გამოწვეული ორგანოთა რელექციის ნათელი მაგალითებია.

ბუნებაში ვიწროქალა მემინდერიაზე (*Microtus gregalis*) დაკვირვებით დადასტურებულია მამოძრავებელი გადარჩევის მოქმედება (შვარცი, 1966). ვიწროქალა მემინდერია დიდი ხანი არ არის, რაც პოლარულ ურალში განსახლდა და ქვესახეობად ჩამოყალიბდა. იგი სამხრეთში გაერყელებული ქვესახეობისაგან მორფოფიზიოლოგიურად განსხვავდება. კერძოდ, მას აქვს დიდი ზომის სხეული (რითაც სხეულის გემპერატურის გაყვამა დაქვეითებულია), ღვიძლი და გული (ენერგეტიკული ცვლა გაზრდილი აქვს), ემბრიონების რიცხვი გაზრდილია.

ბუნებაში გადარჩევის ორივე (მასგაბილიზებული და მამოძრავებელი) ფორმა მუდმივად მოქმედებს. შესაძლებელია დროის ერთ მონაკვეთში ერთი უფრო მეტად მოქმედებდეს, ვიდრე მეორე. მასგაბილიზებული გადარჩევა კონსერვატორულ როლს ასრულებს, ხოლო მამოძრავებელი კი - პროგრესულს. ისინი კომპლემენტურ მოქმედებას ავლენენ. მასგაბილიზებული ინახავს და ამაგრებს ევოლუციურ გარდაქმნებს, რომელიც მამოძრავებელი გადარჩევის შედეგად მიიღება.

ღიზრუქული ბაღარჩევა

ღიზრუქული გადარჩევა ბუნებრივი გადარჩევის ისეთი ფორმაა, რომელიც იწვევს თვისებრივად განსხვავებული რამდენიმე ფორმის (ფენოტიპური კლასის) არსებობას და მოქმედებს შუალედური ნიშნის (საშუალო მნიშვნელობის) საწინააღმდეგოდ. ღიზრუქული გადარჩევის თეორია დაამუშავა ჯ. სიმპსონმა (1944). მას ხშირად დამანაწევრებელ გადარჩევასაც უწოდებენ. გადარჩევის ეს ფორმა გაცილებით იშვიათად გვხვდება, მაგრამ ევოლუციურ გარდაქმნაში მნიშვნელოვანი როლის შესრულება შეუძლია. იგი მოქმედებს მაშინ, როცა ერთ გერიტორიაზე გარკვეულ საარსებო პირობებში არსებობისათვის ბრძოლაში გენოტიპთა ვერცერთი ჯგუფი ვერ აღწევს აბსოლუტურ უპირატესობას. გარემო პირობების მერყეობა (მაგ, სეზონური ცვლილებები, კლიმატური ფაქტორები) ხელს უწყობს პოპულაციაში რამდენიმე განსხვავებული ფენოტიპის არსებობას. ამ დროს ერთ პირობებში მიმდინარეობს ერთგვარი ნიშნების, სხვა პირობებში - სხვაგვარი ნიშნების გადარჩევა. პოპულაციაში გადარჩევის მეწოლამ შეიძლება გამოიწვიოს მისთვის დამახასიათებელი საშუალო მაჩვენებლიდან ფენოტიპების გადახრა სხვადასხვა მიმართულებით. შუალედი ფორმების ელიმინაციის შედეგად პოპულაცია რამდენიმე ჯგუფ

სუბპოპულაციად ნაწევრდება. თუ სუბპოპულაციებს შორის გენთია ნაკადი გარკვეული მიზგებით შეწყდება, თითოეულმა შეიძლება დასაბამი მისცეს ახალ სახეობას. რიგ შემთხვევაში გადარჩევის ეს ფორმა იწვევს ერთ პოპულაციაში რამდენიმე განსხვავებული ფენოტიპის წარმოქმნას (ე.ი. პოლიმორფიზმის წარმოშობას). პოლიმორფიზმის ყველა შემთხვევა ღებრუპული გადარჩევის მოქმედების შედეგია. მისი საბოლოო შედეგი შეიძლება წარმოვიდგინოთ როგორც მამოძრავებელი და მასტაბილიზებელი გადარჩევის ერთდროული და მონაცვლეობითი მოქმედება. ღებრუპული გადარჩევა მამოძრავებელი გადარჩევის მსგავსად პროგრესულ ფუნქციას ასრულებს.

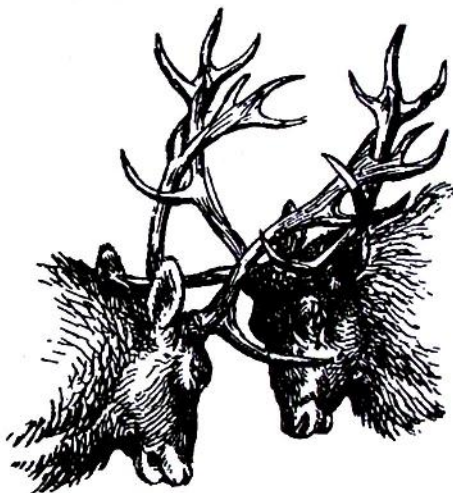
საილუსტრაციოდ მხოლოდ ერთ კლასიკურ მაგალითს მოვიყვანთ. ბალის ლოკოკინას *Cepaea nemoralis*-ის ინდივიდები ნიჟარის შეფერილობისა და ზოლების რაოდენობით განსხვავდებიან. გვხვდება ყავისფერ, ვარდისფერ და ყვითელნიჟარიანი მოლუსკები. ნიჟარის ნაირგვარი შეფერილობა მფარველობითია, რაც იცავს მოლუსკებს ფრინველებისაგან. ბალის ლოკოკინას ერთიანი პოპულაცია რამდენიმე ფორმად (მორფა) იყოფა და არცერთ მათგანს არა აქვს უპირატესობა სხვების მიმართ. ღებრუპული გადარჩევის მოქმედებით ლოკოკინაში რამდენიმე ფენოტიპური კლასია ჩამოყალიბებული (დაწვრილებით იხ. §9.1).

სქესობრივი გადარჩევა

ბუნებრივი გადარჩევის, იმ ფორმას რომელიც ცალსქესიან ინდივიდებში მხოლოდ ერთი სქესის ინდივიდებს ეხება, სქესობრივი გადარჩევა ეწოდება. სქესობრივ გადარჩევას ყურადღება მიაქცია ჩ.დარვინმა „სახეობათა წარმოშობაში“. იგი აღნიშნავს: „გადარჩევის ეს ფორმა განისაზღვრება არსებობისათვის ბრძოლით არა სხვა ორგანიზმების ან გარემო პირობების წინააღმდეგ, არამედ ერთი და იმავე სქესის ინდივიდთა, უპირატესად მამრებს შორის მეორე სქესის ინდივიდთა დაუფლებისათვის. ამის შედეგად წარუმატებელი მამრი კი არ კვდება, არამედ ხდება მისი შთამომავლობის შეზღუდვა ან სრული შეწყვეტა“.

სქესობრივი გადარჩევა ბუნებრივი გადარჩევის კერძო შემთხვევაა, რომელიც მიმდინარეობს პოპულაციის ერთი სქესის ინდივიდებს შორის გამრავლებისა და შთამომავლობის დატოვებისათვის. ჩ.დარვინი გამოყოფდა სქესობრივი გადარჩევის ორ ფორმას. ერთ შემთხვევაში მღელრი პასიური რჩება და ბრძოლა მიმდინარეობს მამრებს შორის მღელრის დასაუფლებლად. ბრძოლაში გამარჯვებუ-

ლი ძლიერი, ჯანსაღი, კარგად განვითარებული მამრი ამ თვისებებს ვადასცემს შთამომავლობას.



სურ. 8.6. ხარირემის ბრძოლა ფურების დაუფლებისათვის (ი. შმაღვაშვილი, 1990).

ამეკამად გადარჩევის ამ ფორმას შიდასქესობრივი გადარჩევა ეწოდება. პირდაპირი მეგოქეობა, ძირითადად, ორი ფორმით იჩენს ხოლმე თავს. ერთ-ერთია ე.წ. „ქორის სტრაგეგია“, რომლის დროსაც მეგოქეები მძიმედ იჭრებიან. ორთაბრძოლის შედეგად რომელიმე მათგანი იღუპება კიდევ. მაგალითად, ჩუბუკს (თოვლის ცხვარი, *Ovis canadensis*) აქვს მასიური რქები და ძლიერ გასქელებული შუბლის ძვალი. იგი სქესობრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბდა. ვაცების მეგოქეობა იმდენად დაუნდობელია, რომ ბრძოლისას სასიკვდილო ჭრილობას აყენებენ ერთმანეთს (გრანტი, 1991). პირდაპირი მეგოქეობა მკაფიოდ არის გამოხატული კეთილშობილ ირემში (*Cervus elaphus*). ხარირემს ყოველწლიურად ეცვლება რქები. შემოდგომით მყვირალობისას მას ბრძოლისათვის სრულყოფილად განვითარებული რქები აქვს. ხარირემები ბლავილით ერთიმეორეს უხშობენ. მათ

შორის ორთაბრძოლა იმართება ფურებისათვის. ბრძოლა, მეტწილად, დაუნდობელ და მძაფრ ხასიათს ატარებს (იხ.: სურ. 8.6). დაახლოებით 25% შემთხვევაში ხარირმები მიძიმედ იჭრებიან. გამარჯვებული ხარირები ფურირმების ჯოგს ეუფლება. ფურირმებს რქები არა აქვთ. პარტნიორის ამორჩევა მათზე არ არის დამოკიდებული. გამარჯვებული ხარირები სათავეში უდგას თავის პარამხანას, ამასთანავე, ის ფურირმთა ჯოგს იცავს უცხო პოტენციური მეტოქისაგან (მაკ-ფარლენდი, 1988).

მეტოქეობის მეორე ფორმაა ე.წ. „მგრედის სტრატეგია“. ამ შემთხვევაში მეტოქეები ემოციების დემონსტრაციით ან მუქარის პოზებით იფარგლებიან. ზოგჯერ კომფლიქტიც მოსდით, მაგრამ ცდილობენ ერთმანეთი არ დააზიანონ. მაგალითად, ანტილოპა ორიქსს (*Oryx gazella*) აქვს 120 სმ-იანი ვრძელი, სწორი და ბასრი რქები. ამ „იარაღით“ მამრი მარჯვედ იცავს თავს ძლიერი და მრისხანე მგრედისაგან. თუმცა, მამრები კონფლიქტში რქებს დიდი სიფრთხილით რიგულურად იყენებენ და ერთმანეთს არ აზიანებენ. ისინი ძალის დემონსტრაციით იფარგლებიან. ჭიდილში დამარცხებული მამრი გოვებს ტერიტორიას.

მეორე შემთხვევაში მამრები ერთმანეთს კონკურენციას უწევენ მდედრის მოხიბვლაში. ამ დროს მდედრი აქტიურია და ირჩევს მამრს. ამ შემთხვევაში ძლიერდება მეორეული სასქესო ნიშნები (მამრის მოკაშმულობა, კაშკაშა შეფერილობა და მისთ.). გადარჩევის ამ ფორმას **სქესთაშორისი გადარჩევა** ეწოდება. გამარჯვებული მამრის შემდგომი წვლილი გენოფონდის ფორმირებაში წარმატებულია. ამდევარი მამრის ნიშან-თვისებები და ქცევის თავისებურებები მომდევნო თაობებს გადაეცემა. მაგალითად, მამალი ხოხობი (*Phasianus colchicus*) კაშკაშა მიმზიდველი შეფერილობით, გრძელი კუდიტა და შესაბამისი საქორწილო რიტუალური ქცევით თავს აწონებს მურა-მორუხოდ შეფერილ მდედრს.

ზოგჯერ მკვეთრი შეფერილობა, გალობა, სპეციფიკური სუნი და სხვა ისეთი გენოტიპის გადარჩევა იწვევს, რომლებიც გამრავლებას უმრუნველყოფენ. მეორე მხრივ, ეს ნიშნები არღვევენ შენიღებას და აქვეითებენ გადარჩენადობას. ამ უარყოფით თვისებებს ზოგჯერ დადებითი შნიშვნელობა აქვს მთელი სახეობისათვის, ვინაიდან სასარგებლო ნიშნების მქონე მამრები გოვებენ შთამომავლობას და ამით თავისი წვლილი შეაქვთ პოპულაციის გენოფონდის ფორმირებაში. სქესობრივი გადარჩევის შედეგია სქესობრივი დიმორფიზმი.

ამრიგად სქესობრივი გადარჩევა არ არის ევოლუციის დამოუკიდებელი ფაქტორი. ის შიდასახეობრივი ბუნებრივი გადარჩევის კერძო შემთხვევას წარმოადგენს.

ბუნებრივი გადარჩევის სხვა ფორმები

ამჟამად მკვლევართა მიერ გადარჩევის სხვადასხვა ფორმაა გამოკვლეული, რომლებიც „ღარვინული“ ანუ ზოგადი გადარჩევის კერძო ფორმას წარმოადგენს. განვიხილოთ გარკვეული ნაწილი. გარემოს ზოგიერთი ფაქტორი სელექციურ როლს ასრულებს. პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდის კვალობაზე მისი მოქმედების ეფექტრობაც ძლიერდება. მაშასადამე, მოქმედებას აძლიერებს **სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ბუნებრივი გადარჩევა**. ასე მაგალითად, პოპულაციაში სიმჭიდროვის ზრდის შესაბამისად დაავადებულთა რიცხვი და სიკვდილიანობა მაგულობს. სიმჭიდროვის გარკვეული დონის მიღწევისას შესაძლებელია ის ეპიდემიაში გადაიზარდოს. როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე ქვეითდება, დაავადების გამომწვევეი ფაქტორი ნაკლებ აქტიური ხდება. პოპულაციის ძლიერი დისპერგირებისას ამ ფაქტორმა შეიძლება მოქმედება შეწყვიტოს. ამ პროცესს თან ახლავს პოპულაციაში დაავადებისადმი რემისტენგული ფორმების ჩამოყალიბება (იხ.: §5.3).

კონკურენცია სიმჭიდროვით განპირობებულ ფაქტორს წარმოადგენს (იხ.: §8.3). მცენარეთა პოპულაციაზე ფიტოფაგი ცხოველების მოქმედება, ასევე, მტაცებლისა და მსხვერპლის ურთიერთმიმართება სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული გადარჩევის დამადასტურებელი არგუმენტებია. წესისამებრ, სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული გადარჩევა პოპულაციაში სიმჭიდროვესა და რიცხოვნობას ასტაბილიზებს. ის მოქმედებას მაშინ იწყებს, როცა პოპულაციის სიმჭიდროვე გარკვეულ ზღვარს მიაღწევს ან მას სცილდება.

მოუცივანთ კიდევ ერთ სანიმუშო მაგალითს: ბუნებაში შეინიშნება გამრავლების ორი სახის სტრატეგია: ე.წ. r-სტრატეგია, რომელიც r-გადარჩევით მიიღწევა. ამ ფორმისათვის ნიშანდობლივია ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლი, ნაადრევი სქესობრივი მომწიფება, დიდი რაოდენობით შთამომავლობის მოცემის უნარი (ენერჯის დიდი ნაწილი დიდი რაოდენობით შთამომავლობის წარმოქმნას ხმარდება). ამდაგვარი სტრატეგიით ცოცხალი სისტემა ცვლად საარსებო პირობებს ეგუება. გამრავლების სტრატეგიის მეორე ფორმა K-სტრატეგიაა, რომელიც K-გადარჩევით ყალიბდება. ამ სტრატეგიას ხანგრძლივი სასიცოცხლო ციკლი ახასიათებს. ინდივიდები სქესობრივ სიმწიფეს გვიან

აღწევენ და მცირერიცხოვან შთამომავლობას წარმოქმნიან. პოპულაციის ენერჯის დიდი ნაწილი მცირერიცხოვანი შთამომავლობის გამოზრდას ხმარდება. სტრატეგიის ამ ფორმას ცოცხალი სისტემა შედარებით სტაბილურ საარსებო გარემოში იყენებს.

ზოგჯერ პოპულაციაში იშვიათი გენოტიპის მფლობელ ინდივიდს პოპულაციის სხვა წევრებთან შედარებით, სელექციური უპირატესობა აქვს. როცა იშვიათი გენოტიპების კონცენტრაცია პოპულაციაში იზრდება, ინდივიდი კარგავს თავის უპირატესობას. უფრო მეტიც, იშვიათი გენოტიპი შეიძლება საზიანოც კი აღმოჩნდეს მფლობელი ინდივიდისათვის. ამ შემთხვევაში მოქმედებს **სისშირეზე დამოკიდებული ბუნებრივი გადარჩევა**. სანიმუშოდ შეიძლება მიმიკრიის მოვლენა (იხ.: §10.) დაეასახელოთ. აპოსემიური შეფერილობის ინდივიდი-მოღელი გარემოში ბევრად უნდა ჭარბობდეს იმიტატორის რაოდენობას. პოტენციური მტერი – ოპერატორი, პირადი გამოცდილებით არკვევს მოღელის საკვებად ვარგისიანობას. საკვებისადმი უარყოფითი რეაქციის შედეგად (უსიამოვნო სუნი, გოქსიკური მოქმედება და ა.შ.) ხდება დასწავლა. პოტენციური მტერი გარეგნობით ცნობს აპოსემიური შეფერილობის მოღელს (ასევე, მისგან ვერ ასხვავებს იმიტატორს), რომელმაც უარყოფითი რეაქცია გამოიწვია მასში, რის გამოც ამ უკანასკნელს ერიდება. მაშასადამე, იმიტატორის სელექციური მნიშვნელობა დიდია, როცა მისი სისშირე გარემოში მცირეა. მაგრამ, თუ იმიტატორის რიცხოვნობამ მოიმატა, გაუტოლდა ან გადააჭარბა მოღელის რაოდენობას, მაშინ ოპერატორს (პოტენციურ მტერს) საკვებზე რეაქცია ეცელება. ამ შემთხვევაში მიმიკრია თავის მნიშვნელობას კარგავს.

დრომოფილას ხელოვნურ პოპულაციაში ჩატარებული ექსპერიმენტით გამოირკვა, რომ მუტანტური და ნორმალური ფენოტიპის მქონე მამრების წარმატებული შეჯვარება მდებრებთან გარემოში მათ სისშირეზეა დამოკიდებული. მდებრები უპირატესობას ანიჭებენ და პარტნიორად ირჩევენ ისეთ მამრებს, რომლებიც დაბალი სისშირით გვხვდებიან პოპულაციაში.

გადარჩევის პროცესს, რომელიც მიმართულია კონკრეტული ინდივიდის ახლო ნათესავების ნიშან-თვისებების შენარჩუნებისაკენ **ნათესაური გადარჩევა** (Kin selection) ეწოდება. ტერმინი მოწოდებულია ჯ. მეინარდ სმიტის მიერ (1981). კონკრეტული ინდივიდისათვის ასეთი პირებია თავისი შთამომავლები, სიბები, და სხვა ახლო ნათესავები. ნათესაური გადარჩევის შედეგადაა ჩამოყალიბებული საზოგადოებრივ მწერებში სტერილური კასტები. მაგალითად, ფუტკრის

სკაში მუშა ფუტკრები (სტერილური მდებარეობი) ოჯახს უვლიან, იცავენ და სარჩოთი ამარაგებენ. მოვიყვანთ მეორე მაგალითს: ფრინველი, რომელიც კლავს აპოსემიური (გამაფრთხილებელი) შეფერილობის მწერს, გემოს გასინჯვის შემდეგ ადგენს, რომ იგი საკვებად გამოუსედაგარია. ფრინველი დასწავლით იმახსოვრებს ფერით სიგნალს. ამის შემდეგ ის აღარ ეკარება ამ სიგნალის მქონე მწერებს, რაც სასარგებლოა დაღუპული მწერის სიბზებისათვის, რომელნიც ანალოგიური შეფერილობის არიან.

გადარჩევის კერძო ფორმას წარმოადგენს **მადესტაბილიზებული გადარჩევა** (ბელიაევი, 1975). გარეული ცხოველების მოშინაურებისას მასტაბილიზებული გადარჩევის შესუსტება პოპულაციაში ცვალებადობის მკვეთრ გაძლიერებას იწვევს. გადარჩევის მადესტაბილიზებული ფორმა არღვევს ორგანიზმში აღრე ჩამოყალიბებულ კორელაციურ ურთიერთდამოკიდებულებებს. მოშინაურების პროცესში მტაცებელ ცხოველებში ხელოვნური გადარჩევა, რომელიც აგრესიის დაქვეითებისაკენაა მიმართული, ასევე, გამრავლების ციკლის დესტაბილიზაციას იწვევს – ცხოველები მთელი წლის მანძილზე მრავლდებიან.

ინდივიდუური და ჯგუფური ბაღარჩევა

ჩვეულებრივ, ბუნებრივი გადარჩევის ორ – ინდივიდურსა და ჯგუფურ – ფორმას გამოყოფენ. ინდივიდური გადარჩევა მიმართულია პოპულაციაში ცალკეული ინდივიდის ღირებულებული გამრავლებისაკენ. არსებობისათვის ბრძოლაში (შეჯიბრში) წარმატებულია ის ინდივიდი, რომელსაც მეტი წვლილი შეაქვს შემდგომი გენოფონდის ფორმირებაში. მაშასადამე, ევოლუციურად წარმატებული ინდივიდი დიდი რაოდენობით იძლევა შთამომავლობას, რომელიც სქესმწიფე ასაკს აღწევს და მრავლდება. ინდივიდური გადარჩევა პოპულაციის შიგნით მოქმედებს და ინდივიდთა შეჯიბრება დაფუძნებულია. არსებობისათვის ბრძოლაში წარმატებული ინდივიდები შემდგომ თაობაში მემკვიდრეობით გადასცემენ თავიანთ ნიშან-თვისებათა თავისებურებებს (გენოტიპებს). ბუნებრივი გადარჩევის მეწოლა იწვევს გენოფონდის გარკვეული მიმართულებით შეუქცევად შეცვლას. მემკვიდრული გადახრები, რომლითაც შეცვლილ გარემოში ინდივიდები უპირატესობით სარგებლობენ, თანდათანობით ვროვდება და პოპულაციაში ფიქსირდება. ამ პროცესს თან ახლავს წინაპრებსა და შთამომავლებს შორის არსებითი განსხვავების ჩამოყალიბება. ამა თუ იმ სახეობის ან სხვა ტაქსონების ნებისმიერი ნიშანი თუ თვისება

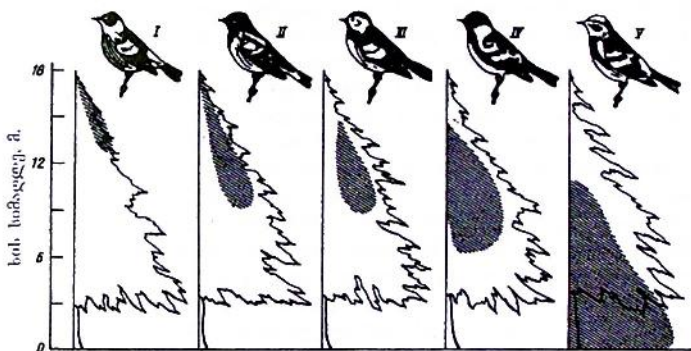
ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ინდივიდურ განსხვავებათა საფუძველზე ფორმირდება.

ჩ. დარვინი მიიჩნევდა, რომ ბუნებრივი გადარჩევა ყველაზე შეგუებულ ფორმათა გადარჩენაა, რომელიც მიმდინარეობს როგორც პოპულაციის შემადგენელ წევრთა შორის, ისე ჯგუფებს (დემები, პოპულაციები, ქვესახეობები და სხვ.) შორისაც, რადგანაც ჯგუფური გადარჩევა ჯგუფში გაერთიანებულ ინდივიდთა გადარჩევის ემყარება, ამიტომ ევოლუციაში წამყვანია ინდივიდური გადარჩევა. ჯგუფური გადარჩევა არის კონკრეტული ჯგუფის ინდივიდების წარმატებული გამრავლება სხვა ჯგუფებთან შედარებით. ჯგუფური გადარჩევის დროს შეიძლება მასში გამყარდეს ჯგუფისათვის სასარგებლო ნიშანი. ზოგჯერ ჯგუფისთვის სასარგებლო ნიშან-თვისება მასში გაერთიანებული ცალკეული წევრისთვის შეიძლება საზიანო აღმოჩნდეს. ჯგუფური გადარჩევის დროს სხვადასხვა ჯგუფებში გაერთიანებული ინდივიდები ერთმანეთს ეჯიბრებიან, ჩამოაყალიბონ და შეინარჩუნონ ზეორგანიზმული ერთიანი სრულყოფილი სისტემები.

ჯგუფური გადარჩევის ერთ-ერთი ფორმაა ნათესაური გადარჩევა. მისი მოქმედებით ჯგუფში ალტრუისტული ქცევის განმსაზღვრელი გენები მყარდება. მონათესავე ინდივიდების გენოტიპები გაცილებით უფრო მსგავსია, ვიდრე არამონათესავე ფორმებისა. თუ დემის შემადგენელი რომელიმე ინდივიდი თავს წირავს სიბების გადასარჩენად, რითაც მათ პოტენციურ გამრავლებას საფრთხე აღარ ემუქრება, ამით ალტრუისტი ინდივიდი (არაპირდაპირი გზით) საკუთარი გენების სიზღირეს ზრდის მომავალ გენოფონდში. მიუხედავად იმისა, რომ ნიშანი უარყოფითია მფლობელისათვის, ნათესაური გადარჩევის მოქმედებით მისი ფიქსაცია მაინც ხორციელდება პოპულაციაში (ცაგარელი, 2004).

ჯგუფური გადარჩევის მოქმედების შედეგად შეიძლება არეალიზდეს ერთმა კონკრეტულმა ჯგუფმა მეორე გააძევოს (მოქმედებს ე.წ. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი). არეალში იზღუდება ჯგუფური მრავალფეროვნება. ჯგუფური გადარჩევის მოქმედებით, წესისამებრ, სახეობაში ჯგუფური განსხვავებები ყალიბდება და მტკიცდება. სახეობა პოლიტიკურ სტრუქტურას იძენს. ამით ცალკეულ ჯგუფში ქვეითდება ბუნებრივი გადარჩევის გეწოლის დონე. სამაგიეროდ იზრდება სიცოცხლის გეწოლა ერთეულ ფართობზე. ასე მაგალითად, ნაძენარში გავრცელებული ამერიკული ასპუკაკას ხუთი სიმპატიური სახეობა კვებითი სპეციალიზაციით განსხვავდებიან. ისინი ხეების სხვადასხვა ნაწილებიდან, სხვადასხვა ხერხით მოიპოვებენ მწერებს (იხ.: სურ. 7.8).

ამემაღ ჯგუფური გაღარჩევის სხვაღასხვა ფორმაა გამოკვეღული. ყვეღა მათგანი მიღაპოპულაციურ ბუნებრივ გაღარჩევას ეფუძნება, რაღგანაც კონკურენცია მიმღინარეობს არა აბსტრაქტულ ტაქსონებს შორის, არამეღ სხვაღასხვა ტაქსონებში გაერთიანებულ პოპულაციის წევრებს შორის. ევოლუციის პროცესში აღაპგაციები ყალიბდება ინდივიღური გაღარჩევის შეღეგაღ. ჯგუფური გაღარჩევა მზა აღაპტური სისტემებიღან რომელიმე მათგანს (ჯგუფისათვის სასარგებლოს) ირჩევს. ინდივიღურ და ჯგუფურ გაღარჩევას შორის გარღამაყალი ფორმებია – ნათესაური, ღემების, პოპულაციური ჯგუფების მიხეღვით მიმღინარე გაღარჩევა.



სურ. 8.7. ამერიკული ასპუჭაის (*Dendroica*) ხუთი სახეობის საკეების მოსაპოვებელი აღგიღის ლოკალიზაცია ნაძუნარის ტყეში I-D. *tigrina*, II-D. *fusca*, III D.-*virens*, IV-D. *castanea* V-D. *coronata* (რ. მაკარტური, 1958).

8.9. ბუნებრივი გაღარჩევის მნიშვნეღობა

პოპულაციის განვითარებას მხოლოღ ბუნებრივი გაღარჩევა წარმართავს. იგი ბიოლოგიური ევოლუციის ერთაღერთი მაორგანიზებელი და წარმმართიელი ფაქტორია. ამ პროცესში ბუნებრივი გაღარჩევა იყენებს ეღემენტარულ ევოლუციურ მასაღას – მუტაციებს. იგი მოქმეღების პროცესში იქვემღებარებს ევოლუციის დანარჩენ ეღემენტარულ ფაქტორებს, კერძოღ მუტაციურ პროცესს, გენთა ნაკაღს

და გენთა დრეიფს. ამასთანავე, ბუნებრივი გადარჩევა აერთიანებს და ერთიმეორესთან ათანხმებს ყველა ელემენტარული ფაქტორის მოქმედებას. ამდენად იგი მიკროეოლუციის მაკონტროლებელი და მაორგანიზებელი ფაქტორია. პოპულაციაში ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება სამ შესაძლო შედეგს იწვევს, კერძოდ:

1. უცვლელი სახით ინახავს ადრე ჩამოყალიბებულ ნიშნებს, ვინაიდან იგი სასარგებლოა ინდივიდებისათვის კონკრეტულ საარსებო პირობებში. გადარჩევით ძველი, უკეთ შეგუებული ვარიანტების (გენოტიპების) შენარჩუნება ხდება.

2. ყალიბდება ახალი ადაპტაციური ნიშნები, რომლებიც ძველის (ახალ საარსებო პირობებში ადაპტაციურ ღირებულება დაკარგულის) ადგილს იკავებენ. გადარჩევით ახალი, უკეთ შეგუებული ვარიანტებით (გენოტიპებით) იცვლება ძველი.

3. ხდება ერთდროულად მკვეთრად განსხვავებული ნიშნის რამდენიმე ვარიანტის (გენოტიპის) შენარჩუნება.

ბუნებრივი გადარჩევის როლი მხოლოდ ნაკლებშეგუებულ ინდივიდთა ელიმინაციით როლი შემოიფარგლება. მისი მოქმედებით ყალიბდება ახალ-ახალი ადაპტაციები, რისი მეშვეობითაც ინდივიდები ეგუებიან შეცვლილ საარსებო გარემოს. ამდენად, ბუნებრივი გადარჩევა ერთადერთ შემოქმედებით ფაქტორს წარმოადგენს. იგი ერთი და იმავე მასალიდან (მემკვიდრული ცვალებადობა) საარსებო პირობებისა და გადარჩევის მიმართულების მიხედვით აყალიბებს ნაირგვარ ადაპტაციურ ნიშნებს. განსხვავებული გენოტიპების მქონე ინდივიდების დიფერენცირებული გამრავლება თვისებრივად ახალი ფორმების ჩამოყალიბებას იწვევს. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება შეიძლება მოქანდაკის შემოქმედებით პროცესს შევადაროთ. უფორმო თიხის მასისაგან მოქანდაკე თანდათანობით საოცარ ქმნილებებს ძერწავს. ბუნებრივი გადარჩევის შედარება მოქანდაკის საქმიანობასთან ნაწილობრივ შეიძლება. მოქანდაკეს აქვს მომავალი ქმნილების გეგმა, ბუნებრივ გადარჩევას კი – არა. მისი მოქმედების მიმართულება სტიქიურად წარმოიქმნება. სამაგიეროდ ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში დიდ როლს ასრულებს დროის ფაქტორი. იგი განუსაზღვრელი დროის (მილიონობით და მილიარდობით წელი) განმავლობაში მოქმედებს და განუსაზღვრელად დიდ მემკვიდრულ მასალას იყენებს. ბიოლოგიურ დროში (თაობათა მანძილზე) მეტად უმნიშვნელო ცვლილებების სუმაციით მნიშვნელოვანი ცვლილება ყალიბდება. ნაკლებ სრულყოფილი ფორმებიდან უფრო სრულყოფილი ფორმები მიიღება.

§ 9. შიზაპოპულაციური (გენეტიკური) პოლიმორფიზმი

9.1 მორფოლოგიური პოლიმორფიზმი

ნებისმიერი პოპულაციისათვის ნიშანდობლივია გენეტიკური ცვალებადობა. მისი ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი გამოხატულებაა პოპულაციური პოლიმორფიზმი. ეს კანონზომიერება 1940 წელს დაადგინა ინგლისელმა გენეტიკოსმა და ეკოლოგმა ე. ფორდმა. *გენეტიკური პოლიმორფიზმი ეწოდება პოპულაციაში რეგულარულად და ერთდროულად ორი ან მეტი გენოტიპურად მკვეთრად განსხვავებული ფორმის არსებობას*, ამასთანავე ყველაზე იშვიათი ფორმის სიხშირე იმდენად მაღალია, რომ მისი შენარჩუნება შეუძლებელია მხოლოდ მუტაციური გეწოლით აიხსნას.

პოლიმორფიზმი ცოცხალ სამყაროში უარყოფით გავრცელებული მოვლენაა. იგი ბუნებრივ პოპულაციებში მნიშვნელოვან ადაპტურ როლს ასრულებს. პოლიმორფიზმი ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგია, რომელიც ხელს უწყობს პოპულაციაში განსხვავებული მორფების ჩამოყალიბებას და შენარჩუნებას. ორი ან მეტი ფენოტიპურად (ე.ი. გენეტიკურად) განსხვავებული მორფა პოპულაციაში თაობათა განმავლობაში (ბიოლოგიურ დროში ხანგრძლივად) გაწონასწორებულ მდგომარეობაში იმყოფება. პოპულაციაში ფენოტიპურად (ბუნებრივია გენოტიპურად) განსხვავებული მორფების არსებობა, მიუთითებს, რომ მოქმედებს ბუნებრივი გადარჩევის გეწოლა, რომელიც ხელს უწყობს პოლიმორფიზმის შენარჩუნებას.

პოპულაციური პოლიმორფიზმის კრიტერიუმად მიღებულია, რომ ყველაზე იშვიათი ფორმის სიხშირე $\geq 5\%$ უნდა შეადგენდეს. მოგიერთ შემთხვევაში ამ მღვარს $\geq 1\%$ -მდე დაწევენ ხოლმე, რაც მოვლენის არსს არ ცვლის. ნებისმიერი გენოტიპის სიხშირემ მუტაციური გეწოლით პოპულაციაში შეუძლებელია 1% -იან მღვარს გადააჭარბოს. ამისათვის აუცილებელია სხვა ევოლუციური ფაქტორის, კერძოდ ბუნებრივი გადარჩევის მონაწილეობა.

საჭიროა განიმარტოს, თუ რით განსხვავდება გენეტიკური ჰეტეროგენულობა პოპულაციის გენეტიკური პოლიმორფიზმისაგან. გენეტიკური ჰეტეროგენულობა არის პოპულაციაში ნებისმიერი, თუნდაც უმნიშვნელო გენეტიკური ნაირგვარობა, რომელიც მუტაციური ან რეკომბინაციული პროცესითაა გამოწვეული. პოპულაციური პოლიმორფიზმი კი, მემოთ მოგანილი განსაზღვრებიდან გამომდინარე, არის პოპულაციაში ერთდროულად გენოტიპურად განსხვავებული მრავალ

კლასთა ხანგრძლივად არსებობა. მათი მუდმივი შენარჩუნება ბუნებრივი გადარჩევით მიიღწევა.

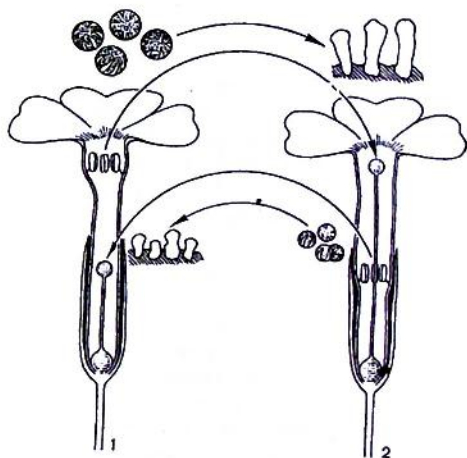
ორგანულ სამყაროში პოლიმორფიზმის მრავალი ფორმა არის გამოვლენილი. სადღესოდ პოპულაციური პოლიმორფიზმის ერთიანი, საყოველთაოდ მიღებული კლასიფიკაცია არ გავიჩინია, რაც ამ მოვლენის სირთულეზე მიუთითებს. წარმოშობისა და შენარჩუნების მექანიზმების მიხედვით პოლიმორფიზმის ყველა შემთხვევას ორ დიდ ჯგუფად ყოფენ: 1. ბალანსირებული (სტაბილური); 2. გარდამავალი (ტრანზიტული). ბალანსირებული პოლიმორფიზმის შემთხვევაში პოპულაციაში გენოტიპურად განსხვავებულ ფორმებს შორის მყარდება წონასწორული თანაფარდობა.

ბალანსირებულ პოლიმორფიზმში გამოყოფენ ჰეტერომიგოტულ და ადაპტურ პოლიმორფიზმს.

როდესაც ბუნებრივი გადარჩევის მეწოლა ჰეტერომიგოტების სასარგებლოდ მიმდინარეობს, მაშინ ყალიბდება ჰეტერომიგოტული პოლიმორფიზმი. ჰეტერომიგოტული პოლიმორფიზმის კლასიკური მაგალითია ნამგლისებრუჯრედიანი ანემიის HBS ალელის ფიქსაცია ადამიანის იმ პოპულაციაში, სადაც მალარიის პლაზმოდუმი *Pl. falciparum*-ია გავრცელებული. ჰეტერომიგოტების HBA/HBS ერთროციტებში მალარიის პლაზმოდუმი ვითარდება სწრაფად, გამეტოციტები ნაადრევად ყალიბდება და პარაზიტი უმოკლეს დროში გოვებს სისხლს. ამიგომ ჰეტერომიგოტებში ავადმყოფობა ხანმოკლეა. ყოველივე აღნიშნულის გამო ჰეტერომიგოტები დაავადებისადმი რემისტენტულებია (იხ. § 8.6). ჰეტერომიგოტები ორივე პომომიგოტური კლასის მიმართ უპირატესობას ინარჩუნებენ. რეცესიული HBS/HBS პომომიგოტები ანემიის მძიმე ფორმით არიან დაავადებული. ისინი ფლობენ ჰემოგლობინის S ვარიანტს (იხ. სურ. 14.2). მასში β-ჯაჭვის მე-6 პოზიციაში უარყოფითი მუხტის მქონე გლუტამინის მკაჟა შეცვლილია ნეიტრალური ვალინით. ჰიპოქსიის დროს S ჰემოგლობინი წარმოქმნის კრისტალის მსგავს სტრუქტურებს, რის შედეგადაც ერთროციტს ეცელება მორფოლოგია. იგი ნამგლისებრ ფორმას იძენს. დომინანტი პომომიგოტები HBA/HBA ფლობენ ჰემოგლობინის ნორმალურ A ვარიანტს. პლაზმოდუმი ერთროციტებში ნორმალურად ვითარდება. ასეთ პირებში მალარიის დაავადება მძიმედ მიმდინარეობს.

შეისწავლეს დროზოფილას ხელოვნური გაწონასწორებული პოპულაცია, რომელიც რუხი და შავი (იწვევს რეცესიული გენი *eboni*) შეფერილობის ინდივიდებისაგან შედგებოდა. თითოეული კლასის სიხშირე საწყის პოპულაციაში 50%-ს შეადგენდა (ე.ი. $q=0,5$). რამდენიმე თაობის შემდეგ შავსხეულიანი ინდივიდების რაოდენობა მკვეთრად

(10%-მდე) შემცირდა. მომდევნო თაობებში კი ალელთა კონცენტრაცია პოპულაციაში სტაბილური გახდა. გამოიკვება, რომ პეტეროზიგოტები გაცილებით მაღალი სიცოცხლისუნარიანობით გამოირჩევიან, ვიდრე ღომინანტური და რეცესიული ალელების მფლობელი პომოზიგოტები. პეტეროზიგოტების სელექციურ უპირატესობას ადგილი აქვს ზელომინანტობის (მონოგენური პეტეროზისი) დროს.



სურ. 9.1. პეტეროზიგოტია. ერთი პოპულაციის სხვადასხვა მცენარეს მტერიანები და სეეტი სხვადასხვა დონეზე აქვს განლაგებული: ზოგიერთ მცენარეს აქვს გრძელი სეეტი და მტერიანები ქვემოთაა (2), ზოგსა - მოკლე სეეტი და მტერიანები ზემოთაა განლაგებული (1).

მონოგენური პეტეროზისი არის პეტეროზიგოტული პოლიმორფიზმის უკიდურესი გამოვლენა. ამ მოვლენის დროს პეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში გენის ღომინანტური ალელი გაცილებით ძლიერ ფუნქციონირებს და აელენს თავის მოქმედებას, ვიდრე პომოზიგოტურ მდგომარეობაში. პოლიმორფიზმის ეს ფორმა პირველად 1934 წელს გამოაუღინა რ. ნებუსმა და ლ. კლინგმა. მათ დაადგინეს, რომ კუტკალიას (*Apotettix eurycephalus*) რეცესიული ლეტალური მუტაციის

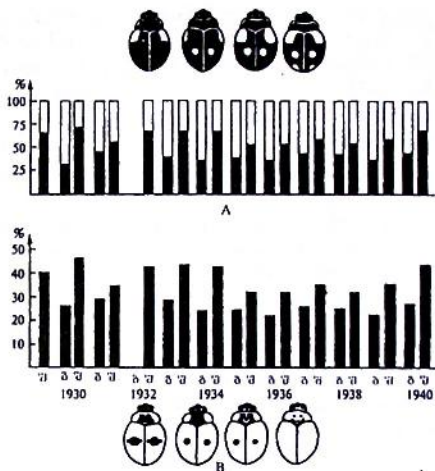
მფლობელი პეტეროზიგოტები პომოზიგოტებთან შედარებით მეტი სი-
ცოცხლისუნარიანობით გამოირჩეოდნენ.

მონოგენური პეტეროზის სასოფლო სამეურნეო კულტურებში (სი-
მინდი, ქერი) გამოავლინეს გამოჩენილმა გენეტიკოსებმა ჯ. სტა-
ლერმა, ა. გუსტაფსონმა და გ. შტუბემ. მათ მიერ ინდუცირებული მუ-
ტაციების მქონე მონოპეტეროზიგოტები მეტ მოსავალს იძლევა ვიდრე
პომოზიგოტები. რუსმა გენეტიკოსმა ლ. ბელიაევმა დაადგინა, რომ
მომინაურებულ წაულებში ალეუკური (მოცისფრო რუხი) და მოვერ-
ცხლისფრო ლურჯი შეფერილობის განმსაზღვრელი მუტირებული
ალელები პეტეროზიგოტებში განაპირობებდნენ მაღალნაყოფიერება-
სა და სიცოცხლის უნარიან შთამომავლობას.

ზოგჯერ პოლიმორფიზმისთვის ნიშანდობლივია მკვეთრი გენეტი-
კური დეტერმინაცია. ენტომოფილურ ყვავილოვან მცენარეებში (ცოცხ-
მაგარა, მატიგელა, ფურისულა, კესანე და მისთ.) შეინიშნება **პეტე-
როსტილია**. ზოგიერთ ეგზემპლარს მოეპოვება გრძელსვეტიანი ყვა-
ვილები, ხოლო სამტვერეები დინგსდაბლაა განლაგებული, ზოგიერთს
კი პირუკუ. მათ ობლიგატურად აღენიშნებათ დათიშვა ორ ფენოტი-
პურ კლასად: პეტეროზიგოტებს (Bb) გააჩნიათ გრძელი სვეტი, ხოლო
რეცესიულ პიმოზიგოტებს (bb) მოკლე სვეტი (იხ. სურ. 9.1). ბუნებაში
შეჯვარდებიან მხოლოდ განსხვავებული გენოტიპის მცენარეები, რი-
თაც თავიდან იცილებენ თვითდამტვერვასა და ინბრიდინგს. პოლი-
მორფიზმის გამოვლენა ასევე **დიქოგამია** (ბუტკოსა და მტვრიანების
არაერთდროული მოშწიფება) ენტემოფილურ მცენარეებს აღენიშნე-
ბათ ორი განსხვავებული ფორმით: **პროტანდრია** (მამრობითი ორგა-
ნო მდებარეობით ადრე მწიფდება) და **პროტეროგინია** (მდებარე-
ობითი ორგანო მამრობითზე ადრე მწიფდება). ამდგვარი ადაპტაცია
ხელს უწყობს ჯვარედინ დამტვერვას, და შესაბამისად პოპულაციაში
იმრდება კომბინაციური ცვალებადობა.

სქესობრივი დიმორფიზმი ცალსქესიანი სახეობის არსებობის აუცი-
ლებელი ფორმაა. ერთ-ერთი სქესის ობლიგატური პეტეროზიგოტუ-
ლობით უზრუნველყოფილია დათიშვა თანაფარდობით 1:1 (სქესის
პირველადი თანაფარდობა). მდებარეობს და მამრების განსხვავებული
ცხოველმყოფელობა ცვლის სქესის მეორად და მესამეულ თანაფარ-
დობას. ეს მაჩვენებლები ადაპტური მნიშვნელობისაა და ბუნებრივი
გადარჩევით რეგულირდება.

გენეტიკურად განსხვავებული ფორმები, როდესაც განსხვავებულ
ეკოლოგიურ პირობებში ექვემდებარებიან გადარჩევას, ყალიბდება
ადაპტური პოლიმორფიზმი. საილუსტრაციოდ მოვიყვანოთ რამდენიმე
მაგალითი.



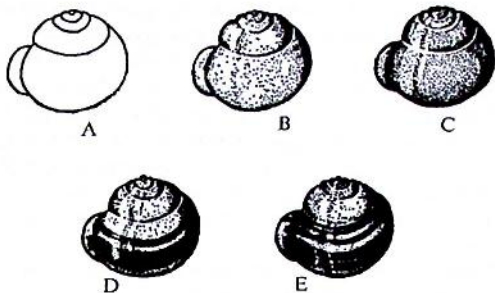
სურ. 9.2. მორფოლოგიური პოლიმორფიზმი ორწერტილიან ჭიამაიას (*Adalia bipunctata*) ბერლინის პოპულაციაში. A – შავი და წითელი ფორმების პროცენტული თანაფარდობა, გაზაფხულზე (ე) და შემოდგომაზე (შ). B – შავი შეფერილობის განმსაზღვრელი დომინანტური ალელის სიხშირე (ნ. გიმოფეე-რესოსესკი და სხვ., 1977).

გამოჩენილი რუსი გენეტიკოსი და ევოლუციონისტი ნ. გიმოფეე-რესოსესკი თერთმეტი წლის (1930-1940) განმავლობაში იკვლევდა ბერლინის გარეუბანში გავრცელებულ ორწერტილიან ჭიამაიების (*Adalia bipunctata*) პოპულაციებში წინა ფრთების (ელიგრა) შეფერილობის პოლიმორფულობას. მორფათა ერთ ნაწილს გააჩნდა წითელი ფონზე შავი ლაქები (ე.წ. წითელი ფორმები), ხოლო, მეორე ნაწილს წითელი ლაქები შავ ფონზე (ე.წ. შავი ფორმები). შავი შეფერილობა დომინანტობს წითელზე, ხოლო ლაქების ფორმას მრავლობითი ალელები განსაზღვრავენ. წელიწადში ორჯერ გაზაფხულსა და შემოდგომაზე ისაზღვრებოდა წითელი და შავი ფორმების სიხშირე პოპულაციაში. შემოდგომით – გამოზამთრებამდე პოპულაციაში ჭარბობდა შავი ფორმების სიხშირე. ჭიამაიები იკრიბებიან ჯგუფებად, ქვითა შორის ღრმა ნაპრალებში ძვრებიან, სადაც იზამთრებენ. გაზაფხულზე ნაპრალებიდან გამოძვრალ გამოზამთრებულ ჭიამაიებში სიხშირით ჭარბობდა წითელი ფორმები. შავი ფორმების რაოდენობა 30-45%-ს არ აღემატებოდა (იხ. სურ. 9.2) ორი ფორმის პოპულაციაში

დინამიკა გამოწვეულია იმით, რომ წითელი ფორმები კარგად იგანენ მამთრის სუსხს, ხოლო შავი ფორმები მეტი ინტენსივობით მრავლდებიან ზაფხულში. ბუნებრივი გადარჩევა იწვევს წითელი ფორმების შენარჩუნებას ზამთარში, ხოლო შავი შეფერილობის ფორმებისას ზაფხულში. განსხვავებული მიმართულებით მოქმედი გადარჩევის მექანიზმით პოპულაციაში ხანგრძლივი დროის განმავლობაში ყველა მორფაა შენარჩუნებული. გადარჩევის ამგვარი სტრატეგია, საზოგადოდ მთელი პოპულაციისათვისაა სასარგებლო.

ჭიაშაიების ბერლინის პოპულაციებში გამოვლენილი პროცესები არ აღმოჩნდა უნივერსალური და არ ასახავს ზოგად კანონზომიერებებს. რუსმა გენეტიკოსმა ი. ზახაროვმა შეისწავლა (1961-1981 წწ.) პეტერბურგსა და მის გარეუბნებში გავრცელებულ ორწერიტილიან ჭიაშაიებში პოლიმორფიზმი. განსხვავებული მორფების წარმოშობა ინდუსტრიული მელანიზმით იყო გამოწვეული. ქარხნების გამონაბოლქვით დაბინძურებულ რაიონებში ჭიაშაიების პოპულაციებში ჭარბობენ შავი ფორმები, ხოლო ნაკლებ ან დაუბინძურებელი რაიონების პოპულაციებში წითელი ფორმები. ამრიგად, განსხვავებულ სიტუაციაში ერთი და იგივე პოლიმორფული სისტემა განსხვავებული სტრატეგიით ელინდება. გარემოს კონკრეტულ პირობებში იცვლება გადარჩევის მექანიზმის მიმართულება და ხასიათი.

ადაპტური პოლიმორფიზმის კლასიკური ნიმუში გამოავლინა პ. შეპარდმა თანავეტორებთან ერთად ბადის ლოკოკინაში (*Cepaea nemoralis*). იგი ფართოდაა გავრცელებული დასავლეთ ევროპაში. ლოკოკინები განსხვავდებიან ნიქარის შეფერილობით. მათ აქვთ ყვითელი (როდესაც მასში ცოცხალი ცხოველია, მწვანედ გამოიყურება), ყავისფერი (ნაირგვარი ელფერი), ვარდისფერი, ნარინჯისფერი ან წითელი ნიქარა. ლოკოკინები გასხვავდებიან ნიქარის ბაგის (პერისტომი) შეფერილობით, რომელიც თეთრი, ვარდისფერი ან მუქი ყავისფერია. ნიქარა უშოლო ან ზოლიანია (სიგრძივად გასდევს 1-5 მუქი ზოლი). ყველა ჩამოთვლილი ნიშანი გენეტიკურად არის დეკერმინირებული. ნიქარის შეფერილობას Y გენის მრავლობითი ალელები განსაზღვრვენ. ყავისფერის განმსაზღვრელი Y^B ალელი დომინანტობს ვარდისფერზე - Y^R , ორივე კი ყვითელისაზე Y , ე.ი. $Y^B > Y^R > Y$; უშოლობა დომინანტური ნიშანია (U), ზოლიანობა კი რეცესიული (u). ნიქარის შეფერილობისა და ზოლიანობის განმსაზღვრელი გენები ძლიერ შეჭიდულია, და ქმნიან სუპერგენს. იგი მოქმედებს და მემკვიდრეობს, როგორც ერთიანი გენეტიკური ერთეული (იხ. სურ. 9.3). დამოუკიდებელი გენები განსაზღვრავენ ბაგისა და ზოლის შეფერილობას, ასევე ზოლების რაოდენობას.



სურ. 9.3. ნიქარის შეფერილობა და ზოლიანობა ბაღის ლოკოკინაში (*Cepaea nemoralis*) A – ყვითელი უზოლო ნიქარა; B – ვარდისფერი ნიქარა; C – ყავისფერი ნიქარა; D – ყავისფერი ორზოლიანი ნიქარა E – ყავისფერი ხუთზოლიანი ნიქარა (ფ. ქედრიკი, 2004).

ლოკოკინებით ფრინველები (ძირითადად შაშვი) იკვებებიან. ისინი ქვაზე ამტვრევენ ნიქარას და გამოაქვთ შიგთავსი. ამდგვარ „სამტეხლოებზე“ დამსხვრეული ნიქარების ანალიზით, ამავე გარემოში გავრცელებული ლოკოკინების შესწავლით, გამოირკვა რომ მოქმედებს სელექციური ფაქტორები. მეტწილად ნადგურდებიან ფონისაგან განსხვავებული ინდივიდები. სადაც გარემო ფონი ერთგვაროვანია (მაგ. ბალახი, ტყის საფარი) სელექციური უპირატესობა ყვითელ და ყავისფერ უზოლო ფორმებს აქვთ ვინაიდან „სამტეხლოებზე“ ამდგვარი ნიქარები საკმაოდ მცირე რაოდენობით აღმოჩნდა. ამავე გარემოში ჭრელ ფონზე (მაგ., საძოვრები, სხლტეები) მუქ ზოლიანი ფორმები იძენენ სელექციურ უპირატესობას. ლოკოკინას მრავალრიცხოვანი პოლიმორფული პოპულაცია საკმაოდ დიდ გერიტორიება გავრცელებული, რომელთაც ფონით (მცენარული საფარი, რელიეფი და მისი შეფერილობა...) განსხვავებული ადგილი უჭირავთ. პოპულაციის საარსებო გარემოს ფონი იცვლება წლიური სეზონების მიხედვით. მართალია, ფრინველების მიერ ფონისაგან განსხვავებული ინდივიდები განუწყვეტლივ ნადგურდება ვინაიდან არცერთ მათგანს არ გააჩნია სელექციური უპირატესობა, წლიდან წლამდე განსხვავებულ ფორმათა თანაფარდობა პოპულაციაში უცვლელია.

ბაღის ლოკოკინაში შეფერილობის პოლიმორფიზმი მხოლოდ იმით ვერ აიხსნება, რომ ფრინველები მათ შერჩევით ანადგურებენ. ზოგიერთი არეალში გარემო პირობების პეტეროგენულობის მიუხედავად

სხვადასხვა შეფერილობის ვარიანტთა შეხვედრის სიხშირე ერთნაირია. სხვა არეალში სადაც გარემო პირობები ერთნაირია ნიქარის შეფერილობაში კლინური ცვალებადობა შეინიშნება. ამ მოვლენას არეალის ეფექტი ეწოდება. იგი სხვადასხვა შეფერილობის ლოკოკინებზე პეტეროგენული გარემოს და კლიმატური ფაქტორების სხვადასხვაგვარი შემოქმედების შედეგია. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ნიქარის შეფერილობის პოლიმორფიზმის შენარჩუნება გარემო პირობებისა და გენეტიკური ფაქტორების რთული ურთიერთქმედებით არის გამოწვეული. მათი შეფარდებითი მნიშვნელობა არეალის შესაბამისად ვარიირებს (პედერივი, 2003).

ბალანსირებული პოლიმორფიზმის სანიმუშო მაგალითია, სისხლის ABO ჯგუფის ალელთა გავრცელება ადამიანის სხვადასხვა პოპულაციაში. სისხლის A, B, AB, 0 ჯგუფის სიხშირე ადამიანთა სხვადასხვა პოპულაციაში შეიძლება დიდ ფარგლებში ვარიირებდეს, მაგრამ კონკრეტულ პოპულაციაში მათი თანაფარდობა უცვლელი რჩება, ვინაიდან არცერთი მათგანისათვის არაა ნიშანდობლივი სელექციური უპირატესობა.

გარდამავალი პოლიმორფიზმი ყალიბდება იმ შემთხვევაში, როდესაც პოპულაციის შემადგენელი განსხვავებული მორფები, ბუნებრივი გადარჩევის ძლიერ მეწოლას ექვემდებარებიან. საილუსტრაციოდ ჩვენ მიერ განხილული არყის ხის მზომელას პეპლებში (*Biston betularia*) ინდუსტრიული მელანიზმის მოვლენა შეიძლება დავასახელოთ (იხ. § 9.2).

პოლიმორფიზმის საილუსტრაციოდ მოყვანილი მაგალითები ცხადყოფენ, რომ პოპულაციის შემადგენელი გენეტიკური კლასები მორფოლოგიურად მკაფიოდ განსხვავდებიან და მათ შორის განაწილებულია ფუნქციები. ცალკეული გენეტიკური კლასი მისთვის ნიშანდობლივ ფუნქციას ასრულებს. გარემოს ცვლადი პირობებისადმი მორფები სიერცესა და დროში სპეციფიკურად არიან სპეციალიზებული. ამდაგვარი განსხვავების შედეგად მათ სემონურ ციკლორობასა და სიერცობრივ დიფერენცირებაში ელინდება. მორფებად დიფერენცირებით იზრდება პოპულაციის პლასტიურობა და ერთიანობა.

9.2. ქრომოსომული პოლიმორფიზმი

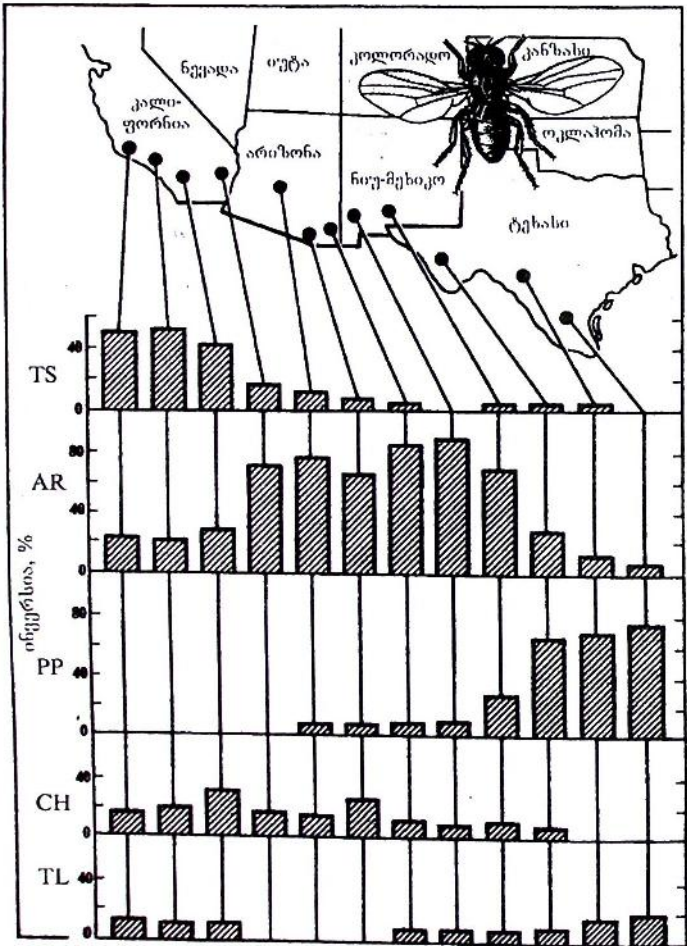
ქრომოსომულ პოლიმორფიზმს სპონტანურად ინდუცირებული ქრომოსომული და გენომური მუტაციები განაპირობებენ. იგი ადაპტურ როლს ასრულებს პოპულაციაში. გამოყოფენ ქრომოსომული პოლიმორფიზმის შემდეგ ფორმებს:

1. ინვერსიული პოლიმორფიზმი.
2. რობერტსონული გრანსლოკაციების პოლიმორფიზმი.
3. დამატებითი ქრომოსომების ფორმისა და რაოდენობის პოლიმორფიზმი.
4. სასქესო ქრომოსომების ფორმისა და რაოდენობის პოლიმორფიზმი.
5. ქრომოსომაში ჰეტეროქრომატინის რაოდენობისა და განაწილების პოლიმორფიზმი

ინვერსიული პოლიმორფიზმი

ინვერსიული პოლიმორფიზმი 1937 წ. ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად პირველად გამოავლინეს და შეისწავლეს რუსმა გენეტიკოსმა ნ. დუბინინმა და ამერიკელმა ევოლუციონისტმა ფ. ლობჟანსკიმ თანაავტორებთან ერთად. მათ დაადგინეს, რომ ქრომოსომული ცვლილებების (ინვერსიების) შენარჩუნება პოპულაციებში ბუნებრივი გადარჩევით ხორციელდება. პოპულაციაში ინვერსირების სიხშირის ცვლილება ეკოლოგიური ფაქტორების შემოქმედებითაა გამოწვეული. სახეობის არეალში ინვერსიების მფლობელები ინდივიდები მეტწილად კონკრეტულ გერიტორიაზე გვხვდება ზოგჯერ კი მთელ გერიტორიას მოიცავს. არცერთი ინვერსიული ცვლილება კომპლიგოტებისათვის არ არის ლეტალური. ნ. დუბინინმა თანამშრომლებთან ერთად გამოაქვლინა, რომ დროზოფილას (*D. funelbis*) ქალაქის (მოსკოვი, თბილისი, ბაქო) პოპულაციებს მოეპოვებოდა მეტი ინვერსიები, ვიდრე სოფლის ფორმებს. ასე მაგალითად, მოსკოვის პოპულაციებში ინვერსიების ჯამური სიხშირე 89%-ს შეადგენდა, ხოლო გარეუბნებში 1-4%-ს არ აღემატებოდა.

დუბინინმა და მისმა თანამშრომლებმა ლაბორატორიაში ინტროდუცირებული ხელოვნური პოპულაცია, რომელიც ფლობდა ქალაქის პოპულაციებისათვის ნიშანდობლივ ინვერსიებს გაფხულის დასაწყისში სოფელში (მოსკოვიდან 105კმ-ის დაშორებით 10⁵ კომპლიგოტი ინდივიდი) გაუმჯავს. სამი წლის განმავლობაში იმეორებდნენ ცდას და მწერებში აღრიცხავდნენ ინვერსიების რაოდენობას. ყოველწლიურად ერთი და იგივე კანონზომიერება მეორდებოდა. იენისში ინვერსიების სიხშირე დაახლოებით 50%-მდე მცირდება, აგვისტოში 20%-მდე, ხოლო ოქტომბერში 5-10%-მდე ქვეითდება. გამოშამირების შემდეგ ინვერსიების მფლობელი ჰეტეროზიგოტი ინდივიდების რაოდენობა პოპულაციაში 2-4%-ს შეადგენდა ე.ი. ქრომოსომული პოლიმორფიზმი სოფლის რასებისათვის ნიშნულ დონეს უბრუნდებოდა. სადღეისოდ დაუდგენელია, კონკრეტულად რომელი ეკოლოგიური ფაქტორი განსაზღვრავს ქალაქისა და სოფლის რასების ამდაგვარ განსხვავებას.

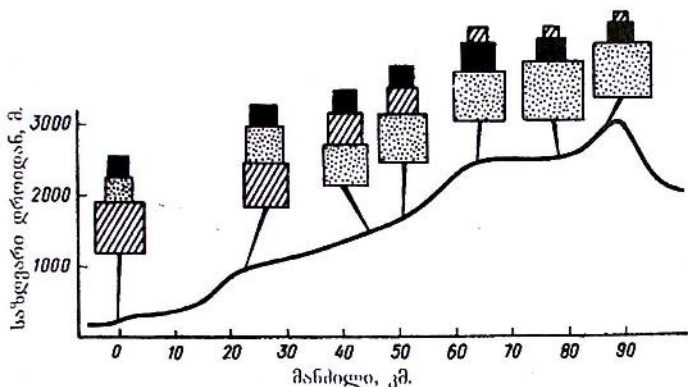


სურ. 9.4. ქრომოსომული მუტაციების (ინვერსიები: ST, AR, PP, CH და TL) სიხშირე დრობოფილას *D. pseudoobscura* სხვადასხვა პოპულაციაში (ფ. დობენსკი, 1975).

ფ. დობეანსკი და თანაავეტორები ამერიკის საკმაოდ ვრცელ გერიტორიაზე გავრცელებულ დროზოფილაში (*D. pseudoobscura*) იკვლევდნენ მე-3 ქრომოსომაში ლოკალიზებულ სხეადასხვა სახის პარაცენტრული ინვერსიების პოლიმორფიზმს. მათ მიერ გამოვლენილია მკაფიოდ გამოხატული გეოგრაფიული გრადიენტი (კლინური ცვალებადობა). ST ინვერსია (გენთა სტანდარტული განლაგება) მაღალი სიხშირით – 50%, აღენიშნებოდა წყნარი ოკეანის სანაპირო ზოლში (კალიფორნია) გავრცელებულ ფორმებს. მათი სიხშირე თანდათანობით მცირდებოდა სამხრეთ-აღმოსავლეთით. ST ინვერსიებს მინიმალური სიხშირით ნიუ-მექსიკოსა და ტეხასში გავრცელებული პოპულაციები ფლობდნენ (იხ. სურ. 9.4).

AR გიპის ინვერსიები მაღალი სიხშირით აღენიშნებოდა არიზონასა და ნიუ-მექსიკოს რასებში. ამ შტატებიდან როგორც აღმოსავლეთით, ისე დასავლეთით გავრცელებულ პოპულაციებში AR ინვერსიის სიხშირე მკვეთრად ქვეითდება. სრულიად განსხვავებული სიერცობრივი გავრცელება ახასიათებდა PP გიპის ინვერსიებს. იგი საერთოდ არ მოეპოვებათ დასავლეთ შტატებში გავრცელებულ პოპულაციებს, ხოლო სამხრეთ შტატებში გავრცელებულ რასებში მათი სიხშირე 70-80%-ს აღწევდა. ორი სხვა სახის CH და TL ინვერსიას კლინარული ცვალებადობა არ ახასიათებდა. შესწავლილ გერიტორიაზე მეტნაკლებად ერთნაირი, დაბალი სიხშირით იყო გავრცელებული. მიღებული შედეგები გენომის ცალკეული ნაწილის (კონკრეტულ შემთხვევაში მე-3 ქრომოსომის ინვერსირებული უბნების) ნატიფ დიფერენცირებულობასა და კონკრეტულ საარსებო პირობებში მათ განსხვავებულ სელექციურ ღირებულებებზე მიუთითებს.

დროზოფილას პოპულაციებში ინვერსიათა სიხშირე ვარირებდა როგორც პორიზონტალური, ისე ვერტიკალური (ზღვის დონიდან სხეადასხვა სიმაღლეზე) ზონალობის მიხედვით. სანიმუშო მაგალითად სახელდება სიერა-ნევადას მთიანეთში (კალიფორნია, აშშ) გავრცელებულ დროზოფილას პოპულაციაში ინვერსირების სიხშირის შესწავლის შედეგები. გამოირკვა, რომ სიმაღლის მაგების შესაბამისად ST ინვერსიების კონცენტრაცია პოპულაციაში მცირდებოდა 46%-დან (250 მ. ზღვის დონიდან) 10%-მდე (3000 მ. ზღვის დონიდან), ხოლო AR ინვერსიების კონცენტრაცია მაგულობდა 25%-დან – 50%-მდე. მაშინ როდესაც CH ინვერსიების სიხშირე უმნიშვნელოდ 16-20%-ის ფარგლებში ფლუქტირდება (იხ. სურ. 9.5). ინვერსიების ვარიაციულობის გამომწვევე ძირითად მიზეზს ეკოლოგიური ფაქტორის – ტემპერატურის მკვეთრი მერყეობა წარმოადგენს.



სურ. 9.5. დროზოფილაში ინვესიების (ST, AR, CN) სიხშირის დამოკიდებულება ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლეზე (სან-ჯასინტო, სიერა-ნევადა, აშშ) (ფ. ლობჯანსკი, 1951). კუადრატით აღნიშნული ინვესიების შეფარდებითი სიხშირე: დამტრისხულით - ST, წერტილებიანი - AR, შავით - CN.

დროზოფილას პოპულაციებში ინვერსიების სიხშირე იცვლებოდა არა მარტო სივრცულად, არამედ დროშიც (სეზონების მიხედვით). საინტერესოა მოვიყვანო ერთ მაგალითს. მოსკოვის დროზოფილას პოპულაციაში ინვერსიების სიხშირე მარტიდან მოყოლებული სექტემბრამდე თანდათანობით 13%-დან 51%-მდე იზრდებოდა. გამოზამთრების შემდეგ ინვერსიების სიხშირე პოპულაციაში ნიშნულ დონეს უბრუნდებოდა. გაზაფხულიდან ციკლი კვლავ მეორდებოდა. დროზოფილაში ინვერსიების ციკლური მერყეობა იმავე კანონზომიერებას ემყარება, რაც გამოვლენილია ჩვენ მიერ განხილულ ჭიამაიების ბერლინის პოპულაციებში, კერძოდ სხვადასხვა გენოტიპური კლასების განსხვავებული ადაპტური ღირებულება. პოპულაციის შემადგენელი განსხვავებული გენოტიპური კლასები ცვლადი ეკოლოგიური ფაქტორებისაღმე (ტემპერატურა, ტენიანობა და მისი) სპეციფიკურად არიან სპეციალიზირებული.

ამრიგად, ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით პოპულაციაში მიმდინარეობს გენთა ერთიანი ბლოკების შემცველი სპეციფიკური ინვერსიების ფიქსაცია და გავრცელება. ამ ტიპის ინვერსიები ფლობენ გაცილებით მაღალ ადაპტურ ღირებულებას სტანდარტულთან შე-

დარებით. გამოირკვა, რომ კონკრეტულ გარემო პირობებში ადაპტური ღირებულება კონკრეტულ ჰომოკარიოტიპს (ინვერსიების მიხედვით პომოზიგოტი) აქვს. ამასთანავე ჰეტეროკარიოტიპები (ინვერსიების მიხედვით ჰეტეროზიგოტები) გაცილებით მაღალი ადაპტური ღირებულებით გამოირჩევიან ნებისმიერი სახის ჰომოკარიოტიპებთან შედარებით. ბუნებრივი გადარჩევის ზეწოლა განაპირობებს ინვერსიული პოლიმორფიზმის განმტკიცებასა და შენარჩუნებას პოპულაციაში.

პირველად დროზოფილას ხელოვნურ პოპულაციაზე ჩატარებული გამოკვლევებით დადასტურდა, რომ გადარჩევა მიმდინარეობს ჰეტეროკარიოტიპების სასარგებლოდ, რითაც შენარჩუნებულია ინვერსიული პოლიმორფიზმი. კლასიკური ნიმუში გამოაქვინა ფ. ლობჟანსკიმ თანაავტორებთან ერთად. დროზოფილას საწყის ხელოვნურ პოპულაციაში AR ინვერსიული გენოტიპური კლასის რაოდენობა 4-ჯერ (80%) ჭარბობდა CH (20%) კლასის რაოდენობას. თერთმეტი თაობის მანძილზე ბუნებრივი გადარჩევის ზეწოლით მიმდინარეობდა ინვერსიული გენოტიპური კლასების სიხშირის ცვლილება. კერძოდ, AR გენოტიპური კლასის სიხშირე თანდათანობით ქვეითდებოდა, ხოლო CH კლასის კონცენტრაცია მაგულობდა. მას შემდეგ რაც ამ ორ გენოკარიოტიპულ კლასს შორის რაოდენობრივი თანაფარდობა 2:1 გაუტოლდა, დამყარდა სტაბილური მდგომარეობა, რომელიც მომდევნო 40 თაობის მანძილზე შენარჩუნდა. ჩამოყალიბებულ პოპულაციაში ჰეტეროკარიოტიპების სიხშირე ჭარბობდა ჰომოკარიოტიპებისას. სპეციალური გამოკვლევებით დადასტურდა, რომ პოპულაციაში კლასთა შორის წონასწორობის დამყარება ბუნებრივი გადარჩევით იყო გამოწვეული. ამასთანავე ჰეტეროკარიოტიპების გადარჩენადობა მნიშვნელოვნად აღემატებოდა დანარჩენი კლასების ანალოგიურ მაჩვენებელს. შედარებითი ადაპტური ღირებულების კოეფიციენტი სამივე გენოტიპური კლასისათვის შემდეგი სახის აღმოჩნდა:

AR/AR	AR/CH	CU/CU
W=0,71	W=1	W=0,43.

ამრიგად, ქრომოსომული ინვერსიებით განსხვავებულ კლასებს შორის ჩამოყალიბდა ბალანსირებული პოლიმორფიზმი. ინვერსიული პოლიმორფიზმის ადაპტური როლი დადასტურებულია მრავალი მკვლევარის მიერ. მიღებული შედეგების საფუძველზე ფ. ლობჟანსკიმ წამოაყენა მოსაზრება, რომ ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში პოპულაციის შემადგენელი გენეტიკური ელემენტებით იქმნება გენთა კოადაპ-

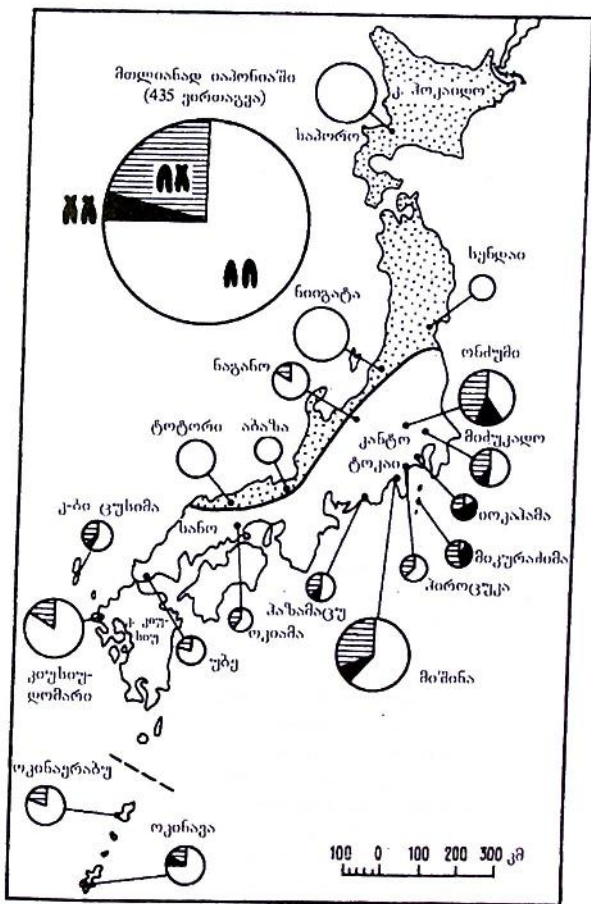
ტური ახალი კომპლექსი. კოადაპტაცია არის გენეტიკურ სტრუქტურათა ჩამოყალიბების პროცესი, რომელშიც გენეტიკური ელემენტები ოპტიმალურად არიან ერთიმეორესთან შეთანაწყობილი. მამასადაამე გენთა კოადაპტურ კომპლექსში ალელები იმგვარად არის შერჩეული და განლაგებული, რომ მათი ურთიერთქმედებით პეტეოროზისის ეფექტი მაქსიმალურად გამოვლინდეს.

ექსპერიმენტებით დადასტურებულია, რომ ერთსა და იმავე საკვები რესურსების ათვისებისას პოლიმორფული პოპულაციები წარმოქმნიან დიდ ბიომასას და მეტ რიცხოვნობას, ვიდრე მონომორფულები, ე.ი. ისინი გარემო რესურსების ეკონომიური გამოყენებით გამოირჩევიან.

ამკამად ინვერსიული პოლიმორფიზმი დროზოფილას ასზე მეტ სახეობაშია გამოვლენილი. ამასთანავე ცალკეულ სახეობაზე საშუალოდ 6 სხვადასხვა სახის ინვერსია მოდის. მხოლოდ რამდენიმე სახეობა (*D. simulans*, *D. virilis*, *D. repleta*) აღმოჩნდა მონომორფული. ასეთი განსხვავების მიზეზი სადღეისოდ უცნობია. მამასადაამე, დიდი მნიშვნელობის მიუხედავად ეს მოვლენა თვით, *Drosophilidae*-ს ოჯახისთვისაც კი არ აღმოჩნდა უნივერსალური ხასიათის. ასევე ინვერსიული პოლიმორფიზმი ორფრთიანთა რიგის სხვა ოჯახებსაც (*Simuliidae*, *Chironomidae*, *Culicidae*) აღენიშნებათ.

სადღეისოდ ინვერსიული პოლიმორფიზმი გამოვლენილია ხერხემლიან ცხოველებშიც, კერძოდ, პერიცენტრული პოპულაციური პოლიმორფიზმი ფართოდაა გავრცელებული ზაზუნებსა და მექვიშიებში. კოლორადოში (აშშ) გავრცელებულ ზაზუნას (*Peromyscus maniculatus*) მე-4 ქრომოსომაში ლოკალიზებული პერიცენტრული ინვერსიის სიხშირე ვარირებდა ვერტიკალური ზონალობის შესაბამისად. კერძოდ, ზღვის დონიდან სიმაღლის მატების კვალობაზე იზრდებოდა ინვერსიების კონცენტრაცია პოპულაციაში.

იაპონიაში გავრცელებულ შავ ვირთაგვას (*Rattus rattus*) პოპულაციებში გამოვლენილია ინვერსიათა კლინური ცვალებადობა. მათ კარიოტიპის ($2n=42$) პირველი წყვილი ქრომოსომა პოლიმორფული აღმოჩნდათ. იგი შესაძლოა იყოს აკროცენტრული (A) ან სუბტელოცენტრული (C). ეს უკანასკნელი აკროცენტრული ქრომოსომის პერიცენტრული ინვერსიის შედეგადაა ჩამოყალიბებული. იაპონიის ჩრდილო-აღმოსავლეთ ნაწილში გავრცელებული ვირთაგვები კარიოტიპული კლასების (A/A; A/C; C/C) სიხშირით მკვეთრად განსხვავდებიან სამხრეთ-დასავლეთით გავრცელებული ფორმებისგან (იხ. სურ. 9.6). პოპულაციები სივრცობრივი ბარიერით (თოვლის საფარი) არიან გამოიჯნულნი, რის გამოც გენთა ნაკადი (მიგრაციები) არ მიმდინარეობს.



სურ. 9.6. იაპონიის კუნძულზე გავრცელებულ შავი ვირთაგვას (*R. rattus*) პოპულაციებში სამი კარიომორფის გავრცელების სიხშირე (ლ. კაიდანოვი, 1996).

ქერიცენტრული ქრომოსომული პოლიმორფიზმი (1,8 და 13 წყვილი აუტოსომა) გამოვლენილია აზიაში (იაპონია, პონკონგი, ფილიპინები, ტაილანდი) გავრცელებულ რუხ ვირთაგვაში (*R. norvegicus*). ამავე გიპის ინვერსიული პოლიმორფიზმი (3-6 აუტოსომა) რეგისტრირებულია რუსეთსა (ციმბირი, ალტაი) და ყაზახისტანში გავრცელებულ ცოკორში (*Myospalax myospalax*).

რობერტსონული ტრანსლოკაციების პოლიმორფიზმი

XX ს. 60-იან წლებამდე სახეობისთვის ნიშანდობლივი ქრომოსომათა რაოდენობა და მორფოლოგია (კარიოტიპი) უცვლელ ნიშნად განიხილებოდა. სახეობის ინდენტიფიკაციაში კარიოტიპი სახეობის არსებით გაქსონად იყო მიჩნეული. მოგვიანებით დაგროვდა ფაქტები, რომელიც მიუთითებდა, რომ ამ ნიშნით განსხვავებიან არა მარტო სხვადასხვა პოპულაციები და გეოგრაფიული რასები, არამედ ერთი და იმავე პოპულაციის შემადგენელი წევრები.

ამჟამად ცნობილია, რომ მხოლოდ ძუძუმწოვრებში ქრომოსომული პოლიმორფიზმის მქონე სახეობის წილი 10,9%-ს შეადგენს. ხერხემლიან ცხოველთა თითქმის ყველა კლასში გვხვდება რობერტსონული ტრანსლოკაციების მიხედვით პოლიმორფული პოპულაციები. რობერტსონული ტრანსლოკაციისას, ორი აკროცენტრული ქრომოსომის ურთიერთდაკავშირებით ერთი მეტაცენტრული ქრომოსომა ყალიბდება, ან პირველ მეტაცენტრული ქრომოსომა დისოცირდება ორ აკროცენტრულ ქრომოსომად. ეს მოვლენა პირველად 1916 წ. აღმოაჩინა უ. რობერტსონმა სწორფრთებიანებში. ამ ფენომენის ფართომასშტაბიანი კვლევა მხოლოდ ნახევარი საუკუნის შემდეგ დაიწყო.

იაპონელმა ციტოგენეტიკოსმა ს. ონომ თანაავტორებთან ერთად პირველად თევზებში გამოავლინა რობერტსონული ტრანსლოკაციებით განპირობებული პოლიმორფიზმი. კერძოდ, ფოლადთაყა ორაგულის (*Salmo gairdneri*) პოპულაციის წევრებში კარიოტიპი (2n) 58-დან 64-მდე ქრომოსომის ფარგლებში მერყეობდა. ამასთანავე ყველა მათგანში ქრომოსომითა ფუნდამენტური რაოდენობა (NF=104) მუდმივი იყო. პოლიმორფიზმს კარიოტიპში წარმოდგენილი 40 მეტა- და სუბმეტაცენტრული ინვარიანტული ქრომოსომის დანარჩენებთან რობერტსონული დაკავშირება იწვევდა. რობერტსონული პერეტრუბაციის გამო პოპულაციაში განსხვავებული დიპლოიდური კომპლექტის მფლობელი კარიომორფები ყალიბდებოდა.

წყნარ ოკეანეში გავრცელებულ ორაგულის ორ სახეობაში ნერკასა (*Oncorhynchus nerka*) და კიჟუას (*O. kisutch*) პოლიმორფიზმი ვი-

წრო ფარგლებში აღენიშნებათ. კარიომორფა (2n) შესაბამისად 56-58 და 58-60 ფარგლებში ვარირებს (NF=104).

მკვეთრად გამოხატული რობერტსონული ტიპის პოლიმორფულობა ნიშანდობლივია თაგვისებრი მღრღნელებისათვის. ზოგიერთ მათგანს აღენიშნება ე.წ. რობერტსონული „მარაო“ ფენომენი. კერძოდ კარიოტიპში წარმოდგენილი ყველა ან თითქმის ყველა აკროცენტრული ქრომოსომა დაწვეილებულია.

პირველად ეს კანონზომიერება გამოაქვინა გამოჩენილმა შვეიცარიელმა კარიოლოგმა რ. მატეიმ აფრიკულ ჩია თაგვებში (ქვევგბარი Leggada, კომპლექსური სახეობა minutoides/musculoides). პოპულაციის შემადგენელ წევრებს გააჩნდათ 18-დან 34-მდე ქრომოსომის შემცველი კარიომორფები (NF=36). კარიომორფებში ყველა აკროცენტრული ქრომოსომა წვეილებად იყო ასოცირებული. კარიომორფების ფართო დიფერენციაცია (რობერტსონული „მარაო“) გამოვლენილია ალაპესა (შვეიცარია) და აპენინებში (იტალია) გავრცელებულ სახლის თაგვში (*Mus musculus*). პოპულაციებში ქრომოსომთა დიპლოიდური კომპლექტი (2n) 22-დან 40-მდე ვარირებდა, თითოეულ კარიომორფაში ფუნდამენტური რაოდენობა (NF=40) უცვლელი აღმოჩნდა. ერთი-დაიგივე აკროცენტრული ქრომოსომა ნებისმიერ სხვა აკროცენტრულთან არის ასოცირებული.

მიწისმთხრელ მღრღნელ ბრუცუნაში (*ჭუგალა*, *Ellobius talpinus*) უნიკალური რობერტსონული „მარაო“ გამოაქვინეს პროფესორებმა ნ. ვორონცოვმა და ე. ლიპაუნოვამ. ამ ცხოველს საკმაოდ დიდი არეალი უკავია. იგი გავრცელებულია უკრაინიდან მოყოლებული მანჯურის ჩათვლით. მთელ ტერიტორიაზე მხოლოდ ორი სტაბილური კარიომორფა გვხვდება, გამონაკლისია პამირ-ალგაის მცირე ტერიტორია, კერძოდ, მდინარე ვახშ-სურხობის ველი, სადაც პოპულაციაში კარიომორფები სრულად გამოხატული რობერტსონული მარაოთი არის წარმოდგენილი. მასში 24 სახის კარიომორფა ყველა შესაძლო დიპლოიდურ კომპლექტს (2n=31-დან ვიდრე 2n=54) ფლობს. ამასთანავე თითოეულ მათგანს სტაბილურად შენარჩუნებული აქვთ ქრომოსომთა ფუნდამენტური რაოდენობა (NF=56). კარიომორფათა უმეტესობა პიბრიდული წარმომავლობის აღმოჩნდა, რომლებიც ამ ნიშნით განსხვავებული მცირერიცხოვანი ჯგუფებიდან იღებს სათავეს. რობერტსონული მარაო ნიშანდობლივია კავკასიაში გავრცელებულ ბუჩქნარის მემინდვრიას გვარში (*Pitymus*) გაერთიანებული სახეობებისათვის. რობერტსონული გრანსლოკაციების პოლიმორფიზმი მიწის მთხრელ მღრღნელებში (ბრუცა, ბრუცუნა, გოფერი, ცოკორი, ტუკო-ტუკო) შესწავლილ სახეობების პოპულაციებში 40-50%-ს შეადგენს.

პოლიმორფიზმის ეს ფორმა დამახასიათებელია ჩლიქოსნებისათვის (ირმები, ანგილოპები, გარეული ღორები, რქაფიწალები). გრანსლოკაციური პოლიმორფიზმის ჩამოყალიბებისა და პოპულაციებში მისი შენარჩუნების ფაქტი, მის ადაპტურ მნიშვნელობაზე მიუთითებს.

B - ქრომოსომების პოლიმორფიზმი

მცენარეთა და ცხოველთა მრავალ სახეობაში გამოვლენილია B - ქრომოსომის პოლიმორფიზმი. ძირითადი კომპლექტის შემადგენელ ქრომოსომების (A ქრომოსომები) გარდა კარიოტიპს მოგჯერ მოეპოვება დამატებითი ანუ ზეკომპლექტური ე.წ. B - ქრომოსომები. ისინი ძირითადად პეტეროქრომატიზირებულია. ამ სახის გენომური პოლიმორფიზმი გვხვდება მწერებში. მაგალითად 19 სხვადასხვა სახეობის ქინქლას (Simuliidae) პოპულაციებში რეგულარულად მნიშვნელოვანი სიხშირით (10 - 15%) გვხვდება B - ქრომოსომების მფლობელი ინდივიდები. ქინქლა ადაგმიაში (*Adagmia ornata*) B - ქრომოსომების რაოდენობა 1-დან 8-მდე მერყეობს. ამ ქრომოსომის სიხშირე პოპულაციაში გარემოს ვაჭუჭყიანების ხარისხის მიხედვით ვარირებს, რაც მის ადაპტურ მნიშვნელობაზე მიუთითებს.

B - ქრომოსომების პოლიმორფიზმი გამოვლენილია უმდაბლეს ხერხემლიანთა სხვადასხვა ჯგუფებში, კერძოდ, თევზებში (ძირითად სიგანაირებში) და ხვლიკებში. ისინი ფართოდ არის წარმოდგენილი ფრინველთა კარიოტიპში. ძუძუმწოვრების 20-ზე მეტი სახეობა ამ ნიშნით პოლიმორფულია. მათ კარიოტიპებში სხვადასხვა რაოდენობით მოეპოვება B - ქრომოსომები. ამასთანავე ქრომოსომათა რაოდენობა ვარიაბილურია როგორც პოპულაციის სხვადასხვა წევრებში, ისე ერთი და იმავე ინდივიდის ცალკეულ უჯრედებშიც (მოზაიციზმი).

აღმოსავლეთ ამიავში გავრცელებულ გყის თაგვსა (*Apodemus peninsulae*) და მელას (*Vulpes vulpes*) თითქმის ყოველ ინდივიდს გააჩნია B - ქრომოსომა. გყის თაგვში მათი რაოდენობა 0-დან 24-მდე ვარირებს, მელაში კი 1-დან 8-მდე. ამ უკანასკნელში პოლიმორფიზმი ზოგადი ხასიათისაა და ნიშანდობლივია მთელ არეალზე გავრცელებული პოპულაციებისთვის. თითქმის ყველა ინდივიდში შეინიშნება მოზაიციზმი (სხვადასხვა უჯრედი განსხვავებული რაოდენობით დამატებით ქრომოსომებს ფლობს).

ფარულთესლოვან მცენარეთა 750 სახეობაში გამოვლენილია B - ქრომოსომები. მათი რაოდენობა 1-35-მდე ფარგლებში ვარირებს. გენომური პოლიმორფიზმის ამ ფორმას მცენარეებში ადაპტური მნიშვნელობა გააჩნია. რასაც შემდეგი მაგალითიც ადასტურებს. მდელოს

წიანას (*Festuca pratensis*) გენომური პოლიმორფიზმის მულობელი პოპულაციები მძიმე თიხნარ ნიადაგზე სახლობენ, ხოლო ღიღილს (*Centaurea scabiosa*) პოპულაციები მშრალ ადგილებში. ნაპის (*Picea glauca*) B – ქრომოსომის მქონე თესლები გაცილებით სწრაფად ღიღიან და აღმოცენდებიან, მათთან შედარებით, რომელთაც იგი არ მოეპოვებათ.

სასქესო ქრომოსომების პოლიმორფიზმი

ცალსქესიან ცხოველებში გამოვლენილია გონადოსომების (სასქესო ქრომოსომები) ფორმისა და რაოდენობის პოლიმორფიზმი. სქესის განსაზღვრის გიპური XX-XY ფორმის გარდა გვხვდება მრავლობითი სასქესო ქრომოსომების ტიპი. მაგალითად, თევზებში გამოვლენილია მრავლობითი სასქესო ქრომოსომებით სქესის განსაზღვის 10 განსხვავებული ფორმა. ზოგიერთ ძუძუმწოვარში გვხვდება ზემოთ აღნიშნული სქესის განსაზღვრის ტიპი. იგი ყალიბდება გონადოსომის აუტოსომასთან ან მის ფრაგმენტთან გრანსლოკაციური შეერთებით. X – გონადოსომაზე აუტოსომის გრანსლოკაცია იწვევს მამრებში დამატებით არაპომოლოგიურ გონადოსომის: XY_1Y_2 ჩამოყალიბებას. გრანსლოცირებული Y_2 ქრომოსომა სქესის განსაზღვრაში არ მონაწილეობს. მსგავსი მოვლენა აღწერილია ძუძუმწოვრების 6 რიგში ვაერთიანებულ 40 სახეობაში.

როდესაც აუტოსომა Y გონადოსომაზეა გრანსლოკალიზებული მაშინ მამრს სამი სასქესო ქრომოსომა: X_1X_2Y გააჩნია. X_1 – გიპური გონადოსომაა, ხოლო X_2 – გონადოსომა აუტოსომისა და Y ქრომოსომის შეერთების შედეგად არის ჩამოყალიბებული. ამდგვარი კარიოტიპის მულობელი მამრები გამოვლენილია ძუძუმწოვართა 18 სახეობაში, რომლებიც 6 სხვადასხვა რიგს მიეკუთვნება.

სქესის განსაზღვრის სრულიად ახალი ტიპი გამოვლენილია ღეშინგებში (*Dicrostonyx torquatus*). მღდრი სამი კარიომორფით: X^mX^m ; X^mX^f ; X^f გვხვდება, მამრები მხოლოდ ერთით – X^m (Y გონადოსომას ისინი არ ფლობენ). ყველა ზემოთ განხილულ შემთხვევაში სასქესო ქრომოსომების პოლიმორფულობის მიუხედავად სქესთა თანაფარდობა არის დახლოებით 1:1.

პეტიროპრომატინის პოლიმორფიზმი

ქრომოსომების დიფერენცირებული შეღების მეთოდების გამოყენებით შესაძლებელი გახდა სომატურ და სასქესო ქრომოსომებში

პეტეროქრომატინის შეფარდებითი ცვალებადობის გამოვლენა და შესწავლა. ამერიკულ ზაზუნებში (*Peromyscus*) C – ქრომატინის (ლოკალიზებულია ცენტრომერასთან) მოკლე მხრის ზომა ვარიირებს როგორც სახეობის ისე პოპულაციის დონეზე. შავ ვირთაგვაში C – პეტეროქრომატინის სპეციფიკური განლაგება პიბრიდულ შთამომავლებს მენდელისეული კანონზომიერებით გადაეცემოდა. მღრღნელებს, ჩლიქიანებს, ვეშაპისნაირებს და რიგ სხვა ძუძუმწოვრებს, როგორც ცენტრომერასთან, ისე გელომერულ უბანთან განლაგებული პეტეროქრომატინი ფორმითა და ზომით პოლიმორფული აღმოაჩნდათ. ყველაზე სრულყოფილად პეტეროქრომატინული პოლიმორფიზმი შესწავლილია ადამიანში. ამ ნიშნით მნიშვნელოვანი ვარიაციულობა აღენიშნებათ 1, 9, 16 აუტოსომურ და Y – სასქესო ქრომოსომას. C – და Q პეტეროქრომატინის შემცველი ბლოკების განლაგება ადამიანის ქრომოსომებში მკაფიოდ ინდივიდურობას ავლენს.

გამოჩენილი ციტოგენეტიკოსის ა. პროკოფიევა-ბელგოვსკაიას შეხედულებით ქრომოსომის პეტეროქრომატინულ უბნებში პეტეროქრომატინის ცვლილება სახეობისათვის ადაპტური მნიშვნელობისაა. მუტაციური პროცესისაგან განსხვავებით იგი უზრუნველყოფს შეცვლილი გარემოსადმი ორგანიზმის სწრაფ ადაპტაციას. ქრომოსომის სტრუქტურაში პეტეროქრომატინული უბნების ფიქსაცია მისმა მრავალმა სასარგებლო თვისებამ განაპირობა, რომლის რეალიზაცია ხორციელდება როგორც ორგანიზმის ისე პოპულაციის დონეზე.

9.3. ბიოქიმიური პოლიმორფიზმი

გასული საუკუნის 60-იან წლებში პულს-ელექტროფორეზის მეთოდის გამოყენებით დაიწყო გენეტიკურად კონტროლირებადი ცილების პოლიმორფიზმის შესწავლა. პოპულაციის გენეტიკაში ამ მეთოდის დანერგვამ ძირული გარდატეხა მოახდინა. მკვეთრად გაიზარდა პოპულაციაში გენეტიკური პეტეროგენულობის გამოვლენის შესაძლებლობა. გენეტიკურ მარკერებად წესისამებრ ალოზიმებს იყენებენ. მათ სინთეზს კონკრეტული ალელები აკონტროლებენ. პოპულაციის გენეტიკაში შემოიტანეს ახალი პარამეტრი: სამუალო პეტეროზიგოტულობა და პოლიმორფულობა (იხ. § 4).

დიდ ტაქსონებში ცილათა პოლიმორფიზმის დონეები

ჩატარებული გამოკვლევებით გაირკვა, რომ დიდ ტაქსონებში ვერტიკალურ სახეობათა ცილების ცვალებადობის დონე საკმაოდ მაღალია. მცენარეთა და ცხოველთა სამეფოსთვის განსაზღვრულია

ცილების საშუალო პოლიმორფულობა და პეტერომიგოტულობა (იხ. ცხრ. 9.1). მათში სტრუქტურული გენების დაახლოებით 30% პოლიმორფულია ე.ი. წარმოდგენილია ერთზე მეტი ალელით. კონკრეტულ ინდივიდს საშუალოდ გენების 7% პეტერომიგოტულ მდგომარეობაშია. სხვადასხვა დიდი ტაქსონომური ჯგუფები საკმაოდ განსხვავდებიან ცილების პოლიმორფიზმით. ცილების მაკონტროლებელი ლოკუსების მაღალი ვარიაბილობა აღენიშნება უხერხემლო ცხოველებს. მათთან შედარებით ხერხემლიანებში ლოკუსთა ცვალებადობა 1.5-2-ჯერ დაბალია. თვითმკვერია მცენარეებთან შედარებით ჯვარედინამტერიანებს 2-3-ჯერ მაღალი ლოკუსთა ცვალებადობა აღენიშნებათ. საშუალო პეტერომიგოტულობა საკმაოდ მაღალია ადამიანის პოპულაციებში, რომელიც 6.7%-ს შეადგენს.

*პოპულაციები: მსხამსება და
მანსხმამება. კლინური ცვალებადობა*

თავდაპირველად 1966 წელს ინგლისში ვ. პარისონის და თანაავტორების მიერ ადამიანში, ხოლო ამერიკაში რ. ლევონტინისა და მისი თანამშრომლების მიერ დრომოფილაში ჩატარებული გამოკვლევებით თვალნათლივ დადასტურდა, რომ პოპულაციები ფლობენ ცილების პოლიმორფიზმის მაღალ დონეს. ადამიანის 10 შემთხვევით შერჩეული ფერმენტიდან 3 პოლიმორფული აღმოჩნდა.

ცხრილი. 9.1.

*ცილების მაკონტროლებელ ლოკუსთა საშუალო
პეტერომიგოტულობა (\bar{H}) და პოლიმორფიზმი (\bar{P})
დიდ ტაქსონებში (ე. ნევო და თანაავტ., 1984)*

ტაქსონები	სახეობათა რაოდენობა	\bar{H}	სახეობათა რაოდენობა	\bar{P}
ხერხემლიანები	551	0.054	596	0.226
უხერხემლოები	361	0.100	371	0.375
მცენარეები	56	0.075	75	0.295
სულ	968	0.073	1042	0.284

დროზოფილას (*D. pseudoobscura*) ბუნებრივი პოპულაციის ლარვეების შემოღობვაში არსებული 8 ფერმენტული და 10 არაფერმენტული ცილიდან 1/3 პოლიმორფული იყო.

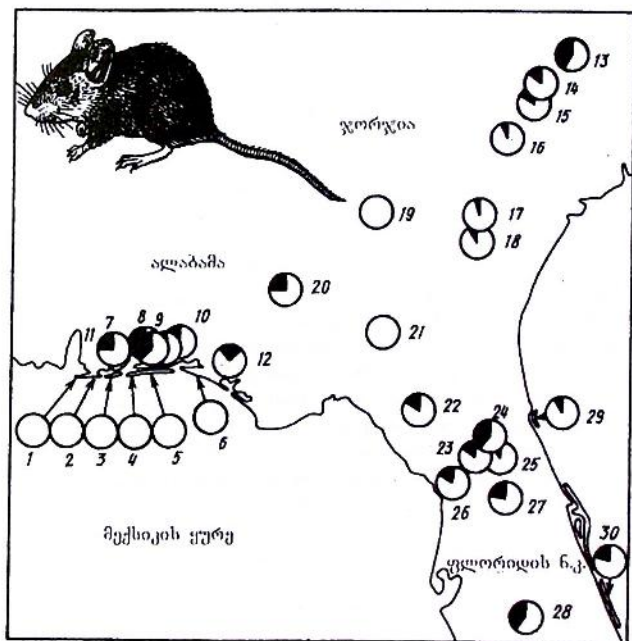
განსხვავებული პოპულაციები ცილების პოლიმორფიზმის შენარჩუნების უნარით ერთიმეორეს ემსგავსებიან. ეს ფენომენი პირველად ლეონტინმა და მისმა თანამშრომლებმა დაადგინეს. კალიფორნიის, ტეხასისა და კოლორადოს დროზოფილას განცალკევებულ პოპულაციებში შესწავლილი 20 ლოკუსიდან მხოლოდ 11 აღმოჩნდა მონომორფული. გეოგრაფიულად და ეკოლოგიურად იზოლირებული პოპულაციები პოლიმორფული ალელების სიხშირით ერთმანეთისგან უმნიშვნელოდ განსხვავდებოდნენ.

მსგავსი ფენომენი გამოვლენილია დროზოფილას სხვა სახეობაში (*D. willstoni*). კარიბის ზღვის კუნძულებსა და კონტინენტზე (ცენტრალური და სამხრეთ ამერიკა) გავრცელებულ იზოლირებულ პოპულაციებში შესწავლილი 20 გენიდან მხოლოდ 4 აღმოჩნდა მონომორფული. საკმაოდ ვრცელ განსხვავებულ არეალზე გავრცელებულ იზოლირებულ პოპულაციებში 14-ს პოლიმორფული ალელის სიხშირე მსგავსი აღმოაჩნდათ (აიალა, 1984).

დედამიწის ხუთ კონტინენტზე გავრცელებულ დროზოფილას (*D. melanogaster*) პოპულაციებში შესწავლილია 26 სტრუქტურული გენით კოდირებული ალოზიმების პოლიმორფულობა. გაანალიზებულ 90-ვე პოპულაციას ერთი და იგივე ორი ლოკუსი მონომორფული გააჩნდათ. ვრცელ ტერიტორიაზე გავრცელებულ პოპულაციებში 12 პოლიმორფული ლოკუსის სიხშირე ერთნაირი იყო. დანარჩენი ლოკუსების სიხშირე კლიმატურ ფაქტორებზე იყო დამოკიდებული. ერთი ალელი (*Adh-F*) კლინურ ცვალებადობას ავლენდა. კერძოდ, სამხრეთ ამერიკის ალმოსაველეთ სანაპიროზე გავრცელებულ პოპულაციებში სამხრეთიდან ჩრდილოეთის მიმართულებით პოლიმორფულ ალელთა სიხშირე წრფივად მატულობდა. დანარჩენ კონტინენტზე რთული სურათი შეინიშნებოდა. რაოდენობრივად განსხვავდებოდა ტროპიკები და სუბტროპიკები ცივი რეგიონებისგან.

კლინური ცვალებადობის სანიმუშო მაგალითი გამოვლენილია თევზ კლარკში (*Catostomus clarki*), რომელიც მდინარე კოლორადოს აუზში ბინადრობს. მასში შეისწავლეს ცილის შრატის ესთერაზას მაკონტროლირებელი ალელების სიხშირე. 800 კმ-ის სიგრძეზე ჩრდილოეთიდან სამხრეთის მიმართულებით ეს მაჩვენებელი კანონზომიერად იცვლებოდა. მდინარის აუზის ჩრდილოეთ ნაწილში *b* ალელის სიხშირე საკმაოდ მაღალია. ალელის კონცენტრაცია პოპულაციებში 0.82-ის ტოლია. სამხრეთისაკენ ეს მაჩვენებელი თანდათანობით —

წრფივად კლებულობს და სამხრეთის პოპულაციებში მისი სიხშირე ნულს უტოლდება. სამხრეთის პოპულაციებს მეორე *a* ალელი მოეპოვება. ამრიგად სამხრეთის პოპულაციები ფლობენ *a/a* ჰომოზიგოტ კლასებს აუმის შუა წელში გავრცელებულ პოპულაციებში გვხვდება *a/b* ჰეტეროზიგოტი ფორმები. ჩრდილოეთ ნაწილში პოპულაციები ძირითადად *b/b* ჰომოზიგოტი გენოტიპური კლასებითაა წარმოდგენილი. გამოირკვა, რომ მაღალ ტემპერატურაზე (37°C) *a/a* გენოტიპის თევზებში ესთერიაზას აქტიობა 10-ჯერ მეტია ვიდრე *b/b* გენოტიპის მფლობელებში.



სურ. 9.7. აშშ-ს სამხრეთ-აღმოსავლეთ რეგიონში გავრცელებულ თეთრფეხა ზაზუნას (*Peromyscus polionotus*) პოპულაციების საშუალო ჰეტეროგენულობა (ლ. კაიდანოვი, 1996). 1-30 პოპულაციის ნომერი; წრეში შავი სექტორი – საშუალო ჰეტეროგენულობა ინდივიდზე.

ცილების პოლიმორფიზმის კლინური ცვალებადობა გამოვლენილია ძუძუძუწვევებშიც. საილუსტრაციოდ მხოლოდ ერთ მაგალითს მოვიყვანთ. მექსიკის ყურის სანაპიროზე (აშშ) გავრცელებულ თეთრფეხა ზაზუნას (*Peromyscus polionotus*) 30 პოპულაციაში შეისწავლეს 32 სტრუქტურული გენის სიხშირე. საშუალო ჰეტერომიგოტულობის მიხედვით პოპულაციები განსხვავდებოდნენ. ნახევარკუნძულ ფლორიდაზე გავრცელებული პოპულაციები \bar{H} (საშუალო ჰეტერომიგოტულობა) მაჩვენებლით 75% ჭარბობს კონტინენტის არეალზე გავრცელებულ ფორმებს. დაბალი ჰეტერომიგოტულობით გამოირჩეოდნენ დასავლეთ კუნძულებზე ბინადარი პოპულაციები, ხოლო კონტინენტის სანაპირო ზოლში გავრცელებული ფორმების ალელთა სიხშირე ფართო ფარგლებში ვარიირებს (იხ. სურ. 9.7).

სუბსტრატისაღმე სპეციფიკური ცილების პოლიმორფიზმი

სხვადასხვა ბიოლოგიურ ობიექტებში ჩატარებული გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ცილების პოლიმორფიზმი მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული ცილების სტრუქტურულ-ფუნქციურ თავისებურებებზე. ფართო სუბსტრატული სპეციფიკურობის ფერმენტები ჩვეულებრივ ცილებით ცვალებადია ვიდრე ის ფერმენტები, რომლების ენდოგენური ბუნების სპეციფიკურ სუბსტრატს აკატალიზებენ. პირველი ჯგუფის ფერმენტები გარდაქმნიან გარემოდან მიღებულ სუბსტრატს. მეორე ჯგუფის ფერმენტები უკრედში მიმდინარე მეტაბოლიზმის პროცესის რეგულაციაში მონაწილეობენ. ამ უკანასკნელს პირობითად ორ ქვეჯგუფად: მარეგულირებელ და არამარეგულირებელ ფერმენტებად ყოფენ. მარეგულირებელი ფერმენტები წესისამებრ მეტაბოლიზმის პროცესის საწყის ან საბოლოო ეტაპის რეაქციებში მონაწილეობენ. სტაბილურად ფუნქციონირებადი არამარეგულირებელი ფერმენტები მეტაბოლიზმის გზის საკვანძო ეტაპებში იღებენ მონაწილეობას. ამდენად, მათი საშუალო პოლიმორფულობა საკმაოდ დაბალია. დადგენილია დადებითი კორელაციური დამოკიდებულება სტრუქტურული გენების გენეტიკურ ცვალებადობასა და მათ მიერ კოდირებულ ცილის სივრცით კონფორმაციას შორის. გენეტიკური ცვალებადობა მკვეთრად მცირდება ცილის აგრეგატებში (მეოთხეულ სტრუქტურაში) სუბერთეულების რაოდენობის მომატების შესაბამისად. უაღრესად დაბალი სიხშირით გენეტიკური ცვლილებები ინდუცირდება და ფიქსირდება ისეთ ცილებში (კოვარიონში), რომლებიც უმნიშვნელოვანეს საბაზისო ფუნქციებს ანხორციელებენ. უაღრესად ნელა იცვლება, მიოგლობინი (კუნთის ცილები), პემოგლობინი, პისტონები, ასევე მემბრა-

ნებთან დაკავშირებული ცილები. ეს ცილები მათთვის ნიშანდობლივ კონკრეტულ მაგრამ სასიცოცხლო თვალთახედვით უმნიშვნელოვანეს ფუნქციას ასრულებენ. მაგალითად პისტონების სიერციითი კონფორმაციის უმნიშვნელო ცვლილებითაც კი ირღვევა ქრომატინის ნუკლეოსომური ორგანიზაცია, ველარ სტაბილიზაცია გექრომატინული – სოლენოიდის სტრუქტურა, დნმ-ის კომპაქტიზაცია ატიპურად მიმდინარეობს. ამ ტიპის ცვლილებით მიტოზის შემდეგ ორივე შვილეული უჯრედი იღუპება.

ცილების პოლიმორფიზმის ადაპტური მნიშვნელობა. სხვადასხვა გენოტიპურ კლასებს განსხვავებული სელექციური მნიშვნელობა აღენიშნება. პოპულაციებში ჩატარებული გენეტიკური ანალიზით დადგენილია, რომ განსხვავებული გენოტიპური კლასები კონკრეტულ საარსებო გარემოში არაერთგვაროვან ადაპტურ ღირებულებას ფლობენ. ცილების პულს-ელექტროფორეზით გამოვლენილია განსხვავებული ელექტრომორფები. მათზე ბუნებრივი გადარჩევის გეწოლა არაერთმნიშვნელოვანია. უპირატესად მრავლებიან და შთამომავლობას გოვებენ იმ მორფების მფლობელი ინდივიდები, რომლებიც კონკრეტულ საარსებო გარემოში ადაპტურ უპირატესობას ფლობენ.

წყნარი ოკეანის ორაგულებში (გვარი *Oncorhynchus*), კერძოდ, ნერკასა (*O. nerka*) და ლურკანაში (*O. gorbuscha*) ჩატარებული გამოკვლევებით დადგენილია, რომ პოპულაციაში განსხვავებულ გენოტიპებს, ნაირგვარი სელექციური მნიშვნელობა გააჩნიათ. ორივე მათგანი მონოციკლური სახეობაა. წელიწადში მხოლოდ ერთხელ მრავლებიან და გოფობის შემდეგ მალე იღუპებიან. წყნარი ოკეანის ორაგულები გამსვლელი თევზებია. სქესმწიფე ინდივიდები ზღვიდან ათეულ კილომეტრით მიგრირებენ და იმ მდინარეს ან ტბას უბრუნდებიან, სადაც ისინი დაიჩქენენ (სახლის ინსტინქტი). ყალიბდება მრავალრიცხოვანი ინდივიდებისგან შემდგარი ლოკალური გუნდი (ე.წ. სუბპოპულაცია). ისინი ერთიმეორისგან არიან იზოლირებული. სუბპოპულაციებს შორის დაბალი სიხშირით მიმდინარეობს გენთა ნაკადი (ემიგრაცია-იმიგრაცია). მიუხედავად ამისა, ემიგრანტის წვლილი გენოფონდის ფორმირებაში საკმაოდ დიდია. ლიფსიგები 3-4 წლამდე მდინარეში რჩებიან. შემდეგ გუნდი ზღვისკენ ეშვება. ინდივიდები 3-4 წლის განმავლობაში ზღვაში ცხოვრობენ. გვხვდება მობინადრე ფორმები, რომლებიც მთელი სიცოცხლის მანძილზე მტკნარ წყალში (მდინარეში ან ტბაში) ატარებენ. ზღვის პოპულაციაში ნორმალური ფორმების გარდა გვხვდება პატარა ზომის მამრები. ისინი სქესობრივად სწრაფად მწიფდებიან. ზღვაში ერთ, იშვიათად ორ წელს რჩებიან. გოფობისას სელექციური უპირატესობა დიდი ზომის 5-7 წლის სქესმწიფე მამრებს

გააჩნიათ. მიგრაციის დროს მათ უჭირთ მდინარის თაეთხელი მონაკვეთების გადალახვა ან წესისამებრ მტაცებელთა მსხვერპლი ხდებიან. იგი წარმოადგენს ერთგვარ „საზღაურს ევოლუციისათვის“.

ნერკას პოპულაციაში შესწავლილია ლაქტატდეჰიდროგენაზას (Ldh-A, Ldh-B) და ფოსფოგლუკომუტაზას (Pgm-A, Pgm-B) მარკერული ალელების შემცველი გენოტიპების სიხშირე. მიუხედავად იმისა, რომ სისტემა სტაბილური იყო, სუბპოპულაციები გენოტიპური კლასების სიხშირით ერთმანეთისგან მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდნენ. გენოტიპური კლასების განსხვავებული სიხშირით ჩამოყალიბებას (პარდივანბერგის კანონიდან გადახრა) გემპერატურული ფაქტორი იწვევს. დაბალი გემპერატურისადმი განსაკუთრებით მგრძნობიარეა ონტოგენური განვითარების ადრეული სტადიები. გემპერატურისადმი მგრძნობელობას პომომიგოტური კლასები ავლენენ. დიდი ზომის მამრები ძირითადად პომომიგოტურები. პეტერომიგოტულ გენოტიპურ კლასებს პატარა ზომის მამრები უფლობენ. მათში პეტერომიგოტულობა კორელაციურ დამოკიდებულებაშია ნაადრევ სქესობრივ მომწიფებასა და სიცივისადმი შედეგობასთან, ასევე ზრდის ინტენსიობასთან. ასევე პეტერომიგოტული გენოტიპისაა პატარა ზომის მობინადრე ფორმები.

ზღვის ფსკერზე ბინადარ (იაპონიის ზღვა, პეტრე დიდის ყურე) უხერხემლო ცხოველებში (ხამანწკები, მიედიები, ზღვის ვარსკვლავები და მისთ.) შეისწავლეს 70 მარკერი ალემიური ცილის მაკონტროლირებელი გენების შემცველობა. განისაზღვრა პოპულაციებში გენოტიპური კლასების სიხშირე და სიერცობრივად პეტერომიგოტების განაწილება. შესწავლილი პოპულაციები ალელებისა და გენოტიპების სიხშირით ერთმანეთის მსგავსი აღმოჩნდა, პოპულაციებში დიდ გენეტიკურ ნაირგვარობას უფლობენ, რაც ლარეული სტადიის არსებობისა და მაღალი ნაყოფიერების შედეგია.

ცილების პოლიმორფიზმის ადაპტური როლი დადასტურებულია ამფიბიებში. ვეფხვა-ამბისტომაში (*Ambystoma tigrinum*) გამოვლენილია დადებითი კორელაცია ლარვის სხეულის ზომასა და 7 პოლიმორფული ლოკუსის გასაშუალებულ პეტერომიგოტულობასთან. გომბემოში (*Bufo boreas*) თავკომბალას ნელი ან სწრაფი განვითარება დამოკიდებული აღმოჩნდა ხუთი ცილის მაკოდირებელ ალელთა და გენოტიპური კლასების სიხშირესთან.

ბაყაყის (*Rana temporaria*) ესთერაზული ლოკუსის მიხედვით განსხვავებული ინდივიდები გემპერატურისადმი დიფერენცირებულ დამოკიდებულებას ავლენენ. ზაფხულის მაღალ გემპერატურას ადვილად იგანენ პეტერომიგოტი ფორმები. ასაკის ზრდასთან დაკავშირებით გენოტიპური კლასების სიხშირის ცვლილება მრავალ ბუქუმწიფარშია

გამოვლენილი. მაგალითად, თეთრკულა ირმის *Odocoileus virginianus* პოპულაციებში β – ქემოვლობინის ლოკუსის ქეტეროზიგოტულობის საშუალო დონე 3 წლის ასაკის ინდივიდებში მიიღწევა.

ცილების პოლიმორფიზმის ადაპტური როლი გამოვლენილია მცენარეებშიც. მრავალრიცხოვანი დამადასტურებელი არგუმენტიდან საილუსტრაციოდ მხოლოდ ერთ მაგალითს მოვიყვანთ. ველურ შერიამში (შერიუკა, *Avena barbata*) ხუთი გენის განსხვავებული ალელების კომბინაცია და მათი სიხშირე განაპირობებს განსხვავებულ საარსებო პირობებთან შეგუებას. ორ განსხვავებულ ეკოლოგიურ-გეოგრაფიულ ზონაში გავრცელებულია შერიუკას სხვადასხვა პოპულაციები. თბილ მშრალ კლიმატურ ზონაში გვხვდება ე.წ. „ქსეროფიტი“, ხოლო გენიან ზომიერ ზონაში „მეზოფილური“ პოპულაციები. შესწავლილი ხუთივე ლოკუსის მიხედვით ორივე ზონის პოპულაციები მონომორფულია, მაგრამ განსხვავებულ ალელებს შეიცავენ, რომლებიც სხვადასხვა სიხშირითაა წარმოდგენილი. გარდამავალ ცვალებად კლიმატურ პირობებში მხოლოდ ქეტეროგენული ფორმები გვხვდება, ამასთანავე მათთვის ნიშანდობლივია მაღალი პოლიმორფულობის დონე.

პოპულაციონისტების შეხედულებით, მოლეკულურ და ორგანიზმის დონეზე ცვალებადობა ერთიანი ჯაჭვის ორი შემადგენელი რგოლია და მათი განვალკევებით განხილვა არ შეიძლება. ევოლუციის სინთეზური თეორიის პომიციანზე მდგომ პოპულაციონისტების ამ შეხედულებას მკაცრად აკრიტიკებენ ნეიტრალური ევოლუციის თვალსაზრისზე მდგომი მეცნიერები.

ნუკლეოტიდური პოლიმორფიზმი

ცილების პოლიმორფიზმით მხოლოდ არაპირდაპირ შეიძლება გენების პოლიმორფულობაზე ვიმსჯელოთ. ბოლო პერიოდში საგრძნობლად დაიხვეწა და გასრულყოფილდა დნმ-ის სექვენირების მეთოდი. ეს პროცესი ავტომატიზირებულია (ამ მიზნით, მაღალი კლასის რობოტისექვინატორებს იყენებენ). გაშიფრულია 50-ზე მეტი სახეობის გენომი. ჩამოყალიბდა ახალი ბიოლოგიური დისციპლინა გენომიკა. ძირითადად სექვენირებულია ვირუსებისა და მარტივი გენეტიკური სტრუქტურის მქონე ბაქტერიების გენომი. 2003 წლის პირველ ნახევარში დასრულდა ადამიანის გენომის სექვენირება.

ადამიანის გარდა ეუკარიოტებიდან სექვენირებულია საფუარის (*Saccharomyces cerevisiae*) გენომი. მისი დნმ 12 Mb-ს შეადგენს (Mb – მეგაბაზა, 1Mb=10⁶ ნ.წ.), რომელიც დაახლოებით 6340 გენს აკოდირებს, 1998 წელს დასრულდა ნემატოდას (*Caenorhabditis elegans*) გე-

ნომის გაშიფვრა. მისი გენომი 3-ჯერ ჭარბობს საფუარისას და 97 Mb ღმ-ისგან შედგება, რაც 19100 გენს შეესაბამება. ადამიანის გენომი შეიცავს 3700 Mb ღმ-ს, მაგრამ გენების რაოდენობით მხოლოდ 4-ჯერ აღემატება ნემატოდას (გააჩნია დაახლოებით 80000 გენი). გამოირკვა, რომ ევოლუციის პროცესში უმაღლეს ორგანიზმებში ღმ-ის მასა მეტი სიჩქარით იზრდებოდა ვიდრე გენების რაოდენობა. რამედღაც მიანიშნებს შემდეგი ფაქტი, რომ უმაღლეს ორგანიზმებს გაცილებით მეტი არაკოდირებადი ღმ მოეპოვება ვიდრე უმაღლეს უეუარიოტებს (პედრიკი, 2003).

ღმ-ის ანალიზი ნაირგვარი უახლესი მეთოდებით ხორციელდება. ღმ-ის მოლეკულის დაფრაგმენტება სხვადასხვა სახის ბაქტერიული რესტრიქციული ენდონუკლეაზების ანუ რესტრიქტაზებით ხორციელდება. ისინი ღმ-ის მოლეკულას სპეციფიკურ, მათთვის შესაბამის სამიზნე წერტილებში – საიტებში ხლეჩენ. საიტის ზომა საკმაოდ მცირეა და 4-6 ნ.წ.-გან შედგება. ფერმენტი ღმ-ის მოლეკულის მთელს სიგრძეზე ამოიყნობს საიტურ უბნებს და ჭრის ფრაგმენტებად. რესტრიქტაზები საიტსპეციფიკურობით ხასიათდებიან. ე.ი. კონკრეტული რესტრიქტაზა მხოლოდ მისთვის ნიშანდობლივ ნუკლეოტიდურ თანამიმდევრობაზე მოქმედებს. სხვადასხვა რესტრიქტაზების სამიზნე წერტილები – საიტები განსხვავებულია.

შესწავლილია მიტოქონდრიული ღმ-ის (მგ-ღმ) პოლიმორფულობა. მგ-ღმ მცირე ზომის წრიული სტრუქტურის მოლეკულაა. ადამიანის მგ-ღმ 16569 ნ.წ. შეიცავს, რომელშიც 16 გენია ლოკალიზებული, საფუარისაში კი 75000 ნ.წ. და შეიცავს 36 გენს (პედრიკი, 2003). ადამიანის მგ-ღმ-ში ფერმენტი EcoRI-სადმი (პირველად გამოყოფილია E. coli-დან) სპეციფიკური საიტების რაოდენობა 3-ია, ფუტკრისაში – 5, ხოლო საფუარისაში – 4. როგორც ცალკეული ინდივიდი ისე მთლიანად პოპულაცია განსხვავდება სხვადასხვა რესტრუქციული საიტების რაოდენობით. ეს უკანასკნელი საფუძვლად უდევს რესტრიქციული ფრაგმენტების სიგრძივ პოლიმორფიზმს. ვინაიდან ღმ-ის მოლეკულაში ახალი საიტების დაგროვება სწრაფად მიმდინარეობს, რესტრიქციული საიტების ანალიზით ახლო ნათესაურ ჯგუფებს შორის ურთიერთკავშირის შეფასებას ახდენენ. ამასთანავე ოთხ – ან ექვსწვევრიანი თანამიმდევრობების მქონე საიტებზე ბუნებრივი გადარჩევა არ მოქმედებს. ამიგომაც ყოველი ზემოთ დასახელებული ზომის საიტი არ ევოლუირებს, უნიკალურია და ერთხელ ყალიბდება.

ამშ-ს სამხრეთ-აღმოსავლეთში (ალაბამა, ჯორჯია, ფლორიდა) გავრცელებულ ჩანთოსან ვირთაგვას (*Geomys pinetis*) პოპულაციებში შეისწავლეს მგ-ღმ-ში რესტრიქციის 6 განსხვავებული საიტი. გამოე-

ლენილია 23 განსხვავებული ჰაპლოტიპი. გეოგრაფიულად მოსაზღვრე პოპულაციები ერთიმეორის მსგავსი აღმოჩნდა. ჰაპლოტიპები ერთმანეთისგან უმნიშვნელოდ (ერთი ან ორი საიგით) განსხვავდებოდნენ, მაშინ როდესაც დასაყვამისა და აღმოსავლეთში გავრცელებული პოპულაციები რესტრქციულ საიგთა განაწილების მიხედვით საკმაოდ განსხვავდებოდნენ. თითოეული მათგანი 9 სხვადასხვა საიგს ფლობდა.

ბოლო პერიოდში დნმ-ის გექნოლოგიაში მიღწეული შედეგების გამოყენებით შესაძლებელია ერთნუკლეოტიდიანი პოლიმორფიზმის შესწავლა. თავდაპირველად ეს ფენომენი დრომოფილას (*D. melanogaster*) ალკოპოლდეპიდროგენაზას მაკოდირებელ გენში (*Adh*) გამოიკვლიეს. გაანალიზებულია *Adh* თერთმეტი ლოკუსი. გამოვლენილ 49 ვარიანტილური ლოკუსიდან 43-ში ნუკლეოტიდთა თანამიმდევრობა აღმოჩნდა შეცვლილი, 6 საიგს კი ინსერცია და დელეცია მოეპოვებოდა.

სხვადასხვა სახეობის პოპულაციებში შესწავლილი ცილის მაკოდირებელი გენების დიდი უმრავლესობა დაბალ პოლიმორფულობას ავლენდა. მხოლოდ ზოგიერთ ლოკუსს აღენიშნებოდა პოლიმორფულობის მაღალი დონე. მათ რიცხვს მიეკუთვნება ხერხემლიან ცხოველებში გამოვლენილი პისტოთაქსებადობის კომპლექსური MHC გენები. ადამიანში შესწავლილია MHC გენების (მათ HLA გენები ეწოდება) ვარიანტილობა. ეს გენები რეაგირებენ ვადანერგილ უცხო ორგანიზმზე და იმუნურ შეუთავსებლობას იწვევენ. მეტად მნიშვნელოვანია HLA გენების როლი იმუნური დაავადებისა და პათოგენების ამოცნობაში. ამ გენების სექვენირებით გამოირკვა, რომ HLA-A, HLA-B და HLA-DR ლოკუსებს შესაბამისად 67, 149 და 179 ალელი მოეპოვებათ. HLA-A ლოკუსის პეტეროზიგოტულობა 0,064, HLA-B ლოკუსის კი 0,058-ს შეადგენს. HLA გენში მომხდარი ცვლილებები, კოდირებულ ცილის მოლეკულაში ისეთ საიგებს ცვლის რომლებიც T - ლიმფოციტებში შესაბამისი იმუნური პასუხის გამომუშავებას განაპირობებს.

§10. ადაპტაცია - ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი

ადაპტაცია არის ორგანიზმთა მორფოლოგიურ-ქცევითი, პოპულაციურ და სხვა ნებისმიერ თავისებურებათა ერთობლიობა, რომელიც ხელს უწყობს კონკრეტულ საარსებო გარემოში სახეობის არსებობას. ადაპტაცია ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად ყალიბდება. ტერმინი „ადაპტაცია“ ორი მნიშვნელობით – შეგუების წარმოქმნის პროცესის (ადაპტაციოგენები) და თვით მისი შედეგის (ადაპტაციური ნიშნის) აღსანიშნავად იხმარება. ადაპტაცია ინდივიდის სასიცოცხლო

ციკლის ნებისმიერ ეტაპზე ყალიბდება. ჩ. დარვინის მიერ ორგანული სამყაროს ევოლუციის მექანიზმების აღმოჩენამ დაადასტურა, რომ მთელი ევოლუცია არსებითად ადაპტაციაა. ამიტომაც ევოლუცია შეიძლება განხილულ იქნეს, როგორც ადაპტაციის წარმოქმნის, განვითარებისა და გარდაქმნის პროცესი. ვიწრო მნიშვნელობით ადაპტაცია არის კონკრეტული მორფოფიზიოლოგიური თვისებების ჩამოყალიბება, რითაც ორგანიზმი შესაბამის საარსებო გარემოს ეგუება და სიცოცხლის შენარჩუნებასა და შთამომავლობის დაგოვებას ემსახურება.

10.1. ადაპტაციის მახასიათებლები

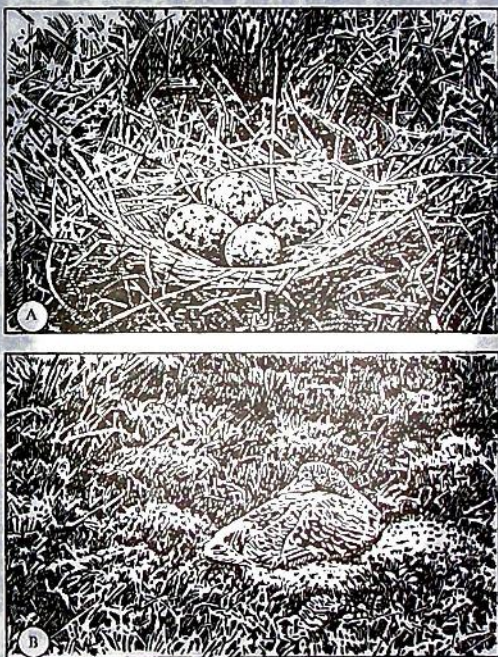
ცოცხალ ორგანიზმთა შეგუების დამამტკიცებელი არგუმენტები იმდენად მრავალფეროვანი და მრავალრიცხოვანია, რომ ყველა ფორმის სრულყოფილად აღწერა და გადმოცემა შეუძლებელია. ამდენად რამდენიმე კლასიკური ნიმუშით შემოვიფარგლებით. ადაპტაცია ნიშანდობლივია ცოცხალი სისტემის ორგანიზაციის ყველა დონისათვის. იგი ყველაზე მკაფიოდ პასიური თავდაცვის საშუალებათა გამოუმუშავებისას ვლინდება. პასიური თავდაცვის სამარჯვეებს წარმოადგენს ისეთი სტრუქტურები და თავისებურებები, რომელთა არსებობითაც მიიღწევა ინდივიდების მაღალი სიცოცხლისუნარიანობა, ფერტილურობა და კონკურენტუნარიანობა.

მზარველობითი (ძრიპტული) მზარველობა და შორმა

ის ცხოველებში ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი პასიური თავდაცვის საშუალებაა. იგი ფართოდ არის გავრცელებული ცხოველთა სამეფოში. მზარველობით შეფერილობაში იგულისხმება გარემო ფონთან ორგანიზმის შეფერილობის მსგავსება, რის გამოც ცხოველი ძნელად შესამჩნევი ხდება. იგი გამოიყენება მტაცებელთაგან თავდასაცავად. მაგრამ ამდაგვარი დაცვითი ფორმა ხშირად გვხვდება მტაცებლებშიც (მაგ., თეთრი დათვი, ლომი, ტყის კატა და მისთ.), რაც მათ ხელს უწყობს შეუმჩნევლად ჩაუსაფრდეს ან მიეპაროს მსხვერპლს.

მზარველობითი შეფერილობა ონტოგენეზის ნებისმიერ სტადიას ახასიათებს. ზღვის პლანქტონის მრავალი ცხოველის კვერცხები, ლარვები და ზრდასრული ფორმები გამჭვირვალე და მტრისთვის შეუმჩნეველია. კვერცხები, რომელსაც მწერები ფოთლებზე და ყლორტებზე დებენ მწვანეა, იქიდან გამოსული ლარვებიც მეტწილად მწვანე ფერისაა. ხეებისა და ბუჩქების ქერქზე პეპლების მიერ დადებული კვერცხები მეტწილად ღია რუხი ან მურა-რუხი ფერისაა. გამოჩეკილი მუხლუხებიც, ასევე ჩამოყალიბებული ჭუპრებიც რუხი ან მურა ფერი-

საა. ფრინველები, რომლებიც ბუდეს ფარულ ადგილას (სორო, ხის ფულურო და მისთ.) იშენებენ, კვერცხებს თეთრს დებენ, ხოლო რომლებიც ღია ადგილებში იშენებენ ბუდეს, კვერცხის ნაჭუჭი ნაირგვარი შეფერილობისაა და ეხამება გარემო ფონს. როგორც ბუდე ისე კვერცხები მტაცებლებისთვის ნაკლებ შესაძრწევიან (სურ. 11.1).



სურ. 10.1. A – პრანწიას (*Vanellus vanellus*) ბუდე და კვერცხები ეხამება გარემო ფონს, იგი პოტენციური მტრისათვის ნაკლებ შესაძრწევიან. B – სუსხური (*Somateria mollissima*) ბუდეზე (ა. იაბლოკოვი, ა. იუსუპოვი, 2004).

ზრდასრული ცხოველების უმეტესობა ეხამება გარემო ფონს. მწვანე გარემოში მობინადრე ცხოველი უმეტესად მწვანე ფერისაა. მაგალითისათვის შეიძლება დავასახელოთ მწვანე კუტკალია (*Tettigonia viridisima*), მწვანე ბალღინჯოები, ბუზები, მწვანე ჩოქელა (*Mantis religiosa*), ნემსიყლაპიები, მწვანე ბაყაყი (*Rana esculenta*), ვასაკა (*Hyla arborea*) მწვანე ხელიკი (*Lacerta viridis*), ხის გველები და სხვ. ნექტონურ თევზებს ხშირად ვერცხლისფერი მუცელი და მურა მწვანე ზურგი აქვს, რის გამოც ზემოდან ზღვის წყლის ფონზე და ქვემოდან წყლის მოვერცხლისფრო (სხივების ნაკადის სრული არეკვლის გამო) ზედაპირზე ძნელად შესამჩნევია. თევზები (მაგ. ნემსთევზა და მისთ.), რომლებიც ზღვის წყალმცენარეებს აფარებენ თავს შესაბამისად მწვანე, წითელი ან მურა შეფერილობისაა. ის თევზები, რომლებიც კამკამა მარჯუნის რიფებში ბინადრობენ, შეფერილობითაც კამკამაა.

ღამის ცხოველებს აქვთ ოდნავ შესამჩნევი რუხი შეფერილობა (ბუ, ღამურა, ვირთაგვა, თაგვი...). უდაბნოსა და ნახევარ უდაბნოს ცხოველები მოყვითალო ან მურა-მოყვითალოა (მაგალითად, უდაბნოს კალია, ვარანი, კობრა, ხელიკი, ანტილოპა, აქლემი, ლომი და სხვ.). ზოგიერთ ცხოველს (კამბალა, ავამისებრი ხელიკი, ქამელეონი...) კანში ან სხეულის სხვა საფარველში ლოკალიზებულ ქრომატოფორებში პიგმენტების სწრაფი გადანაწილებით შეფერილობა მალე ეცვლება გარემო ფონის მიხედვით. ჩრდილოეთში ბინადარ ზოგიერთ ცხოველს (სიასამური, ყარსალი, თეთრი კურდღელი, თეთრი გნოლი და სხვ.) ახასიათებს შეფერილობის სეზონური ცვლა ე.წ. სეზონური დიმორფიზმი. ზაფხულის მუქი შეფერვა ზამთრისთვის თეთრით ეცვლება, რის გამოც ისინი თოვლის საფარზე მტრისათვის შეუმჩნეველია.

ცხოველთა საერთო შეფერილობას თან ერთვის მოხატულობა (წინწკლები, ბოლები, ხაზები) რის გამოც იგი ფონს მეტად ემსგავსება. მაგ., ღამის პეპლები ხის ქერქზე გარინდულად ყოფნისას მოხატულობით მღიერებს ან დაბზარულ ქერქს ემსგავსებიან და ფრინველე-

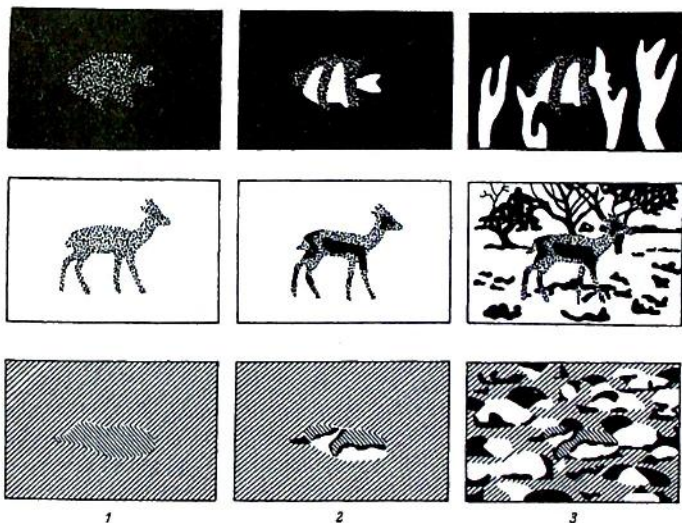


სურ. 10.2. ხავერდულა (*Salyrida*) მუხლუხი. მწვანე ბალახზე ბინადარი მწვანე მუხლუხს სიგრძივი ბოლები ვასდევს. მწვანე ფონზე მუხლუხი ძნელად შესამჩნევია (ი. შმაღლაგუშენი, 1968).

ბისათვის შეუმჩნეველია. კეპლის მწვანე მუხლუხებს ზოგჯერ სივრ-
ძივი ზოლები გააჩნიათ, რის გამოც ბალახზე მათი გარჩევა ძნელია
(იხ. სურ. 10.2).

დანაწევრებითი (დიზრუპტული) შეფერილობა

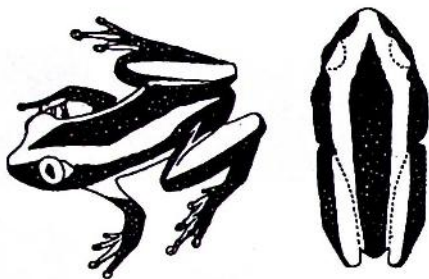
იგი მფარველობითი შეფერილობის კერძო შემთხვევას წარმოად-
გენს. ცხოველს აქვს კონტრასტული ზოლები ან ხალები, კერძოდ სხე-
ულზე მუქი და ნათელი უბნები ერთიმეორეს ენაცვლება. მკვეთრი ხა-
ზებით თითქოს შემოსაზღვრულია სრულიად განსხვავებული სხეული,



სურ. 10.3. დიზრუპტული შეფერილობის მნიშვნელობა: 1. მთლიანი შე-
ფერილობა. 2. დანაწევრებითი შეფერილობა. 3. დანა-
წევრებითი შეფერილობა შესაბამის ფონზე (კ. კოტი, 1950).

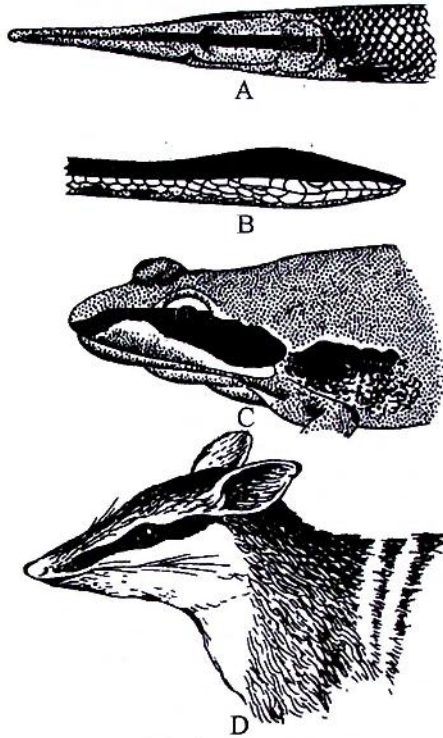
რომელიც არაცოცხალ საგნებს ან მცენარეებს ჩამოგავს. სხეულის
ერთიანი ფორმა გარემო ფონზე იკარგება (სურ. 10.3). ამდაგვარი
შეფერილობა ბუნებაში ფართოდაა გავრცელებული. იგი ახასიათებს

ზოგიერთ მწერს, ამფიბიას, ქვეწარმავალს, ფრინველსა და ბუბუქმწოვარს (სურ. 10.4). მაგალითად გებრა (*Equus greveyi*, *E. bohme*, *E. zebra*) და ვეფხვი (*Panthera tigris*) გაშლილ ადვილებშიც კი 50-70 მ-ის მანძილიდან ძნელი შესამჩნევია სხეულზე არსებული ზოლებისა და გარემოს შუქ-ჩრდილების თანხედრის გამო. რიც შემთხვევაში მარტო ცხოველის კონტურები კი არ ერწყმის გარემოს, არამედ გაძნელებულია ცხოველის სასიცოცხლო მნიშვნელობის ორგანოების ვარჩევა. მაგალითად, მრავალ არამონათესავე ცხოველს თვალი მუქი ზოლებით ან ლაქებით მსგავსად აქვთ შენიღბული (სურ. 10-5).



სურ. 10.4. დანაწევრებითი შეფერილობა ბაყაყში (*Megalixalus fomasinii*). მსვენებარე პოზაში ზოლები ერთმანეთს თანხედება, ერთიანი ფორმა გარემო ფონზე იკარგება (კ. კოტი, 1950).

დიბრუპტული შეფერილობა თავდასაცავად ეფექტურია, საარსებო გარემოში ადეკვატური ფონის არსებობისას. კრიპტული შეფერილობის ეფექტი ძლიერდება მაშინ თუ იგი შეუღლებულია კრიპტულ ქცევასთან. საფრთხის შემთხვევაში ცხოველები (ობობები, მწერები, ამფიბიები, გველები, ფრინველები და სხვ.) ირინდებიან ე.წ. „მოსვენებით პოზას“ იღებენ. მაგალითად ლერწმიანში ბინადარი ყარაულა (წყლის ბულა, *Botaurus stellaris*) საშიშროების შემთხვევაში იჭიმება, კისერსა და თავს ვერტიკალურად მაღლა სწევს და ინაბება. შეფერილობით (მოწითურო მურაა, მუქი განივი და ვასწვრივი ხალებით) გარემოსთან შეხამებული ფრინველის შემჩნევა ახლო მანძილიდანაც კი ძნელია. კრიპტული ქცევები ახასიათებთ იმ ცხოველებს, რომლებიც მგრისგან აქტიურად თავს ვერ იცავენ.



სურ. 10.5. თვალის მუქი ზოლით შენიღბვა: A - თევზი, B - გველი, C - ბაყაყი, D - ჩანთოსანი ჭიანჭველაჭამია (პ. კოტი, 1950).

*გამაგრების სახეობები (აქოსეპიური)
და დემონსტრაციული შეფერილობა*

ამ ტიპის შეფერილობა კრიპტული შეფერილობის საპირისპიროა. ცხოველს აქვს თვალშისაცემი კამკაშა შეფერილობა. იგი მოეპოვება ზოგ ცხოველს და საკვების უვარგისობაზე წინასწარ მიანიშნებს. გა-

მაფრთხილებელი შეფერილობა მფლობელს იცავს მხოლოდ იმ ცხოველებისაგან, რომელთაც კარგად განვითარებული მხედველობის ორგანოები გააჩნიათ და ფერთა გარჩევის უნარს ფლობენ. თავდამსხმელს კარგად განვითარებული ნერვული სისტემისა და რთული რეფლექსური მოქმედების მეოხებით ამა თუ იმ ფერზე პირობითი რეფლექსების გამოშვების და შეკაების უნარი გააჩნიათ. გამაფრთხილებელი შეფერილობის ცხოველებს აქვთ მსუსხავი უჯრედები (მრავალი აქტინია), შხამიანი ჯირკვლები და ეკლები (მრავალფეხა, ზოგიერთი მწერი, თევზი, გველი და ხვლიკი), შხამიანი ლორწო ან სხეული (სალამანდრა, გომბეშო, ვასაკა და ზოგიერთი თევზი) არასასიამოვნო სუნის ან მწველი სითხის გამოყოფის უნარი (სხვადასხვა მყრალა, ზოგიერთი ხოჭო, ბაღლინჯო, პეპელა). თავდამსხმელი ცხოველი რამდენიმე სინჯის შემდეგ სწავლობს და სწრაფად იმახსოვრებს საკვების ვარვისიანობას. გამაფრთხილებელი შეფერილობის ცხოველები მტაცებელს გარკვეული თავდაცვითი ქცევებითაც (ე.წ. „მუქარის პოზები“) პასუხობენ. მრავალი მათგანი სამიშია თავდამსხმელთათვის. მაგალითისათვის შეიძლება დავასახელოთ კაშკაშად შეფერილი შხამიანი გველები. კერძოდ, აფრიკული კაშკაშა ასპიტების (Elaps) სხეული გარშემოვლებულია შავი და თეთრი შეფერილობის რგოლებით. ამერიკაში გავრცელებული მარჯნისფერი ასპიტების (Micurus) წითელ სხეულზე განლაგებულია ვიწრო ყვითელი ან მწვანე ზოლებით შემოფარგლული შავი რგოლები.

კრიტიკულ და აპოსემიურ შეფერილობას თუ ერთმანეთს შეეაღარებთ ამკარაა, რომ პირველი ახასიათებთ დაუცველ ცხოველებს. სასიცოცხლო მნიშვნელობის სტრატეგიაა, რომ ისინი პოტენციური მტრებისათვის შეუმჩნეველი და მოუხელთებელი იყვნენ. მეორე ფორმა, კი მოეპოვებათ კარგად დაცულ ცხოველებს. მისი არსი გამოიხატება 'თემით: „ხელს ნუ მახლბ“. მართლაც იგი გამაფრთხილებელი შეფერვაა, რომელიც პოტენციურ მტერში სამარჯვეების მეშვეობით უსიამოვნო შეგრძნებებს, ტკივილს ან მოწამელას იწვევს.

დემონსტრაციული შეფერილობა არის მფარველობითი შეფერილობის ერთ-ერთი ტიპი, რომელიც ხელს უწყობს ინდივიდის გადარჩენას. ცხოველს გააჩნია სპეციფიკური შეფერილობა, რომლითაც გარემოს ფონზე შესამჩნევი ხდება. ამ შეფერილობის დემონსტრირებას ცხოველი მხოლოდ საფრთხის შემთხვევაში ახდენს, რომელსაც ჩვეულებრივ თან ახლავს სპეციფიკური ხმის გამოცემა, რიტუალური თავდაცვითი ქცევები ან არასასიამოვნო სუნის ნივთიერების გამოყოფა. მაგალითად, ღამის პეპელა ფრთახალა სფინქს (Smerinthus ocellatus) უკანა ფრთებზე აქვს ფრინველის თვალის მსგავსი ლურჯი

მოხატულობა, რომელიც სიბნელეში ბზინავს. საფრთხისას შექველა ფრთებს შლის და მბზინავს ორ ლაქას თავდამსხმელი ღამის მტაცებელი ფრინველის თვალად, ხოლო მუცელს ნისკარგად აღიქვამს და ფრთხება.

სამხრეთ ამერიკაში გავრცელებული შექველა სფინქსის (*Leucorapha*) მუხლუხს, რომელიც ხის ყლორტებითა და ფოთლებით იკვებება, წინა ნაწილში გააჩნია თვალის მსგავსი მოხატულობა. საფრთხისას მუხლუხი სხეულის წინა ნაწილს მალლა სწევს, თავს ბერავს, თვალის მსგავსი მოხატულობის ადგილი ებურცება. იგი იერსახით გველს (*Bothrops schlagelli*) ემსგავსება. შემინებელი თავდამსხმელი სწრაფად შორდება მუხლუხს.

დემონსტრაციული შეფერილობა ყოველივეს შეუღლებულია სპეციფიკურ „მუქარის პოზასთან“. სანიმუშო მაგალითია უდაბნოებში, ნახევრად უდაბნოებსა და სტეპებში ბინადარი გარანტული. როდესაც ეს ღამაში, დიდი მომის ობობა საფრთხეშია, სწრაფად აღიმართება და ორ წყვილ ფეხს მალლა წევს. კიდურების ზედა ზედაპირის მონოტონური რუხი ფერის ნაცვლად თავდამსხმელს უცერად თვალში ხედება ფეხების ქვედა ნაწილის მკვეთრი, კამკაშა თეთრი და შავი ხავერდოვანმოლიანი მოხატულობა. ხავერდოვან შავ მუცელზე კარგად მოჩანს ნარიინჯისფერი ლაქა ამდაგვარ პოზაში ობობა აფრთხობს მგერს.

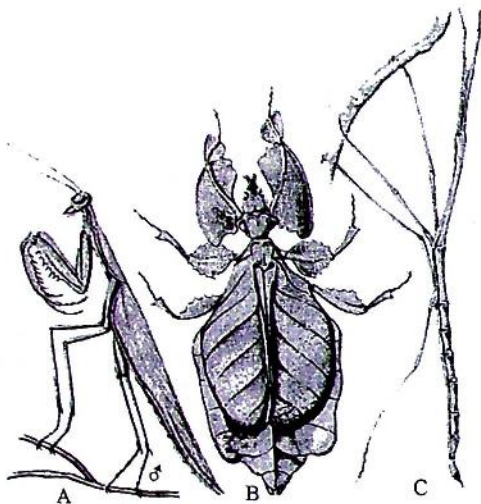
მიმიკრია

მიმიკრია, მფარველობითი შეფერილობის ერთ-ერთი ნაირსახეობაა. მიმიკრია არის ერთი სახეობის თავდაცვის საშუალებებს მოკლებული ცხოველის მიმსგავსება კარგად დაცულ და საჭმელად გამოსადეგარ არამონათესავე სახეობებთან (მიმეტიმში) ან გარემოს რომელიმე საგანთან და მცენარეებთან (მიმეზია).

მიმეზიის დროს ცხოველები ემსგავსებიან მცენარის რომელიმე ნაწილს ან გარემოს საჭმელად გამოუსადეგარ საგნებს. გარემოს საგნებთან ცხოველთა მიბაძვის მრავალი მაგალითია ცნობილი. შექველა მშობელას მაგალი საშიშროების შემთხვევაში ხის ტოტზე იჭიმება და როკს ემსგავსება. ჩოქელა სხეულის ფერითა და ფორმით ზოგიერთ ბალახოვან მცენარეთა ფოთოლს ემსგავსება (სურ. 10.6), ჩხირულები ხის ტოტს ემსგავსებიან. ინდონეზიური შექველას კალიმას ფრთების ქვედა ზედაპირი გამხმარ ფოთოლს ჩამოგავს.

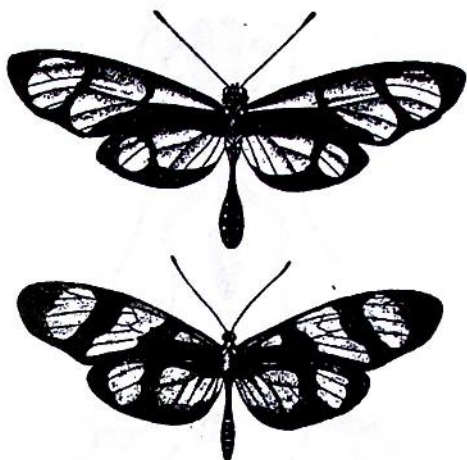
მიმეტიმში არის მიმიკრიის კერძო შემთხვევა. თავდაცვის საშუალებებს მოკლებული ცხოველები შხამიან ან საჭმელად უვარგის

გენეტიკურად არამონათესავე (აქოსემიური შეფერილობის) სახეობებს ემსგავსებიან. მიმიკრიისას ერთი ორგანიზმი იმიტატორი (საჭმელად ვარვისი ფორმა) გარეგნობით ემსგავსება მეორეს – მოდელს (აქოსემიური შეფერილობის ფორმას), რომელსაც შეცდომაში შეჰყავს მესამე – ოპერატორი (პოტენციური მგერი).



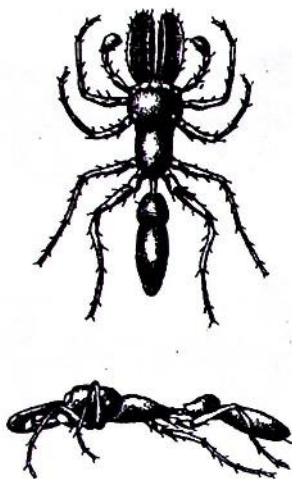
სურ. 10.6. მიმეზია მწერებში. A – ჩოქელა ფორმით ემსგავსება მარცვლოვანთა ფოთოლს; B – ფილუმი ემსგავსება ფოთოლს; C – ჩხირულა ემსგავსება ხის გოგს (მ. ბელიაევი, 1947).

მიბაძვითი მსგავსება დასაცავად მხოლოდ გარკვეულ პირობებში გამოდგება. მოდელს უნდა ჰქონდეს გამაფრთხილებელი აქოსემიური შეფერილობა და რაოდენობრივად უნდა აჭარბებდეს იმიტატორს; როგორც მოდელი ისე იმიტატორი უნდა ბინადრობდნენ ერთსა და იმავე ტერიტორიაზე და უნდა ჰქონდეთ მსგავსი ინსტინქტები. წინააღმდეგ შემთხვევაში მიმიკრია იმიტატორისათვის საზიანოა. მტაცებლები ადვილად ამჩნევენ „სიყალბეს“ და იწყებენ მათ განადგურებას.



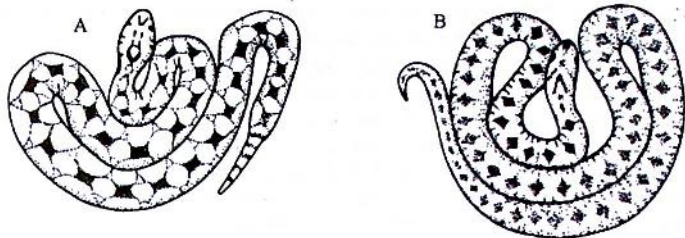
სურ. 10.7. მიმიკრია პეპლებში; 1 – საჭმელად უვარგისი პეპელა პელიკონიდა; 2 – იმიტატორი პეპელა პიერიდა (ნ. იორდანსკი, 2001).

ცხოველებში გამოყოფენ ორ ძირითად ფორმას: ბეთისისეულ და მიულერისეულ მიმიკრიას. ბეთისის მიმიკრიის დროს (პირველად აღწერა გამოჩენილმა ბუნებისმეტყველმა და მოგზაურმა გ. ბეთისმა). საარსებო გარემოში იმიტატორი (საჭმელად ვარგისი, თავდაცვის საშუალებებს მოკლებული ფორმა) ერთდროულად არიან. მაგალითად, პეპლების ოჯახის პელიკონიდების წარმომადგენლებს, რომელთაც აპოსემიური შეფერილობა და არასასიამოვნო სუნი აქვთ, ემსგავსებიან ფრინველებისათვის საჭმელად ვარგისი ამამონის ველის პეპლები თეთრეულასებრთა ოჯახიდან (იხ. სურ. 10.7). კუნძულ შრი-ლანკაზე გავრცელებული ობობა *Myrmarachne formosa* ბაძავს იმ ჭიანჭველებს, რომლებიც ბუდეს ხის ფოთლებზე იკეთებენ (იხ. სურ. 10.8). ბეთისის მიმიკრია აღწერილია ხერხემლიან ცხოველებშიც. მაგალითად, გუგულის მიმსგავსება მიმინოსთან. უწყინარი ანკარა სიმოფისის (*Simophis rhinostoma*) იმიტირება მარჯნისფერ ასპიტან (*Micrurus frontalis*, აღენიშნება მორიგეობით განლაგებული დიდი ზომის წითელი და პატარა ზომის შავი და ყვითელი ირგვლივი ზოლები).

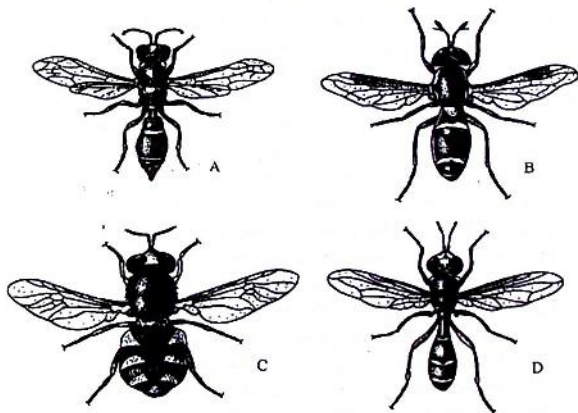


სურ. 10.8. ობობა (*Myrmarachne formosa*) იმიტირებს
ჰიანჭველას (მ. ბელიაევი, 1947).

მაგალითად, უწყინარი უმხამო აფრიკული კვერცხისმკამელი გველი (*Dasypeltis scaber*), როგორც შეფერვით (სხეული მურა-რუხია, თავზე აქვს თეთრი ჯვრისმაგვარი ნახატი, ზურგის ვაკოლებით თეთრი მუქარ-შიიანი ლაქები, გვერდზე თეთრი მიგზავისებური ხაზები მუქი არშიით) და ფორმით, ისე მუქარის დემონსტრაციით იმიტირებს მეგალ შხამიან გველს ქეიშნარის ეფას (*Echis carinata*). როდესაც გველი შეშინებულია სხეულის ერთმანეთთან მჭიდროდ მიჯრილ ნახევარგოლებად კეცავს, გვერდზე განლაგებული ქერცლების ხახუნით გამოსცემს სპეციპიკურ ბგერებს (იხ. სურ. 10.9). პეპელა მინაფრთიანა, არა მარტო გარეგნულად წააგავს კრაზანას, არამედ მუქარის ნიშნად ბზუს კიდევ. ბუზი ჩუხჩუხელა, რომელიც მოხატულობით კრაზანას ასლია, წინა ფეხებს კრაზანას ულვაშების მსგავსად ამოდრავებს და მასავით ბზუს (იხ. სურ. 10.10). მოხატულობით ხმელი ფოთლის მსგავსი მრავალი პეპელა სამიშროებისას მცეივანი ფოთლების მსგავსად წრიულად მოძრაობს და მიწაზე დაყრილ ფოთლებზე ეშვება. მამასადამე, როდესაც შეფერილობა და ჩამოყალიბებული თავდაცვითი ქცევები (მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ნიშნები) ურთიერთშეხამებულია იმიტაციური სრულყოფილად არის მიმსგავსებული მოდელთან.



სურ. 10.9. A – აფრიკაში გავრცელებული შხამიანი გველი ქვიშა-
ნარის უფა (*Echis carinata*) მუქარის დემოსტრაციისას,
B – მას იმიტირებს აფრიკული უშხამო გველი (*Dasyatis scaber*). (დ. მაკ-ფარლენდი, 1988).



სურ. 10.10. ბეთისის მიმიკრია ბუზებში (ბაძავენ კრაზანას). A – აქოსემიური შეფერილობის კრაზანა ოდინარი (*Odynerus parietum*); B – ბუზი სტრატიომია (*Stratiomys chamaeleon*) კრაზანას ბაძავეს მუცლის შეფერილობით და უღვაშების ფორმით; C – ბუზი-სილფიდა (*Chrysotoxum bicinctum*) კრაზანას ბაძავეს შეფერილობით და ნაწილობრივ სხეულის ფორმით; D – ბუზი-თავეიდა (*Conops flavipes*) ვარეგნობით წარმოადგენს ზოგიერთი კრაზანას ასლს (ა. იაბ-ლოკოვი, ა. იუსუპოვი, 2004).

ცხოველი, მიმიკრიას თავდასხმისათვის იშვიათად იყენებს. ე.წ. აგრესიული მიმიკრიის სახიმუშო მაგალითია თევზი – დამსუფთაებელი – გუჩა (*Labroides dimidiatus*) და მისი იმიტაგორი ასპიდონგი. ისინი წყნარი და ინდოეთის ოკეანეების მიმდებარე ნაწილში ცხოვრობენ. გუჩა თევზს სხეულზე სიგრძივად შავი და თეთრი ზოლები გასდევს. სპეციფიკური შეფერილობითა და ცურვის ხასიათით მას ადვილად ცნობენ მსხვილი თევზები. მათ შორის მტაცებლებიც კი და დასუფთაებლის შესაძლებლობას აძლევენ. გუჩა მათ განსა და პირის ღრუს პარაზიტებისაგან უსუფთაებს (სიმბიოზი), რომლითაც იგი იკვებება. გუჩას იმიტირებს ხმალებილა ზღვის ფინია ასპიდონგი (*Aspidontus taeniantus*). ასპიდონგი გუჩას ემსგავსება, როგორც ზომითა და სხეულის შეფერილობით, ისე ცურვის მანერით. მსგავსება იმდენად სრულყოფილია, რომ დიდი თევზები ასპიდონგს გუჩა დამსუფთაებლად მიიჩნევენ. ისინი ნებას რთავენ მიუახლოვდეს და დაასუფთავოს. ასპიდონგი თავს ესხმის მასპინძელს, უარფლიდან ნაკეწს ვლევს და სწრაფად უჩინარდება (აგრესიული მიმიკრია პეკემისეული მიმიკრიის სახელით იწოდება ცნობილი მკვლევარის პეკემის პატივისცემის ნიშნად).

ზოგჯერ იმუნური ფორმები გარეგნობით ერთმანეთს ბაძავენ. ეს მოვლენა პირველად გამოჩენილმა ენტომოლოგმა ფ. მიულერმა აღწერა. მიმიკრიის ამ ფორმას მიულერისეულ მიმიკრიას უწოდებენ. სამხრეთ ამერიკაში გავრცელებული პეკლების სხვადასხვა ოჯახის წარმომადგენლები (*Danaidae*, *Neotropidae*, *Heliconidae*, *Acraeidae*). ერთმანეთს ემსგავსებიან და ისინი ერთად ბინადრობენ. ამ იმუნური პეკლების ურთიერთმიბაძვით „მიმიკრიის რგოლები“ წარმოიქმნება, რომელიც ხელს უწყობს მასში გაერთიანებული სახეობების გადარჩენას.

მტაცებელს გამოცდილება მსხვერპლის საჭმელად ვარგისიანობაზე პირადი გამოცდილების საფუძველზე თანდათანობით უგროვდება. გაღიზიანებათა გარჩევის საფუძველზე მიმდინარეობს დასწავლა.

ზემთ მოგანილი მაგალითის შემთხვევაში ფრინველები იმუნურ ფორმებს საკუთარი გამოცდილების საფუძველზე ცნობენ. პეკლების გარკვეული ნაწილი ახალგაზრდა ან გამოუცდელი (დაუსწავლელი) ფრინველების მსხვერპლი ხდება. პეკლების ეს რაოდენობა სხვადასხვა სახეობების პოპულაციათა შორის ნაწილდება, რის გამოც ამა თუ იმ სახეობის ინდივიდთა ელიმინაცია მცირდება.

მცენარეებში მიმიკრია ძირითადად სასარგებლო ცხოველთა მიზიდვისა და მათე ცხოველთა დაშინებას ემსახურება. მაგალითად, ჭინჭარს (მოდელი) ძლიერ ემსგავსება სრულიად სხვა ოჯახში გაერთიანებული ჭინჭრის ღელა (იმიტაგორი). ზოგიერთი მცენარე (იმიტაგორი) მხოლოდ გარკვეული ორგანოთი ემსგავსება სხვა მცენარეებს

(მოდელს) და ამით ატყუებს ცხოველებს. მაგალითად, უნიექტარო ყვა-ვილები ემსგავსებიან ნექტრიანებს და მწერებს დასამგვერად იზიდა-ვენ. ჯადუარის ყვაეილი ემსგავსება მდებარე ფუტკარსა და კრამანას და მამრ ინდივიდს იზიდავენ. ზოგიერთი მწერიჭამია მცენარის ფოთოლი ყვაეილს ბაძავს შეფერილობით, ფორმით და გამოყოფს სურნელოვან მწებვარე ნივთიერებას (მაგ., ღროზერა, ვენერას ბუზიჭერია).

მიმიკრია ყალიბდება ბუნებრივი გადარჩევის ხანგრძლივი მოქმედე-ბის შედეგად. იმ ორგანიზმებს, რომელთაც აღმოაჩნდებათ გარეგნულ ნიშნებში ან ქცევებში უმნიშვნელო გადახრა, რაც აძლიერებს მათ მსგავ-სებას კარგად დაცულ ფორმებთან, მათ გადარჩენისა და მეტი შთამომავ-ლობის დაგოვების უნარი გააჩნიათ დანარჩენ ფორმებთან შედარებით, რომლებსაც ამდაგვარი სასარგებლო ცვლილებები არა აქვთ.

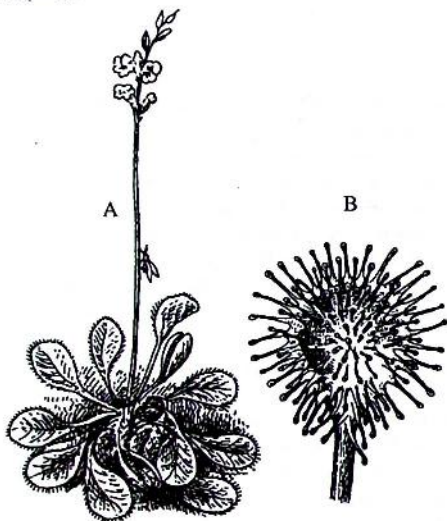
პასიური თავდაცვის სხვა საშუალებები. მათ მიეკუთვნება ისე-თი სტრუქტურები და თავისებურებები (სამარჯვეები), რაც არსებო-ბისათვის ბრძოლაში სიცოცხლის შენარჩუნებას ემსახურება. ზოგი-ერთი ცხოველი გარედან დაფარულია მკერივი, სქელი საფარველით. მაგალითად, კიბოსა და კიბორჩხალას აქვს ჯაეშანი, ხოჭოებს ქიგი-ნოვანი ზედა ფრთები და საფარველი. ჯაეშნითაა დაფარული ეკალკა-ნიანების სხეული. კუს სხეული შეჯაეშნულია ძელოვანი ფურცლები-საგან შემდგარი ბაკნით. ნიანგის სხეული დაფარულია მსხვილი რქო-ვანი ფარებით. ძუძუმწოვრების თანამედროვე ფორმებს შორის კარ-გად განვითარებული ჯაეშანი აქვთ ჯაეშნისებრსა და პანგოლინებს.

მცენარეთა (მაგ., მარცვლოვანების) უჯრედის გარსის მინერალი-ზაციის (კაქოვანათი ან კალციუმის მარილებით) გამო, ზოგიერთი მწერი მას არ ჭამს. ზოგიერთ მცენარეს მოეპოვება კარგად განვითა-რებული ეკლები (მაგ., კოწახური, კაქგუსი და სხვ.) და ქაცეები (მაგ., ასკილი, მაყვალი და სხვ.), რომლებიც იცავენ მათ ცხოველებისაგან. ზოგიერთი ცხოველი ეკლებით (მაგ., მაჩველარბა, ზღარბი და სხვ.) თავს იცავს მტაცებელი ცხოველებისაგან. ამავე ფუნქციას ემსახუ-რება ზოგიერთ მცენარეში ბუსუსები (მაგ., ჭინჭარი, სალბი და სხვა).

რთული ადაპტაციები

ეუოლუციის სინთეზური თეორია, კარგად ხსნის იმ ურთულესი შე-გუების წარმოშობას, რომლებიც მცენარეებსა და ცხოველებს მოეპო-ვებათ. ვარაუდობენ, რომ რთული ადაპტაციები ყალიბდებოდა ღრო-ის დიდ შუალედში. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად უმ-ნიშვნელო სასარგებლო გადახრების თანდათანობითი დაგროვების საფუძველზე. განვიხილოთ ზოგიერთი მათგანი.

მწერიჭამია მცენარეები. მგაცებლობა ავტოტროფ ორგანიზმებში კერძოდ მცენარეებში იშვიათი მოვლენაა. ყვაილოვან მცენარეთა შორის გვხვდება 500-მდე სახეობის მწერიჭამია მცენარე, რომლებიც მეტამორფოზული ფოთლების მეშვეობით იჭერენ მწერებს (იშვიათად სხვა პატარა ცხოველებსაც) და საკვებად იყენებენ. ამ გიჟის მცენარეებიდან საქართველოში გვხვდება დროშერა ანუ ცვრიანა, ალდროვანდა, ბუშტოსანა და ცხიმურა. ისინი მრავალწლოვანი ბალახოვანი მცენარეებია.



სურ. 10.11. დროშერა (*Drosera rotundifolia*) A – მცენარე; B – ფოთოლი.

გორფიან ჰაობებში გვხვდება მცირე ზომის ყვაილოვანი მცენარე დროშერა (*Drosera rotundifolia*). მრგვალი ფორმის ფოთლის ფირფიცის ბედაპირი კამკაშა მოწითალო ფერის ბუსუსებითაა დაფარული, მათ ფუტესთან განლაგებულია, მბრწყინავი წებოვანი სურნელოვანი ნივთიერების გამომყოფი სეკრეტორული უჯრედები. ფოთლის შეფერილობა და სეკრეტის სუნი მიტირებს ყვაილს და იზიდავს მწერებს. ფოთოლზე დამჯდარი მწერი ეწებება მას და იწყებს ფართხალს. ამით მწერი ალიზიანებს მგრძნობიარე ბუსუსებს. გალიზიანება მთელ

ფოთოლზე ვრცელდება, საპასუხოდ ბუსუსები იხრებიან მწერისკენ და მჭიდროდ ეხვევიან. ბუსუსის სფერული დაბოლოებიდან გამოიყოფა პროტეოლითური (პექსინის ტიპის) ფერმენტებისა და ორგანული მკაუების შემცველი სეკრეტი. რამდენიმე დღეს მიმდინარეობს მწერის მონელება და ფირფიცის მიერ მონელებული ნივთიერებების შეწოვა (ხურ. 10.11).

ზოგიერთ მწერიჭამია მცენარეს მწერების დასაჭერად „მახე“ (მაგ., ბუშტოსანა, ვენერას ბუმიჭერია) ან „ქილა“ (მაგ., ნეპენთისი) გააჩნია. ჩრდილო ამერიკის გორფნარში გავრცელებულ ვენერას ბუმიჭერიას (*Dionaea muscipula*) აქვს ორნაკვითიანი მგრძობიარე ბუსუსებიანი შეფერილი ფოთლის ფირფიცა. მისი კიდეები იმდაგვარადაა დაკბილული, რომ დაკეცვისას ერთიმეორეში ჯდება. ფოთოლზე მწერის მოხვედრისას მგრძობიარე ბუსუსები ღიზიანდება და ფირფიცა იკეცება. მწერი მახეში ებმება. ფირფიცის უჯრედების მიერ გამოყოფილი სეკრეტით მიმდინარეობს მწერის მონელება.

მწერიჭამია მცენარეები იზრდებიან მტკნარ წყალსაცავებში, დაჭაობებულ და აზაგოვანი ნაერთებითა და ნაწილობრივ მინერალური მარილებით ღარიბ ნიადაგზე. ამ მცენარეებს პეგეროტროფული კვების გარეშე შეუძლიათ არსებობა. ცხოველური საკვებით, დამაგებითი კვების შემთხვევაში, მათი განვითარება გაცილებით უკეთ მიმდინარეობს. ამდენად სავარაუდოა, რომ ენტომოფაგიისადმი (მწერიჭამიაობა) მიდრეკილება აზოტოვანი ნივთიერებით ღარიბ გარემოში მცხოვრებ მცენარეებს ჩამოუყალიბდათ. თავდაპირველად ენტომოფაგიისადმი მიდრეკილმა ფორმებმა ნებისმიერი ორგანოთი მკვლარი ხრწნალი ნარჩენების შეწოვის უნარი შეიძინეს. მკვლარი ორგანიზმის ნარჩენების დაშლა შესაძლებელია ბაქტერიებით ან მცენარის მიერ გამოყოფილი პილროლიზური ფერმენტებით განხორციელებულიყო. მცენარეებში ამ თვისების თანდათანობით გასრულყოფილებას დაერთო მწერების დაჭერის უნარის გამომუშავება. მცენარე მწერების მისაგყვებად გამოყოფილ არომატულ ნაერთებს ან შეფერილ (მეტამორფიზებული) ორგანოებს იყენებდა. მომდევნო ეტაპზე ენტომოფაგიის უნარის სრულყოფა მწერების დამჭერი სამარჯვეების ევოლუციურების გზით წარიმართა.

ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ მწერიჭამია მცენარეების ფერმენტული სისტემები, რომლითაც მწერებს ინელებენ ტიპურ მუტაციურ პროცესს ექვემდებარებიან. მაშასადამე, მათი სინთეზი და გამოყოფა გენეტიკური აპარატით კონტროლირდება. რითაც მტკიცდება, რომ ეს რთული ადაპტაცია ევოლუციის პროცესში ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ჩამოყალიბდა. ვარაუდობენ, რომ საწყის ეტა-

პზე მწერიჭამია მცენარეებს მოეპოვებოდათ პრიმიტიული მწერსა-
ჭერი სამარჯვეები. შემდგომში მათი გასრულყოფილება და ნაირ-
გვარ ფორმებად დივერტირება მოხდა.

მხედველობის ორგანოს ევოლუცია. ერთ-ერთ ყველაზე რთულ
შეგუებას წარმოადგენს მხედველობის ისეთი სრულყოფილი რთული
ორგანოს ჩამოყალიბება, როგორცაა მწერების და განსაკუთრებით
ფრიველებისა და ძუძუმწოვრების თვალი. იგი ევოლუციის პროცესში
უმდაბლეს ცხოველთა მარტივი მხედველობის ორგანოს თანდათანო-
ბითი გართულებით წარმოიქმნა. მხედველობის ორგანოს ევოლუცია
კარგად არის შესწავლილი. გამოვლენილია ცელილებების უწყვეტი
რიგი, რომლებიც თანმიმდევრულად და მკაფიოდ გადადიან ერთ-
მანეთში. იგი ადასტურებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით
ჩამოყალიბდა ჯერ სხვადასხვა სირთულის მარტივი და შემდეგ
რთული თვალი (იხ. სურ. 10.12).

მხედველობის ორგანოები შედგება ნერვული ნაწილისაგან (შეი-
ცავს ფოტორეცეპტორულ უჯრედებს) და ნაწილისაგან, რომელიც
უზრუნველყოფს სინათლის სხივების მოხვედრას რეცეპტორულ
ნაწილზე. ისტორიული განვითარების პროცესში თანდათანობით
ევოლუირებდა ორივე ნაწილი (ნათაძე, 1962).

პროტისტების ზოგიერთ წარმომადგენელს (გვარი Euglena, Chla-
mydomonas...) წინა ბოლოში მოეპოვებათ წითელი სხეულაკი – სტიგ-
მა, რომლითაც აღიქვამენ სინათლით გაღიზიანებას. მისი თანაპოვნი-
ერება ფოტოტაქსისის განაპირობებს.

მრავალუჯრედიან ცხოველებში სინათლის რეცეფცია უმარტივესი
სახით ხორციელდება დიფუზურად გაფანტული ფოტორეცეპტორული
უჯრედებით. ზოგიერთ ცხოველში იზოლირებული რეცეპტორული
უჯრედები ეპიდერმისში (მაგ., ჭიკაყელა) ან ნერვულ ქსოვილშია
(მაგ., ლანცეტა) დიფუზურად გაფანტული. ისინი მხოლოდ განათების
ინტენსიურობას საზღვრავენ, კერძოდ მეტად განათებულ ადგილს
ასხეავენ ნაკლებად განათებულისგან.

მხედველობის ორგანოს განვითარების პირველ ეტაპზე დიფუზუ-
რად გაფანტული უჯრედების ჯგუფებად თავმოყრით და გაერთიანე-
ბით ყალიბდება მარტივი თვალი. მაგალითად, ზოგიერთ მეღუმასა და
გურბელარიაში ფოტორეცეპტორული უჯრედების თავმოყრით უყა-
ლიბდებათ თვალის ლაქა (ე.წ. სტიგმა). პლანარიაში (Planaria gono-
cephala) პიგმენტური უჯრედები წარმოქმნის თასის ფორმის სტრუქ-
ტურას. მასში თავმოყრილია რეცეპტორული უჯრედები, რომელიც
დასულაია სინათლის გვერდითი სხივების შემოქმედებისაგან. ამლა-
გვარი თვალის მფლობელ ინდივიდებს გააჩნიათ ე.წ. ფოტოსკოპური

მხედველობა (განარჩევენ სინათლის ინტენსიურობას და ღაცემული სხივების მიმართულებას).

მხედველობის ორგანოს განვითარების მომდევნო ეტაპზე ფოტორეცეპტორული უჯრედების მფლობელი ეპიდერმული უბნის თვალის ლაქის ჩაზნექვის შედეგად წარმოიქმნა ფოსო. მის ფსკერზე განთავსებულია ფოტორეცეპტორული უჯრედები (მაგ., ზოგიერთი მელეზა, და მოლუსკი). იგი უკეთაა ღაცული სხვადასხვა ფაქტორების შემოქმედებისაგან. ამდაგვარი თვალით გამოსახულების მიღება შეუძლებელია, ეინაიდან ფოსოს გააჩნია ფართო ხერელი, რის გამოც საგნის ერთი უბნიდან არეკლილი სხივებით რამდენიმე ფოტორეცეპტორი ღიზიანდება, ხოლო რამდენიმე უბნიდან წამოსული სხივებით — ერთი და იგივე სენსორული უჯრედი.

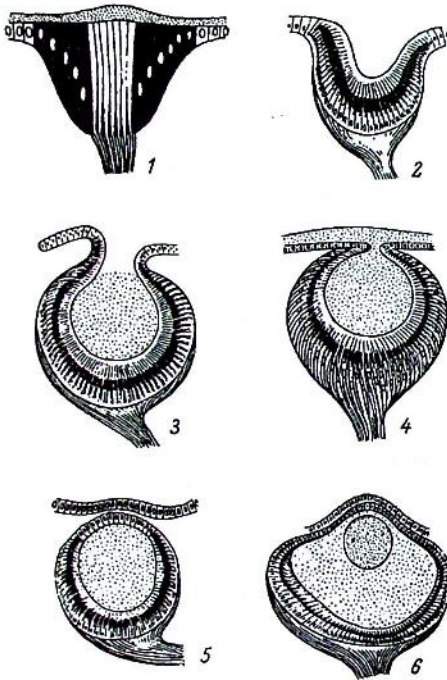
მხედველობის ორგანოს განვითარების მნიშვნელოვან ეტაპს წარმოადგენს მარტივი კამერიანი თვალის ჩამოყალიბება. ფოსოს ხერელის კიდეების ერთმანეთთან დაახლოებისა და შეერთებით ჩამოყალიბდა ბუშტუკიანი (მარტივი კამერიანი) თვალი. ბუშტუკის ფსკერზე განფენილია პიგმენტური და სენსორული უჯრედები (წარმოიქმნა რეგინა ანუ ბადურა), ხოლო ღრუ ბლანტი სითხითაა ამოვსებული (მინისებრი სხეული). ამ გიპის თვალი მოეპოვება ზოგიერთ მრავალჯაგრიან ჭიას, მუცელფეხიან და თავფეხიან მოლუსკს.

ბუშტუკიანი თვალის ინვაგინაციით ჩამოყალიბდა ორშრიანი თასის ფორმის თვალი. წინა ნაწილში ვიწრო ხერელის წინ ბროლი (ღინზა) განთავსდა. კამერიანი თვალის შემდგომი სრულყოფისა და გართულების შედეგად ჩამოყალიბდა რამდენიმე შრიანი ბადურა, რქოვანა, გუგის შემცველი ფერადი გარსი. ამდაგვარი რთული თვალი მოეპოვებათ თავფეხიან მოლუსკებსა და ხერხემლიანებს. კამერიანი თვალი უბრუნველყოფს საგნის ხატის შეგრძნებას ე.წ. ეიდოსკოპურ მხედველობას. აკომოდაცია (ფოკუსის მანძილის შეცვლა) თევზებსა და თავფეხიან მოლუსკებში ბროლის მოძრაობით ხორციელდება, ხმელეთის ხერხემლიანებში კი ბროლის სიმრუდის რადიუსის ცვლილებით.

თავფეხიან მოლუსკებსა და ხერხემლიანების თვალი ანალოგიური ორგანოებია, აგებულებით მსგავსია, მაგრამ წარმოშობით კი განსხვავდებიან. ამ არამონათესავე ცხოველებს მსგავსი მხედველობის ორგანოები კონვერგენტული ევოლუციის შედეგად ჩამოუყალიბდათ.

მარტივი თვალის გართულების განსხვავებული გზით არის მიღებული მწერების, კიბოსნაირებისა და ზოგიერთი რგოლოვანი ჭიის რთული ფასეკური თვალი. იგი რთული ორგანიზაციის მარტივი თვლების ე.წ. ომატიდიუმების გაერთიანების შედეგად არის მიღებული. თითოეული ომატიდიუმის ზედაპირი აღჭურვილია ამომხევილი ექვ-

სწახნავის – ფასეტის ფორმის უძრავი რქოვანი ლინზით. ომატიდიუმში მოთავსებულია რეგინულა (სენსორულ უჯრედთა ერთობლიობა). იგი არაეფექტური მხედველობის ორგანოა. გარჩევის უნარი გაძლიერებულია მარტივი თვალის რაოდენობის გაზრდით. დროზოფილას მოეპოვება 700, ფუტკარს 6-7 ათასამდე, ნემსიყლაპიას 28 ათასამდე ომატიდიუმი. ფასეტური თვალი დეტალების დაკონკრეტების გარეშე საგნის მოზაიკურ გამოსახულებას იძლევა.



სურ. 10.12. მხედველობის ორგანოს ევოლუცია მოლუსკებში. ევოლუციის პროცესში თანდათანობით კამერიანი თვალის ჩამოყალიბება. 1 – თვალის ლაქა (სტიგმა); 2 და 3 – თასისებრი ფორმის თვალი; 4 და 5 – ბუმბუკიანი (კამერიანი) თვალი ბროლის გარეშე, 6 – ბროლის მქონე კამერიანი თვალი (ი. შმაღლაგუზნი, 1990).

ამგვარად, შეიძლება დავასკვნათ, რომ ცხოველებში მარტივი თვალის ევოლუცია ორი განსხვავებული გზით წარიმართა, რის შედეგადაც ჩამოყალიბდა, ერთი მხრივ, რთული ფასეტური თვალი, მეორე მხრივ კი, რთული კამერიანი თვალი.

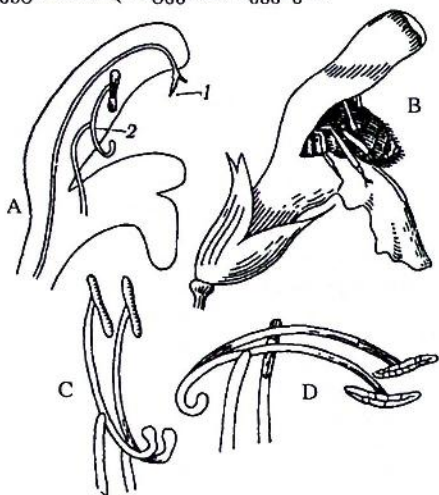
თანამედროვე გენეტიკის მონაცემებით დადასტურებულია, რომ ონტოგენეზში თვალის ჩამოყალიბება გენეტიკური კონტროლით ხორციელდება. დროზოფილაში ინდუცირებულია ნაირგვარი მუტაცია, რომელიც თვალის ფორმის (ომაგადიუმების რაოდენობის) და შეფერილობის ცვლილებას ან უთვალობას იწვევს. ადამიანში ცნობილია მრავალი სპონტანური მუტაცია, რომელიც მხედველობის ორგანოს ნაირგვარ პათოლოგიურ მოქმედების ცვლილებას იწვევს.

ბუნებრივი გადარჩევის სანიმუშო დამამტკიცებელი არგუმენტია თვალის გამარტივება ან რედუქცია მიწაში, მღვიმეებში და ღრმა წყლებში ბინადარ ცხოველებში. ასე მაგალითად, მიწაში მცხოვრებ ჩანთოსან თხუნელას, თვალი საერთოდ არ გააჩნია. ბრუცასა და თხუნელაში რედუცირებული თვალი კანითაა დაფარული და არ ფუნქციონირებს. ამ შემთხვევაში ცხოველებში სწრაფად გროვდება მადეზინტეგრირებული მუტაციები, რომლებიც ადრე მასკაბილიზებული ვადარჩევით იცხრილებოდა.

ზოოფილური მცენარეები. ჯვარედინმტვერია ყვაილოვან მცენარეებს დამტვერვის ნაირგვარი სამარჯვეები გამოუმუშავდათ. განსაკუთრებით რთული ადაპტაციები მოეპოვებათ ზოოფილურ მცენარეებს. დამტვერავი ცხოველების მიხედვით გამოყოფენ ენტომოფილურ, ორნითოფილურ და ტერიოფილურ მცენარეებს. როგორც ყვაილებს ისე მათ დამტვერავ ცხოველებს განსაკვირებელი შეგუებები გააჩნიათ, რომლის ჩამოყალიბებაც მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით შეიძლება აიხსნას.

ანემოფილური და პიდროფილური მცენარეებისგან განსხვავებით ზოოფილურებში მტერის მარცვლის გადაგანა ერთი ყვაილიდან დანარჩენზე გაცილებით ეფექტურია. ამიგომაც მათში მტვერი მცირე რაოდენობით წარმოიქმნება. ნაირგვარი ადაპტაციები ერთ მთავარ სტრატეგიას ემსახურება: მცენარეებში მცირე რაოდენობით წარმოქმნას მტვერი და მოხდეს მისი ეფექტური გამოყენება. ამდაგვარი სტრატეგიის შედეგად ზოოფილური მცენარეები სხვებთან შედარებით მომჭირნობით სარჯავენ ცხოველმყოფელობისთვის მნიშვნელოვან ნივთიერებებს (ცილები, ნახშირწყლები, ნუკლეინის მჟავები და მისთ.). და ზოგავენ მათი სინთეზისათვის საჭირო დიდალ ენერჯიას.

ზოოფილურ მცენარეებსა და მათი დამტვერავე ცხოველების შეუღლებული ევოლუირებით ჩამოყალიბდა ისეთი მაკორდინირებული ადაპტაციები, რამაც განაპირობა ერთის მხრივ მცენარეთა საიმედო ჯვარედინი დამტვერება, მეორეს მხრივ ცხოველებში ყუთიანი საკვების მოპოვება. ზოგიერთი ფიგოფაგი ვიწროდაა სპეციალიზებული, მხოლოდ ნექტარითა და მტვერით იკვებება.



სურ. 10.13. სალბის ყვაილი და მისი დამტვერავე მწერი A – ყვაილის ჭრილი: 1 – ბუკო; 2 – მტვრიანა; B – ყვაილი რომელშიც მწერია ჩამპვრალი; C – მტვრიანები ნორმაში; D – მტვრიანები დაშეებულ მდგომარეობაში (ვ. ლუნკევიჩი, 1974).

ცხოველებში რთული კამერიანი და ფასეგური თვალის წარმოქმნამ, ფერთა გარჩევის უნარმა ზოოფილურ მცენარეებში ნაირგვარი ფორმისა და შეფერილობის ყვაილების ჩამოყალიბება განაპირობა.

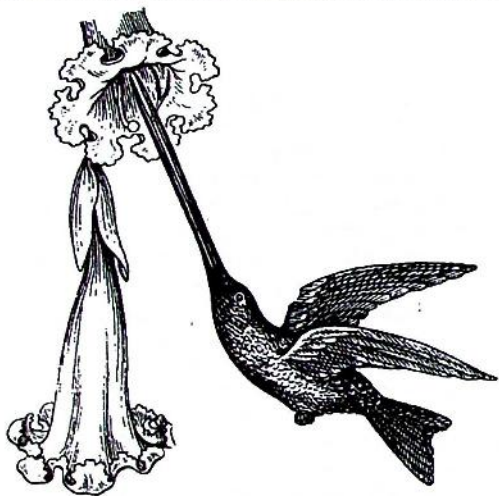
ყვაილებისა და მათი დამტვერავე ცხოველების შეუღლებული ევოლუირების შედეგად ჩამოყალიბებული რთული ადაპტაციების საილუსტრაციოდ რამდენიმე მაგალითს განვიხილავთ. ზოგჯერ მწერისა და ყვაილის პროპორციები ურთიერთისადმი მისადაგებული

(იხ. § 8.8). ასეთი ყვავილი მწერთა ვიწრო ჯგუფით იმგვერება. მაგალითად, სალბს (*Salvia*) მხოლოდ ფუტკარი, ბაზი ან კრაზანა მგვერავს. ყვავილში გვირგვინის ფურცლების ქვედა ნაწილი მილად არის შემრდილი, ზედა ნაწილი კი ორგუჩაა. სანექტრები გვირგვინის ფსკერზე ღრმად მოთავსებული. მას ფარავს მგვრიანის ფუძის ფირფიტისებურად გაფართოებული ნაწილი. რკალისებურად მოხრილი მოძრავი გრძელი მგვრიანები ზედა ტუჩში ბოლოვდება. გვირგვინში შეღწევა და ნექტრის მოპოვება მხოლოდ გარკვეული ზომის (უნდა მიესადაგებოდეს გვირგვინის მილის დიამეტრს), მძიმე, ძლიერ მწერს შეუძლია. ბაზი როდესაც ქვედა ტუჩზე ჯდება, სიმძიმის გამო ტუჩთაშორისი ხერელი ფართოვდება. მწერი ძვრება გვირგვინში. იგი თავით აწევს ფირფიტებს და ცდილობს ხორთუმიტ ჩაწვდეს სანექტრებს. ფირფიტებზე ძლიერი დაწოლის გამო მგვრიანები ქვევით ეშვება. იგი მწერს ზურგზე ეცემა და მგვერი ეყრება. როდესაც ბაზი აღრე გაშლილ ყვავილზე გადადის (ხნოვანებასთან ერთად ღინგი გრძელდება) ამჟამად მის ზურგს ორად გაყოფილი ღინგი ეხება და იმგვერება (იხ. სურ. 10.13).

კვებითი ინსტინქტების გარდა მცენარე მოგჯერ მისამიდად მწერის სქესობრივ ინსტინქტებს იყენებს. მაგალითად, ჯადვარის (*Ophrys insectifera*) უნექტრო ყვავილი ფორმით, შეფერვითა და სუნით მდებრ კრაზანას (*Apogogytes mystaceus*) იმიტირებს. მსგავსება იმდენად სრულყოფილია, რომ მამრი კრაზანა ცდილობს ყვავილთან კოპულირებას. რხევისას მწერის სხეულიდან მგვერი ბუტკოს ეყრება, ხოლო იგი სამტერიდან გადმოყრილი მგვერით იგანგლება. გაწბილებული კრაზანა გოვებს ყვავილს და სხვა „მდებრისკენ“ — ყვავილისკენ მიემსურება.

ზოგიერთი მწერი ყვავილს (იუკა, ლეღვი და მისთ.) გასამრავლებლად იყენებს. მაგალითად, იუკა და მისი დამგვერავი მწერი პრონუბა (*Pronuba insectifera*) ერთმანეთის გარეშე ვერ მრავლდებიან. მდებრი მწერი ღამით მიფრინდება იუკას ყვავილებთან. ძვრება შიგ და სახეცვლილი ყბებით მგვერს გუნდად ავროვებს, რომელიც გადააქვს სხვა ყვავილზე. პრონუბა კვერცხსაღებით ხვრეგს ნასკვს და ყრის კვერცხებს. სვეგის გავლით აცოცდება ღინგზე და მის ღრმულში ტენის მგვერის გუნდას. ამრიგად, მწერში ჩამოყალიბებული რთული ქცევით უზრუნველყოფილია, როგორც შთამომავლობის საიმედო დაცვა და განვითარება, ისე ყვავილის დამგვერვა და განაყოფიერება. კვერცხებიდან გამოსული მაგლები საკვებად ნორჩი თესლების გარკვეულ ნაწილს იყენებენ, ნაწილი კი მცენარის გამრავლებას ხმარდება. უნდა აღინიშნოს, რომ იქ სადაც პრონუბა არ გვხვდება იუკა თესლს არ იკეთებს.

სრულიად განსხვავებული ადაპტაციები ჩამოუყალიბდათ ორნი-
 თოფილურ მცენარეებს. ფრინველები მხედველობით ორიენტირებენ.
 ამიგომაც ორნითოფილური მცენარეების ყვავილი უსუნოა, მაგრამ
 მოეპოვება კამკამა წითელი, ლურჯი ან მწვანე (სინათლის სპე-
 ქტრის ძირითადი ფერები) შეფერილობა. მათ მგვერავენ მცირე ზო-
 მის ფრინველები (კოლიბრი, მეთაფლია), ფერის ვარდა ფრინველს
 ყვავილის ფორმაც იზიდავს. ყვავილი მტკიცეა, რომელსაც კარვად
 განვითარებული მექანიკური ქსოვილი ან ტურვორი იწვევს. იგი უხ-
 ვად გამოყოფს თხევად ან ლორწოვან ნექტარს. საკვების მოპოვება-
 ში ფრინველებს ეხმარება გრძელი ნისკარგი და ენა (სურ. 10.14).



სურ. 10.14. ორნითოფილური ყვავილს მგვერავს კოლიბრი (ა.
 პონომარიოვი, 1980).

ტერიოფილური ყვავილები დასამგვერად ბუბუმწოვრებს, მეგწილ-
 აღ ხელთფრთიანებს იზიდავენ. საამისოდ ისინი სპეციფიკურ ადაპტა-
 ციებს ფლობენ. ყვავილი განსაკუთრებული სიმტკიცით გამოირჩევა,
 რომელსაც ღამურები ნექტრის მოპოვებისას ვერ ამიანებენ. ღამურე-
 ბი სარჩოს მოსაპოვებლად ღამით გამოდიან, ამიგომაც გააჩნიათ
 კარგი ყნოსვა და ცუდი მხედველობა. ტერიოფილური ყვავილები ღა-
 მის საათებში გამოყოფენ ნაირგვარ სურნელოვან ნივთიერებებს. ღა-

მურები სუნით პოპულობენ მცენარეებს. ისინი იკეთებენ ღიდ, ღია ფურის ყვავილებს, რომლებიც ღამით უზვად გამოყოფენ ნექტარს. გარკვეული ადაპტაციები ღამურებსაც გააჩნიათ, კერძოდ მათი ღინვი წაგრძელებულია და ენა საკმაოდ გრძელია.

ამრიგად, ზოოფილური ყვავილების შეფერილობა და აგებულება, სპეციფიკური სუნის თანაპოვნეირება, ნექტრის გამოყოფის დრო საოცრად თანხვდება ცხოველის სარჩოს მოპოვების დროს, ასევე შესაბამისობაშია სხეულის აგებულება და ქცევითი რეაქციები. ადაპტაციები განსაკუთრებით მკვეთრად გამოხატული და სპეციფიკურია როდესაც ყვავილის ნექტრით ცხოველთა ვიწრო ჯგუფი იკვებება. იმ შემთხვევაში, თუ ნექტრით ნაირგვარი ცხოველები იკვებებიან, მაშინ ადაპტაციები ზოგადი და უნივერსალური ხასიათისაა.

ბიოქიმიური და შიზიოლოგიური ადაპტაციები

ამ ტიპის ადაპტაციები მრავალგვარია. ადაპტაციათა მთავარი სტრატეგიაა მისი მფლობელი ინდივიდის ვადარჩენა და წარმატებული გამრავლება. მნიშვნელოვან ადაპტაციას წარმოადგენს გენეტიკური კოდის გრიპლეტური ბუნება და გადაგვარებული ხასიათი (ამინომჟავა კოდირდება ერთზე მეტი გრიპლეტით), რაც მინიმუმამდე ამცირებს ინდუცირებულ სპონტანურ მუტაციების სიხშირეს (იხ. § 13). შეიძლება დავასახელოთ დნმ-ის რეპარაციის განსხვავებული მექანიზმების (ფოტორეაქტივაცია, ექსციზური და პოსტრეპლიკაციური რეპარაცია და მისთ.) არსებობა. ჩამოთვლილი ადაპტაციები უზრუნველყოფენ მექანიკური მასალის სტაბილობასა და შთამომავლებში საიმედო გადაცემას.

მაღალი ტემპერატურისა და ჟანგბადის სიჭარბის პირობებში ტროპიკულ მცენარეებს ფოტოსინთეზში ნახშირორქანგის ფიქსაციის (სიბნელის ფაზა) ახალი C₄ - გზა ჩამოუყალიბდათ (ქეგზ-სლეიკის ციკლი). ტროპიკულ მცენარეებს შეუნარჩუნდათ C₃ - გზაც (კალვინის ციკლი), მაგრამ იგი არაეფექტურია. ბიოქიმიური ადაპტაციის საინიმუმო მაგალითია ალელოპათიის ფენომენი. მცენარე გამოყოფილი სპეციფიკური ნივთიერებით იზიდავს სასარგებლო კონსორტებს და აფრთხობს მავნებს, რაც უზრუნველყოფს ინდივიდის წარმატებულ კონკურენციას კონკრეტულ გარემოში. მაგალითად, ჩრდილოეთ ამერიკაში ვაერსელებული შავი კაკლის (*Jugland nigra*) ფესვი, ღერო და ფოთილი გამოყოფს გოქსინ იუგლონს, რომელიც თრგუნავს ბალახოვანი მცენარეების (პომიდორი, კარტოფილი, იონჯა და მისთ.) განვითარებას.

ზოგიერთი მცენარე გამოიმუშავებს ტოქსინს (ნიკოტინი, პირეტრინი, კოლხიციანი, აგროპინი, რიცინი, მორფინი, ციანოგენური გლიკოზიდები და მისი.) ან უსიამოვნო გემოს ან სუნის ნივთიერებას, რითაც თავს იცავს ფიტოფაგებისაგან. გამოვლენილია 800-მდე სახეობის ყვავილოვანი მცენარე, მათ შორის სელი, თეთრი სამყურა, ნუში, რომლებიც ციანოგენური გლიკოზიდებს შეიცავენ. ეს ნივთიერება უმუალოდ არაგოქსიკურია, მაგრამ ფიტოფაგის ორგანიზმში მოხვედრისას ენზიმური დაშლის შედეგად მიიღება ძლიერი გოქსიკური ნივთიერება – ციანმჟავა. იგი ცხოველის მოწამელას იწვევს, ჭარბი რაოდენობით მიღებისას კი სიკვდილს.

გოქსიკური აგენტისადმი ტოლერანტული ფიტოფაგი (ძირითადად მწერები) გოქსინს თავდასაცავადაც კი იყენებს. მაგალითად, დანაიდების ოჯახში გაერთიანებული პეპლების მუხლუხები იკვებებიან გულის გლიკოზიდის შემცველი რძიანა მცენარეებით. მუხლუხების ორგანიზმში დიდი რაოდენობით აკუმულირდება გოქსინი, რომელიც მოდიფიცირების გარეშე გადადის პეპლებში. ისინი აპოსემიური შეფერილობისანი არიან. როდესაც გამოუცდელი ფრინველი (ძირითადად ჩხიკვი, შაშვი) ჭამს პეპელას, გლიკოზიდების მოქმედებით ეწყება ლეზინება. ერთი ან ორი სინჯით ფრინველებს გამლიზიანებულზე (ე.ი. პეპლებზე) უარყოფითი კვებითი რეაქცია უყალიბდებათ. ისინი ერიდებიან არა მარტო დანაიდებს, არამედ მოხატულობით მათ მსგავს პეპლებსაც (იხ. მიმიკრია).

მცენარეებს და ცხოველებს ჩამოუყალიბდათ ნაირგვარი ადაპტაცია, რომლითაც წყლის დეფიციტს, ასევე მაღალი ან დაბალი ტემპერატურის უარყოფით ზემოქმედებას ადვილად იტანენ. პოიკილოთერმულ ცხოველებს თერმორეგულაციის ნაირგვარი სამარჯვეები მოეპოვებათ. ისინი სითბურ ენერგიას ძირითადად მზის სხივური ენერგიით იღებენ. ზოგიერთი ცხოველი თერმორეგულაციას სხეულის შეფერილობის ცვლილებით ახორციელებს. მაგალითად უდაბნოს იგუანა (*Dipsosaurus dorsalis*) ადრე დილით მუქი შეფერილობისაა (გარემოში დაბალია ტემპერატურა. მუქი სხეული მეტ სხივურ ენერგიას შთანთქმავს ვიდრე ღია). შუადღისას ღია შეფერილობისაა და გაცილებით ნაკლებ სითბურ ენერგიას იღებს გარემოდან.

ევოლუციის პროცესში ცხოველებს სამი ძირითადი სახის ადაპტური ქცევები ჩამოუყალიბდათ: საკვებმოპოვებითი, თავდაცვითი და გამრავლებითი. თავდაცვითი ქცევების კარგი მაგალითია გემოთ განხილული დემონსტრაციული და კრიპტული ქცევები. ზოგიერთი საკვებმოპოვებითი ქცევა ხელს უწყობს ახალი საკვები რესურსების ათვისებას და კვებითი ჯაჭვის გაფართოებას. მაგალითად ჯგუფურ

ცხოველებს, კერძოდ, ვირთაგვებს მათთვის უცხო საკვების ათვისებისას გარკვეული სტრატეგია ჩამოუყალიბდათ. უცხო საკვებს ჯგუფის მხოლოდ ერთი წევრი ჭამს. დანარჩენები კი აკვირდებიან მის მდგომარეობას. თუ საკვებმა უარყოფითი ფიზიოლოგიური რეაქცია არ გამოიწვია ცხოველში, მხოლოდ მას შემდეგ იწყებენ ჯგუფის სხვა წევრები კვებას. მოყვანილი მაგალითი მეტყველებს ქსევის ორგანიზებულობაზე, რომლის სტრატეგიაა ჯგუფის დაცვა უცხო საკვების მათზე ზემოქმედებისაგან.

ეკოლუციური თვალთახედვით მნიშვნელოვანია გამრავლებითი (გამრავლებასთან დაკავშირებული) ქცევების მრავალფეროვნება. პოპულაციები, რომელთაც მრავალფეროვანი გამრავლებითი ქცევები გააჩნიათ „რეპროდუქციულ უპირატესობას“ ფლობენ სხვებთან შედარებით. სანიმუშოდ მოიყვანთ ერთ მაგალითს. მექსიკური ჩხიკვი, მობუდარი ფრინველია. მუხნარში ან ფიჭვნარში გუნდებად (4-15 ინდივიდი) ბინადრობს და კოლექტიურად იცავენ დაკავებულ გერიტორიას სხვა გუნდებისაგან. ბუდობს 1-4 წყვილი. გუნდის სხვა წევრები, ძირითადად ახალგაზრდები, მშობლებს ბარტყების გამოკვებაში ეხმარებიან. ამდაგვარი კოოპერაციული ქცევები სასარგებლოა მთლიანად გუნდისათვის. ახალგაზრდა ფრინველები იძენენ ბარტყების აღზრდის ჩვევებს. მშობლის სიკვდილის შემთხვევაში ბარტყები არ იღუპებიან მიმშლით. გუნდი რაციონალურად ითვისებს საკვებ რესურსებს და არეგულირებს დაკავებულ გერიტორიაზე სიმჭიდროვეს. კოოპერაციული თანაცხოვრებით მიიღწევა ვადარჩენისა და შთამომავლობის დატოვების მეტი ალბათობა, მარტოულად მცხოვრებ ფორმებთან შედარებით. ქართველ მკითხველს ამ პრობლემაზე ვრცელი და ამომწურავი ინფორმაციის მიღება შეუძლია ს. ცაგარელის სახელმძღვანელოდან „ბიოსოციოლოგია“ (2004).

10.2. ადაპტაციის კლასიფიკაცია და წარმოქმნის მექანიზმები

10.2.1. ადაპტაციის კლასიფიკაცია

ეკოლუციური თვალთახედვით სხვადასხვა ადაპტაციის მრავალფეროვნების ემპირიული აღწერა ნაკლებმნიშვნელოვანია. არსებითია მრავალფეროვანი და მრავალგვარი ადაპტაციების დაჯგუფება (კლასიფიცირება) და მათი წარმოქმნის მექანიზმების დადგენა.

ადაპტაციას აჯგუფებენ წარმოშობის, სხვადასხვა გარემოს ასპექტებისადმი კუთვნილების და მასშტაბის მიხედვით.

წარმოშობის გზების მიხედვით გამოყოფენ პრეადაპტაციურ, კომბინაციურ და პოსტადაპტაციურ ადაპტაციებს. პრეადაპტაციის გზის დროს პოტენციური ადაპტაციური ცვლილების წარმოქმნა ხდება გაცილებით ადრე, მოგვიანებით კი ხორციელდება მისი რეალიზაცია შეყვლილ საარსებო გარემოში. მუტაციური პროცესისა და შეჯვარების (რეკომბინაციის) მეშვეობით სამობილიზაციო რეზერვი იქმნება (იხ. § 4.). ახალ საარსებო გარემოში შესაგუებლად ხდება მათი ნაწილის გამოყენება, ახალი შეგუების ჩამოსაყალიბებლად. გენოფონდში ფარულად არსებული ადრე წარმოქმნილი მუტაციის ადაპტაციურ ნიშნად გარდაქმნის კარგი მაგალითია ჩვენ მიერ ზემოთ განხილული ინდუსტრიული მელანიზმის მოვლენა (იხ. §8.4.) ბაქტერიაში ფაგისადმი რეზისტენტულობის განმსაზღვრელი გენის ინდუქცია ადრე ხდება, ხოლო მისი რეალიზაცია შესაბამის გარემოში (ფაგით დასნებოვნებისას) მიმდინარეობს. იმავე მოვლენას უკვლავთ ბაქტერიაში ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტული ნიშნის ჩამოყალიბების დროს. ანტიბიოტიკებიან არეში მოხვედრისას გადარჩებიან და შთამომავლობას გოვებენ მხოლოდ ის ორგანიზმები, რომლებიც რეზისტენტულობის განმსაზღვრელ გენებს შეიცავენ.

პრეადაპტაციის გზის დროს ადრე ჩამოყალიბებული ორგანიზმის თავისებურებები, საჭიროა სრულიად სხვა პირობებისათვის, იგი წარმატებულად გამოიყენება ახალ გარემოში შესაგუებლად. იქმნება შთაბეჭდილება, თითქოს ზოგიერთი რთული შეგუების წარმოქმნა წინ უსწრებდა დროში საადაპტაციო პირობებს. ასე მაგალითად, ძუძუმწოვრებში ქალას ნაკერები აიოლებს მშობიარობას, მაგრამ მისი წარმოქმნა ცოცხალმშობიარობას არ უკავშირდება.

ახალი მუტაციების ერთმანეთთან და გენოტიპთან ურთიერთქმედების გზით ყალიბდება კომბინაციური ადაპტაციები. მუტაციის ეფექტი დაშოკიდებულია იმ გენოტიპურ გარემოზე, რომელშიც ახალი მუტანტური ალელები აღმოჩნდებიან. შეჯვარების მეშვეობით მუტანტური ალელების შემცველ გენოტიპთა ნაირგვარი ვარიანტები — კომბინაციები მიიღება. სხვადასხვა გენებთან დამოკიდებულების კვალობაზე მუტანტური ალელების ფენოტიპური გამოვლენის ეფექტი გენოტიპურ ვარიანტებს განსხვავებული ექნებათ. შესაძლებელია, რომ ნიშნის ფენოტიპური გამოვლენა გაძლიერდეს (კომპლემენტაცია) ან დაითრგუნოს (ეპისტაზი), ან მრავალი ადიტიური გენის მოქმედებით გრადუირებული გახდეს (პოლიმერია). ყველა შემთხვევაში ერთი ადაპტაციის მეორეთი სწრაფად შეცვლის რეალური შესაძლებლობა იქმნება. მიაჩნიათ, რომ ადაპტაციის ჩამოყალიბების ეს გზა ყველაზე ფართოდაა გავრცელებული ბუნებაში.

პოსტადაპტაციური გზით ადაპტაციის წარმოქმნის შემთხვევაში ძველი ნიშნის რელექცია ხდება. მოგჯერად არე ჩამოყალიბებული ნიშან-თვისებები სრულიად სხვა მიზნით გამოიყენება. ამ ნიშნის განსაზღვრელი გენები რეცესიულ მდგომარეობაში გადადიან. ისინი გენოფონდის სამობილიზაციო რეზერვში ჩაერთვებიან. ხდება გენების შენარჩუნება პოპულაციაში, რომლებიც დრო და დრო ფენოტიპურად ატავისტური ნიშნის სახით ელინდებიან. თუ გენები ახალ საარსებო გარემოში სასარგებლო აღმოჩნდება, მაშინ ისინი ახალი ადაპტაციური ნიშან-თვისების განვითარებას იწვევენ. ამრიგად, ადრე ადაპტაციური მნიშვნელობის მქონე ნიშანთა ნაწილი, რომელთაც ადაპტაციური მნიშვნელობა დაკარგეს, შესაძლოა ახალ გარემოში კვლავ ადაპტაციური აღმოჩნდეს. მეტწილად არაადაპტაციური ღირებულების მქონე ნიშნები რუდიმენტების სახით შემორჩებიან და ევოლუციის პროცესში იკარგებიან.

პოსტადაპტაციური გზის შემთხვევაში ახალი ადაპტაციები ადრე ჩამოყალიბებული სტრუქტურის გასრულყოფილებისა და ფუნქციის შეცვლის შედეგად წარმოიქმნება. ასე მაგალითად, ხერხემლიანთა წინაპრებს ვისცერალური ჩონჩხი (სპლანქნოკრანიუმი) მრავალი დაუნაწევრებელი სალაყურე რკალისაგან ქქონდათ აგებული და, ძირითადად, სუნთქვით ფუნქციას ემსახურებოდნენ. იგი, ამასთანავე, საჭმლის მომნელებელი მილის წინა ნაწილის დაჭერის ფუნქციასაც ითავსებდა. ევოლუციის პროცესში სასუნთქი მოტორიკის გასრულყოფილებამ, მოითხოვა სალაყურე აპარატის მოძრაობა, რასაც თან მოჰყვა სალაყურე რკალების რიცხვის შემცირება და ერთიანი რკალების მოძრაე ელემენტებად დაყოფა. იგი წყლის საჭირხნი სისტემის ნაწილი გახდა. შემდგომი ევოლუციისას წინა რკალთაგანმა შეიცვალა ფუნქცია და მიტაცების იარაღად იქცა, მოგვიანებით კი ყბებად ჩამოყალიბდა (ნათაძე, 1962).

ადაპტაციები სხვადასხვა ბიოტურ გარემოში. სხვადასხვა ბიოტური გარემოსადმი კუთვნილების მიხედვით ადაპტაციები განსხვავებულია. ბუნებრივი გადარჩევის ნებისმიერი შედეგი ბიოტურ (ორგანიზაციის დონის) ცვლილებასთან არის დაკავშირებული. ადაპტაცია ამა თუ იმ ბიოტური ცვლილების კვლობაზე ყალიბდება. ორგანიზაციის დონის შესაბამისად შეიძლება დაიყოს გენოტიპურ, უჯრედულ, ორგანიზმულ და ეკოსისტემურ გარემოში მოქმედ ადაპტაციებად.

მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე ადაპტაციებით ყალიბდება გენოტიპი, როგორც ერთიანი და რთული სისტემა; იგი განსაზღვრავს გენთა დომინირების ხასიათს და კოადაპტაციის (ურთიერთშეგუების) განვითარებას. ამ დონეზე შეინიშნება მოლეკულათა ადაპტური ორ-

განიზაცია და მათი ურთიერთქმედება. იგი განაპირობებს მოლეკულათა ავტორეპროდუქციასა და ბიოპოლიმერების კონსტრუირებას.

უკრედულ ღონებზე შეინიშნება მრავალი ორგანოიდის რთული სტრუქტურული ორგანიზაცია და მულტიფუნქციონირება, რის შედეგადაც უკრედი რთულ მორფო-ფიზიოლოგიურ სისტემას იძენს.

ინდივიდის ღონებზე ადაპტაციები ონტოგენეზთანაა დაკავშირებული. დროსა და სივრცეში მოწესრიგებულად მიმდინარეობს მემკვიდრული მასალის რეალიზაციის პროცესი ე.ი. ხორციელდება მორფოგენეზი. ორგანიზაციის ამ ღონებზე ორგანიზმს კოადაპტაციის ნაირგვარი ფორმები ჩამოუყალიბდა. ადაპტაციები შეიძლება იყოს მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური და ეთოლოგიური (მრავალი მაგალითი ზემოთ უკვე განვიხილეთ).

კონკრეტული ინდივიდი ცოცხლობს და მრავლდება (არსებობს კონკრეტულ დროსა და სივრცეში) პოპულაციის ფარგლებში. პოპულაციურ გარემოში ყალიბდება პოპულაციურ-სახეობრივი ადაპტაციები. მათ მიეკუთვნება პოპულაციის პეტეროგენულობა, შიდაგენეტიკური პოლიმორფიზმი, სქესობრივი პროცესი, სიმჭიდროვე და მისთ.

ბიოცენოზში სახეობათა შორის ურთიერთდამოკიდებულება მეტად რთული და მრავალფეროვანია. ადაპტაციის შედეგად ბიოცენოზში ჩამოყალიბდა ორგანიზმთაშორის ურთიერთდამოკიდებულების ისეთი ფორმები როგორცაა: კონსორციები, სიმბიოზი, კონკურენცია, ალელოპათია და მისთ.

მასშტაბის მიხედვით გამოყოფენ: 1. **სპეციალიზებულ ადაპტაციებს**, რომელიც სასარგებლოა ლოკალურ საარსებო პირობებში. მაგალითად, ენის აგებულება ჭიანჭველჭამიებში, ვრძელი ენა და მოკლე სატეხისებური ფორმის ნისკარტი კოდალაში, სამ-სამი თითით საკიდურა კიდურები ზარმაცაში, რითაც ხეზე ცხოვრების ნირთან არის შეგუებული; 2. **ზოგად ადაპტაციებს**, რომელიც ნაირგვარ გარემო პირობებში ფართო სპექტრისთვისაა სასარგებლო და მოეპოვებათ დიდ გაქსონებს. ასე მაგალითად, ცხოველებში: თევზის სხეულის ფორმა, ფრინველის ფრთა, ხერხემლიანების გულსისხლძარღვთა, სუნთქვისა და ნერეულ სისტემებში მომხდარი მორფო-ფიზიოლოგიური ცვლილებები, ძუძუმწოვრებში ცოცხალმშობიარობა; მცენარეებში: ფოტოსინთეზისა და აერობული სუნთქვის მექანიზმები. უმაღლეს მცენარეებში თესლით გამრავლება და გამეტოფიტის რედუქცია, რამაც გამოიწვია მათი ევოლუციური „გარდევვა“ ახალ ადაპტურ მონაში.

ზოგადი ადაპტაცია თავდაპირველად კერძო შეგუების სახით ჩნდება და მხოლოდ შემდეგ იძენს უნიკალურ მნიშვნელობას. სპეციალიზებული ადაპტაციის მფლობელი ინდივიდების მცირე ჯგუფი

ახალ ადაპტურ ზონაში შეიძლება ფართო ადაპტური რადიაციის ან აროგენემის გზაზე გაეიდნენ. პერსპექტიული ზოგადი ადაპტაცია ჩვეულებრივ ორ ან მეტ ორგანოთა სისტემას მოიცავს. სწრაფად ცვალებადი პირობებისადმი შეგუების შედეგად სწრაფადვე ფორმირებული შესაბამისი მორფო-ფიზიოლოგიური ადაპტაციები ფართო ევოლუციურ მნიშვნელობას ვერ იძენენ.

მოწოდებულია ადაპტაციის სხვა სახის კლასიფიკაცია; ასე მაგალითად, წარმოქმნილი ადაპტური ცვლილების მიხედვით შეიძლება დაჯგუფდეს შემდეგნაირად: 1. სისტემის აგებულების გამარტივება. 2. სისტემის აგებულების გართულება. 3. აგებულებისა და სირთულის შენარჩუნება. პარაზიტებსა (თასმისებრი ჭიები, ზოგიერთი ნემატოდა, ტრემატოდა და მისთ.) და მჯდომარე ცხოველებს (მარჯნები, კანეკლიანები, გარსიანები და სხვ.) ზოგიერთი ორგანოთა სისტემა გამარტივებული ან რედუცირებული აქვთ. მაგალითად, თასმისებრი ჭიებს არ მოეპოვებათ სუნთქვის, სისხლის მიმოქცევისა და საჭმლის მომწელებელ ორგანოთა სისტემა, გრძნობათა ორგანოები, ხოლო ნერეული სისტემა მეტად გამარტივებულია. მაშინ როდესაც აქტიურ ცხოვრებაზე გადასვლას ხშირად თან სდევს თავდასხმისა და თავდაცვის ორგანოების გასრულყოფილება. სოციალური და საზოგადოებრივი უხერხემლო და ხერხემლიანი ცხოველები გაცილებით რთულ ადაპტაციებს იძენენ ვიდრე ღანარჩენი.

ფრიად მრავალფეროვანია შეგუებები ონტოგენეტიკური მასშტაბის (ონტოგენეზში გამოვლენის ხანგძლივობის) მიხედვით. ზოგიერთი ადაპტაცია მეტად ხანმოკლე პერიოდით იჩენს თავს, ზოგიც საკმაოდ ხანგრძლივად ნარჩუნდება. ადაპტაციების გარკვეულ ნაწილს მხოლოდ ემბრიონულ განვითარების პერიოდში ფლობს ინდივიდი, ნაწილს კი პოსტემბრიონული განვითარების პერიოდში. ზოგიერთი ადაპტაცია ციკლურია (მაგ, სემონური დიმორფიზმი – სემონების მიხედვით შეფერვის ცვლილება), ზოგიც ონტოგენეზის ყველა ეტაპზე მუდმივად და უცვლელად გააჩნია ორგანიზმს (იხ. ცხრ. 10-1).

ორგანიზმების ყოველ ჯგუფში შესაძლებელია ადაპტაციების ზუსტი შესწავლა და მათი კლასიფიკაცია. ასე მაგალითად ძუძუმწოვრებში ადაპტაციები შეიძლება დაჯგუფდეს შემდეგნაირად: ალგისამყოფელის გიპების (ხმელეთის ფორმები ანუ ქთონობიონიტები, წყლის ფორმები, ანუ ჰიდრობიონიტები და ა.შ.); კვების ხერხების (პერბივორა, ანუ მცენარის მჭამელები; კარნივორა ანუ მტაცებლები; ომნივორა, ანუ ყველაფრის მჭამელები); მოძრაობის ხერხების (მორბენლები, მცურავეები, ხტუნიები, მცოცავეები და ა.შ.) მიხედვით და სხვა.

ადაპტაციის კლასიფიკაცია

№	ადაპტაციის ტიპი	ადაპტაციის ჯგუფი
1.	წარმოშობის გზა	პრეადაპტაციური, კომბინაციური, პოსტ-ადაპტაციური
2.	სხედასხვა გარემოსადმი კუთვნილება	ვენოტიპური, ორგანიზმული, პოპულაციურ-სახეობრივი, ეკოსისტემური
3.	ეოლოციური მასშტაბი	ზოგადი, სპეციალიზებული
4.	გამოწვეული ცვლილებების ტიპი	სისტემის ორგანიზაციის გარიჟილება, სისტემის ორგანიზაციის გამარტივება, სისტემის ორგანიზაციის შენარჩუნება
5.	ონტოგენური მასშტაბი	ხანმოკლე, განმეორებადი, მუდმივი
6.	სრულყოფილების დონე	ზღვარს მიღწეული, ზღვარს მიახლოებული, სრულყოფის პოტენციის მქონე

ნებისმიერი სახეობა არსებობს დროსა და სივრცეში ე.ი. სახეობა გარკვეულ არეალს და ფილოგენეზურ განვითარებას ფლობს. სახეობას წარმოშობის პროცესში უყალიბდება ადაპტაციების მთელი კომპლექსი. სახეობის ეოლოციის პროცესში ადრე წარმოქმნილი ადაპტაციების გასრულყოფილება მიმდინარეობს. ამასთანავე აბიოტური და ბიოტური საარსებო გარემოს ფლუქტუირების გამო იგი ახალ ადაპტაციებსაც იძენს. ნებისმიერ ადაპტაციას სრულყოფილების გარკვეული ზღვრები მოეპოვება. **სრულყოფის დონის** მიხედვით ადაპტაციები პირობითად სამ ჯგუფად შეიძლება დაიყოს:

1. სრულყოფის რეალურ ზღვარს მიღწეული ადაპტაციები (დნმ-ის სტრუქტურული ორგანიზაცია, გენეტიკური კოდი, დნმ-ის რეპლიკაცია და რეპარაცია; ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ოთხსაკნიანი გულის აგებულება, ძუძუმწოვრებისა და ადამიანის ყურის აგებულება, რთული კამერიანი თვალი ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში და მისთ.).

2. სრულყოფის ზღვარს მიახლოებული ადაპტაციები (მექანიკური ქსოვილის სიმტკიცე, ენერგეტიკული ცვლის პროცესი და მისთ.).

3. ადაპტაციები რომელთაც გასრულყოფილების (სრულქმნის) დიდ პოტენციას ფლობენ (ნეირონის ბოჭკოებში იმპულსის გაგარების სიჩქარე, პოპულაციაში ინდივიდთა გადარჩენადობის საშუალო მაჩვენებელი და მისთ.).

10.2.2. ადაპტაციის წარმოქმნის მექანიზმი

ორგანიზმის, პოპულაციის, სახეობისა და ეკოსისტემის მიერ ევოლუციის პროცესში შექნილი ყველა თავისებურება ამა თუ იმ სახის ადაპტაციას წარმოადგენს. ფართო მნიშვნელობით ადაპტაცია გულისხმობს საარსებო გარემოსადმი ორგანიზმების (მათ შორის პოპულაციების, სახეობების) სრულ პარმონიას; ვიწრო მნიშვნელობით კი სპეციალურ თვისებებს, რითაც კონკრეტულ გარემოში მიიღწევა ორგანიზმის სიცოცხლის შენარჩუნება და წარმატებული გამრავლება. მაშასადამე, ადაპტაცია ორგანიზმების (ინდივიდის, პოპულაციის, სახეობის) და მათი ორგანოების აგებულებისა და ფუნქციის გარემო პირობებისადმი შეგუების პროცესს (ადაპტაციოგენეზი) გამოხატავს, იმავდროულად შედეგსაც ე.ი. კონკრეტულ ნიშან-თვისებათა თავისებურებებს, რომელიც ორგანიზმების მაღალ სიცოცხლისუნარიანობას, ფერტილობასა და კონკურენტუნარიანობას უზრუნველყოფს.

ევოლუციური თვალთახედვით ცნება „ადაპტაცია“ ვრცელდება როგორც ინდივიდებზე, ისე პოპულაციებსა და სახეობებზე. სხვადასხვა საარსებო გარემოში ორგანიზმის ნიშან-თვისების გამოვლენის ხარისხი გარკვეულ (რეაქციის ნორმის) ფარგლებში იცვლება. ასე მაგალითად, ფოთლის ფირფიცის ფორმის ცვლილება ამფიბიოგურ მცენარეებში (ისარა, წყლის ბაია და მისთ.); სემონური დიმორფიზმი ცხოველებში და სხვ. ეს უნარი ორგანიზმებში ისტორიული განვითარების პროცესში შეიძინეს და მათ მემკვიდრული აპარატი (გენოტიპი) აკონტროლებს. შეცვლილ საარსებო პირობებს ორგანიზმები აკლიმაციით (მაგ., გემპერატურის ხანგრძლივი თანდათანობითი ცვლილების დროს მუქუმწოვრებში ბეწვის, ფრინველებში ბუმბულის შეცვლა...) და მოდიფიკაციით (ერთნაირი გენოტიპის ინდივიდებზე გარემოს მოქმედებით გამოწვეული ნაირგვარობა; იხ. §5) რეაგირებს.

ადაპტაციის წარმოშობის აუცილებელი წინა პირობაა ელემენტარული ევოლუციური მასალის – მემკვიდრული ცვალებადობის არსებობა. იგი უნდა დაექვემდებაროს ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორების, უპირველეს ყოვლისა, ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებას. პოპულაციაში სასარგებლო გენების შემცველი გენოტიპების ფორმირება ადაპტაციას ჯერ კიდევ არ წარმოადგენს. სელექციური ღირებულების მქონე გენოტიპების ჩამოყალიბება არის ელემენტარული ადაპტაციური მოვლენა. ელემენტარული ადაპტაციური მოვლენა არ ნიშნავს ადაპტაციის ჩამოყალიბებას. ადაპტაციის წარმოშობა ხდება მას შემდეგ, როდესაც პოპულაციაში გარემოს ელემენტების მიმართ სპეციალიზებული ნიშანი წარმოიქმნება. თუ ჩამოყალიბებული ნიშ-

ნით პოპულაციაში ინდივიდთა ელიმინაცია ქვეითდება, ასეთ ნიშანს სელექციური ღირებულება ენიჭება. როდესაც ნიშანი მამოძრავებელი გადარჩევის მოქმედებით მიესადაგება საარსებო გარემოს ელემენტებს, მასზე მოქმედებას იწყებს მასგაბილიმბეული გადარჩევა და პოპულაციაში მისი შენარჩუნება ხდება. როდესაც ნიშანი სელექციურ მნიშვნელობას კარგავს, ე.ი. არ ექვემდებარება მამოძრავებელი, მასგაბილიმბეული ან დიზრუპტული გადარჩევის მოქმედებას, იგი რედუცირდება და ქრება. ამრიგად, ადაპტაციის ჩამოყალიბება და მისი სრულყოფა ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად ხორციელდება. ადაპტაცია გარკვეულად განიცდის ევოლუციურ ცელილებებს შესაბამისი ორგანიზმების გარემოსთან მიმართების შეცვლის გამო ახალი ადაპტაციების გაჩენასთან დაკავშირებით.

10.3. ადაპტაციის ფარდობითი ხასიათი

ნებისმიერი ადაპტაცია კონკრეტული საარსებო პირობებისათვის ყალიბდება. იგი უზრუნველყოფს ინდივიდის გადარჩენას და შთამომავლობის დატოვებას მხოლოდ იმ კონკრეტულ პირობებში, რომელშიაც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორების შემოქმედებით ყალიბდება. ამდენად ნებისმიერი ადაპტაცია ფარდობით ხასიათს იძენს. გარკვეული კონკრეტული პირობებისადმი ჩამოყალიბებული ადაპტაცია, სხვა პირობებში არა მარტო უსარგებლოა, არამედ საშიაოც შეიძლება აღმოჩნდეს. ასე მაგალითად, ნექტონურ სწრაფად მცურავი თევზების თითისტარისებრი ფორმა და ლაყუჩებით სუნთქვა სრულყოფილად აკუებს ცხოველს წყლიან გარემოს, იგივე სამარჯვეები სრულიად გამოსადეგარია ხმელეთზე არსებობისათვის. ნამგალასა და მერცხალს გააჩნიათ გრძელი ფრთები და კარგად არიან ადაპტირებული ჰაერში ფრენასა და სარჩოს მოპოვებასთან. მაგრამ მიწაზე ისინი სავესებით უსუსურნი არიან. სემონური დიმორფიზმის მფლობელი ცხოველი (თეთრი კურდღელი, თეთრი გნოლი, ყარსალი და სხვ.) თოვლზე შეუმჩნეველია, თუ თოვლი ადრე არ მოვიდა, მაშინ თეთრი შეფერილობა მათ ააშკარავებს.

ადაპტაცია იმ კონკრეტული საარსებო პირობებისთვისაც კი, რომელშიაც ის არის ჩამოყალიბებული შეფარდებითი ხასიათისაა. ასე მაგალითად, კუს ჯაემანი ეფექტურად იცავს ზოგიერთი თიადამსხმელისაგან, მაგრამ არაეფექტურია მტაცებელი ფრინველების წინააღმდეგ. მტაცებელი ფრინველი ბრჭყალებით იტაცებს ცხოველს, ააქვს ჰაერში და ჩამოავლებს. ბაკანი სკდება, სხეული მიშვლდება და ფრინველისთვის საჭმელად ხელმისაწვდომი ხდება. მრავალი ფრინველი მფარველობითი შეფერილობით საიმედოდ ეხმარება ფონს, მავ-

რამ სუნი ააშკარავებს და მგაცებლის მსხვერპლი ხდება. ჭინჭარს მსუსხავე ბუსუსები საიმედოდ იცავს ზოგიერთი ცხოველისაგან (ლოკოინა, ლოქორა და მისთ), მაგრამ საკვებად იყენებს პეპელა მეჭინჭრისა მუხლუხი. მრავალი ცხოველი არ ეტანება ეკლიან მცენარეს, მაგრამ ზოგიერთი ცხოველი მათ საკვებად იყენებს (მაგალითად, აქლემი იკვებება ცერცვეკალათი). ფარდობითია თავდაცვითი შეფერილობა, მიმიკრიის მოვლენა. მრავალი ფრინველი არ ეტანება მოხატულობით ფუტკრისა და კრაზანას მსგავს მწერებს, მაგრამ ზოგი ფრინველი (მაგ, კვირიონი) კენკავს ფუტკარსა და კრაზანას, ასევე მის მსგავს მწერებსაც.

ადაპტაციოგენეზში ზოგჯერ ორგანიზმებს რეციპროკული ადაპტაციები უყალიბდებათ. ზოგიერთ ფორმაში თავდაცვითი თავისებურებების გამოქვეყნება, პოტენციურ მომხმარებლებში საპირისპირო სამარჯვეების ჩამოყალიბებას იწვევს, რითაც თავდაცვითი შეგუების ეფექტი ნეიტრალდება ან უკიდურესად ქვეითდება. ზოგიერთი რძიანა მცენარე შეიცავს ტოქსინს (გულის გლუკოზიდი, სხვა ალკალიდი), რის გამოც მრავალი ცხოველი არ ეტანება, მაგრამ ზოგიერთი პეპლის მუხლუხის (დანაიდა, სფინქსი...) ძირითადი საკვებია. შხამიანი გველით იკვებება ზოგიერთი ცხოველი (მანგუსტი, გველიჭამია არწივი, ფრინველმდივანი და მისთ). უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგიერთი გველისმჭამელი ცხოველი შხამისადმი იმუნურია.

შეგუების ფარდობითობა ვლინდება არა მარტო სივრცეში, არამედ დროშიც. ამ უკანასკნელის დასტურია დედამიწაზე ბიოსფეროს განვითარების პერიოდში მრავალი მცენარისა და ცხოველის ამოწყდომა. დარვინამდელ მეცნიერებს მიაჩნდათ, რომ შეგუება აბსოლუტურ ხასიათს ფლობდა. ჩ. დარვინმა დაასაბუთა შეგუების ფარდობითობა. შეგუების ფარდობითი ხასიათის გამო მუდამ არსებობს მიკროეოლუციის მამოძრავებელი ფაქტორებისათვის მოქმედების განუსაზღვრელი ასპარეზი, იმ შემთხვევაშიც კი როდესაც საარსებო პირობები უცვლელი რჩება. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ხორციელდება ადაპტაციის სრულქმნა.

სახეობის არსებობა შეზღუდულია სივრცესა და დროში. ადაპტაცია ფარდობითია, რადგან შეზღუდულია შესაბამისი სახეობის არსებობის დროთი. სახეობის ჩამოყალიბება იმავე დროს მათი დამახასიათებელი ადაპტაციების მთელი კომპლექსის ჩამოყალიბების პროცესია. ადაპტაცია ჩნდება სახეობის არსებობის განსაზღვრულ საფეხურზე და შემდგომ ევოლუირებს და მისი გასრულყოფილება ხდება. ადაპტაციას გარკვეული საზღვრები გააჩნია. ორგანულ სამყაროში ვერცერთი ადაპტაცია აბსოლუტურ სრულყოფილებას ვერ აღწევს. ამრიგად იგი ყოველთვის ფარდობით ხასიათს ატარებს.

§ 11. სახეობა-ეკოლოგიის პრობლემის ძირითადი ეტაპი

11.1. სახეობის კონცეფციები

სახეობის პრობლემა — ბიოლოგიის ერთ-ერთ ცენტრალურ და ურთულეს საკითხს წარმოადგენს. ცოცხალი მაგერია მაღალორგანიზებულიობით გამოირჩევა. მისი ორგანიზაციის ზოგიერთი ერთეული — უჯრედი, ინდივიდი, პოპულაცია გადარჩევის შესაძლო დამოუკიდებელი ერთეულია, თითოეულს საამისო თვისება გააჩნია, მაგრამ ცოცხალი სისტემის უმნიშვნელოვანეს იერარქიულ დონესა და გაქსონომიურ ერთეულს სახეობა წარმოადგენს. უკვე კარგა ხანია, რაც გამოყოფილია ორგანიზმთა ჯგუფები, რომელთაც სახეობას უწოდებენ, მაგრამ თუ რა არის სახეობა ბოლომდე არ არის გარკვეული.

სადღეისოდ არსებობს სახეობის სამი მთავარი კონცეფცია. პირველი, ფილოსოფიურ და ლოგიკურ კატეგორიას განეკუთვნება. იგი არის გოგელუდან მომდინარეობს. სახეობა არის ამროვნებითი კატეგორია, უფრო მუსტად გარკვეული კლასი (ლოგიკური ამრით), რომელთაც ნებისმიერი სულიერი და უსულო საგანი განეკუთვნება. მას უნდა აქონდეს გარკვეული ზოგადი თვისება.

მეორე არის გიპოლოგიური (ე.წ. მორფოლოგიური) კონცეფცია, იგი ლოგიკურ კონცეფციას ეუფნება. ე.ი. ლოგიკური განმარტების დამატებაა, რომელიც მხოლოდ ცოცხალ სისტემაზე ვრცელდება. გიპოლოგიური განმარტებით სახეობა არის „სახეობრივი ნიშნის მიხედვით ერთნაირ ინდივიდთა ერთობლიობა“. სახეობას გააჩნია ინვარიანტული (მონოტიპური) ნიშნები, რომლებიც სადიანოსტიკო მნიშვნელობას იძენს სახეობის იდენტიფიცირებისას. ინვარიანტული მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური, ეთოლოგიური და ბიოქიმიური ნიშნებით ადვილად შეიძლება კონკრეტული სახეობის გამიჯვნა დანარჩენებისაგან. ახალი სახეობის წარმოქმნა სალგაციების (მეისიერად გენომის მსხვილი რეორგანიზაცია) მეშვეობით მიმდინარეობს. გიპოლოგიური კონცეფციის მომხრენი უარყოფენ ბუნებრივი გადარჩევისა და სხვა მიკროეველუციის მამოძრავებელი ძალების როლს სახეობათა წარმოქმნის პროცესში. ამგვარი შეხედულებები ძირითადად ფეხმოკიდებული იყო XVIII-XIX სს. მკვლევრებში. ამ იდეას ზოგიერთი მეცნიერი ამჟამადაც იმიარებს.

მესამე კონცეფცია ე.წ. პოპულაციონისტური ანუ ბიოლოგიური, სათავეს ჩ. დარვინის მოძღვრებიდან იღებს, ამ შეხედულების თანახმად, სახეობა შედგება პოპულაციებისაგან, რომელთა წევრებს თავისუფალი შეჯავრების (პანმიქსის) უნარი აქვთ. სახეობა განისაზღ-

ერება როგორც „რეალურად ან პოტენციურად შეჯვარებადი ჯგუფები, რომლებიც რეპროდუქციულად იზოლირებული არიან ასეთივე ჯგუფებისაგან“. სახეობისათვის დამახასიათებელი ნიშნები პოლიტიკურია, ამდენად სისტემატიკისათვის არ არის ხელსაყრელი. სახეობათა წარმოქმნის პროცესი გრადუალურ (თანდათანობით) ხასიათს ატარებს. არ გამოირიცხავენ მის მყისიერად (კვანტურ) წარმოქმნასაც. სახეობათა წარმოქმნას ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორების მოქმედება აპირობებს, მათგან მთავარი და წარმმართველი არის ბუნებრივი გადარჩევა.

გეოლოგიური კონცეფციის მიხედვით მთავარი და არსებითია მსგავსება და ერთგვაროვნება, პოპულაციონისტურით – შეჯვარების უნარი. ამ ორი კონცეფციის მიხედვით იდენტიფიცირებული სახეობა ერთიმეორეს მეტ-ნაკლებად ემთხვევა. კერძოდ, ერთმანეთის მსგავსი ინდივიდები ხშირად ეჯვარებიან ერთიმეორეს, ხოლო ინდივიდები რომლებიც ერთიმეორეს ეჯვარება ხშირად მორფოლოგიურად მსგავსია. მორფოლოგიურად მსგავს ინდივიდებს მრავალი ერთნაირი გენი მოეპოვებათ, რაც მათ ერთგვაროვნებას და შეჯვარების უნარს განაპირობებს. ორივე კონცეფცია, მხოლოდ ერთ პუნქტში თანხვედრა ერთმანეთს, კერძოდ, აღიარებენ რეპროდუქციულ იზოლაციის წამყვან როლს სახეობათა ფორმირების პროცესში: ამ კონცეფციითა მსგავსება მოჩვენებითი და ზედაპირულია.

ზოგჯერ ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდები ერთიმეორისგან მორფოლოგიურად განსხვავდებიან. სანიმუშო მაგალითია სქესობრივი და სემონური დიმორფიზმი. კ. ლინემ მორფოლოგიური კრიტერიუმიდან გამომდინარე დედალი და მამალი გარეული იხვი განსხვავებულ სახეობებად აღწერა. ნიადაგის მკაფიანობის მიხედვით პორტენზიას (*Hydrangia hortensia*) ყვავილი ლურჯი ან მოწითალოა (იხ. ფენოტიპური ცვალებადობა § 5.1), ლოკოკინას (*Cepaea nemoralis*) ნიქარები შეფერილობითა და ზოლიანობით განსხვავდებიან (იხ. § 8.8 და 9.1).

სახეობა წარმოადგენს ყველაზე დიდ პოპულაციურ ერთეულს. ერთი და იმავე პოპულაციის წევრები თავისუფლად ეჯვარებიან ერთმანეთს. ზოგჯერ ცხოველი შორ მანძილზე მიგრირებს ან მცენარის თესლი ქარს, ცხოველს ან წყალს შორს გადააქვს. ყველა ამ შემთხვევაში ხდება ერთი პოპულაციის წევრების მეორეში მიღწევა და სხვადასხვა პოპულაციითა შორის გენთა მიმოცვლა. გენთა ნაკადის მეშვეობით გენოფონდი ერთიანი ხდება. მისი მეშვეობით მიიღწევა სახეობის, როგორც ევოლუციის ეტაპის მდგრადობა (იხ. § 7.3).

სახეობის კონცეფციების განვითარების ისტორია. სახეობის სპეციფიკისა და კრიტერიუმების შესახებ შეხედულებები ბიოლოგიის

სხვადასხვა დარგში მოპოვებული ახალი ფაქტების დაგროვების კვალობაზე ვითარდებოდა. სახეობის კონცეფციის განსაზღვრა დამოკიდებულია მკვლევრის მეთოდოლოგიურ მიდგომაზე, რომლის მომარჯვებითაც მოპოვებული ფაქტობრივი მასალის ინტერპრეტირებას ახდენს.

გერმინი „სახეობა“ (Species) პირველად თავის შრომებში არისტოტელემ გამოიყენა. იგი ამ გერმინით მსგავს ცხოველებს აღნიშნავდა. სახეობის ცნებას არისტოტელესთან მხოლოდ ფილოსოფიური და ლოგიკური დატვირთვა აქვს. ამასთანავე, ის სახეობას სიცოცხლის ორგანიზაციის სპეციფიკურ ღონედ კი არ განიხილავს, არამედ როგორც ზოგადი კატეგორიის (გვარის) შემადგენელ კერძო კატეგორიას. ორივე მათგანი, გაცილებით დიდ, იერარქიულად შემდგომ ერთობლიობაშია გაერთიანებული, როგორც მთელის შემადგენელი კერძო ნაწილი.

XVI ს. ბოლომდე გერმინი „სახეობა“ ბიოლოგიაში არისტოტელესული განსაზღვრებით იხმარებოდა. პირველად სახეობის ცნებას ბიოლოგიური შინაარსი ინგლისელმა ბოტანიკოსმა ჯ. რეიმ (1627-1705) მისცა. იგი სახეობას გიპოლოგიური პოზიციიდან განსაზღვრავდა. მანვე განამტკიცა ბიოლოგიაში სახეობის აღნიშვნის ბინარული პრინციპი, რომელიც პირველად შემოიღო შვედმა ბოტანიკოსმა კასპარ ბაუგინმა (1623). სახეობები რეიმ გააერთიანა უფრო დიდ ტაქსონებში. რეის შეხედულებით, სახეობა ელემენტარული (დაუყოფადი) ერთეულია, რომელიც მორფოლოგიურად ერთგვაროვანი ინდივიდებისგან შედგება. სახეობის შემადგენელი ინდივიდები ურთიერთშეჯერებით მრავლდებიან და ნიშან-თვისებებს შთამომავლობას გადასცემენ.

თანამედროვე მეცნიერული სისტემატიკის ფუძემდებელმა, გამოჩენილმა ნატურალისტმა და ექიმმა კ. ლინემ (1707-1778) ნაშრომში „ბუნების სისტემა“ (1735), პირველმა ჩამოაყალიბა შეხედულება სახეობის, როგორც უნივერსალურ, დისკრეტულ და ბუნებაში რეალურად არსებულ კატეგორიაზე. მისი შეხედულებით, სახეობა მდგრადი და უცვლელია, რომელიც მკვეთრადაა გამიჯნული დანარჩენი სახეობებისგან. სახეობის აღნიშვნის აუცილებელ პირობად დაამკვიდრა საერთაშორისო (ლათინური) ბინარული ნომენკლატურა. ლინეს თეორიული შეხედულებები საფუძვლად დაედო სახეობის გიპოლოგიურ კონცეფციას. ამ მიდგომას პრაქტიკულ სისტემატიკაში ამკამადაც იყენებენ.

ბუნებაში სახეობის მუღმიეობისა და მდგრადობის იდეის აღიარებამ ხელი შეუწყო ბიოლოგიაში გიპოლოგიური კონცეფციის გაბატონებას. ამ იდეას დაუპირისპირდა ტრანსფორმიზმი – მოძღვრება სახეობათა ცვლილებების შესახებ (ე. ბიუფონი, ე. სენგ-ილერი და სხვ.)

ჩამოყალიბდა სახეობის ცნობილი კრიტერიუმი: ინდივიდები რომლებიც ერთმანეთს ეჯვარებიან და ნაყოფიერ შთამომავლობას წარმოქმნიან ერთსა და იმავე სახეობას მიეკუთვნებიან (ბიუფონი).

პირველი ერთიანი ევოლუციური თეორიის ავტორი ეან ბატისტ ლამარკი ნაშრომში „ზოოლოგიის ფილოსოფია“ (1809), რომელშიც მისი ევოლუციური იდეებია ჩამოყალიბებული, უარყოფდა სახეობის დისკრეტულობას. ბუნებრივია, აქედან გამომდინარე იგი უარყოფდა სახეობის რეალურად არსებობას ბუნებაში. მას მიაჩნდა, რომ სახეობა და სხვა სისტემატიკური ერთეულები ხელოვნურად გამოვლილი კატეგორიებია, რათა ადვილად მოახდინონ ბუნებაში არსებული ფორმების დაჯგუფება. რადგანაც ლამარკი სახეობას განიხილავდა როგორც ნომინალურ კატეგორიას (ე.ი. ბუნებაში რეალურად არ არსებობს). მოგვიანებით მეცნიერებმა ამ პრინციპს ნომინალისტური უწოდეს. ლამარკის შეხედულებებმა სახეობის შესახებ თანამედროვეთა შორის აღიარება ვერ პოვა.

სახეობის პოპულაციონისტურ ანუ ბიოლოგიურ კონცეფციას საფუძველი ჩ. დარვინის ფუნდამენტურმა ნაშრომმა „სახეობათა წარმოშობამ“... (1859) ჩაუყარა. დარვინის შეხედულებით, სახეობა არის ბუნებაში რეალურად არსებული კატეგორია, რომელიც არამდგრადი და დინამიურია. დროში (ხანგრძლივი პერიოდის მანძილზე) დივერგირების შედეგად მისგან ახალი სახეობები წარმოიქმნება. სახეობა უღობს რთულ სტრუქტურას და სახესხვაობისგან (ქვესახეობები) შედგება. დარვინის შეხედულებით, სახესხვაობა წარმოადგენს ფორმირებად სახეობას.

XX საუკუნის დასაწყისში სახეობის გიოლოგიურ კონცეფციას საფუძველი საკმაოდ შეერყა. მეცნიარებსა და ცხოველებში კლასიფიკაციის ძირითად ერთეულად გეოგრაფიული რასა წამოაყენეს. იგი მიაჩნდათ დისკრეტულ (დაუყოფად) სტრუქტურად. სახეობა განიხილებოდა როგორც გეოგრაფიულ რასათა ან ქვესახეობათა ერთობლიობა. მოგვიანებით გამოირკვა, რომ ქვესახეობას რთული სტრუქტურა გააჩნია. მკვლევარებმა მასში გამოავლინეს სემონური, ეკოლოგიური და ფიზიოლოგიური რასები. სახეობის შესახებ შეხედულებაზე არსებითი გარდატეხა მოხდა მას შემდეგ, რაც გენეტიკისა და ევოლუციური თეორიის სინთეზი განხორციელდა. პოპულაციებში ჩატარებული გენეტიკური ანალიზით დაადგინეს, რომ სახეობას რთული გენეტიკური სტრუქტურა მოეპოვება. მოგიერთი მკვლევარი ბუნებაში სახეობის რეალურად არსებობის უარყოფამდე კი მივიდა. მათ გრადიციული „ლინესული“ სახეობა ე.წ. ლინეონი (ლინეს ვერის მიხედვით) დაჰყვეს მრავალ მცირე, მაგრამ მდგრად სახეო-

ბად ე.წ. კორდანონებად (ფრანგი ბოტანიკოსის კორდანის მიხედვით). რადგანაც სახეობათა იდენტიფიცირების ეს პრინციპი ბუნებაში არსებულ რეალურ სურათს არ ასახავდა, ამდაგვარი ნოვაცია სისტემატიკაში ვერ დაინერგა. მას მხოლოდ ისტორიული მნიშვნელობა შემორჩა.

სახეობის თანამედროვე პოპულაციონისტური ანუ ბიოლოგიური კონცეფციის თანახმად, იგი არის რეალურად არსებული რთული გენეტიკური სისტემა. ერთ სახეობაში გაერთიანებული ინდივიდების გენთა ერთობლიობა ქმნის გენოფონდს. სახეობა სხვა სახეობის გენების შეღწევისაგან საიმოლაციო მექანიზმებით არის დაცული. სახეობა ზოგიერთ შემთხვევაში შეიცავს შიგნითგაერთიანებულ ფორმებს (პოპულაციათა ჯგუფი, ქვესახეობა და მისთ.). ამ ფორმების წარმომადგენლები შეიძლება დრო და დრო ერთიმეორეს შეეჯვარონ და ფერტილური შთამომავლობა წარმოქმნან. სახეობის თანამედროვე კონცეფციის ჩამოყალიბებაზე გადაწყვეტი რომელი გენეტიკის უახლესმა მიღწევებმა მოახდინა. სახეობის თეორიის დამუშავებაში დიდი როლი შეასრულა ჯ. ჰაქსლის, ე. მაირის, ჯ. სიმპსონის, ფ. ლობჟანსკის, ე. გრანგის და სხვათა გამოკვლევებმა.

11.2. სახეობის ცნების ფორმულირება

ხშირად ორგანული ბუნების ჩვეულებრივი და ფართოდ გავრცელებული მოვლენების ფორმულირება რთულია. ეს სიტუაცია მაშინ ხდება, თუ მოვლენას წაშლილი ან ლაბილური სამღვრები აქვს, აგრეთვე, როდესაც მოვლენა რთული შინაგანად წინააღმდეგობრივი კომპონენტებისგან შედგება. ასეთ კატეგორიათა რიცხვს მიეკუთვნება სახეობის ცნება. ორგანულ ბუნებაში სახეობები მეტად მრავალფეროვანია, ჩვენი ცოდნა კი – მწირი. თანამედროვე ცხოველთა სამყაროში 2 მლნ. სახეობაა აღწერილი, ხოლო მცენარეთა სამეფოში 0,5 მლნ. სახეობა. ყოველწლიურად ათეულობით ახალი სახეობის გამოვლენა ხდება. მიაჩნიათ, რომ ამჟამად დედამიწაზე 5 მილიონზე მეტი სახეობა სახლობს (გრანგი, 1991). სისტემატიკურ ტაქსონებში (გვარი, ოჯახი, რიგი, კლასი და მისთ.). სახეობები არათანაბრადაა განაწილებული. მაგალითად, მწერების კლასი 750 ათასზე მეტ სახეობას შეიცავს, ხოლო რეპტილიების ნისკარტათეიანისებრთა რიგში ამჟამად მცხოვრები ერთადერთი სახეობა ტუატარა (ჰატერია, *Sphenodon punctatus*) არის გაერთიანებული; ასევე შიშველთესლოვანების გინკოალეების რიგში ამჟამად ერთი ოჯახია თავის ერთი სახეობით – გინკოთი (*Ginkgo biloba*) წარმოდგენილი.

სადღეისოდ სახეობის ცნების საყოველთაოდ აღიარებული განმარტება ჯერ კიდევ არაა შემუშავებული. გვაქვს მხოლოდ სახეობის ფორმულირება

სახეობა წარმოადგენს ევოლუციის პროცესის თვისებრივ ეტაპს.

სახეობა არის ინდივიდთა ერთობლიობა, რომელთაც აქვთ საერთო მორფოფიზიოლოგიური ნიშნები და ერთმანეთთან შეჯვარების უნარი, ქმნიან პოპულაციების სისტემას, რომლებიც საერთო (მთლიან ან წყვეტილ) არეალს იკავებენ; სახეობები ბუნებაში გამოიწველია ერთმანეთისგან და მდგრად გენეტიკურ სისტემას ქმნიან.

ნებისმიერი განმარტება არასრულია და არ ამოწურავს ცნებას. ბუნებრივია წარმოდგენილი სახეობის განმარტებაც ნაკლებია. ამდენად საჭიროდ მიგვაჩნია მოვთხოვთი მნიშვნელოვანი დამატების შეტანა. ნებისმიერი სახეობა წარმოადგენს პოპულაციათა რთულ სისტემას, რომელთა ფორმირება კონკრეტული ეკოსისტემის ეკოლოგიურ ნიშებში მიმდინარეობს. პოპულაციათა ამ სისტემას საერთო ევოლუციური ბედი გააჩნია. ჩვეულებრივ, თითქმის ყველა სახეობა პოლიტიპურია ე.ი. შეიცავს მორფოლოგიურად განსხვავებულ (ქვესახეობა, ნახევარსახეობა და მისთ.) ჯგუფებს.

სადღეისოდ სახეობათა უმნიშვნელო ნაწილია სრულყოფილად შესწავლილი. მათი გარკვევისას შესაძლებელია მემოდა მოყვანილი ფორმულირების ყველა პუნქტს გაეცეს პასუხი. ნეონტოლოგიური (ამჟამად მცხოვრები) სახეობების შესწავლით გაირკვა, რომ ბუნებაში ისინი განსხვავდებიან მორფოლოგიურად ან ფიზიოლოგიურად; ეკოლოგიურად ან ეთოლოგიურად, ასევე გეოგრაფიული გავრცელებით. ერთი და იმავე სახეობის პოპულაციის წევრები თავისუფლად ეჯვარებიან ერთიმეორეს (ჰანმიქსია), განსხვავებული სახეობები კი ერთმანეთისგან რეპროდუქციულადაა იზოლირებული. მაშასადამე სახეობის იდენტიფიცირებისას არსებითი მნიშვნელობა მისი შემადგენელი ინდივიდების ერთმანეთთან შეჯვარებისა და ნაყოფიერი მთამომავლობის წარმოქმნის უნარს ენიჭება.

პრინციპული ხასიათის სიმძნელე იქმნება აგამურ (უსქესო), ობლიგატურ პართენოგენემურ და მკაცრად თვითგამანაყოფიერებელ ფორმებში. მაგრამ სახეობები ამდაგვარ ფორმებსაც მოეპოვებათ. ამჟამად სახეობას განმარტავენ, არა როგორც დახშულ გენეტიკურ სისტემას, არამედ მდგრად გენეტიკურ სისტემას. ამდაგვარი ფორმირებისას წარმოდგენილი სახეობის კონსეფსია ვრცელდება ნებისმიერ სახეობაზე; მათ შორის აგამურ, ობლიგატური პართენოგე-

ნებულ და თვითგამანაყოფიერებელ სისტემებზე. ასეთ ფორმებში სახეობად მიჩნეულია ახლო მდგომ ბიოტიპთა სისტემები — ფენოტიპურად ახლომდგომი ინდივიდები, რომელთაც გააჩნიათ ახლონათესაური გენოტიპები, საერთო არეალს იკავებენ და საერთო ევოლუციური ბედი აქვთ. მათი ერთიანობა გენოტიპთა ერთგვარონობითაა განპირობებული. ხატოვნად თუ ვიკცყვით, აგამური ფორმები მრავალი მცირე ნაწილებისგან შედგენილ ერთ დიდ ორგანიზმად შეიძლება წარმოვიდგინოთ. ამასთანავე აგამურობა, პართენოგენეზობა და თვითგამანაყოფიერებლობა მეორეული მოვლენაა, რომელიც ევოლუციის პროცესში ამ მიმართულებით სპეციალიზებულ ჯგუფებს ჩამოუყალიბდათ. მოგვიანებით მათ შეიძინეს რეკომბინაციის სხვადასხვა მექანიზმები. ასე მაგალითად, მიკროორგანიზმებს საამისოდ გააჩნიათ გრანსფორმაცია, გრანსდუქცია და კონუგაცია. გრანსდუქციით ვირუსების მეშვეობით ხორციელდება გენეტიკური მასალის ლატერალური ანუ პორიზონტული გადატანა ერთი ბაქტერიული უჯრედიდან მეორეში. ბოლო პერიოდში ანალოგიური მოქმედების მექანიზმები გამოვლენილია ეუკარიოტულ ორგანიზმებშიც (იხ. § 5.3. და 12.10).

პრინციპული სიმწვე იქმნება „სახეობის“ ცნების პალეონტოლოგიაში გამოყენების შემთხვევაშიც. პალეონტოლოგი იკვლევს სხვადასხვა განამარხებულ ფორმას, განფენილს, როგორც სივრცეში (მსგავსად ნეონტოლოგიისა) ისე დროში. შეუძლებელია თემის — „ურთიერთ შეჯვარების უნარის“ გამოყენება, რითაც ახლონათესაურ ურთიერთდამოკიდებულებას აღგენენ. პალეონტოლოგიაში პრაქტიკულად გამოიყენება მორფოლოგიური და რეკონსტრუქციულ-ბიოლოგიური (ცხოველმყოფელობის პროდუქტები, ნაფეხურები, კაპროლიტები და მისთ.) კრიტერიუმი. სახეობრივი რანგით ნამარხი ფორმების გამიჯვნა იშვიათ შემთხვევაში შეიძლება. კერძოდ, როდესაც ერთსა და იმავე ადგილას განსხვავებულ პორიზონტულ სიბრტყეში მრავალი მორფოლოგიურად განსხვავებული ფორმაა განამარხებული. ამდენად სახეობის მემოთ მოყვანილი განსაზღვრების გამოყენება პალეონტოლოგიაში შეუძლებელია. პალეონტოლოგიაში ფილოგენეზური ხის მონაკვეთს, რომელიც პალეონტოლოგიური სახეობის ექვივალენტურია აღნიშნავენ გერმინით ფრაგრია (ფილუმი).

სახეობის მოგადი: დისკრეტულობა: სახეობა სიცოცხლის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი დონეა. იგი სიცოცხლის კომპლექსური და რთული საფეხურია. ცალკეული სახეობა სივრცეში განცალკევებულია (დისკრეტულია) სხვა ანალოგიური ფორმირებისგან. იგი ფლობს სპეციფიკურ ორგანიზაციას და თაობათა უწყვეტ რიგში ამ

სპეციფიკურობის შენარჩუნების უნარს. **რიცხოვნობა**. სახეობა შედგება მრავალი ინდივიდისაგან. გააჩნია რიცხოვნობის საშუალო დონე, რომელიც მნიშვნელოვან მახასიათებელს წარმოადგენს. **ერთიანობა**. სახეობა რთულად ორგანიზებული სისტემაა. მოუპოვება რთული შინაგანი სტრუქტურა, რომელიც გენთა ნაკადით ერთიმეორესთანაა დაკავშირებული და იქმნება უნიკალური ერთიანი გენეტიკური სტრუქტურა – გენოფონდი. **მდგრადობა**. სახეობის შემაღლენელი ინდივიდების არსებობა დროში განსაზღვრულია. სახეობაში მიმდინარეობს თაობათა მონაცვლეობის პროცესი, რის გამოც იგი ხანგრძლივი დროის განმავლობაში არსებობს (ე.ი. დროსა და სივრცეში). სახეობის არსებობა დროში არ არის დაპროგრამებული. **ისტორიულობა**. მიუხედავად იმისა, რომ სახეობის არსებობის ვადა დროში არ არის განსაზღვრული მისი მდგრადობა და ერთიანობა ფარდობითია. თაობათა უწყვეტ რიგში (ე.ი. დროში) მიმდინარეობს თვისებრივი ცვლილებები ე.ი. ევოლუირებს. ევოლუციის ფაქტორების პირუკუ მოქმედება გარკვეულ გარემო პირობებში მის ამოწყვეტას იწვევს. როგორც ახალ სახეობათა წარმოქმნა, ისე ამოწყდომაც წარმოადგენს ბუნებრივ პროცესს. ყოველ სახეობას მისთვის დამახასიათებელი ფილოგენია აქვს.

11.3. სახეობის კრიტერიუმები

სახეობები ერთმანეთისაგან მრავალი ნიშან-თვისებით განსხვავდებიან. ერთ გვარში გაერთიანებული მონათესავე სახეობები საერთო მსგავსების მიუხედავად განსხვავდებიან მორფოლოგიურად, გეოგრაფიული გავრცელებით, ასევე ქცევებით, ფიზიოლოგიური ნიშნებით და სხვ. სახეობისათვის დამახასიათებელ ნიშან-თვისებებს კრიტერიუმებს უწოდებენ. კრიტერიუმებს ბუნებიდან სახეობის გამოსაყოფად იყენებენ. განასხვავებენ სახეობის რამდენიმე კრიტერიუმს.

მორფოლოგიური კრიტერიუმი. მეცნიერებაში გამოყენებულ კრიტერიუმთა შორის ერთ-ერთი უძველესია. იგი ეფუძნება ერთ სახეობაში გაერთიანებული ინდივიდების მორფოლოგიურ მსგავსებას. იგი ერთადერთი კრიტერიუმი, რომელიც პალეონტოლოგიაში გამოიყენება. ამ მეთოდით მსჯელობენ გარდაქმნის დონეზე. ერთიმეორეს აღარებენ თანამედროვე ფორმებს, ასევე თანამედროვე და წინაპარ ფორმებს. ერთ გვარში გაერთიანებული (მონათესავე) სახეობის ერთი ნაწილი მორფოლოგიურად მკვეთრად განსხვავდება, მეორე ნაწილი – უმნიშვნელოდ. უკანასკნელ შემთხვევაში ახლომონათესავე სახეობები მორფოლოგიური ნიშნებით ერთიმეორეს ფარავენ, რის

გამოც გაძნელებულია ბუნებიდან სახეობის გამოყოფა-იდენტიფიკაცია.

ჩრდილო ამერიკაში გაერცელებულ დროზოფილაში (*D. pseudoobscura*) უწინ აერთიანებდნენ ორ ქვესახეობას. გენეტიკური გამოკვლევებით დაადგინეს, რომ ისინი ორი რეპროდუქციულად იზოლირებული სახეობაა. ეს ორი სახეობა მორფოლოგიური ნიშნების მიხედვით (სანერწყვე ჯირკვლების ფორმა, ფრთების ზომა და სხვ.) უმნიშვნელოდ განსხვავდება. ასევე ეკოლოგიური თავისებურებებით განსხვავება უმნიშვნელოა. ერთი მათგანი სიცივის ამტანია, გავრცელებულია უფრო ჩრდილოეთით და მთიან რაიონებში. განსხვავებებიან სქესობრივი მომწიფების ვადებით: ერთი მწიფდება გამოჩეკიდან 32-36 სთ, მეორე კი 44-48 სთ-ის შემდეგ.

მორფოლოგიური კრიტერიუმით შეუძლებელია სახეობა-ორეულების გამოყოფა. სახეობა-ორეულები გარეგანი ნიშნებით თითქმის არ განსხვავდებიან, რადგან ევოლუცია სადაიგნოსტო ნიშნების დივერგენციის გზით არ მიმდინარეობდა. ასეთი ფორმები ხშირად გვხვდება უხერხემლო ცხოველებში, ხერხემლიანებში კი იშვიათია. იგი გამოვლენილია ამფიბიებში, ქვეწარმავლებში, ფრინველებში, ძუძუმწოვრებშიც (მცირე ზომის მღრღნელებში). ჩვეულებრივ მემინდვრიაში გვხვდება ორი სახეობა-ორეული. ერთს 46, მეორეს კი 54 ქრომოსომა აღენიშნება. ასევე შავ ეერთავაში ერთ სახეობას 38, ხოლო მეორეს 42 ქრომოსომა აქვს. ვინაიდან ზოგჯერ სახეობები მორფოლოგიურად მკაფიოდ არ არიან გამიჯნული, ხოლო ზოგიერთი მათგანი (სახეობა-ორეულები) პრაქტიკულად მორფოლოგიური ნიშნებით არ განსხვავდებიან, ამდენად, მხოლოდ ეს კრიტერიუმი არ არის საკმარისი იმის განსასაზღვრავად, თუ რომელ სახეობას ეკუთვნის ინდივიდი.

ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური კრიტერიუმი. ამ კრიტერიუმის მიხედვით ერთსა და იმავე სახეობაში გაერთიანებულ ინდივიდებში მსგავსი ცხოველქმედების პროცესები უნდა მიმდინარეობდეს. გამოიკვება, რომ მონათესავე სახეობები ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური ნიშნებით ნაკლებ განსხვავდებიან. გარკვეული სპეციფიკური სახის მალაქმოლექულური ორგანული ნივთიერებების სინთეზი დამახასიათებელია ცალკეულ სახეობათა ჯგუფებისათვის. მაგ, ალკალიდების სინთეზით და დაგრუვების უნარით ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან ერთ ოჯახში (მალყურძენასებრთა, შროშანისებრთა, ორქიდეისებრთა და სხვ.) გაერთიანებული სახეობები.

მოლეკულური ბიოლოგიის უახლესი მეთოდების გამოყენებით შესწავლილია C ციკოქრომისა და სისხლის პიგმენტების სტრუქტურა ცხოველებში. გამოიკვება, რომ პემოგლობინის სტრუქტურა სისტემა-

ტიკურად ახლო მდგომ სახეობებში მსგავსია. იგივე კანონზომიერება ვლინდება მრავალი სპეციფიკური ცილის მიმართაც. ინსულინი მხოლოდ ქორდიანებშია აღმოჩენილი. ამ პორმონის სტრუქტურის შესწავლამ ცხადყო, რომ ამინომჟავური შემადგენლობა ყველა მათგანში თითქმის მსგავსია. მსგავსი შედეგებია მიღებული გენოსისტემატიკის მეთოდების გამოყენებითაც. მონათესავე სახეობათა ღმწ ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობით უმნიშვნელოდ განსხვავდებიან. ზოგიერთი ამინომჟავის (მაგ. ლიზინი) მეტაბოლიზმის გზა მონათესავე ცხოველებში განსხვავებულია, მაშინ როდესაც სისტემატიკურად დაცილებულ სახეობებში (*E.coli*, *N.crassa*) ზოგიერთი ამინომჟავას (მაგ., არგინინი, პისტიდინი) მეტაბოლიზმი ერთნაირია. ამრიგად, მხოლოდ ეს კრიტერიუმი არ არის საკმარისი სახეობის იდენტიფიკირებისათვის.

გეოგრაფიული კრიტერიუმი. სახეობას განსაზღვრული არეალი უჭირავს, ე.ი. მისთვის ხელსაყრელ პირობებში გვხვდება. სახეობის არეალის განსაზღვრულობა ეკოლოგიური პირობების დისკრეტულობაზე მიუთითებს. ამიგომაც მას ეკოლოგიურ კრიტერიუმთან აერთიანებენ და ეკოლოგიურ-გეოგრაფიულ კრიტერიუმს უწოდებენ. არეალის ფართობი, ფორმა და განლაგება ბიოსფეროში მნიშვნელოვანი სახეობრივი ნიშანია. ყოველ სახეობას თავისთვის გამოსადეგი ტერიტორია უჭირავს, აქვს წარმოშობის კერა. იგი სპეციფიკურ დამოკიდებულებას ამყარებს არეალში გავრცელებულ სხვა სახეობებთან. სახეობის დახასიათება არაა სრულყოფილი, თუ არ მიენიშნა არეალის სპეციფიკური თავისებურებები.

მაგრამ ამ კრიტერიუმსაც არაერთი ნაკლოვანება აღენიშნება, რის გამოც იგი სახეობის დასახასიათებლად უნივერსალური არ არის. არსებობენ ისეთი სახეობები, რომელთაც ერთი და იგივე არეალი გააჩნიათ. მაგალითად, ქონდარა ფიჭვის (*Prunus pumila*), მიდენლორფის არყს (*Betula middendorffii*), დაურჩის ლარიქსს (*Larix daurica*) და სურნელოვან ვერხვს (*Populus suaveolens*). ისინი მჭიდროდ არიან ერთმანეთთან დაკავშირებულნი და ერთსა და იმავე თანასაზოგადოებაში შედიან. ბუნებაში გვხვდება კოსმოპოლიტი სახეობები, რომლებიც გავრცელებულია მთელი დედამიწის ზედაპირზე ან მის უმეტეს ნაწილში. ზოგ მათგანს ესა თუ ის კონტინენტი ან აკვატორია უკავია. ამ შემთხვევაში გეოგრაფიული კრიტერიუმი თავის მნიშვნელობას კარგავს. კოსმოპოლიტი სახეობებია მაგ., დელფინი ორცინუსი (*Orcinus orca*), ჭაობის ბუ (*Asio flammeus*), ყორანი (*Corvus corax*), ლელი (*Phragmites communis*), წყლის მრავალძარღვა (*Alisma plantago*), ჭინჭარი (*Urtica dioica*) და სხვ. სწრაფგანსახლებად სახეობებს

შემოსამღვრელი არეალი არ გააჩნიათ. არეალი არ გააჩნია ადამიანის მიერ უნებურად გავრცელებულ სახეობებს (სახლის თაგვი, ვირთაგვა, გარაკანა, ოთახის ბუზი და სხვ.) და რუდერულ მცენარეებს. ამრიგად, მხოლოდ გეოგრაფიული კრიტერიუმები არაა საკმარისი სახეობის განსასამღვრავად.

გენეტიკური კრიტერიუმები სახეობის რანგის განსამღვრისათვის მთავარი და ყველაზე სარწმუნო კრიტერიუმია. ამ კრიტერიუმის საფუძველია სახეობის გენეტიკური ერთიანობა. სახეობა არის დახმული რეპროდუქციულად იზოლირებული სისტემა. იგი შედგება ღია ქვესისტემებისაგან – პოპულაციებისაგან. რეპროდუქციული იზოლაცია ძირითადი დებულებაა სახეობის ბიოლოგიურ კონსეფუციაში. სახეობაში გაერთიანებულ პოპულაციებს შორის მიმდინარეობს გენთა ნაკადი. იგი ცალკეული პოპულაციის იზოლირებული გენოფონდების ინტეგრაციას უზრუნველყოფს, რაც სახეობის ერთიანობას განაპირობებს (იხ. 7.3). არსებობს წყვეტილი არეალის მქონე სახეობები (მაგ., ცისფერი კაჭკაჭი, ხლაკუნა, ისლი და სხვ.), ასევე აგამური ფორმები, ობლიგატური პართენოგენეზური სახეობები. ფორმები, რომლებიც მხოლოდ თვითგანაყოფიერებით მრავლდებიან. მეშობ დასახელებულ ფორმებს შორის გენეტიკური ინფორმაციის გაცვლა არ მიმდინარეობს და ინდივიდთა გენეტიკური ერთიანობა არ წარმოიქმნება.

მეორე მხრივ, ზოგჯერ ახლო მდგომ სახეობებში გაერთიანებული ინდივიდები ერთმანეთს ეკვარებიან და ფერტილურ შთამომავლობას წარმოქმნიან. ასეთ სახეობებში დამოუკიდებელი გენეტიკური სისტემის რღვევა არ ხდება. ამდენად სახეობა წარმოადგენს გენეტიკურად მდგრად სისტემას.

თეორიულად შემუშავებული კრიტერიუმების პრინციპების პრაქტიკული გამოყენება გაძნელებულია. სახეობის დასადგენად ყველა კრიტერიუმის გამოყენება შეუძლებელია. კონკრეტულ შემთხვევაში ინდივიდების დაჯგუფების რანგის განსამღვრა ხელმისაწვდომი კრიტერიუმებით ხორციელდება. მართალია, სახეობა დისკრეტული სისტემაა, მაგრამ თუ რომელ სახეობას ეკუთვნის ესა თუ ის ინდივიდი, მისი განსამღვრა ყოველთვის არ არის ადვილი.

11.4. სახეობის სტრუქტურა

არეალი

სახეობა არის სიცოცხლის ორგანიზაციის ერთ-ერთი იერარქიული დონე და ამასთანავე ძირითადი ტაქსონომიური ერთეული. სახეობის ელემენტარულ სტრუქტურულ ერთეულს პოპულაცია წარმოადგენს.

სახეობის შემადგენელ სტრუქტურებს, რომლის ერთიანობა გენთა ნაკადით მიიღწევა, გენოფონდი განსაზღვრავს. სახეობისათვის ნიშანდობლივია სივრცობრივი სტრუქტურა ე.ი. მას გარკვეული არეალი უკავია. არეალი ეწოდება დედამიწის ზედაპირის (ხმელეთი ან აკვატორია) იმ ნაწილს, რომელიც ამა თუ იმ სახეობას უკავია. არეალში სახეობა არათანაბრადაა გავრცელებული. სახეობას მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ადგილსამყოფელი უკავია. შემდგომში შესაძლოა სახეობა განსახლდეს და არეალი განიერცოს, ან პირუკუ ამოწყდომის გამო მნიშვნელოვნად შემცირდეს. არეალი სახეობის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მახასიათებელია, მიუხედავად იმისა, რომ იგი მუდმივი და უცვლელი არ არის.

არეალი შეიძლება იყოს მთლიანი (უწყვეტი) ან წყვეტილი (დიშუნქიური). არეალი მთლიანია, როდესაც მთელ მის სივრცეზე სახეობას თავისი სასიცოცხლო მოთხოვნილების შესაბამისი ყველა ადგილსამყოფელი უკავია. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებაში აბსოლუტურად უწყვეტი არეალი არ არსებობს; კერძოდ მჭიდროდ დასახლებული ტერიტორიები შედარებით მეჩხრად დასახლებულ ან დაუსახლებელ ტერიტორიებს ცვლიან. მამასადამე სახეობა არეალის ფარგალში მისთვის შესაფერის ეკოლოგიურ პირობებში გვხვდება.

მცენარეებიდან მთლიანი არეალის ნათელ სურათს იძლევა ციმბირის ტაიგის შემქმნელი სახეობები: ციმბირული ფიჭვი (*Pinus sibirica*), ციმბირული ნაძვი (*Picea obovata*) და ციმბირული სოჭი (*Abies sibirica*); ევროპის ტერიტორიაზე გაბატონებული ევროპული ნაძვი (*Picea excelsa*); საქართველოს დასავლეთ ნაწილში მასიურად გავრცელებული აღმოსავლური ნაძვი (*P. orientalis*). ცხოველებიდან – კურდღელი (*Lerus europaeus*), ციყვი (*Sciurus vulgaris*), მელა (*Vulpes vulpes*), მგელი (*Canis lupus*) და სხვ.

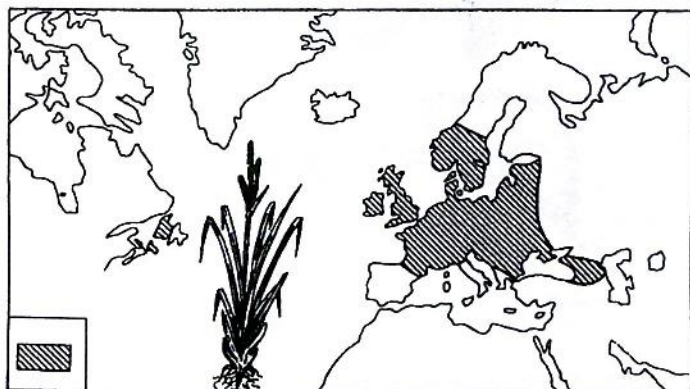
წყვეტილი არეალის შემთხვევაში სახეობის გავრცელების არე იმდენადაა დაშორებული მეორისგან, რომ მათ შორის ყოველგვარი კონტაქტი (გენთა ნაკადი) გამორიცხულია. დიშუნქიურ არეალს ფლობს პრომეთესეული მემინდვრია (*Prometheomys schaposchnikovi*) რომელიც ოთხი იზოლირებული პოპულაციითაა წარმოდგენილი, მათგან ორი დიდ კავკასიონზე ბინადრობს, ორიც კი – მცირე კავკასიონზე. იგივე ითქმის არჩვის (*Rupicarpa rupicarpa*) შესახებ. იგი გავრცელებულია კავკასიონზე, პირინეებზე, კარპატებზე და ტაურის მთებზე (სურ. 11.1). მათი არეალი მრავალი ათეული კილომეტრით არის დაშორებული. მცენარეებიდან შეიძლება დავასახელოთ კავკასიისა და ევროპის გარკვეულ ტერიტორიაზე გავრცელებული ბუერა (*Petasites albus*).



სურ. . II.1. ალპური დიზუნქციური არეალის გიპური ნიმუშია არჩის (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) გაერთელება. იგი გვხვდება ცენტრალური და სამხრეთ ევროპის მთიან რაიონებში, კავკასიასა და მცირე აზიაში. მეოთხეულ პერიოდში გამყინვარებამ არეალის დანაწევრება გამოიწვია (ა. იაბლოკოვი, 1987).

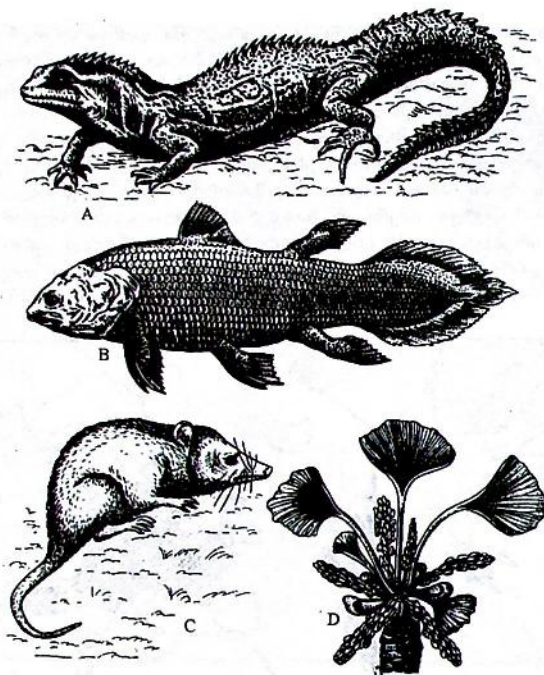
წყვეტილი არეალი რიგ შემთხვევაში სახეობის ისტორიას ასახავს. წარსულში ვრცელი არეალი იზოლირებულ ნაწილებად ან უკანდახევის გამო სადღეისოდ ორ ან მეტ დიზუნქციურ არეალად არის ჩამოყალიბებული. პლეისტოცენში კლიმატის მკვეთრმა ცვლილებამ (გამყინვარება) ცისფერი კაჭკაჭის (*Cyanopica ciana*) და თევზხლაკუნას (*Misgurnus fossilis*) არეალის დანაწევრება გამოიწვია. ეს

სითბოს მოყვარული ცხოველები ევრაზიაში ფართოდ იყვნენ გავრცელებული. გამყინვარების შედეგად საკმაოდ ვრცელ ტერიტორიაზე გადაშენდნენ. ამჟამად ისინი დასავლეთ ევროპისა და შორეულ აღმოსავლეთშია შემორჩენილი (იხ. სურ. 7.4). კონტინენტთაშორისი დიზუნქციის სანიმუშოდ შეიძლება დაეასახელოთ ქვედა ღვეონში ფართოდ გავრცელებული ორგვარადმსუნთქავი თევზები, რომლებიც უმნიშვნელო ფორმების სახით სადღესოდ შემორჩენილია ავსტრალიის, აფრიკისა და სამხრეთ ამერიკის ბოგიერთ წყალსატევში. მცენარეებიდან მსგავს არეალს ფლობს ისლი (*Sarex hostiana*), რომელიც ევროპის გარკვეულ ტერიტორიაზე (მათ შორის კავკასიაში) გვხვდება, ასევე ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთ სანაპირო უკაჟია (იხ. სურ. 11.2).



სურ. 11.2. ისლის *Sarex hostiana* წყვეტილი არეალი. არეალის ერთი ნაწილი ევროპის კონტინენტზეა. მეორე კი ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთ სანაპიროზე. არეალის გაყოფა ამერიკის და ევრაზიის კონტინენტების დათიშვამ გამოიწვია (ნ. გიმოფეევ-რუსოვსკი და თანაავტ., 1977).

წყვეტილი არეალის ჩამომყალიბებლად რიგ შემთხვევაში ანთროპული ფაქტორი გვევლინება. ტიპურ მაგალითს სიასამურის (*Martes zibelinea*) არეალი წარმოადგენს. ძვირფასი ბეწვის გამო ცხოველის უსისტემო რეწვამ არეალის ფრაგმენტაცია გამოიწვია (იხ. სურ. 7.5).



სურ. 11.3. რელიქტიური ფორმები: A – ჰატერია (*Sphenodon punctatus*); B – ლატიმერია (*Latimeria chalumnae*); C – ოპოსუმი (*Didelphis marsupialis*); D – გინგო (*Ginkgo biloba*) (ა. იაბლოკოვი, ა. იუსუპოვი, 2004).

განასხვავებენ ვრცელ (ფართო) და ვიწრო არეალს. ფართო არეალს ხშირად უკავია მთელი კონტინენტი ან რამდენიმე კონტინენტი, მთელი ზღვა ან მთელი ოკეანე. ვრცელ არეალს ფლობს კოსმოპოლიტი სახეობები. ასე მაგალითად, ჭაობის ბუ, ყორანი, ჩვეულებრივი დელფინი, დელფინი ორცინუსი, მელა, მგელი, ჭინჭარი, წყლის მრავალძარღვა, წყლის ვაზი, ლელი და სხვ.

ვიწრო არეალი ენდემურ სახეობებს უკავიათ. ენდემები ეწოდება იმ სახეობებს, რომლებიც გავრცელებულია მხოლოდ განსაზღვრულ

რეგიონში (რაიონი, ოლქი, ქვეყანა და მისთ.) და სხვაგან არსად არ გვხვდება. ენდემების არეალი შეიძლება განისაზღვროს მხოლოდ რამდენიმე მწვერვალთ ან მღვიმით, კონკრეტული კონტინენტიდან დიდად დამორებული კუნძულით, რომელიმე ტბით და სხვ. ასე მაგალითად, კუნძულ მადაგასკარზე (გამოყოფენ ზოოგეოგრაფიულ ქვეოლქად) გავრცელებულ ძუძუმწოვართა 36 გვარიდან 32 გვარი ენდემურია, ხოლო ფრინველების 127 გვარიდან თითქმის ნახევარი. წმინდა ელენეს კუნძულზე (ატლანტის ოკეანე) მოსახლე უმაღლესი მცენარეების 85% ენდემური ფორმებითაა წარმოდგენილი. ბაიკალის ტბაში (აზია), ფაუნის სახეობათა რაოდენობის 75% ენდემურია. კავკასიაში, მათ შორის საქართველოში, მრავალი ენდემური სახეობაა გავრცელებული. მაგალითად, კავკასიური სალამანდრა, კავკასიური გველგესლა, კავკასიური შურთხი, კავკასიური როჭო, აღმოსავლეთ კავკასიური და დასავლეთკავკასიური ჯიხვი, მეგრული არყი, იმერეთის მუხა, ქართული მამბახი, არმაზის მაჩიტა და სხვ.

უკიდურესი ვიწრო არეალი ნიშანდობლივია რელიქტური (ე.წ. პალეოენდემები) სახეობებისათვის. რელიქტებს უწოდებენ წარსულ გეოლოგიურ ეპოქებში ფართოდ გავრცელებულ ფლორისა და ფაუნის შემორჩენილ სახეობებს. ისინი შემონახულია მათი ფართოდ გავრცელების ეპოქისდროინდელ პირობების მსგავს გარემოში. რელიქტების სანიმუშო მაგალითია მცენარეებიდან გინკგო, ველევიჩია, არაუკარია, მაგნოლია; ცხოველებიდან – ლაგიმერია, პატერია, ოპოსუმი, იხენისკარტა, ექიდნა და სხვა (სურ. 11.3). საქართველოში გავრცელებული რელიქტებიდან აღსანიშნავია: ძელქვა, წყავი, პონგოური შქერი, წაბლი, მრგვალი წამალი, ბიჭვინთის ფიჭვი, ელდარის ფიჭვი, კავკასიური გველგესლა და სხვ. (დამატებით იხ. § 3 და 4).

ტერიტორიული ურთიერთდამოკიდებულების მიხედვით სახეობები შეიძლება დაჯგუფდეს შემდეგნაირად: ალოპატრიული და სიმპატრიული. ალოპატრიულ სახეობებს უჭირავთ სხვადასხვა გამოცალკეებელი, გადაუფარავი არეალები, ხოლო სიმპატრიულ სახეობებს – გადამფარავი ან ერთი საერთო არეალი. ტერიტორიულ ურთიერთდამოკიდებულებას იმოლაციის ფორმები და სახეობათა წარმოშობა განსაზღვრავს (იხ. § 7.5 და 12).

სახეობის პოლიტიპურიობა

ჯერ კიდევ დარვინი, სახეობის აღმავლობას ტერიტორიის გავრცობასა და ჯგუფებად დაყოფას უკავშირებდა. იგი აღნიშნავდა: „მეტად აყვავებული სახეობები ანუ მათ გაბატონებული შეიძლება

ეწოდოს, – ისეთები, რომლებიც ფართოდაა გავრცელებული, მეგაღ დაქსაქსულია და ყველაზე მდიდარია ინდივიდებით, – ხშირად დასაბამს აძლევენ კარგად გამოხატულ სახეობებს, რომლებიც ჩემი ღრმა რწმენით ჩანასახოვანი სახეობებია“.

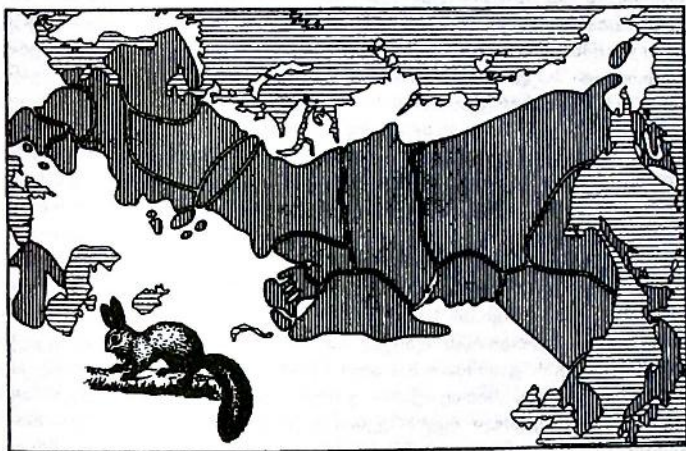
სახეობაში დიფერენცირებული ჯგუფების არსებობის იდეამ შემდგომი განვითარება ევოლუციის სინთეზურ თეორიაში პოვა, სახეობის პოლიტიკურობის კონცეფციის სახით. ე. მაირის მიხედვით, სახეობა პოლიტიკურია თუ მასში ორი ან მეტი ქვესახეობა, რასა ან პოპულაციაა გავრთიანებული. მონოტიკური სახეობები ქვესახეობებს არ შეიცავენ. ცოცხალ ბუნებაში პოლიტიკური სახეობები ფართოდაა გავრცელებული, კერძოდ ფარულთესლოვანებში, ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში სადღესოდ აღწერილი სახეობებიდან 75% პოლიტიკური აღმოჩნდა.

ქვესახეობა არის ლოკალურ პოპულაციათა ერთობლიობა, რომელსაც სახეობის არეალის გარკვეული ტერიტორია უჭირავს და ამავე სახეობის სხვა პოპულაციების ინდივიდებისგან მდგრადი მორფოლოგიური ნიშნებით განსხვავდება. ამდაგვარი ტაქსონომიური განსხვავება მხოლოდ იმ შემთხვევაშია სარწმუნო, როდესაც პოპულაციის ან პოპულაციათა ჯგუფის ინდივიდთა არანაკლებ 75% ფლობს სხვა პოპულაციებისგან განმასხვავებელ ნიშნებს. როდესაც ამ პირობას აკმაყოფილებს ქვესახეობა, მაშინ მას გამოყოფენ დამოუკიდებელ ტაქსონად. ქვესახეობას გრინალური ნომენკლატურით აღნიშნავენ. მაგ, შუა რუსეთის მელა *Vulpes vulpes vulpes*, სტეპის მელა *V.v. stepensis*, ამიერკავკასიის მთის მელა *V.v. alticola*. ზოოლოგიურ სისტემატიკაში ქვესახეობა ყველაზე დაბალი ტაქსონომიური ერთეულია.

პოლიტიკური სახეობა არის კაეკასიის ენდემი მთის შროშანი (*Lilium monadelphum*). მისი არეალი ჩრდილოეთ კაეკასიას მოიცავს. იგი ორი ქვესახეობითაა წარმოდგენილი პირიქითა ხეესურეთში, თუშეთში, ხეესა და დალესტინის სარტყელში გვხვდება ქვესახეობა საქართველოს მთის შროშანი (*L.m. georgicum*), იგი მეორე ფორმისგან განსხვავდება მორფოლოგიური ნიშნებით. კერძოდ, მას გააჩნია მუქი ყვითელი უკანგადაგრებილი ყვავილსაფარი, მურა ფერის სამტვრები და იისფერი ღინვი (გაგნიძე, 2005).

ევრაზიაში გავრცელებული ციყვი (*Sciurus vilgaris*) მრავალ ქვესახეობას ფლობს, რომელთა არეალი ერთიმეორეს არ ფარავს (იხ. სურ. 11.4) კარელიასა და კოლის ნახევარკუნძულზე გავრცელებულ ქვესახეობაში ხშირად გვხვდება წითელკულა და წითელყურა ფორმები. უკრაინაში გავრცელებულ ფორმებს ზამთარში ბეწვი ყავისფრად აქვთ შეფერილი. საქართველოში მოსახლე ინდივიდების ზურგის მხა-

რე მურა მორუსო ჩალისფერია, მოშავო მურა წინწკლებით, კუდი მუქი წაბლისფერ-კანგისფერია. ციყვში გაერთიანებული ფორმები ალოპატრიული ქვესახეობებია.



სურ. 11.4. ევრაზიაში ციყვის (*Sciurus vulgaris*) ქვესახეობის არეალი (ლ. კაიდანოვი, 1996).

სიმპატრიული ქვესახეობების სანიმუშო მაგალითია ერთწლოვანი ბალახოვანი მცენარე გილია (*Gilia achilleifolia*). მასში ორი ქვესახეობაა გაერთიანებული რომელიც კალიფორნიის ვირჯინულ მუხნარშია გავრცელებული. ერთი მათგანი ჯვარედინ მგვერიაა. (მგვერავენ ფუტკრები). *G.a. achilleifolia* სავანის გიპის გყის შემოფარგლულ მზით განათებულ ველებზე იზრდება. გააჩნია მოლურჯო-იისფერი თავაკი. მეორე ქვესახეობა კი (*G.a. multicaulis*) მეჩხერტყეშია გავრცელებული. ის იკეთებს ღია შეფერილობის თავაკებს და არის თვითმგვერია. ვრცელ ტერიტორიაზე გყიანი და ღია ადგილები მონაცელებობს; რაც შესაბამისად გილიას ორივე ქვესახეობის გავრცელების ხასიათს განსაზღვრავს.

ბოტანიკურ ტაქსონომიაში ლოკალური ეკოლოგიური რასის სახით გამოყოფენ ეკოტიპს. ტერმინი შემოიგანა 1922 წ. შეედმა ბოტანიკოსმა გ. გურესონმა. ეკოტიპი არის სახეობაში გაერთიანებულ

მცენარეთა ჯგუფი, რომელთაც გააჩნიათ შემკვიდრულად განსაზღვრულ ნიშანთა კომპლექსი და შეგუებულია განსაზღვრულ საარსებო გარემოსთან – ბიოტოპთან. მაგალითად თურქესტანის ლეიამი აღწერილია მაღალმთის დაბალგანიანი სახესხვაობა (*Varietas*) – *Juniperus turcestanica* var. *fruticosa*. ეკოტიპი შეიძლება იყოს კლიმატური – (წარმოქმნილია კლიმატური ფაქტორების მოქმედებით), ედაფური (შეგუებულია სპეციფიკურ ნიადაგურ პირობებთან), ცენოტური (განსაზღვრულია მცენარეული თანასაზოგადოებით).

ქართულ მუხაში (*Quercus iberica*), რომლის არეალი მოიცავს კავკასიას, ლაზისტანსა და ჩრდილოეთ ირანს. საქართველოში გიპური ფორმის გარდა გვხვდება სამი სახესხვაობა. თრიალეთზე მშრალ კლიმატურ პირობებში ჩამოყალიბდა გრძელყუნწიანი მუხა (*Quercus iberica* var. *longipedunculata*) და კრებანდაყოფიანი მუხა (*Q.i.* var. *sorocarpa*), ხოლო იმერეთისა და აფხაზეთის კირქვიანებზე კომლოვსკისეული მუხა (*Q.i.* var. *kozlowskyi*) (გაგნიძე, 2000).

კლიმატური ეკოტიპის სანიმუშო მაგალითია *Atriplex litorale* ფორმები. შეეცის ქარისაგან დაცულ სამხრეთ სანაპიროზე გავრცელებულ მცენარეებს გააჩნიათ მაღალი სწორმდგომი ღერო. დასავლეთის სანაპიროებზე, სადაც ქარი გამუდმებით ქრის, დაბალგანიანი გვერდზე განტოცილი მცენარეებია გავრცელებული. სამხრეთ რაიონებში გავრცელებული ფორმებისგან განსხვავებით შეეცის ჩრდილოეთში სადაც მკაცრი კლიმატური პირობებია მცენარეებს გააჩნიათ მოკლე სავეგეტაციო პერიოდი და ადრე ყვავილობენ.

„კეებითი“ რასები გამოვლენილია ფიგოფაგ მწერებში. ისინი კონკრეტულ პატრონ მცენარეზე სახლობენ. ვიწროდ შეგუებული ფიგოფაგ მწერი ზოგჯერ იცვლის პატრონ მცენარესა და იფართოებს კეებით „რაიონს“. ვაშლის ნაყოფჭამიაში, რომელიც შემთხვევით შეტანილ იქნა ჩრდილოეთ ამერიკაში, რამდენიმე წლის შემდეგ ჩამოყალიბდა ახალი რასა, რომელიც კაკლისა და მსხლის ნაყოფს ამიანებს. მსგავსი მაგალითების დასახელება მრავალადაა შესაძლებელი.

მტნარი წყლის თევზებში (ორაგულისებრნი, ზუთისებრნი, კობრისებრნი...) გამოვლენილია სემონური ე.წ. „საგამაფხულო“ და „სამემოდგომო“ რასები. ისინი ვანსხვადებიან გოფობის პერიოდით. ორხილისა (მაკედონია) და სევანის (სომხეთი) ტბაში გავრცელებულ კალმასში გამოყოფენ ეკოლოგიურ იზოლატებს, რომლებიც განსხვავდებიან გოფობის პერიოდით, საქვირით ადგილით და სიღრმით.

სპეციფიურ ბიოტოპს (ეკოლოგიურად ერთგვაროვანი ტერიტორიის მონაკვეთი, რომელიც წარმოადგენს ამა თუ იმ ინდივიდთა დაჯგუფების ადგილს) ირჩევენ მეგამაფხულე ყარანის, ვერცხლისფერი

თოლიას, ჩხართვის რასები. ზაზუნას (*Peromyscus polinotus*) ორი განსხვავებული: ღია და მუქი შეფერილობის ფორმა გავრცელებულია შესაბამისად ღია ქვიშნარ და მუქ სუბსტრატზე.

საჭიროა აღინიშნოს, რომ შიგასახეობრივი დიფერენცირება თვით ფართოდ გავრცელებული სახეობებისათვისაც კი არ წარმოადგენს აუცილებელ პირობას. ამდაგვარი სიტუაცია ფრინველთა იმ დისპერსიული სახეობისთვისაა ნიშანდობლივი, რომელთა იუვენილური ფორმები გამოჩეკვის ადგილიდან შორ მანძილზე მიგრირებენ. გარეული იხვი (*Anas platyrhynchos*) ევრაზიისა და ჩრდილოეთ ამერიკის ვრცელ გერიგორიაზე ბინადრობს. ეს მიმომფრენი ფრინველი ქვესახეობად არ არის დიფერენცირებული. მხოლოდ გრენლანდიის ჩრდილო-დასავლეთ ნაწილში სახლობს მობუღარი ფორმა. სხვა ფორმებისგან განსხვავებით მათ კარგად განვითარებული თვალ-ცხვირის ჯირკვალი გააჩნიათ, ვინაიდან რეგულარულად ზღვის მლაშე წყალს იყენებენ სასმელად.

ბელურასნაირების მოციერთი სახეობა, მათ შორის დიდი წიფვივა, მეგაზაფხულე ყარანი და თეთრწარბა დისპერსიულ გიპს მიეკუთვნება. მათთვის ნიშანდობლივია მაღალი ეკოლოგიური პლასტიურობა, კერძოდ იკვებებიან ნაირგვარი საკვებით, გააჩნიათ გაწელილი გამრავლების პერიოდი და სხვადასხვა ადგილებში ბუდობენ.

სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა

ადგილობრივ პოპულაციათა ერთობლიობით იქმნება ეკოტიპი, ეკოლოგიური რასა და ქვესახეობა. მათი რაოდენობა სახეობის განსახლების ფართობზე და შიგასახეობრივ დიფერენცირებაზეა დამოკიდებული. სახეობის პოპულაციური სტრუქტურის შესწავლის საწყის ეტაპზე საჭიროა დადგინდეს პოპულაციათა შორისი საზღვარი, ხოლო შემდგომ მათ შორის არსებული განსხვავება (იხ. §3 და 4). პოპულაციები ჩვეულებრივ სხვადასხვა მოცულობის უწყვეტ რიგებს ქმნიან. მომდევნო ეტაპზე არკვევენ პოპულაციათა თანმიმდევრულ რიგებში ცვალებადობის ხარისხს. განსაკუთრებული ყურადღება ეთმობა სახეობის ერთიან არეალში განმხილოებული პოპულაციების – გეოგრაფიული იზოლატების (თუ ამდაგვარი მოეპოვებათ) გამოვლენას. ასევე მნიშვნელოვანია გამიჯნულ პოპულაციათა ან ქვესახეობათა საზღვარზე მკვეთრად გამრდილი ცვალებადობის ადგილის – პიბრიდული ზონის გამოვლენა. „კუნძულებრივად“ დასახლებულ (ფართო მნიშვნელობით) ან ძნელად გადასალახავი ბუნებრივი ზღუდეებით გამიჯნულ პოპულაციებს შორის საზღვარი მკაფიოდ არის გა-

მოხაგული. საზღვრის განსაზღვრისას გასათვალისწინებელია ცხოველთა გადაადგილებისა და გამრავლების თავისებურებები, მცენარეულში სპორებისა და თესვების გავრცელების შესაძლებლობები. არსებითია რეპროდუქტული არეალი, რომლითაც პოპულაციები მეტნაკლებად გამიჯნული უნდა იყვნენ ე.ი. გენთა ნაკადი მინიმალური სიხშირით უნდა მიმდინარეობდეს.

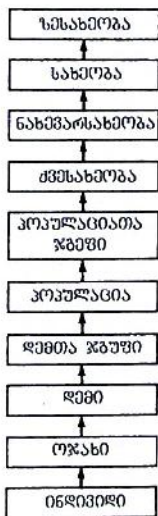
ფართო არიალის მფლობელ სახეობებში პოპულაციათა შორის მკვეთრი საზღვრის გავლება გაცილებით რთულია. გარდამავალი ფორმების არსებობა არ იძლევა საზღვრის გავლების საშუალებას. ხშირად ამა თუ იმ გეოგრაფიული (პორიზონტალური ან ვერტიკალური) მიმართულებით ურთიერთთანამიმედვერულად განლაგებულ პოპულაციათა რიგში შეინიშნება ნიშან-თვისებათა თანდათანობითი ცვლილება. კიდურა პოპულაციების წევრები მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისგან. მოსაზღვრე პოპულაციათა უწყვეტ რიგში რომელიმე ნიშნის (გრადიენტის) თანდათანობით ცვლილებას კლინური ცვალებადობა ეწოდება.

კლინები (ნიშანთა გრადიენტები) აღენიშნება თითქმის ყველა კონტინენტურ სახეობას. მათი წარმოქმნა გამოწვეულია კლიმატური და სხვა გარემო ფაქტორების სივრცობრივი ცვლილებებით, ასევე მიგრაციული პროცესის თანამდევით გენთა ნაკადით. რაც უფრო უახლოვდება პოპულაცია სახეობისათვის ნიშანდობლივ საზღვარს, მით მკვეთრად ვლინდება გარემოს არახელსაყრელი პირობების ზემოქმედება. დგება ისეთი ზღვარი, რომლის იქითაც შეუძლებელია სახეობამ განავრცოს საზღვარი. ამდენად სახეობის არეალის საზღვართან მეტწილად ყალიბდება გეოგრაფიული იზოლატები. ჩვეულებრივ საზღვრისპირა პოპულაციები არის მცირე ზომის, ნაკლებმდგრადი და შემადგენლობითაც ღარიბი.

გეოგრაფიული იზოლატი წარმოადგენს პოპულაციას ან პოპულაციათა ჯგუფს, რომელიც სივრცობრივად განცალკევებულია და ბუნებრივი ზღუდეები აბრკოლებენ გენთა მიმოცვლას ამავე სახეობის სხვა პოპულაციასთან. მუტაციური პროცესი მოქმედებს პოპულაციის დინამიკაზე და ხელს უწყობს მიკროევოლუციური პროცესის მიმდინარეობას. ამ სახით იზოლატები ევოლუციის ერთგვარ „მშვერავადაც“ გვევლინებიან, რამდენადაც ისინი არაორდინალურ, ხშირად ექსტრემალურ პირობებში იმყოფებიან. გეოგრაფიული იზოლატების სანიმუშო მაგალითს ოკეანური კუნძულები წარმოადგენს. ხშირად მათი გავრცელება ცალკეული კუნძულით შემოიფარგლება. სოლომონის კუნძულზე (წყნარი ოკეანე) გავრცელებული ფრინველების 52% იზოლატების სახითაა წარმოდგენილი. ხელიკი (*Lacerta mu-*

რის) პირინეის ნახევარკუნძულის ვრცელ ტერიტორიაზე მხოლოდ სამი რასითაა წარმოდგენილი, ხოლო ბალიარისა და პიტიუმის კუნძულზე (ხმელთაშუა ზღვა) იმავე სახეობის 50 ერთმანეთისგან კარგად გამიჯნული რასით სახლობს. მსგავსი მაგალითების ჩამონათვალი მნიშვნელოვნად შეიძლება განვივრცოს.

ამრიგად, სახეობა რთულ კომპლექსურ სისტემას წარმოადგენს. მასში რიგითობის მიხედვით გაერთიანებულია ურთიერთმოქმედი კომპონენტები (ნაწილები). სახეობის მნიშვნელოვანი ერთეული არის პოპულაცია. პოპულაციის შიგნით შეიძლება ჩვეულებრივ გამოიყოს გენეტიკური ნათესაობით ურთიერთდაკავშირებული დროებითი დაჯგუფებები. ასეთ ერთობლიობას ცხოველებში დემებს, მცენარეებში ბიოტიპებს უწოდებენ.



სურ. 11.5. სახეობის - მრავალგანზომილებიანი იერარქიული სისტემის აგებულების სქემა (ა. ბარნოვი, 1986).

თუ გეპოპულაციურ რიგებს განვიხილავთ მაშინ ცხოველებში რასებსა და ქვესახეობებს, ხოლო მცენარეებში ეკოტიპებსა და ქვესახეობებს გამოვაყენებთ (იხ. სურ. 11.5). სისტემატიკასა და ევოლუციურ

ბიოლოგიაში შიგასახეობრივი იერარქიული რანგების ერთიანი (ყველა საშეფოსათვის საერთო) ნომენკლატურა სადღეისოდ არ არის შემუშავებული. მაგრამ სახეობის პრობლემებზე მომუშავე ყველა ბიოლოგი ერთნაირი თეალსაზრისისაა; რომ სახეობა არის ღრისა და სიფრცეში ინტეგრირებული მრავალი დონის შემცველი ბიოქოროლოგიური ჯგუფების რთული იერარქიული სისტემა, რომლის ერთიანობა გენთა ნაკადით მიიღწევა.

11.5. სახეობა ევოლუციის მტაპია

ნებისმიერი სახეობა წარმოადგენს ორგანიზაციის სხვადასხვა დონეზე მყოფი იერარქიული რანგებისაგან შემდგარ რთულ სისტემას, ხოლო რანგებს შორის ინტეგრაცია გენეტიკური ინფორმაციის გაცვლის მეშვეობით ხორციელდება. მიუხედავად იმისა, რომ სახეობაში თავს იჩენს პოლიმორფიზმი და პეკეროგენულობა, სხვადასხვა იერარქიული დაჯგუფების არსებობისას, იგი ევოლუციური პროცესის უმცირესი დისკრეტული გენეტიკურად მდგრადი სისტემაა. სახეობის ბიოლოგიური არსი იმაში მდგომარეობს, რომ მას აქვს ნაირგვარი საიზოლაციო მექანიზმებით სხვა სახეობების გენთა ნაკადისაგან დაცული გენოფონდი. ერთი მხრივ სახეობა, როგორც ევოლუციის შედეგი, ერთიანი და მთლიანი სტაბილური სისტემაა; მეორე მხრივ იგი, როგორც ევოლუციური პროცესის საწყისი ეტაპი, დინამიურია, მკაფიო საზღვრები არ გააჩნია და ლაბილურია.

ნებისმიერი სახეობა შედგება დისკრეტული, დამოუკიდებელი საკუთარი ევოლუციური ბედის მქონე ერთეულებისაგან – პოპულაციებისაგან. პოპულაციათა შორის კავშირი გენთა ნაკადით მყარდება, რის შედეგადაც ერთიანი რთული სისტემა წარმოიქმნება. გენთა ნაკადი ხელს უშლის ცალკეულ პოპულაციასა და მის ჯგუფებში მნიშვნელოვანი ცვლილებების დაგროვებას. მისი მეშვეობით სახეობა რთული ინტეგრირებული სისტემის სახით არსებობს.

როდესაც პოპულაციათა შორის გენთა ნაკადი წყდება და მისი აღდგენა ხანგრძლივი დროის განმავლობაში არ ხდება, მაშინ ორი განსხვავებული პოპულაციური ღია სისტემიდან ორი დამოუკიდებელი განსხვავებული სისტემა წარმოიქმნება, ანუ ადგილი აქვს ორი განსხვავებული სახეობის ჩამოყალიბებას. ახალი სახეობის წარმოშობით მთავრდება ცოცხალ ბუნებაში გრანდიოზული და მუდმივ მიმდინარე ევოლუციური პროცესის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ეტაპი და იწყება მეორე ეტაპი. ამდენად ნებისმიერი სახეობა იმავდროულად არის ევოლუციური პროცესის თვისებრივი ეტაპი.

§ 12. სახეობათა წარმოქმნა - მიკროეპოლოუსიის შედეგი

საწყისი სახეობიდან ერთი ან რამდენიმე ახალი სახეობის ჩამოყალიბების პროცესს სახეობათა წარმოქმნა ეწოდება. სახეობათა წარმოქმნა არის გენეტიკურად ღია სისტემის (პოპულაცია) დახშულ სისტემად გარდაქმნის პროცესი. სახეობათა წარმოქმნა მიმდინარეობს სახეობის შიგნით მუდმივად მოქმედი მიკროეპოლოუსის პროცესის შედეგად. სახეობათა წარმოშობაზე დაკვირვება ბუნებაში ძალზე ძნელია, რადგან მისი ხანგრძლივობა საკმაოდ დიდია. მის მექანიზმზე მხოლოდ თეორიული მსჯელობა შეიძლება. სახეობათა წარმოქმნის ძირითადი და ერთადერთი მიმართული ფაქტორი არის მიმართველი ბუნებრივი გადარჩევა. სახეობათა წარმოქმნა მიკროეპოლოუსის საბოლოო შედეგია. იგი სახეობის შიგა ღონეზე პოპულაციების დიფერენცირებით იწყება, რომელიც დივერგენციის შედეგად ახალ სახეობად გარდაიქმნება. სახეობის არეალში ელემენტარული ევოლუციური ფაქტორების მოქმედების შედეგად სხვადასხვა პოპულაციებში მიმდინარეობს ელემენტარული ევოლუციური მოვლენა-პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის (გენოფონდის) მდგრადი, შეუქცევადი მიმართული ცვლილება. ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორების შემოქმედებით ასეთი ცვლილებები შეიძლება აკუმულირდეს პოპულაციებში, რის შედეგადაც სხვაობა ღრმავდება, ამას კი ქვესახეობის წარმოქმნა მოჰყვება. იგი ახალი სახეობების წარმოქმნის წინა ეტაპს წარმოადგენს. იზოლაციის ხანგრძლივი მოქმედების გამოვლენა ნაკადი წყდება, რის გამოც ასეთი პოპულაციები ან ქვესახეობები ახალ სახეობად გარდაიქმნებიან.

12.1. სახეობათა წარმოქმნის კონცეფციები

თანამედროვე ეტაპზე საყოველთაოდ არის აღიარებული ევოლუციის სინთეზური თეორია. თავდაპირველად განვიხილოთ ამ თეორიის ძირითადი კონცეპტუალური დებულებები. ევოლუციის სინთეზური თეორიის მიხედვით სახეობა წარმოადგენს ბიოლოგიის ფუნდამენტურ კატეგორიას, სახეობათა წარმოქმნის პროცესი კი - ევოლუციის საკვანძო ეტაპს.

სახეობა - დახშული უნიკალური გენეტიკური სისტემაა, რომელიც სხვადასხვა საიზოლაციო მექანიზმებით დაცულია სხვა გენოფონდების გენთა ნაკადისაგან. პოლიტიკური სახეობა შეიცავს ქვესახეობებს, რასებს და პოპულაციებს, რომლებსაც აქვთ და-

მოუკიდებლად არსებობის უნარი. ამასთან ერთად ნებისმიერი სახეობა ისტორიულად ჩამოყალიბებული მთლიანი სისტემაა. პოპულაცია არის ევოლუციის ელემენტარული ერთეული, რომელსაც კონკრეტულ ეკოსისტემაში აქვს ბუნებრივ-ისტორიული ბედი, ამასთანავე კვებით ჯაჭვებსა და ენერჯის ნაკადში მისთვის ნიშანდობლივი ადგილი უკავია. პოპულაცია წარმოადგენს ღია გენეტიკურ სისტემას, რომელიც გენთა ნაკადით ანალოგიურ სისტემებთან არის დაკავშირებული. მიმდინარეობს გენეტიკური ინფორმაციის ურთიერთცვლა. მაშასადამე, გენთა ნაკადი არსებით როლს ასრულებს, სახეობის როგორც ევოლუციის ეტაპის, მდგრადობის შენარჩუნებაში. გენთა ნაკადის შეწყვეტა ახალ სახეობათა ფორმირების ერთ-ერთ საწყის წინაპირობად არის მიჩნეული.

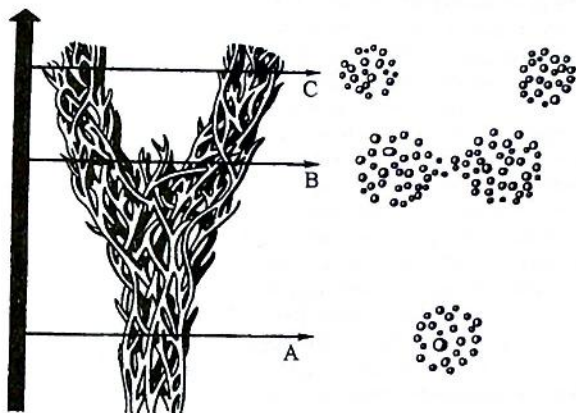
კონკრეტულ სახეობაში გაერთიანებული ინდივიდის გენოტიპი ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბებული გენთა ბალანსირებული სისტემაა. ნებისმიერი სახის მუტაცია ამ სისტემის დესტაბილიზაციას ახდენს. მუტაციის დამამიანებელი უფექტი ალელთშორისი (სრული და არასრული დომინირება, მედომინანტობა) და გენთაშორისი (ეპისტაზი, სუპრესია, პოლიმერია) ურთიერთქმედებით მცირდება. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებისათვის ყველაზე ხელსაყრელ მასალად მიჩნეულია პირობით საზიანო მცირე მუტაციები. ახალ საარსებო გარემოში ალელთა და გენთაშორისი ურთიერთქმედებით მუტანტური გენის კორექცია ხორციელდება. მისი საზიანო უფექტი შეიძლება შესუსტდეს ან სასარგებლო გახდეს. არსებითი მნიშვნელობა მუტირებული გენზე გენოტიპური გარემოს შემოქმედებას ენიჭება.

მუტაციური პროცესისა და რეკომბინოგენური მოქმედების შედეგად მიგასახებრივი დიდი „სამობილიზაციო რეზერვი“ წარმოიქმნება. პანმიქსია, აგრეთვე სპეციფიკური გენეტიკური მექანიზმები (მაგალითად, მედომინანტობა), პოპულაციაში გენეტიკური მასალის მდგრად წონასწორობას უზრუნველყოფენ.

ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით მიიღწევა პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის დიფერენცირება. ფლუქტუირებადი საარსებო გარემოსადმი (სეზონური ციკლური ცვლილებები, განათება, ტემპერატურა, ქარი და მისთ.) განსხვავებული ადაპტური ღირებულების გენოტიპური კლასები ყალიბდება. პოპულაციის გენეტიკური ჰეტეროგენურობითა და პოლიმორფულობით მისი გარდაქმნის წინაპირობა იქმნება.

ხშირად პოპულაციის საზღვრები ბიოქოროლოგიური ერთეულის – ეკოსისტემის საზღვრებს ემთხვევა. სივრცობრივი იმოლაციის განმტკიცება პოპულაციების განკერძოებულად დიფერენცირებას განაპირობებს. სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა მის ბიოლოგიურ

პოტენციას და აღმავლობითი ღონის უნარს გამოხატავს. ამასთანავე, იგი ფლობს შიგასახეობრივ რანგებად, შემდგომ კი ახალ სახეობად დიფერენცირების წინამძღვრებს.



სურ. 12.1. სახეობათა წარმოშობის სქემა. ცალკეული გოგი შეესაბამება პოპულაციას. A – საწყისი სახეობის ღონე. B – სახეობების გამიჯვნის მომენტი. C – ორი ახალი სახეობა (ფ. ღობეანსკი, 1957).

ევოლუციის სინთეზური თეორიის მიხედვით სახეობის წარმოშობის კლასიკური სქემა ამგვარია: ცალკეული პოპულაციის ან პოპულაციათა ჯგუფის სივრცობრივად გამიჯვნა; მიმართული გადარჩევით გენოფონდის ექვტორიზებული და შეუქცევადი ცვლილება; ქვესახეობის (გეოგრაფიული რასის), შემდგომ სახეობის დიფერენცირება და თანმხლები პროცესის – რეპროდუქციული იზოლაციის ფორმირება; მთლიანად ეს პროცესი თანდათანობით – გრადუალურად, ხანგრძლივად მიმდინარეობს (იხ. სურ. 12.1) დიფერენცირების პროცესი ნებისმიერ ეტაპზე შეიძლება შეწყდეს. ამიტომაც პოპულაციათა მეტად მცირე ჯგუფი ყალიბდება ქვესახეობად, მხოლოდ ერთეულები იძენენ სახეობრივ სტატუსს. სახეობათა წარმოქმნა განაპირობებს ბიომრავალფეროვნებას. ევოლუციის სინთეზური თეორიის თვალთახედვით სახეობა ევოლუციის ქვაკუთხეა. ევოლუციის სინთეზური თეორია ჩამოყალიბდა თანდათანობით (იხ. § 1). ბოლო ათწლეულის

მანძილზე კი მნიშვნელოვნად შეიცვალა და დაიხვეწა. განვითარების საწყის ეტაპზე პოპულაციონისტები მხოლოდ სახეობათა წარმოქმნის ალოპატრიულ მოდელს აღიარებენ. სიმპაგრიული მოდელის წინააღმდეგ მოსაზრებები მთელი სისრულით წარმოადგენილია გამოჩენილი ევოლუციონისტის ე. მაირის ნაშრომში „მოოლოგიური სახეობა და ევოლუცია“ (1968). მისი შეხედულებით სიმპაგრიული კონცეფცია საჭირო აღარ არის, რადგან მასში იგნორირებულია სახეობათა წარმოქმნა პოპულაციურ დონეზე. სახეობათა წარმოქმნის ძირითადი ეტაპი – პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის გარდაქმნა – მხოლოდ მაშინ მიმდინარეობს, თუ იგი ღროებით უცხო გენთა ნაკადიდან არის დაკული. მას ადვილად ახორციელებს გარეგანი ბარიერი – სივრცობრივი იზოლაცია.

ე. მაირის შეხედულება მრავალმა ევოლუციონისტმა გაიმიარა. ბოგიერთმა კი არა. დისკუსია განსაკუთრებით გამწვავდა XX ს. 70-იან წლებში, როდესაც ამერიკელმა პალეობიოლოგებმა ნ. ელდრიჯმა და ს. გულდმა სახეობათა წარმოქმნის „წყვეტილი წონასწორობის“ ანუ პუნქტირალიზმის (განახლებული სალტაციონიზმი) მოდელი წარმოადგინეს. იგი ემყარება გიპოლოგიურ კონცეფციას. პუნქტურალიზმის კონცეფციის მიხედვით სახეობას განვითარების პროცესში აღენიშნება ხანგრძლივი მოსვენების პერიოდი – სტაზისი. ეს პერიოდი დაახლოებით 10^{15} - 10^{17} თაობას მოიცავს. იგი იცვლება ნახტომისებური (სალტაციური) ცვლილების პერიოდით, რომელიც საშუალოდ 10^3 - 10^4 თაობას შეადგენს. ამ პერიოდში ხდება ახალ სახეობათა ჩამოყალიბება. ახალი სახეობრივი ფორმები სათავეს რამდენიმე ინდივიდიდან – მაკრომუტანტიდან იღებს (იხ. § 14).

გრადუალიზმი თუ სალტაციონიზმი, ამ დილემის გარშემო კამათის საკმაოდ დიდი ხნის ისტორია აქვს. იგი დარვინის დროიდან იღებს სათავეს. ს. გულდის შეფასებით დარვინი გრადუალური გზით სახეობის ჩამოყალიბებას ისეთსავე პირველხარისხოვან მნიშვნელობას ანიჭებდა, როგორსაც ბუნებრივი გადარჩევის თეორიას.

3. ლე ფრიზის მუტაციური თეორია ეწინააღმდეგებოდა დარვინის იდეას (იხ. § 1). მოგვიანებით პოპულაციურმა გენეტიკამ, რომელსაც ეყრდნობა ევოლუციის სინთეზური თეორია, ერთგვარი მოდოფიცირებით გაიმიარა მუტაციონიზმის იდეა. კერძოდ, ბუნებრივი გადარჩევისთვის მასალას ე.წ. „მცირე“ მუტაციები წარმოადგენს. ევოლუციის სინთეზური თეორიის მიხედვით მუტაციური პროცესი ელემენტარული მასალის მიმწოდებელი ფაქტორია, ხოლო ინდუცირებული მუტაციები – ელემენტარული მასალა (იხ. § 5.2 და 7.1).

XX ს. 40-იან წლებში გამოჩენილი მეცნიერი რ. ვოლდმშიტი, გენეტიკოსებს შორის პირველი, დაბეჯითებით მიუთითებდა მაკრო – ანუ სისტემური მუტაციების დიდ როლზე ევოლუციაში. ეს მოსაზრება თითქმის არაეინ გაიზიარა. მაგრამ ბოლო წლებში ამ იდეამ აქტუალობა შეიძინა.

სალგაციური გზით სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება განისაზღვროს შემდეგნაირად: საწყისი სახეობიდან რეპროდუქციულად იზოლირებული ინდივიდის ან ინდივიდთა მონათესავე ჯგუფის ჩამოყალიბება, რომელსაც გააჩნია პოტენცია დამოუკიდებელ სახეობად ჩამოყალიბებისა. ახალი გაქსონების სალგაციის შედეგად წარმოქმნას ხშირად **მაკროგენეზს** უწოდებენ. სალგაციონიზმის ანუ მაკროგენეზის კონცეფცია უპირისპირდება ევოლუციის სინთეზურ თეორიას. უპირველეს ყოვლისა ეს ეხება თეზას: „პოპულაცია, როგორც ევოლუციის ელემენტარული ერთეული“. ე. მაირის შეხედულებით მაკროგენეზი ვულუბრყვილო კონცეფციაა, ვინაიდან თვალნათლივ ვერ ასაბუთებს (შეუძლებელიცაა!) ევოლუციაში ისეთი მნიშვნელოვანი სალგაციის არსებობას, რომელიც ერთი მხრივ, რეპროდუქციულ იზოლაციას, მეორე მხრივ, ეკოლოგიურ შეთავსებადობას განაპირობებს.

ამ კონცეფციითა შორის პრინციპული სხვაობა არის აგრეთვე სახეობათა წარმოქმნის პროცესის ინტერპრეტაციაში. ევოლუციის სინთეზური თეორიის თანახმად სახეობათა ჩამოყალიბება პოპულაციათა დონეზე მიმდინარეობს. მაკროგენეზის მიხედვით, ახალ სახეობათა წარმოშობა ხორციელდება სტაბილიზაციის ფაზის გავლის შემდეგ ერთ ან რამდენიმე ინდივიდში მომხდარი დიდი გენეტიკური რეორგანიზაციის შედეგად.

ცნობილი ევოლუციონისტი ნ. ვორონცოვი (2004) მიიჩნევს, რომ გრადუალიზმსა და სალგაციონიზმს შორის დაპირისპირება დასრულდება მრავალ პრობლემაზე ერთიანი შეხედულების შემუშავებით. დისკუსიებმა თვალნათლივ გვიჩვენა, რომ ბუნებაში სახეობათა წარმოქმნის ორივე ფორმა (გრადუალიზმი და სალგაციონიზმი) მოქმედებს ე.ი. თანაარსებობს სახეობათა მყისიერად და თანდათანობითი ჩამოყალიბების მექანიზმები.

12.2. სახეობათა წარმოქმნა. რობორც ბიომრავალფეროვნების სათაზი

ბიომრავალფეროვნება ორგანული ბუნების ერთ-ერთი განსაკუთრებული თვისებაა. ამ მრავალფეროვნების საოცარი თავისებურება სისტემათა დისკრეტულად არსებობაში მდგომარეობს. ორგანული

ბუნება ნაირგვარი და მრავალი დისკრეტული ერთეულებისგან – სახეობებისგან შედგება. ვიდრე სახეობაში გაერთიანებულ განსხვავებულ პოპულაციებს შორის მიმდინარეობს გენეტიკური ინფორმაციის მიმოცვლა (გენთა ნაკადი, იმიგრაცია – ემიგრაცია), მანამდე იგი ერთიანი რთულად ინტეგრირებული სისტემაა. როდესაც პოპულაცია ან პოპულაციათა ჯგუფი საიზოლაციო მექანიზმებით ხანგრძლივად რჩება გამიჯნული დანარჩენი პოპულაციებისაგან, მაშინ მათ შორის გენეტიკური ინფორმაციის მიმოცვლა წყდება. გენოფონდის ხანგრძლივი და ვექტორიზებული ცვლილებით შესაძლებელია მოხდეს სახეობათა დიფერენცირება, რასაც, ბუნებრივია, თან სდევს რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბება. გამიჯნული ფორმების განმეორებითი შეხვედრისას საიზოლაციო მექანიზმების მოშლის გამო ისინი ერთმანეთს აღარ ეჯვარებიან, რადგან გენეტიკურ დამოუკიდებლობას ფლობენ.

სახეობის შემადგენელ ნაწილთა შორის წარმოქმნილი რეპროდუქციული იზოლაციით ერთი საწყისი სახეობის ორად გაყოფა არის სახეობათა წარმოშობის პროცესი. სქემატურად ეს პროცესი მოცემულია 12.1 სურათზე. ამრიგად სახეობათა წარმოქმნა არის საწყისი სახეობის დროსა და სივრცეში ორ ან მეტ სახეობად ჩამოყალიბება. სხვაგვარად თუ ვიგყვით, სახეობათა წარმოშობა არის გენეტიკურად ღია სისტემის (ამდაგვარია სახეობის შემადგენელი პოპულაციები და სხვა ზეპოპულაციური რანგები) დახშულ სისტემად გარდაქმნის პროცესი. სახეობათა ჩამოყალიბება სახეობის შიგნით მიმდინარე მიკროეოლუციის გზით ხორციელდება.

მუტაციური პროცესისა და კომბინაციური ცვალებადობის საფუძველზე პანმიქსიით სახეობაში შენარჩუნებულია პეტეროზიგოტულობა და პეტეროგენულობის მაღალი დონე. ცვალებადობის ამ „სამობილიზაციო რეზერვით“ იქმნება მრავალფეროვანი (გენეტიკური კომბინაციები) მასალა ბუნებრივი ვადარჩევისათვის. ამასთანავე, კონკრეტული სახეობის შიგნით პანმიქსიით ხორციელდება განსხვავებათა ნიველირება, რაც აბრკოლებს შედარებით დიდი დაჯგუფებების (პოპულაციები და მათი ჯგუფები) ევოლუციურ დიფერენცირებას. სახეობის გენეტიკური სტრუქტურა (გენოფონდი) საიზოლაციო მექანიზმებით დაცულია უცხო (სხვა სახეობის) გენთა ნაკადებისაგან. სახეობის შიგნით მიმდინარე გენთა ნაკადის მეშვეობით კი გენოფონდი ერთიანი ხდება. ეს პროცესები არსებით როლს ასრულებენ სახეობის მდგრადობის შენარჩუნებაში. ამრიგად, ნებისმიერი სახეობა მისთვის ნიშანდობლივ უნიკალობასა და ადაპტურ სპეციფიკურობას ინარჩუნებს. ზემოთ აღნიშნულის შედეგად, ჩვენს

ნარჩუნებულია, არამედ თანდათანობით იზრდება სახეობათა მრავალფეროვნება.

12.3. სახეობათა წარმოქმნის პროცესი და გზები

ევოლუციური ბიოლოგიის ერთ-ერთ ცენტრალურ პრობლემას სახეობა და სახეობათა წარმოქმნის პროცესი წარმოადგენს. ბიოლოგიის ვერცერთმა დარგმა ვერ შეძლო ამ პრობლემის გადაჭრა. ჩ. დარვინი თავის ძირითად ნაშრომში „სახეობათა წარმოშობა...“ (1859) სახეობათა წარმოქმნასა და ევოლუციას აიგივებდა. დარვინის ძირითადი მიზანი იყო ევოლუციის პროცესის ჩვენება, რასაც ჯ. რომანესმა (1897) უწოდა „სახეობათა გარდაქმნა დროში“, ხოლო ჯ. სიმპსონმა (1944) „ფილეტური ევოლუცია“. ე. მაირის (1968) აზრით, ჰემმარიგ სახეობათა წარმოქმნის დროს სახეობათა რაოდენობა იზრდება, რასაც რომანესმა უწოდა, „სახეობათა გამრავლება სივრცეში“. ამ დროს საწყისი ერთგვაროვანი სახეობიდან რამდენიმე „შვილეული“ სახეობა ყალიბდება. ბუნებაში ეს პროცესი სახეობათა წარმოქმნის გზით მიმდინარეობს. ამ პრობლემის გადაჭრაში დიდი წვლილი მიუძღვის პარვარდის (აშშ) უნივერსიტეტის პროფესორს ე. მაირს, მაგრამ არაერთი საკითხი კვლავ გადაუწყვეტელია. ამ პრობლემისადმი დიდი ინტერესი იმით აიხსნება, რომ სახეობათა წარმოქმნის პროცესი ევოლუციის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ეტაპია.

სახეობათა წარმოქმნის გზები. ბოლო ათწლეულებში ბიოლოგიურ ევოლუციაში მიღწეული წარმატებები სახეობათა წარმოქმნის ძირითადი გზების კლასიფიცირების საშუალებას იძლევა. პექსილის (1942) მოსაზრებით, ცოცხალ ბუნებაში სახეობათა წარმოქმნა სამი გზით (გეოგრაფიული, ეკოლოგიური და გენეტიკური) ხორციელდება. ამ კლასიფიკაციის კრიტერიუმი კარგად ვერაა შერჩეული, რადგან სხვადასხვა კატეგორიები ერთიმეორეს ფარავენ. ასე მაგალითად, გეოგრაფიულ სახეობათა წარმოქმნის ნებისმიერი ფორმა იმავდროულად ეკოლოგიურსა და გენეტიკურსაც მოიცავს, ადრე ე. მაირმა (1942) ადრე სახეობათა წარმოქმნის ოთხი გზა გამოყო, ხოლო ს. რაიგმა (1949) ათი ურთიერთგამომრიცხავი შესაძლო გზა აღწერა: კლასიფიკაციას ორი კრიტერიუმი დაედო საფუძვლად, კერძოდ: 1. ახლად წარმოქმნილ სახეობას რამდენმა საწყისმა სახეობამ დაუღო სათავე. 2. საწყისი პოპულაციის ზომა რომლიდანაც ჩამოყალიბდა ახალი სახეობა.

სახეობათა წარმოქმნის კლასიფიკაცია

	სახეობათა წარმოქმნის შესაძლო გზები
I.	სახეობათა გარდაქმნა (ფილექტურ სახეობათა წარმოქმნა) 1. აუტოგენური გრანსფორმაცია (მუტაციის, ვადარჩევის და სხვ. შედეგად) 2. ალოგენური გრანსფორმაცია (სხვა სახეობებიდან ინგროგრესის შედეგად)
II.	სახეობათა შემცირება (ორი სახეობის შერწყმა)
III.	სახეობათა რიცხვის გაზრდა (ჰეშმარიტ სახეობათა წარმოქმნა) 1. სახეობების მყისიერი (კვანტური) წარმოქმნა a. ქრომოსომული გარდაქმნები b. პოლიპლოიდია 2. თანდათანობითი (გრადალური) სახეობათა (პოპულაციების) წარმოქმნა a. სიმპატრიული b. ალოპატრიული

ე. მაირმა წარმოდგენილი სქემების ურთიერთშეჯერებით გამოყო სახეობათა წარმოქმნის 12 შესაძლო გზა. კლასიფიკაცია სამ ძირითად კრიტერიუმს ეფუძნება: 1. ახალი რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბების უნარი; 2. სახეობათა წარმოქმნის მექანიზმის (გრადალური ან მყისიერი) ფორმა; 3. საწყისი პოპულაციის გეოგრაფიულ იზოლაციასთან (მოქმედებდა თუ არა) დამოკიდებულება. სახეობის პრობლემის აღიარებული მკვლევრის ე. მაირისა და სხვა თანამედროვე ავტორთა მონაცემების გათვალისწინებით 12.1 ცხრილში მოტანილია სახეობათა წარმოქმნის შედარებით გამარტივებული კომბინირებული კლასიფიკაცია.

სახეობათა წარმოშობას განიხილავენ ტერიტორიულ და ფილოგენეტიკურ ასპექტში. შეიძლება ახალი სახეობა ფორმირდეს საწყისი სახეობის არეალის პერიფერიაზე პოპულაციის ან პოპულაციათა მცირე ჯგუფისაგან. იმის გამო, რომ სახეობათა წარმოქმნა სხვადასხვა გეოგორიაზე მიმდინარეობს, ამ გზას გეოგრაფიული ანუ **ალოპატრიული** (ბერძნ. allos – სხვა + patris სამშობლო) უწოდეს. როდესაც ახალი სახეობა ყალიბდება საწყისი სახეობის არეალში, ასეთი სახეობათა წარმოქმნის გზას **სიმპატრიული** (Syn – ერთად + patris სამშობლო) ეწოდება.

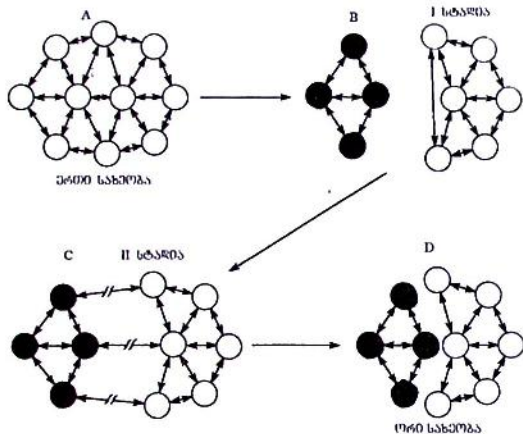
ახალი სახეობა შეიძლება ჩამოყალიბდეს არა მარტო სივრცეში, არამედ დროშიც. როდესაც ახალი სახეობის ფორმირება ხანგრძლივი დროის განმავლობაში თანდათანობით დივერგირების გარეშე მიმდინარეობს, ამ გზას **ფილეტური ეწოდება**. ახალი სახეობა შეიძლება ჩამოყალიბდეს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში საწყისი სახეობის დივერგირებით და ამით რამდენიმე ახალ სახეობას ეძლევა დასაბამი. ამ გზას **დივერგენტული ეწოდება** მოგჯერ ახალი სახეობა წარმოიქმნა ორი ადრე ჩამოყალიბებული სახეობის პიბრიდიმაციით. სახეობათა ჩამოყალიბების ასეთ გზას **პიბრიდოგენული ეწოდება**.

ფილეტურ და პიბრიდოგენულ სახეობათა წარმოქმნისას სახეობათა რაოდენობა არ მაგულობს და საიზოლაციო მექანიზმები არ ევოლუირებს. ამასთანავე, საწყისი სახეობის თვითმყოფადობა იკარგება. ალოპატრიულ, კვანტურ და სიმპატრიულ სახეობათა წარმოშობისას საწყისი (დედისეული) სახეობიდან ერთი ან რამდენიმე სახეობას ეძლევა დასაბამი. ამასთანავე საწყისი (ძველი) სახეობა, წესისამებრ, თვითმყოფობას ინარჩუნებს. ამიტომაც ამ ტიპის სახეობათა წარმოქმნას სახეობის რაოდენობის მაგებას ანუ **ჰუმბარტი სახეობათა წარმოქმნას** უწოდებენ.

სახეობათა წარმოქმნის პროცესი. სახეობები არის ერთიმეორისგან რეპროდუქციულად იზოლირებული ჯგუფები. თუ გვინდა დავადგინოთ, როგორ მიმდინარეობს სახეობათა წარმოქმნის პროცესი, უპირველეს ყოვლისა უნდა შევისწავლოთ, როგორ ყალიბდება რეპროდუქციული იზოლაცია. თავდაპირველად რეპროდუქციული იზოლაცია წარმოიქმნება როგორც გენეტიკური დივერგენციის გვერდითი შედეგი. მისი ჩამოყალიბება, სრულქმნა და დახვეწა ბუნებრივი გადარჩევის გზით ხორციელდება. გამოვლენილი და შესწავლილია სახეობათა წარმოქმნის მრავალი გზა, რომელიც სხვადასხვა საშუალებებით ხორციელდება; მიუხედავად ამისა, მათში შეიძლება გამოიყოს ორი ძირითადი სტადია (იხ. სურ. 12.2).

I სტადია. სახეობათა წარმოქმნის საწყის ეტაპზე კონკრეტულ სახეობის ორ პოპულაციას შორის გენთა ნაკალი წყდება. ე.ი. გენეტიკური ინფორმაციის მიმოცემა აღარ მიმდინარეობს. იმის გამო, რომ პოპულაციების საარსებო გარემო რამდენაღმე განსხვავებულია, თითოეული მათგანი კონკრეტულ გარემოსთან, ან განსხვავებულ ცხოვრების ნირთან გენეტიკურად სპეციფიკურად დიფერენცირდება. გენეტიკური დიფერენცირების პროცესში გარკვეულ როლს ასრულებს გენთა დრეიფი. პოპულაციათა შორის გენთა ნაკალის შეწყვეტა ახალ სახეობათა ფორმირების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი წინაპირობაა, ვინაიდან წინააღმდეგ შემთხვევაში მათ ერთიანი გე-

ნოფონდი ექნებათ, რის გამოც მათი გენეტიკურად დიფერენცირება შეუძლებელია. პოპულაციათა შორის გენეტიკური განსხვავების აკუმულაციასთან ერთად, დიფერენცირებასა და ამოქმედებას იწყებს რეპროდუქციული საიზოლაციო მექანიზმები. თუ პოპულაციის გენოფონდი არ არის კოადაპტირებული კიბრიდულ ინდივიდებში ცხოველმყოფელობა და ნაყოფიერება შესაბამისად დაქვეითებულია.



სურ. 12.2. სახეობათა წარმოქმნის ზოგადი მოდელი. A. სახეობის შემადგენელი პოპულაციები მოცემულია რგოლებით ისრით – გენთა ნაკადი. B. პოპულაციები ორ ჯგუფად იზოლირდება და დამოუკიდებლად დიფერენცირდება. C. რეპროდუქციული საიზოლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბების გამო, გენთა ნაკადი შემცირებულია, რაც გაწვევტილი ისრით არის გამოსახული. ისინი სახეობათა წარმოშობის მეორე სტადიაზე იმყოფებიან. D. ორივე ჯგუფი რეპროდუქციულად იზოლირებულია და გენთა ნაკადი სრულადაა შეწყვეტილი. სახეობათა წარმოშობა დასრულებულია (ფ. აიალა, 1984).

ამრიგად, სახეობათა წარმოქმნის პირველ სტადიას მოეპოვება შემდეგი ნიშნები: 1. რეპროდუქციული იზოლაცია თავდაპირველად პოსტგეოგოგური საიზოლაციო მექანიზმებით წარმოიქმნება; 2. ჩამოყ-

ალიბებული საიზოლაციო მექანიზმი გენეტიკური დიფერენცირების გვერდითი (დამატებითი) რეზულტატია. ამ ეტაპზე რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბებაში ბუნებრივი გადარჩევა უშუალოდ არ მონაწილეობს.

გენეტიკური დიფერენცირება და მასთან თანხვედრილი პოსტმიგოტური საიზოლაციო მექანიზმები თანდათანობით ყალიბდება. თუ ორ კონკრეტულ პოპულაციას პოსტმიგოტური იზოლაცია მიჯნავს, მაშინ ისინი სახეობათა წარმოქმნის პირველ სტადიაზე იმყოფებიან.

II სტადია. ამ სტადიაზე მთავრდება რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბება. დავუშვათ, რომ მოიშალა საიზოლაციო მექანიზმები, რომლებიც I სტადიაზე პოპულაციებს შორის გენთა ნაკადს აბრკოლებდა. მაგალითად, ეს შეიძლება მოხდეს, როდესაც გერიტორიულად დაცილებულ ორივე პოპულაციაში იზრდება რიცხოვნობა და ინდივიდთა ერთი ნაწილი ახალ გერიტორიას იკავებს. თუ ორივე პოპულაციამ ერთი და იგივე გერიტორია დაიკავა, მაშინ შეინიშნება ორი შედეგი: 1. ყალიბდება ერთიანი გენოფონდი; თუ პიბრიდებში ცხოველქმედება უმნიშვნელოდ არის დაქვეითებული, მაშინ არ ბრკოლდება პოპულაციათა აღრევა (პანმიქსია); 2. წარმოიქმნება ორი დამოუკიდებელი სახეობა; რადგან ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით საიზოლაციო მექანიზმების განმტკიცება და სრულქმნა ხორციელდება.

სახეობათა წარმოქმნის პირველი სტადია შექცევადია: თუ გენეტიკური დიფერენცირების პროცესი ღრმად და შორს არ არის წასული, მაშინ ორ პოპულაციას შეუძლია შერწყმა და ერთიანი გენოფონდის ჩამოყალიბება. მათ შორის არსებული განსხვავება ნიველირდება. იმ შემთხვევაში თუ პოპულაციათა შორის პიბრიდებში ცხოველმყოფელობა და ნაყოფიერება მნიშვნელოვნადაა დაქვეითებული, მაშინ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება ხელს უწყობს შიგაპოპულაციურ პიბრიდიზაციას (ბუნებრივია მნიშვნელოვნად ბრკოლდება პოპულაციათაშორისი შეჯვარებები). სამაგალითოდ განვიხილოთ გამარტივებული მოდელი. დავუშვათ, რომელიმე ლოკუსი ორი A_1 და A_2 ალელითაა წარმოდგენილი. A_1 ალელი ხელს უწყობს შიგაპოპულაციურ პიბრიდიზაციას, A_2 — პოპულაციათაშორის პიბრიდიზაციას. A_1 ალელი მაღალი სიხშირით ექმნებათ შიგაპოპულაციის პიბრიდიზაციით მიღებულ შთამომავლებს, ე.ი. მაღალი ცხოველმყოფელობისა და ნაყოფიერების ინდივიდებს; ხოლო A_2 ალელი გაცილებით მაღალი სიხშირით პოპულაციათაშორისი შეჯვარებით მიღებულ პიბრიდებს მოეპოვებათ. ვინაიდან ამ უკანასკნელში ადაპტირების უნარი დაქვეითებულია, მათი ხვედრითი წილი მომდევნო თაობებში თანდათანო-

ბით შემცირდება. ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს A_1 ალელის წილის გაზრდას (ვინაიდან გაცილებით კონკურენტუნარიანია და აპირობებს შიგაპოპულაციურ შეჯვარებას) და ახდენს A_2 ალელის მქონე პიბრიდთა ელიმინაციას. ყოველივე ეს მიგვანიშნებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებს პრეზიგოტური რეპროდუქციული საიზოლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბების სასარგებლოდ და თრგუნავს პოპულაციათაშორისი პიბრიდული ზიგოტების წარმოქმნას.

სახეობათა წარმოქმნის მეორე სტადია ხასიათდება შემდეგი ნიშნებით: 1. რეპროდუქციული იზოლაცია ვითარდება ძირითადად პრეზიგოტური საიზოლაციო მექანიზმების სახით; 2. პრეზიგოტური საიზოლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბება ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ყალიბდება. ეს ორი ნიშანი ამ სტადიას პრინციპულად ასხვავებს პირველი სტადიისაგან. უნდა აღინიშნოს, რომ სახეობათა წარმოქმნა ზოგჯერ შეიძლება მეორე სტადიის გარეშეც წარიმართოს. პოპულაციათაშორის გენთა ნაკადის შეწყვეტისას, შესაძლებელია სრული იზოლაცია ჩამოყალიბდეს (თუ გენეტიკური დიფერენცირება ხანგრძლივი დროის განმავლობაში მიმდინარეობს). ასე მაგალითად, იმობილებულ ოკეანურ კუნძულებზე შემთხვევით მოხვედრილი ინდივიდები ქმნიან პოპულაციას, რომლის გენეტიკური დიფერენცირება დიდ პერიოდს მოიცავს. მათ უყალიბდებათ საიზოლაციო მექანიზმები და დამოუკიდებელი ენდემური სახეობის სტატუსს იძენენ. იმის გამო, რომ ბუნებრივი გადარჩევა უშუალოდ მონაწილეობს რეპროდუქციული იზოლაციის მექანიზმების ჩამოყალიბებაში მეორე სტადია მნიშვნელოვნად აჩქარებს სახეობათა ჩამოყალიბების პროცესს.

12.4. სახეობათა ალოპატრიული წარმოქმნა

კემმარიტი სახეობათა წარმოქმნის პროცესის ასახსნელად შემოთავაზებული პიპოთეზებიდან ყველაზე ფართო აღიარება მოიპოვა ალოპატრიულმა (გეოგრაფიულმა) თეორიამ, რომელიც ფორმულირებულია გამომჩენილი გერმანელი ევოლუციონისტის მორიცი ვაგნერის (1868) მიერ.

სახეობათა ალოპატრიული წარმოქმნა ეწოდება სივრცობრივად იმობილებულ პოპულაციათა დიფერენცირებას, რაც ისე შორს მიდის, რომ შემთხვევითი კონტაქტის დროს თავისუფალი შეჯვარება (პანმიქსია) შეუძლებელია. იგი არის სახეობათა წარმოქმნის ყველაზე ბუნებრივი და გავრცელებული გზა. ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნა შეიძლება ოთხ ეტაპად დაიყოს: 1. იზოლაცია – საწყისი გენოფონდის დაყოფა ორ ან ორზე მეტ იმობილებულ ჯგუფად. 2. დიფერენცირება –

ორი ან მეტი გენოფონდის დამოუკიდებლად ევოლუირება; 3. მეორადი შერწყმა. 4. ახალ გენოფონდებს შორის კონკურენცია.

იმოლაცია. ფიზიკური გარემოს (ან ანთროპული ფაქტორის) გემოქმედებით პოპულაცია ორ ან ორზე მეტ იმოლირებულ ჯგუფად იყოფა. იგი იწვევს პოპულაციის მეტ-ნაკლებად გამიჯნული ნაწილების სრულ ან ნაწილობრივ იმოლაციას. ბუნებრივია, მათ შორის გენთა ნაკადი სუსტდება ან სრულიად წყდება. ვინაიდან იმოლირებულ ჯგუფებს განსხვავებულ საარსებო პირობებში უხდებათ არსებობა და ადაპტირება, ისინი განსხვავებულ გენეტიკურ სტრუქტურას იძენენ. ე.ი. მათი დიფერენცირება სხვადასხვა მიმართულებით მიმდინარეობს. **დიფერენცირება** ეწოდება პროცესს, რომლის მეშვეობით ორი ან ორზე მეტი ერთიმეორისგან იმოლირებული პოპულაცია განსხვავებული მიმართულებით ევოლუირებს. საწყის ეტაპზე მაღიფერენცირებული ფაქტორებია: მუტაციური პროცესი, რეკომბინაცია და ბუნებრივი გადარჩევა. დიფერენცირების პროცესში ბუნებრივი გადარჩევის გარდა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ევოლუციის სხვა ელემენტარული ფაქტორებიც (განსაკუთრებით გენთა დრეიფი, ინბრიდინგი...).

არეალის შერწყმის გამომწვევი ფაქტორები მსგავსია იმ ფაქტორებისა, რამაც საწყისი ერთიანი პოპულაციის დანაწევრება გამოიწვია. მიმდინარეობს I ეტაპის პირუკუ პროცესი – საიმოლაციო მექანიზმების მოშლა. ძირითადად ეს გარემოს ცვლილებაა, რომელიც სახეობის არეალის გაფართოებას იწვევს. მოგვიერ ეს გამომწვეულია ისეთი მიგრაციით, როდესაც ორი განსხვავებული პოპულაცია ერთსა და იმავე ახალ ტერიტორიას ითვისებს. არეალის ურთიერთგადაფარვის გამო, განსხვავებული პოპულაციის წევრები იმდენად უახლოედებიან ერთმანეთს, რომ შესაძლებელია პიბრიდიზაცია. მყარი სარეპროდუქციო იმოლაციის ფორმირების შემთხვევაში განსხვავებული პოპულაციის წევრები არ ეჯვარებიან ერთიმეორეს. შეჯვარების შემთხვევაში მიღებული ზიგოტები სიცოცხლის უუნაროა და მათგან შთამომავლობა არ მიიღება. ამ შემთხვევაში სახეობათა წარმოქმნის პროცესი დასრულებულია.

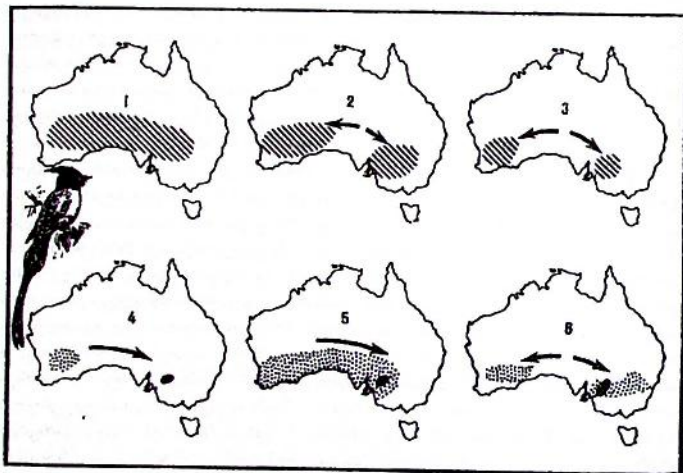
მაგრამ, თუ ახლად ფორმირებული განსხვავებული პოპულაციის ინდივიდები მსგავს ეკოლოგიურ მოთხოვნას ფლობენ და ერთიმეორეს ეჯვარებიან, მაშინ ისინი ურთიერთქმედებენ ერთიმეორეზე. ამ შემთხვევაში საბოლოო შედეგი ჩამონათვალიდან ერთ-ერთით მთავრდება:

1. ერთი სახეობა აძევებს დაკავებული ტერიტორიიდან მეორეს და სახეობის არეალი გადაუფარავი ხდება.

2. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით ორი ახლად ჩამოყალიბებული სახეობა იყოფს გერიტორიას, მათ შორის ესა თუ ის დაბრკოლება წარმოიქმნება. სახეობათაშორისი ჰიბრიდიზაცია წყდება ან დაბალი სიხშირით მიმდინარეობს.

3. სახეობათშორისი ჰიბრიდიზაციით ფერტილური შთამომავლობა მიიღება (იხ. სახეობათა ჰიბრიდოგენური წარმოქმნა).

ორი იზოლირებული მონათესავე (საწყისი სახეობიდან ახლადფორმირებული) სახეობის განმეორებითი შეხვედრისას, ისინი კონკურენციის სხვადასხვა ფორმით ურთიერთქმედებენ (ეს საკითხი ვრცლადაა განხილული სახეობათაშორის ბრძოლაში (იხ. § 8.3) და მასზე აღარ შეეხერხებით).

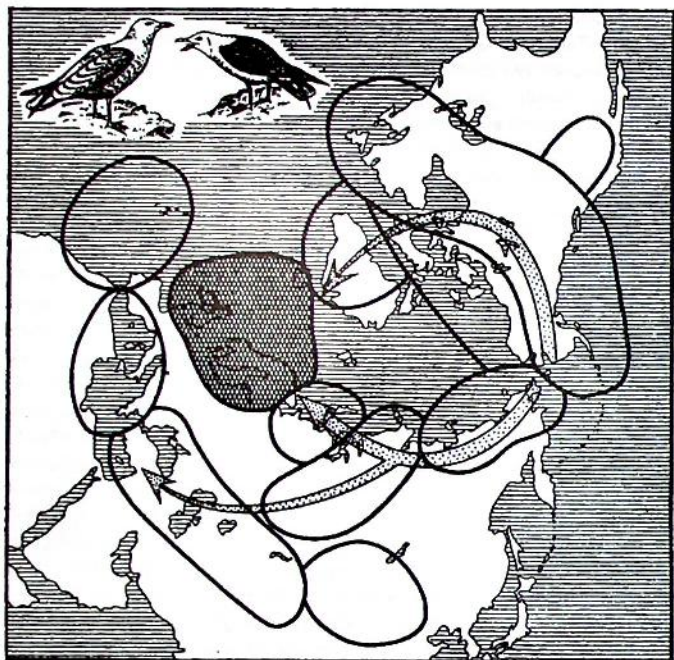


სურ. 12.3. სახეობათა წარმოშობა ავსტრალიურ თუთიყუშში (გვარი *Pachycephala*) სახეობების ამკამინდელი გავრცელება მოცემულია მენ რუკაზე (ე. მაირი, 1968).

ალოპატრიული სახეობის ჩამოყალიბების ერთ-ერთი ხერხი დაკავშირებულია არეალის იზოლირებულ ნაწილებად დაყოფასთან. საწყისი, ფართო გავრცელების სახეობის ურაცმენგაციის შედეგად შეიძლება ორი ან მეტი ახალი სახეობა ჩამოყალიბდეს. ამ გზით წარმოიშვა შროშანას გვარში (*Convallaria*) გაერთიანებული სახეობები. საწყისი სახეობა გავრცელებული იყო ევრაზიის ფოთლოვანი ტყეე-

ბის დიდ არეალზე. მეოთხეულ პერიოდში გამყინვარების შედეგად არეალი ნაწილებად დაიყო. მცენარე შემორჩა ამიერკავკასიის, სამხრეთ ევროპისა და შორეული აღმოსავლეთის გვიან ზოლში. ცალკეულ გერიტორიაზე გადარჩენილ ფორმათაგან სამი დამოკიდებული სახეობა ჩამოყალიბდა, ევროპაში *C. majalis*, ამიერკავკასიაში *C. transcaucasica*, შორეულ აღმოსავლეთში კი *C. keiskii*.

გეოგრაფიული იზოლაგი ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნის კერაა. ჩვეულებრივ ასეთი გერიტორია ერთ სახეობას უკავია. იშვიათად გვხვდება ორი მონათესავე სახეობა, რაც არეალის იზოლირებულ ნაწილებად დაყოფასა და შემდგომ სახეობის განმეორებით განსახლებითაა გამოწვეული. სანიმუშოდ მოვიყვანოთ განმეორებითი განსახლების კლასიკურ მაგალითს. ამჟამად ავსტრალიაში გავრცელებულია თუთიყუშის ორი ახლომონათესავე სახეობა (*Pachycephala rufogularis* და *P. inornata*). პალეოგეოგრაფიული და პალეოკლიმატოლოგიის მონაცემების გათვალისწინებით შეძლეს სახეობათა ჩამოყალიბების ისტორიის დადგენა და, ერთი შეხედვით, მეტად უცნაურ სიტუაციაში გარკვევა. კერძოდ, ერთი სახეობის მიერ დაკავებულ გერიტორიაზე მეორე მონათესავე სახეობა საკმაოდ ვიწრო არეალზე განსახლებული. (სურ. 12.3 რუკა 6). თავდაპირველად საწყის სახეობას ფართო არეალი ეკავა (სურ. 12.3-1). მშრალი პერიოდის დადგომამ და მცენარეული საფარის (შერეული წვიმის გყვ). გარკვეულ გერიტორიაზე შეცვლამ საწყისი სახეობის აღმოსავლეთისა და დასავლეთის ნაწილები ერთიმეორეს მშრალი ზონის ფართო კორიდორით გამიჯნა. მეტ-ნაკლებად განსხვავებულ საარსებო პირობებში მიკროეკოლოგიური პროცესების შედეგად თითოეული მათგანი დამოუკიდებელ სახეობად დიფერენცირდა (სურ. 12.3-3,4). მომდევნო პერიოდში კლიმატი კვლავ შეიცვალა და გერიტორიაზე გენის მოყვარული მცენარეები დასახლდა. დასავლეთში ჩამოყალიბებულმა თუთიყუშის სახეობამ შეძლო არეალის განვრცობა და აღმოსავლეთით საკმაოდ დიდი გერიტორიის ათვისება (სურ. 12.3-5). განმეორებითი განსახლების შედეგად ორი მონათესავე თუთიყუშის სახეობა კვლავ შეხვდა ერთიმეორეს (მეორადი შერწყმა). ორივე სახეობა გენეტიკურ დამოუკიდებლობას ფლობს. მათ აქვთ დიფერენცირებული გენოფონდი. რადგანაც თუთიყუშის ორივე სახეობაში მდგრადი რეპროდუქციული იზოლაციაა ჩამოყალიბებული, ისინი ერთიმეორეს აღარ ეჯვარებიან. კლიმატის განმეორებით შეცვლამ და შესაბამისად მცენარეულ საფარში მომხდარმა ცვლილებებმა დასავლეთის სახეობა ორ ნაწილად გაყო. აღმოსვლეთ ავსტრალიაში გავრცელებულ თუთიყუშში ამდაგვარი პერეგრუბაციები არ მომხდარა, მას სტაბილურად საწყისი არეალი უკავია.



სურ. 12.4. დიდი თოლიების ქვესახეობის უწყვეტი რგოლები; ვერცხლისფერი თოლია (*Larus argentatus*) და დიდ-თოლია (*L. fuscus*). გამოყოფილია ცალკეული ქვესახეობის არეალი. ჩრდილო-დასაუღეთ ევროპაში ჯაჭვის კიდურა რგოლები (ორმაგი შტრიხი) ერთმანეთს ხედება. ბუნებაში ისინი არ ეჯვარებიან ისრებით ნაჩვენებია განსახლების ისტორიული გზა (ე. მაირი, 1968).

სახეობის ჩამოყალიბების მეორე გზა დაკავშირებულია საწყისი სახეობის არეალის გაფართოებასთან. არეალის გაფართოების დროს სახეობის პოპულაციები ახალ საარსებო გარემოში აღმოჩნდებიან. შემდგომში მიკროეოლუციურმა პროცესმა შეიძლება ახალი სახეო-

ბის წარმოქმნა გამოიწვიოს. ბალტიისა და ჩრდილოეთის ზღვების სანაპიროზე გავრცელებულია თოლიას ორი სახეობა: ვერცხლისფერი თოლია (*Larus argentatus*) და ღიბთოლია (*L. fuscus*) (სურ. 12.4). ეს ორი სახეობა ერთიმეორეს უკავშირდება ქვესახეობით წარმოქმნილი უწყვეტი რგოლებით. ისინი გვხვდება ერთი მხრივ, ჩრდილო ევრაზიაში, მეორე მხრივ – გრენლანდიასა და ჩრდილოეთ ამერიკაში. მემოთ დასახელებული სახეობების წარმოშობის ისტორია შემდეგია: ამ თოლიების წინაპარი რამდენიმე ათასი წლის წინათ ამქამინდელ ბერინგის სრუკესთან ბინადრობდა. იგი განსახლდა აღმოსავლეთით და დასავლეთით. ჩამოყალიბდა ქვესახეობისაგან შემდგარი ორი უწყვეტი ჯაჭვი. ყველა მემობელ ქვესახეობაში გაერთიანებული ინდივიდები ერთიმეორეს ეკავარებიან და ფერტილურ შთამომავლობას იძლევიან. ბალტიისა და ჩრდილოეთის ზღვის რაიონში აღმოსავლეთისა და დასავლეთის ჯაჭვის კიდურა ქვესახეობის რგოლები ერთიმეორეს შეხედნენ. მიკროევილუციის პროცესში ცალკეულ ქვესახეობებში ბიოლოგიურ განსხვავებათა დაგროვება საკმარისი აღმოჩნდა ორი დამოუკიდებელი სახეობის ჩამოსაყალიბებლად. თუ ორი სახეობის დამაკავშირებელი რომელიმე რგოლი გაწყდა, მაშინ ორი, სრულიად დამოუკიდებელი, სახეობა ჩამოყალიბდება.

სახეობათა ალოპატრიულ წარმოქმნას სიერცობრივი იზოლაციის ესა თუ ის ფორმა უძვეს საფუძვლად. იგი შედარებით ნელა, ასეულ ათას თაობათა პოპულაციებში მიმდინარეობს. დროის ასეთ დიდ შუალედში იზოლირებულ პოპულაციათა შორის ისეთი ბიოლოგიური ცვლილებები ყალიბდება, რომელიც მათ რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს. სახეობათა ალოპატრიული წარმოქმნა ყოველთვის სახეობრივი არეალის ფორმირებასთან არის დაკავშირებული.

12.5. სახეობათა კვანტური წარმოქმნა

სახეობათა კვანტური წარმოქმნა არის საწყისი სახეობის იზოლირებული „კუნძულებრივი“ (ფართო მნიშვნელობით) ან პერიფერიული პოპულაციიდან ახალი სახეობრივი ფორმების ჩამოყალიბება. სახეობათა წარმოშობის ეს ხერხი არ ეწინააღმდეგება ევილუციის სინთეზური თეორიის ძირითად დებულებებს. ვინაიდან იგულისხმება პოპულაციის დონეზე სიერცობრივი იზოლაციის მონაწილეობით სახეობის ფორმირება. სახეობათა წარმოშობის კლასიკური შემთხვევისაგან (პოპულაცია → პოპულაციათა ჯგუფი → გეოგრაფიული რასა → ალოპატრიული ქვესახეობა) განსხვავებით ახალი სახეობრივი ფორმა შუალედური რგოლების გარეშე ყალიბდება. მაშასადამე, ეს გზა

სახეობათა ფორმირების შემოკლებული ხერხია. გერმინი შემოთავაზებულია ვ. გრანტის მიერ, კვანტურ სახეობათა წარმოქმნის იდეა კი ჯ. სიმპსონის და ე. მაირის კონცეფციებს ეუფძნება (მაირი იყენებს გერმინს „გენეტიკური რეეოლუცია“).

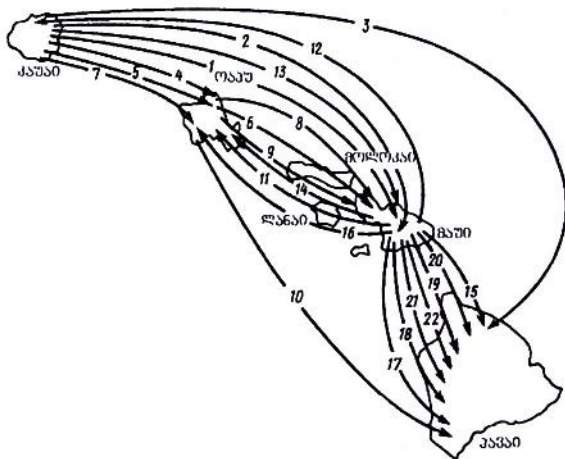
ჯ. სიმპსონის შეხედულებით, კვანტური რეეოლუციის დროს, პოპულაცია ერთი ადაპტური პიკიდან მეორეზე მყისიერად გადადის. ბუნებრივია, მასში ადრე ჩამოყალიბებული ადაპტური წონასწორობა ირღევეა, რის გამოც პოპულაციათა ელიმინაციის ალბათობა საკმაოდ მაღალია. ამდაგვარ პოპულაციაში ღრმა ადაპტური ცვლილებები მიმდინარეობს. გენოფონდში აკუმულირებულია მრავალი მცირე მუტაცია, რომელთაგანაც ნაწილი საზიანოა.

ფორმირებადი პოპულაცია, ფლუქტუირებად ახალ საარსებო გარემოსადმი ან გენოფონდში არაადაპტური მუტაციის ფიქსაციის გამო, არამდგრადია, ამიგომაც კვანტური ევოლუციის გზით მრავალი პოპულაციიდან სახეობად მხოლოდ რამდენიმე თუ ყალიბდება. კვანტური ევოლუციით სახეობა წარმატებულად მხოლოდ იმ შემთხვევაში ფორმირდება, თუ პოპულაცია ახალ საარსებო საშუალებისადმი ადაპტურ ცვლილებებს ფლობს.

წესისამებრ კვანტურ სახეობათა წარმოქმნა იწყება ფართო არეალის, მაღალი პოლიმორფული სტრუქტურის პოპულაციებში. მაირის შეხედულებით, კვანტურ სახეობათწარმოშობაში არსებით როლს ფართო არეალის პერიფერიულად (უკიდურესი საზღვრისპირა უბნები) განთავსებული იზოლატები ასრულებენ (იხ. § 11.4). ამ სახის იზოლატებს, ჩვეულებრივ, საფუძველს უყრის საწყისი პოპულაციიდან მიგრირებულ ინდივიდთა ძალზე მცირე ჯგუფი (დამფუძნებლის პრინციპი). დამფუძნებელი ინდივიდებით ყალიბდება პირველადი პოპულაცია. იმის გამო, რომ მცირერიცხოვანი ჯგუფი (ზოგჯერ ინდივიდი) შემთხვევითი ამორჩევით ხდება ახალ საარსებო გარემოში, მათგან ფორმირებული კოლონია გენეტიკური სტრუქტურით (ალელთა სისშირით) აგოპურია და საკმაოდ განსხვავდება საწყისი პოპულაციისაგან. პოპულაციის საწყის ეტაპზე კოლონიის წევრები ურთიერთშეჯივრებითი მრავალდებიან (ასორტული შეჯივრება). მათ აღენიშნებათ იძულებითი ინბრიდინგი. მოქმედებას იწყებს გენთა დრეიფი. ინბრიდინგს თან სდევს ინსერციული მუტაგენეზი, რაც მობილურ დისპერგირებულ გენეტიკური ელემენტების გადაადგილებით არის გამოწვეული. სწრაფად წარმოიქმნება მემკვიდრული ცვალებადობის ახალი „სამობილიზაციო რეზერვი“ ანუ მიმდინარეობს ახალი მემკვიდრული ცვლილებების დაგროვება და განახლება (იხ. § 5.3; 7.2 და 7.4) ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით სელექციურად მნიშვნელო-

ვანი ღირებულების ცელილებები გროვდება და ვრცელდება პოპულაციაში, რის შედეგადაც მას უყალიბდება სრულიად განსხვავებული ბალანსირებული გენეტიკური სტრუქტურა – გენოფონდი.

ე. მაირის შეხედულებით, ჭეშმარიტი გენეტიკური რეველუციისათვის, მეგკვიდრული მასალის გარდაქმნის ან ნაწილის დაკარგვის გამო, ნიშანდობლივია გენეტიკური პომეოსტაზის დარღვევა. თუ პოპულაცია ამდაგვარ რეველუციას გადაურჩა (მათი რაოდენობა ძალზე მცირეა) ახალ პომეოსტაზს იყალიბებს.



სურ. 12.5. ჰავაის კუნძულებზე ბინადარი დროზოფილების ხუთი ჯგუფის მიერ ჰავაის კუნძულების მიმართული კოლონიზაცია (ციფრებით აღნიშნულია განმეორებითი კოლონიზაციის რაოდენობა) (ლ. კაიდანოვი, 1996).

კვანტური ევოლუციის გზით არის ჩამოყალიბებული ჰავაის არქიპელაგზე გავრცელებული დროზოფილას გვარში გაერთიანებული ზოგიერთი სახეობა (იხ. სურ. 12.5). სურათზე მოცემულია დროზოფილას გავრცელების გზები. ჰავაის კუნძულებზე გვხვდება 500 სახეობის დროზოფილა. ფილოგენეზური კავშირი დადგენილია ეთოლოგიური, მორფოლოგიური და ციტოგენეტიკური (პოლიგენური ქრომოსომები) ნიშნების ანალიზით. ექვს დიდ კუნძულზე ჩამოყალიბებულია დროზო-

ფილების უნიკალური სახეობები. ცალკეულ კუნძულზე, ჩვეულებრივ, ენდემური სახეობები სახლობს. იმეიათია ისეთი სახეობა, რომელიც სხვა კუნძულებზე ბინადრობს. სახეობათა დიდი ნაწილის დამფუძნებელია ერთი განაყოფიერებელი მდედრი. ფიქსაციას თან ახლდა სწრაფი დივერგენცია. ასე მაგალითად, კუნძულ ჰავაიზე ახლად ჩამოყალიბებული სახეობები *D. heteroneura* და *D. silvestris* საერთო წინაპრიდან (*D. planitibia*) კვანტური ევოლუციის გზითაა ჩამოყალიბებული.

კვანტური ევოლუციის სანიშნო მაგალითია ე. მაირის მიერ შესწავლილი გვინეური ალკანი (*Tanisiptera galatea*). ახალი გვინეა მსოფლიოს ერთ-ერთი უდიდესი კუნძულია. მის გყეებში გავრცელებულია ალკანის სამი განსხვავებული რასა. ისინი საკმაოდ დიდი გერიტორიით არიან გამიჯნულნი ერთმანეთისაგან. ცენტრალური კუნძულის გარშემო მრავალი მცირე კუნძული მდებარეობს. ამ მცირე კუნძულებზე გვხვდება ხუთი რასისა და ერთი სახეობის ფრინველი. ეს ფორმები ცენტრალური კუნძულიდან შემთხვევით მოხვედრილი ფრინველთა მცირე ჯგუფიდანაა ჩამოყალიბებული კვანტური ევოლუციის შედეგად.

კვანტური ევოლუციის გზით ჩამოყალიბდა სიერა-ნევადას (კალიფორნია, აშშ) მთიანეთში გავრცელებული ყვავილოვანი მცენარე კლარკია (ოჯახი *Onograceae*). იგი ერთწლიანი ბალახოვანი მცენარეა. ფართოდ არის გავრცელებული სახეობა *Clarcia biloba*. ქრომოსომული ანალიზითა და ეკოლოგიის შესწავლით გამოირკვა, რომ მისგან კვანტურად ჩამოყალიბდა ეიწრო ენდემური სახეობა *C. lingulata*. ორივე სახეობა მორფოლოგიური ნიშნებით მსგავსია, მხოლოდ უმნიშვნელო განსხვავება აღენიშნებათ გვირგვინის აგებულებაში; მაგრამ ისინი განსხვავდებიან ქრომოსომული ნაკრებით. აქვთ ერთი ქრომოსომული გრანსლოკაცია და რამდენიმე პარაცენტრული ინვერსია. *C. lingulata*-ს მოეპოვება დამატებითი ე.წ. B ქრომოსომა, რომელიც *C. biloba*-ს ორი ქრომოსომული ნაწილის პომოლოგიურია.

12.6. სახეობათა სიმპატრიული წარმოქმნა

სახეობათა სიმპატრიული წარმოქმნის დროს ახალი სახეობის ჩამოყალიბების პროცესი ძველი სახეობის არეალში მიმდინარეობს. ამ პროცესის სარეალიზაციოდ სულ მცირე ორი პირობის დაცვაა აუცილებელი; 1. პოპულაციის შემადგენელი ჯგუფების სივრცობრივად ან დროში ერთმანეთისგან გამიჯვნა. 2. განცალკევებულ ჯგუფებში რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბება. ჯგუფების დამოუკიდელ-

ბლად ღიფერენციების (დამოუკიდებლად ევულირების) მიზეზი არის საარსებო გარემოს ჰეტეროგენულობა (ეკოლოგიური ფაქტორები).

სიმპატრიულ სახეობათა წარმოქმნაზე მეტყველებს ერთიან ტერიტორიაზე (ან აკვატორიაში) საერთო წინაპრიდან ჩამოყალიბებული ახლომონათესავე სახეობების არსებობა. დიდ ტბებში (ჩრდ. ამერიკა), ბაიკალში (აზია), ტანგანიკასა (აფრიკა) და სხვა დიდ წყალსატევებში მონათესავე ენდემურ სახეობათა სიმრავლე მათ სიმპატრიული გზით ჩამოყალიბებაზე მიუთითებს (იხ. § 11).

ჩრდილოეთ ამერიკაში გავრცელებულ ფუტკრების გვარ *Perdita*-ში გაერთიანებულია 500 სახეობა. ყველა მათგანი არის მონოფაგი. მათ სიმპატრიულ ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდათ ვიწრო კვებითი სპეციალიზაცია. კონკრეტული სახეობა სარჩოს ერთი ან რამდენიმე მონათესავე სახეობის მცენარიდან მოიპოვებს. ფუტკრების ამ გვარში სახეობათა მრავალფეროვნება ნებისმიერი სიერცობრივი გამიჯვნის გარეშე კვებითა სპეციალიზაციამ გამოიწვია. სიმპატრიულ სახეობათა ჩამოყალიბების სანიმუშო არგუმენტია ვიწროდ სპეციალიზებული მონოფაგი მავნებლის მიერ საკვები ასორტიმენტის შეცვლა. ასე, მაგალითად, სამხრეთ ამერიკაში შემთხვევით მოხვედრილ ვაშლის ნაყოფჭამია მწერში რამდენიმე ათეული წლის შემდეგ ჩამოყალიბდა კაკლისა და მსხლის მონოფაგი მავნებელი რასები. ცნობილია მცენარეთა, ცხოველთა და მიკროორგანიზმთა პარაზიტული ფორმები, რომლებიც კონკრეტულ მასპინძელში ბუდობენ.

ე. მაირის შეხედულებით ვიწრო კვებითი სპეციალიზაციის მფლობელი რასების ჩამოყალიბება წარმოადგენს ერთადერთ მნიშვნელოვან არგუმენტს, რაც სიმპატრიულ სახეობათა წარმოქმნის საწყისი ეტაპის დაწყებაზე მიუთითებს. მათი ახალ სახეობრივ ფორმებად საბოლოო სტაბილიზაცია სიერცობრივი ბარიერების მეშვეობით ხორციელდება. ჩვენს მიერ შემოთ განხილული პაეაის კუნძულებზე გავრცელებული დროზოფილას სახეობის 70% ვიწრო სპეციალიზებული მონოფაგებია (იხ. სურ. 12.5). ისინი სარჩოს კონკრეტული სახეობის მცენარიდან ან მისი რომელიმე ორგანოდან მოიპოვებენ; მიუხედავად იმისა, რომ ყოველი მათგანი სოკოებისა და მიკროორგანიზმების მეტაბოლური პროდუქტებით იკვებებიან. ასე, მაგალითად, კუნძულ პაეაიზე გავრცელებული დროზოფილას ორი გენეტიკურად ახლომდგომი (*D. silvestris* და *D. heedi*) მკაცრად პომოსეკვენტური (პოლიტენურ ქრომოსომებში დისკოების მსგავსი ვანლაგება აღენიშნებათ) სიმპატრიული სახეობებია. პირველი სახეობის მდებარეობა კვრცხს დებენ ხის (*Myoporum sandwicens*) ზედა ნაწილებიდან გამოყოფილ წვენიში, ხოლო მეორე ამავე ხის გამონადენ სითხეში,

ოლონდ მიწაზე. ძალზე რთულია ამდაგვარი ადაპტაცია, ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნის კონცეფციით აიხსნას.

პოპულაციაში სემონური რასების თანაპოვნეობა სიმპატრიული ეეოლუციის მიმდინარეობის სარწმუნო არგუმენტს წარმოადგენს. მცენარეებში ცნობილია მკვეთრად გამოხატული გენეტიკურად დეტერმინირებული ფენოლოგიური რასები. ეს მოვლენა კარგად არის შესწავლილი ნ. ცინგერის მიერ ნახევრად პარაზიტ მცენარე ხრიალაზე (*Alectorolophus majon*) დაკვირვების გზით (იხ. § 7.5). იგი ყამირ მდელაზე მთელი ზაფხულის განმავლობაში ყვავილობს. პოპულაციაში გვხვდება ადრე და გვიანმოყვავილე ფორმები. ეს ნიშანი გენეტიკურად არის დეტერმინირებული. ქვესახეობა *A. m. montanus* საწყის ფორმადაა მიჩნეული. სათიბ მდელაზე ადამიანის უნებური მოქმედებით (გათიბვა) შენარჩუნებულ იქნა ადრემოყვავილე ინდივიდები, საიდანაც ჩამოყალიბდა ადრემოყვავილე ზაფხულის ფორმა (*A. m. aestivalis*), მას შემდეგ, რაც წელიწადში მდელის ორჯერ გათიბვა დაიწყო, ეს უკანასკნელი თავის მხრივ ორ ფორმად გაიყო: საადრეო, საზაფხულო ფორმად (*A. m. vernalis*) და საგვიანო, საზაფხულო ფორმად (*A. m. polycladus*). ისინი ერთმანეთისგან რეპროდუქციულად იზოლირებულნი არიან. გვხვდება კიდევ ერთი ქვესახეობა *A. m. apterus*. იგი მხოლოდ ჭვავის ნათესებს ასარეველიანებს. ხრიალასა და ჭვავის სასიცოცხლო ციკლი და მორფოლოგიური ნიშნები ერთიმეორის მსგავსია. ისინი ერთდროულად მწიფდებიან. მათი თესლები წონითა და ფორმით ერთმანეთს გვანან. სარეველა ხრიალა სხვა ქვესახეობებისაგან განსხვავებით იკეთებს უხსნად კოლოფს და უფრო თესლს. ჭვავისა და ხრიალას თესლები ლეწვისა და განიავების დროს ძნელად სცილდება ერთმანეთს. ადამიანი სარეველას მოსავალთან ერთად მკიდა, ლეწავდა, ხოლო შემდეგ თესავდა. ამრიგად, ხრიალაში ერთი ფორმიდან გადარჩევის შედეგად რამდენიმე ფორმა ჩამოყალიბდა. თუ გადარჩევის პირობები შენარჩუნებული იქნება, მაშინ შესაძლებელია თითოეული მათგანისაგან ახალი სახეობები ჩამოყალიბდეს (იხ. სურ. 7.6).

„საგაზაფხულო“ და „სამემოდგომო“ ფორმები გვხვდება ცხოველებში (ზოგიერთი მწერი, სალამურა, თევზი და სხვ.). ეს ფორმები მორფოლოგიურად მსგავსია, გენეტიკურად კი განსხვავდებიან. სახეობათა სიმპატრიული წარმოქმნისათვის დამახასიათებელია ძველი სახეობიდან მორფო-ფიზიოლოგიურად მსგავსი ახალი სახეობის წარმოქმნა.

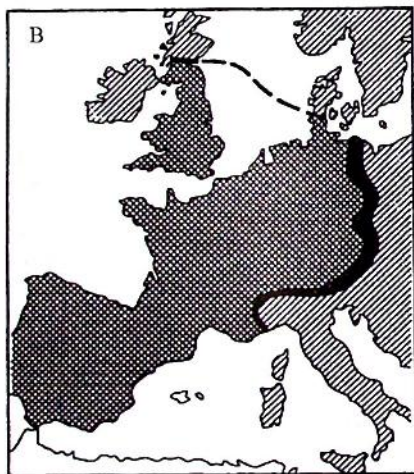
სახეობათა წარმოქმნის სიმპატრიული კონცეფციის მიხედვით საწყისი პოპულაციის ეკოლოგიურ რასებში მიმდინარეობს დიფერენცირების პროცესი და ყალიბდება რეპროდუქციული იზოლატია. საიზო-

ლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბების შემოთავაზებული ახსნა ნაკლებ დამაჯერებელია და ამ კონცეფციის სუსტ მხარეს წარმოადგენს. მოიძებნა კომპრომისული ვზაც. გამოჩენილმა ევოლუციონისტმა და მოლოლოგმა მ. უაიგმა წამოაყენა მოსაზღვრე – სიმპაგრიული სახეობათა წარმოქმნის კონცეფცია (სინონიმები: სტასიმპაგრიული, პარასიმპაგრიული). მან შეისწავლა გვარ ავსტრალიურ კუტკალიაში (*Morabinae*) გაერთიანებული 160 სახეობა და ქვესახეობა. ამ ჯგუფში გამოვლენილია ევოლუციის პროცესში დაფიქსირებული 34 განსხვავებული გიპის გრანსლოკაცია. ინტერესს აღძრავს ორი კომპლექსური სახეობა *Moraba viatica* და *M. scurra*. ქვესახეობები ჰომოკარიოტიპებია (ჰომოზიგოტური სხვადასხვა გრანსლოკაციების მიხედვით) და უკავიათ მომიჯნავე ტერიტორიები. მათ საზღვარზე ჰიბრიდები ვიწრო ზონას ქმნიან. ჰიბრიდები ჰეტეროკარიოტიპებია (ჰეტეროზიგოტი სხვადასხვა გრანსლოკაციების მიხედვით). ისინი სიცოცხლის უნარიანობით, ნაყოფიერებითა და მოძრაობის უნარით მნიშვნელოვნად ჩამორჩებიან საწყის ფორმებს. ამრიგად, ქვესახეობები რეპროდუქციული მექანიზმით გამიჯნულია ერთმანეთისგან.

ცნობილია ფაქტები, როდესაც ბუნებაში სახეობათშორისი ჰიბრიდიზაციისას ხშირად მიიღება სიცოცხლისუნარიანი ჰიბრიდები, მაგრამ მათში დაბალი ცხოველმყოფელობის გამტეები ფორმირდება, რის გამოც ისინი დაბალი ნაყოფიერებით ხასიათდებიან. ჰიბრიდები ჩვეულებრივ დაბალკონკურენტუნარიანნი არიან, ამიტომაც მომდევნო თობებში მათი რაოდენობა კატასტროფულად მცირდება და ელიმინირდება. მათ ადგილს ახლად ჩამოყალიბებული ჰიბრიდები იკაეუბენ. ორ სახეობას შორის საზღვარი იზოლირებულია „ჰიბრიდიზაციის მეშვეობით“. ამდაგვარი ჰიბრიდული ბარიერი აბრკოლებს სახეობების შერწყმას და ერთიანი გენოფონდის ჩამოყალიბებას. როგორც უხერხემლო, ისე ხერხემლიან ცხოველებში აღწერილია „ჰიბრიდული ზონით“ იზოლირებული სახეობები. კლასიკურ ნიმუშს წარმოადგენს რუხი (*Corvus cornix*) და შავი (*C. corone*) ყვავის არეალების ჰიბრიდული ზონით შემოფარგვლა (იხ. სურ. 12.6).

კავკასიის ტყიან სარტყელში გავრცელებული მურა ბაყაყი (*Rana macrocremis*) პოლიტიპური სახეობაა. მცირე კავკასიონზე ბინადრობს ორი ქვესახეობა (*R. m. macrocremis* და *R. m. camerani*) რომელიც ჯავახეთის ზეგანის ჩრდილოეთ ნაწილში ვიწრო ჰიბრიდული ზოლით არის გამიჯნული (თარხნიშვილი, 2004).

სიმპაგრიულ სახეობათა წარმოქმნის პრობლემა არსებით რაკურსს იძენს სისტემურ მუტაციებთან დაკავშირებით. სალტაციონიზმის მიხედვით სისტემური მუტაციის (სალტაციის) მფლობელი ინდივი-



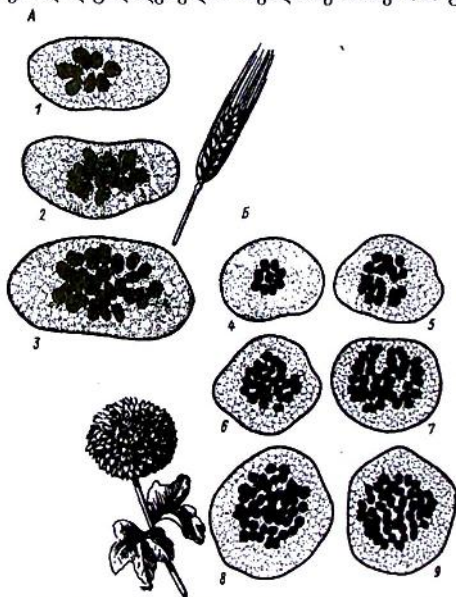
სურ. 12.6. ახლომონათესავე სახეობის რუხი *Corvus cornix* (1) და შავი *C. corone* (2) ყევის გაერცელება. A. მთლიანი არეალი. B. არეალის ფრაგმენტი. სახეობათა შეხვედრის საზღვარზე წარმოქმნილი კიბრიდული ზონა მოცემულია შავი ზოლით. საწყისი ფორმებთან შედარებით კიბრიდები დაბალი სიცოცხლისუნარიანობით ხასიათდებიან. კიბრიდული ზონის სიგანე არაერთგვაროვანია. ეინაიდან საზღვრის სხვადასხვა მონაკვეთზე ჩამოყალიბებული განსხვავებული კიბრიდების შეფარდებითი სიცოცხლის ხანგრძლივობა და კონკურენტუნარიანობა არაერთგვაროვანია (ე. მაირი, 1968).

დი ან ინდივიდთა მცირე ჯგუფი რეპროდუქციულადაა იზოლირებული საწყისი სახეობის ინდივიდებისაგან. ამ სახის მუტაციის ინლუქციით შესაძლებელია ერთი სახეობა მყისიერად გარდაიქმნას მეორე სახეობად (იხ. § 12.1). ობიექტურობა მოითხოვს, აღინიშნოს, რომ გარკვე-

ულ ხელსაყრელ პირობებში, ამდაგვარი სიტუაციის რეალიზაცია შესაძლებელია, მაგრამ სიტუაციის ალბათობა საკმაოდ დაბალია.

12.7. სახეობათა მყისიერი წარმოქმნა

პოლიპლოიდია. მცენარეთა ევოლუციაში სისტემურმა მუტაციებმა არსებითი როლი შეასრულა. ამ კატეგორიას მიეკუთვნება პოლიპლოიდია. ბუნებაში პოლიპლოიდია ორი ფორმით გვხვდება: ავტოპლოიდია (პროპორციულად გადიდებულია ერთი და იგივე გენომი) და ალოპლოიდია (ჯერადად გადიდებულია სხვადასხვა სახეობის გენომი).



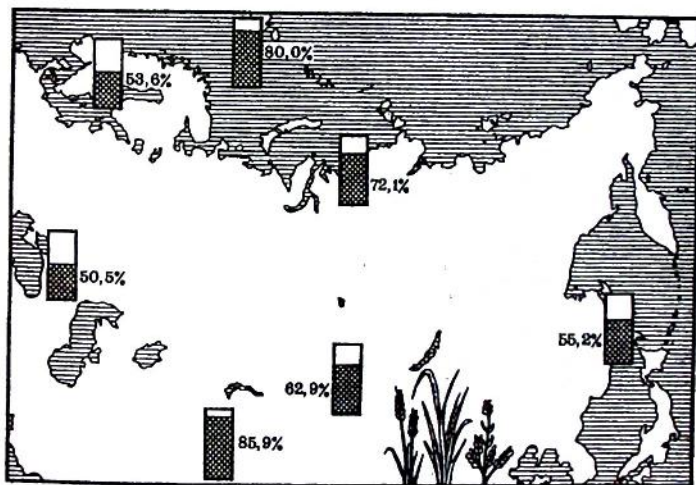
სურ. 12.7. სახეობათა წარმოშობა პოლიპლოიდიის გზით. ხორბლისა (A) და ქრიზანთემას (B) ქრომოსომული კომპლექტები I მეიოზური გაყოფის მეტაფაზური ფირფიტების მიხედვით. 1 – *Triticum aegilopoides* ($n=7$), 2 – *T. dicoccum* ($n=14$), 3 – *T. aestivum* ($n=21$), 4 – *Chrysanthemum makinoi* ($n=9$), 5 – *Ch. indicum* ($n=18$), 6 – *Ch. japonense* ($n=27$), 7 – *Ch. ornatum* ($n=36$), 8 – *Ch. gezoensis* ($n=45$), 9 – *Ch. pacificum* (45). (ა. მიუტცინგი, 1967).

პოლიპლოიდით ხორციელდება სახეობის მყისიერად ჩამოყალიბება. იგი გენომის უეცარ გარდაქმნას იწვევს, რაც ავტოპლოიდის დროს ხდება. პოლიპლოიდია ფართოდაა გავრცელებული მცენარეებში. ცხოველებში კი ერთობ იშვიათია. მცენარეთა ზოგიერთ ვეგეტატიურ ნაწილში მონათესავე სახეობები ქრომოსომთა ჯერადი რიცხვით განსხვავდებიან. იგი საწყის სახეობაში მომხდარი ქრომოსომთა რიცხვის პროპორციულად გადილების შედეგია. ასეთ ვეგეტატიურ ნაწილში მონათესავე სახეობები პოლიპლოიდურ რივს ქმნიან. მონათესავე სახეობათა ჯგუფს, რომლის ქრომოსომთა პაპლოიდური ნაკრებით (გენომით) იქმნება ჯერადად გაზრდილი აღმავალი მწკრივი პოლიპლოიდური რივი ეწოდება. ასე მაგალითად, ძაღლყურძენას გვარში (*Solanum*) ქრომოსომთა პაპლოიდური კომპლექტი არის $n=6$, პოლიპლოიდური რივი წარმოდგენილია 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108, 144 ქრომოსომიანი სახეობით. ბუნებრივი პოლიპლოიდური რიგები გვხვდება ვარდის, მარწყვის, ქრიზანთემას, ჭანგას, ხორბლის, შერიის და სხვა გვარებში (იხ. სურ. 12.7). ცხოველებიდან პოლიპლოიდური რიგები ცნობილია პერმაფროდიტ ცხოველებში (მაგ, ჭიაცყლა), მდელრსქესიან პერმაფროდიტ სახეობებში (ზოგიერთი ხოჭო, პეპელა, ბალღინჯო, კიბოსნაირი, თევზი, სალამანდრა და სხვ.).

მცენარეებში პოლიპლოიდია ფართოდ და არათანაბრად არის გავრცელებული. პოლიპლოიდური სახეობები დიდი რაოდენობით გვხვდება ყვავილოვან მცენარეებში, მათი სიხშირე 47%-ია (ორლებნიანებში – 43%, ერთლებნიანებში – 58%). შიშველთესლოვანებში იშვიათია – პოლიპლოიდური სახეობის სიხშირე 1,5%-ს შეადგენს. საგოვანებში საერთოდ არ გვხვდება პოლიპლოიდური სახეობები, მაშინ როდესაც ვეგეტატიურ ნაწილებში მათი სიხშირე 95%-ს აღწევს. ბუნებაში გაცილებით დიდი რაოდენობა ალოპლოიდები გვხვდება. პოლიპლოიდებისთვის, განსხვავებით საწყისი დიპლოიდებისგან, ჩვეულებრივ ნიშანდობლივია სხეულის მძლავრი განვითარება: ემრდებათ დიდი ზომის ფოთლები, ყვავილები, ნაყოფი და თესვები. აქვთ საკმაოდ ძლიერი და უხეში ლეროები. მეტწილად დიდი ზომისაა პოლიპლოიდური უჯრედი და ბირთვი. უმეტესად პოლიპლოიდები გამოირჩევიან გარემოს ფლუქტუირებადი ფაქტორებისადმი მდგრადობით, საწყის ფორმებთან შედარებით. ამიგომაც ისინი ეგუებიან მკაცრ საარსებო პირობებს. არქტიკისა და მაღალმთიანი რაიონების ფლორა მდიდარია პოლიპლოიდური ფორმებით (იხ. სურ. 12.8).

ბოლო მონაცემებით დადასტურებულია, რომ პოლიპლოიდიამ საწყის ეტაპზე მნიშვნელოვანი როლი ითამაშა ხერხემლიან ცხოველთა ევოლუციაში. სახეობათა პოლიპლოიდური ფორმები, გვარები და

მთელი ოჯახებიც კი, გამოვლენილია თევზებში, ამფიბიებსა და რეპტილიებში. ასე მაგალითად, თევზებში ოჯახი ორაგულისებრნი, კაპოეტასებრნი და ქაშაყისებრნი პოლიპლოიდური წარმოშობისაა. პოლიპლოიდური ფორმები საკმაო რაოდენობითაა გამოვლენილი თევზების სხვა ოჯახებშიც (მაგ. კობრისებრნი). სამხრეთ ამერიკაში გავრცელებული ბაყაყის ოჯახ *Caratophrididae*-ში გავრთიანებულია ავტოპლოიდური (ტეტრა - და ოქტაპლოიდური) სახეობები. პართენოგენეზურ ხელიკებს (გვარი *Lacerta* და *Cnemidophoris*) ქრომოსომთა კომპლექტების სხვადასხვა რაოდენობა მოეპოვებათ.



სურ. 12.8. ყვავილოვან მცენარეთა პოლიპლოიდური სახეობების გავრცელება ევრაზიის სხვადასხვა რაიონის ფლორაში (პროცენტებში სახეობათა საერთო რაოდენობასთან შედარებით, შედგენილია სხვადასხვა ავტორების მონაცემების მიხედვით, ნ. გიმოფეე - რესოესკი და სხვ., 1977).

მაშასადამე, პოლიპლოიდია იწვევს გენომის კარდინალურ ცვლილებას, რამაც შექმნა წინაპირობა როგორც მცენარეთა, ისე ცხოველთა სამეფოში დაწყებულიყო ფართო მასშტაბიანი ევოლუციური პროცესები. პროტისტებს, კერძოდ, ინფუზორიებს პოლიპლოიდის

გზით უყალიბდებათ რთული მრავალგენომიანი ბირთვი (მაკრონუკლეუსი). პოლიპლოიდური სახეობები აღწერილია ეუკარიოტულ მიკროორგანიზმებშიც (მაგ, სოკოები და ერთუჯრედიანი წყალმცენარეები). ე. მაირის დასკვნით, პოლიპლოიდია არის სახეობათა მყისიერად წარმოქმნის ერთადერთი უნივერსალური გზა.

პიბრიდოგენეზი. ზოგჯერ ახალი სახეობა ორი წინარე განსხვავებული სახეობის გენომის გაერთიანებით ყალიბდება. პიბრიდოგენეზი არის მყისიერ სახეობათა წარმოქმნის ერთ-ერთი გზა. სახეობათა ამდაგვარი წარმოქმნა ძირითადად მცენარეებისათვის არის დამახასიათებელი, მაგრამ აღწერილია სხვა (ცხოველები, სოკოები) ფორმებშიც. მართალია, სახეობათაშორისი პიბრიდიზაცია საიზოლაციო მექანიზმებით იზღუდება, მაგრამ ეს პროცესი ბუნებაში მაინც ხორციელდება. რეკომბინაციული მექანიზმების მოქმედების შედეგად პიბრიდული შთამომავლობა კოლოსალურ ცვალებადობას განიცდის. სახეობათაშორისი პიბრიდებში ირლვევა ძველი სახეობრივი კოადაპტირებულ გენთა სისგემები და გენოტიპთა ნაირგვარი ვარიანტები წარმოიქმნება. ზოგიერთი საარსებო გარემოსაღმი იმდენად კარგადაა ადაპტირებული, რომ მათგან ახალი სახეობრივი ფორმები იღებენ სათავეს.

პიბრიდოგენეზი არის წინარე სახეობის გენომთა ან მათი ნაწილის გაერთიანების გზით ახალ სახეობათა ფორმირების პროცესი. იგი „ბადებრივი“ ევოლუციის ერთ-ერთი გამოვლენაა, კერძოდ, ახალი სახეობის ჩამოყალიბება ადრე არსებული გენომების რეორგანიზაციის (კომბინირების) შედეგია.

მცენარეებში სახეობათაშორისი პიბრიდები თითქმის ყველა დიდ ტაქსონში გვხვდება. ამ სახის პიბრიდები დიდი რაოდენობით ხემცენარეებიდან გირიფში, მუხასა და ევკალიპტში, ხოლო ბალახოვანი მცენარეებიდან იაში, მგესუმზირასა და წყალიკრეფიაში გვხვდება. გვიმრანაირებიდან სახეობათაშორისი პიბრიდიზაციითაა ჩამოყალიბებული გვარი Pteris. სახეობათაშორისი შეჯვარება ზოგჯერ ინტროგრესიული პიბრიდიზაციის მიმართულებისაა. ინტროგრესიული პიბრიდიზაცია განაპირობებს აღმავალი შეჯვარებისას (პიბრიდების შეჯვარება მშობელ ფორმებთან) ცალკეული გენების, გენთა ბლოკების, ქრომოსომების მონაკვეთის ან გენომის ნაწილის ერთი სახეობიდან მეორეში გადატანას. ეს პროცესი თავისუფლად დამკვერვად მცენარეებში (ფიჭვი, მუხა, გრადესკანცია და მისთ.) ახალი რასების ჩამოყალიბებაში გადამწყვეტ როლს ასრულებს.

ამერიკელი ევოლუციონისტის ე. გრანტის განმარტებით, პიბრიდოგენულ სახეობათა წარმოქმნა არის ახალი სახეობის უშუალო

ჩამოყალიბება რომელიმე წინარე ბუნებრივი პიბრიდიდან. მცენარეებში ეს გზა პოლიპლოიდიითა და აპომიქსისის მეშვეობით რეალიზდება. ცნობილია, რომ სახეობათაშორისი პიბრიდები გენეტიკური საიზოლაციო მექანიზმების მოქმედების გამო სტერილურებია (იხ. §7.5). ალოპლოიდა და აპომიქსისი პიბრიდებში ფერტილობის აღდგენას უზრუნველყოფენ, რითაც მყისიერი სახეობათაწარმოქმნის წინაპირობა იქმნება. განსხვავებული სახეობების შეჯვარების გზით წარმოქმნილ სტერილურ პიბრიდებში, ქრომოსომათა რიცხვის გაორმაგებით (ე.წ. ალოპლოიდა) მიიღწევა ფერტილობის აღდგენა. მოგიერთი მონაცემებით მცენარეთა სახეობის დაახლოებით 50% ალოპლოიდიის გზით არის ჩამოყალიბებული.

XXს. 20-იან წლებში ექსპერიმენტულად პირველი ალოპლოიდი ე.წ. ამფიდიპლოიდი მიიღო ცნობილმა რუსმა გენეტიკოსმა გ. კარპენჩეკომ. მან შეძლო გვართა შორის პიბრიდებში (კომბოსტო და ბოლოკის ნაჯვარი) პოლიპლოიდიის მეთოდით ფერტილური პიბრიდული (*Raphanobrasica*) შთამომავლობის მიღება.

გამოჩენილმა გენეტიკოსმა ა. მიუტცინგმა გამოავლინა, რომ ჩრდილოეთ ევროპასა და აზიაში გავრცელებული ერთწლიანი ბალახოვანი მცენარე თავცეცხლა *Galeopsis tetrahit* ($2n=32$) ალოტეტრაპლოიდა (ამფიდიპლოიდი), რომელიც დასაბამს: *G. pubescens* ($2n=16$) და *G. speciosa* ($2n=16$) დიპლოიდი მცენარეებიდან იღებს. პიბრიდოგენული გზითაა ჩამოყალიბებული ხორბალში (*Triticum*) გაერთიანებული პოლიპლოიდური სახეობები. პოლიპლოიდური რიგი წარმოდგენილია 14, 28 და 42 ქრომოსომიანი ფორმებით. ველური ცალმარცვალა ხორბალი *T. monococcum* ($2n=14$) ბუნებრივ პირობებში შეეჯვარა ველურ მარცვლოვან ეგილოპსს *Aegilops speltoides* ($2n=14$) და ინდუცირდა ალოტეტრაპლოიდი ($2n=28$; მაგ., თავთუხი *T. durum*) ხორბლები. ამ უკანასკნელს ბუნებრივ პირობებში შეეჯვარა ეგილოპსის სრულიად სხვა სახეობა *E. squarosa* ($2n=14$) და ჩამოყალიბდა ალოპექსაპლოიდი ($2n=42$ მაგ. *T. aestivum*) ხორბლები. ასევე კულტურული ქლიავი *Prunus domestica* ($2n=48$) ბუნებრივად წარმოიშვა კვრინჩხის (*P. spinosa*, $2n=32$) და ალუჩის (*P. divaricata*, $2n=16$) პიბრიდიზაციით და შემდგომ ქრომოსომთა გაორმაგებით.

მცენარეებს ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდათ მეორადი უსქესო გამრავლების ფორმა აპომიქსისი (იგი ძირითადად ორი ფორმით ვლინდება: პართენოგენეზი – კვერცხუჯრედიდან ჩანასახის ჩამოყალიბება; აპოგამია-ეგგეგატიური უჯრედიდან ჩანასახის ჩამოყალიბება). აპომიქტურად მრავლდებიან გენეტიკურად გამორჩეული პიბრიდული (არა ყოველთვის) წარმომავლობის სახეობები. აპომიქ-

გურ სახეობებში ფიქსირდება ნებისმიერი არაბალანსირებული ქრომოსომების (ტრიპლოიდი, ანეუპლოიდი) შემცველი კარიომორფები. აპომიქტური კომპლექსური სახეობები ბუნებრივი ჰიბრიდიზაციისა და აგამური გამრავლების პროცესთა შეთანაწყობის საფუძველზე ყალიბდებიან. ასეთი სახეობების სიუხვით გამოირჩევიან გვარები: *Poa*, *Potentilla*, *Rubus*, *Hieracium*. ისინი ფლობენ ვრცელ არეალს და ითვისებენ არახელსაყრელ კლიმატურ რაიონებს. გამოირჩევიან სახეობათა და მიკროსახეობათა დიდი მრავალფეროვნებით. სქესობრივი გამრავლების უნარის დაკარგვის გამო აპომიქტური ფორმები ევოლუციურ პერსპექტივას მოკლებულნი არიან. ამ თვალთახედვით ყველა აგამური კომპლექსი ქმნის დახმულ გენეტიკურ სისტემას და ევოლუციურ „ჩიხს“ წარმოადგენს.

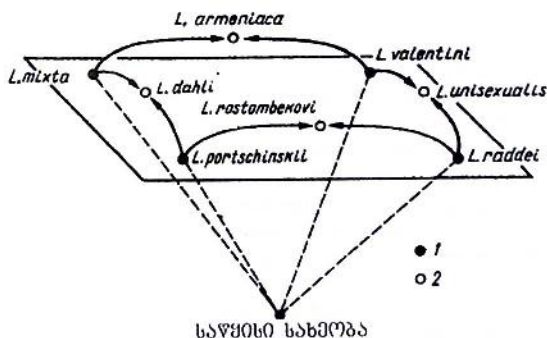
ცხოველებიდან ბუნებრივი სახეობათშორისი ჰიბრიდიზაცია გამოვლენილია როგორც უხერხემლო (მაგალითად, ზოგიერთი პეპელა, ციკადები), ისე უმდაბლეს ხერხემლიან (თევზები, ამფიბიები, რეპტილები) ცხოველთა ზოგიერთ რიგში.

ჰიბრიდოგენული კომპლექსები გამოვლენილი და შესწავლილია თევზებში – რიგ კობრკბილიანებში (*Cyprinodontiformes*). ამ რიგში გაერთიანებული კვერცხოცხალმშობი თევზი *Poecilia formosa* ბინადრობს ტეხასის შტატისა (აშშ) და ჩრდილოეთ მექსიკის წყალსატევებში. იგი გინოგენური სახეობაა. პოპულაციები მხოლოდ მდელრეზისგან ($2n=46$) შედგება. მათ ანაყოფიერებს სხვა მონათესავე სახეობა, რომლის სპერმა ქვირითზე მხოლოდ მასტიმულირებელ გავლენას ახდენს. გამოვლენილია ზოგიერთ პოპულაციაში გინოგენური გრიპლოიდიური ($2n=69$) კლონები. ისინი *P. formosa*-სა და *P. mexicana*-ს შეკვარებითაა წარმოქმნილი.

თევზების ამავე რიგში გაერთიანებული გვარ *Foeciliopsis*-ში გვხვდება ბიჰექსუალი დიპლოიდიური ($2n=48$) ფორმა, ასევე ცალსქესიანი დიპლოიდიური ($2n=48$) და ტრიპლოიდიური ($3n=72$) ჰიბრიდული წარმოშობის სახეობები. დიპლოიდიური მდელრები პართენოგენებურად მრავლდებიან. ცალსქესიანი სახეობიდან დიპლოიდიური მდელრების ჩამოყალიბება კრედიტოგენემის ვით ხორციელდება, რაც ხერხემლიან ცხოველებში იშვიათი მოვლენაა. კერძოდ მდელრებში (განვითარებულია ჰიბრიდული ზიგოგისაგან) მიმდინარე ოოგენემის პროცესში შერჩევით ელიმინირდება მამისეული ქრომოსომები. მომწიფებელი კვერცხუარედები მხოლოდ დედისეულ პაპლოიდურ გენომს შეიცავს. ინდივიდში მამისეული გენომი მხოლოდ ერთი თაობის სიცოცხლეშია შენარჩუნებული.

ჰიბრიდული წარმოშობის პართენოგენეზური და გინოგენეზური სახეობები შესწავლილია კუდისნაირ ამფიბიებში (ჩრდილო-ამერიკული ამბისტომები). სტაბილური ჰიბრიდული ფორმაა ჯგუფი მწეანე ბაყაყები (*Rana esculenta*). მის ჩამოყალიბებაში მოქმედებს კრედიტოგენეზის მექანიზმი.

ჰიბრიდოგენეზის შედეგია ამიერკავკასიაში გავრცელებული კლდის ხელიკის ოთხი სახეობა: დალისეული ხელიკი (*Lacerta dahli*), თეთრ-მუცელა ხელიკი (*L. unisexualls*), როსტომბეკოვისეული ხელიკი (*L. rostombekovi*) და სომხური ხელიკი (*L. armenica*). პირველი სამი სახეობა საქართველოშია გავრცელებული. მამრები ამ სახეობებში არ გვხვდება, ან ძალიან იშვიათია. ისინი ჩამოყალიბებულია ორსქესიანი მშობლებიდან ბუნებრივი ჰიბრიდიზაციის გზით და პართენოგენეზურად მრავლდებიან (იხ. სურ. 12.9).



სურ. 12.9. გვარი *Lacerta*-ში (*Darevskia*) გაერთიანებულ კავკასიური კლდის ხელიკების ჰიბრიდოგენური სახეობათა წარმოქმნა. 1 - დიპლოიდური ბისექსუალური საწყისი სახეობები. 2 - ჰიბრიდული წარმოშობის დიპლოიდური ერთსქესიანი სახეობები (ლ. კაიდანოვი, 1996).

ყველა განხილულ შემთხვევაში შორეული ჰიბრიდიზაციის შედეგად წარმოშობილი სახეობების ფორმირება და შენარჩუნება განხორციელებულია სქესობრივი გამრავლების არარეგულარული ტიპების - პართენოგენეზის, გინოგენეზისა და კრედიტოგენეზის მეშვეობით.

სახეობათა ქრომოსომული წარმოქმნა ბუნებრივი პოპულაციებისათვის ნიშანდობლივია ქრომოსომული ცვალებადობის ფართო სპექტრი. იგი შიგაპოპულაციური ქრომოსომული პოლიმორფიზმის სახით ვლინდება (იხ. § 9.2). გვარ *Drosophila*-ში შესწავლილ სახეობების 75%-ს ინვერსიული პოლიმორფიზმი აღენიშნება. თევზებში ქრომოსომული პოლიმორფიზმის სიხშირე 1%-ს, ხოლო რეპტილებში 2%-ს შეადგენს. ძუძუმწოვრების პოპულაციებს მოეპოვებათ შემდეგი სახის ქრომოსომული მუტაციები: რობერტსონული გრანსლოკაციები, პერიცენტრული ინვერსიები, პეტროქრომატინული ბლოკების მაგება ან კლება. ძუძუმწოვრების კლასში გაერთიანებულ 4000-მდე სახეობისა და ქვესახეობის შესწავლის საფუძველზე დადგენილია, რომ შიგაპოპულაციური ქრომოსომული პოლიმორფიზმის სიხშირე 10.9%-ს შეადგენს.

კითხვა ისმის რა როლს ასრულებს ქრომოსომული პოლიმორფიზმი ევოლუციის პროცესში? პასუხი არაერთგვაროვანია. ევოლუციის სინთეზური თეორიის თვალსაზრისი გრადიციულია. ამ თეორიის თანახმად (პოპულაციონისტური კონცეფციიდან გამომდინარე), შიგაპოპულაციური გენეტიკური პოლიმორფიზმი, მათ შორის ქრომოსომული არის გენეტიკური შემადგენლობის ადაპტური დიფერენცირების გამოხატულება. ალოპატრიულ სახეობათა წარმოქმნის პროცესში მცირე მუტაციების მეშვეობით მიმდინარეობს, ძირითადად, გენეტიკური სტრუქტურის თანდათანობითი გარდაქმნა. გენეტიკური სტრუქტურის დიფერენცირება რეპროდუქციული საიზოლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბებითა და ახალი სახეობის ფორმირებით სრულდება.

ამავე შეკითხვაზე თანამედროვე სალტაციონიზმსა და ყველა იმ მიმართულებას, რომელიც გიპოლოგიურ კონცეფციას ეფუძნება, ასევე გრადიციული პასუხი მოეპოვება. კერძოდ, ქრომოსომული პოლიმორფიზმი (ასევე შიგაპოპულაციური პოლიმორფიზმის ნებისმიერი ფორმა) ყალიბდება პოპულაციის საჭიროებისათვის. მას სახეობათა წარმოშობასთან არავითარი კავშირი არა აქვს. სახეობათა ფორმირების პროცესი ინიცირდება ცალკეულ ინდივიდში ან ინდივიდთა მცირერიცხოვან ჯგუფში ქრომოსომული გარდაქმნით (სისტემური მუტაციებით), რომელიც მაშინვე სრულ ან ნაწილობრივ იზოლაციას აყალიბებს. ამ მექანიზმებით მათი მფლობელი ინდივიდები იზოლირდებიან საწყისი ფორმებისგან.

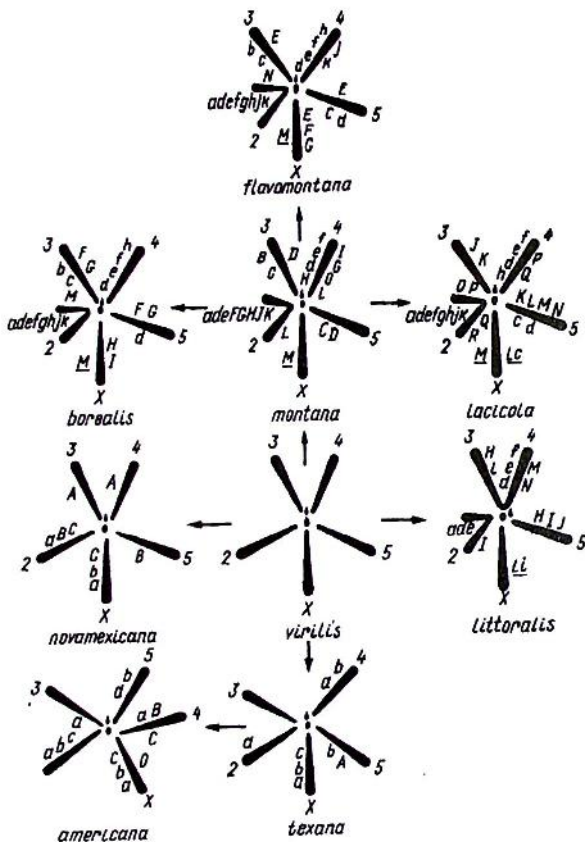
მაკრომუტაციას (სისტემური მუტაცია) რამდენიმე შთამომავალი ფლობს, რომელთა შეწყვილებითაც იგი შთამომავლობაში ფიქსირდება. ამრიგად ინდივიდთა საკმაოდ მცირერიცხოვანი ჯგუფი ემიგრება პოპულაციის დანარჩენ წევრებს და ახალ სახეობრივ ფორმებს

აძლევს დასაბამს. ამ თეზით იხსნება დიდი წინააღმდეგობა ერთეული უნიკალურ სისტემური მუტაციის (სალტაციის) მემკვიდრეობით გადაცემის შესაძლებლობაზე. რადგან, მაკრომუტაციის მფლობელ ინდივიდს მცირე ჯგუფებშივე მოეპოვება ანალოგიური ცელილების მქონე მეწყვილე და მათი ურთიერთშეჯავრებით სალტაცია შთამომავლებს მემკვიდრეობით გადაეცემა.

მ. უაიგი თავის ფუნდამენტურ მონოგრაფიაში „სახეობათა წარმოქმნის საშუალებები“ (1978), აღნიშნავს: „ქრომოსომათა სტრუქტურული გარდაქმნები, როგორცაა ინვერსიები და გრანსლოკაციები მთავარ, შესაძლოა პირველხარისხოვან როლსაც კი ასრულებენ მრავალი, ალბათ უმეტეს სახეობათა წარმოქმნაში“. მან სახეობების ამ გზით ჩამოყალიბების პროცესს **სტასიპატრიულ** სახეობათა წარმოქმნა უწოდა. ანალოგიურ თვალსაზრისს ავითარებდა გამოჩენილი ევოლუციონისტი და ზოოლოგი ნ. ვორონცოვი (2004). მისი შეხედულებით, სახეობათა წარმოქმნა ორი გზით ხორციელდება: 1. „ჩუქლებრივი“ – დაკავშირებულია პოპულაციათა შორის განსხვავების თანდათანობით დაგროვებასთან, რომელიც რეპროდუქციული იზოლაციის ფორმებით სრულდება. 2. „გენეტიკური“ – იწყება რეპროდუქციული იზოლაციით (რომელიც ქრომოსომული გარდაქმნებით ყალიბდება), მხოლოდ ამის შემდეგ მიმდინარეობს გენური და ეკოლოგიური განსხვავებების ფორმირება.

იაპონელი ციტოგენეტიკოსი ს. ონო მიიჩნევს, რომ ქრომოსომულ ევოლუციაში მნიშვნელოვან როლს გენეტიკური მასალის დუპლიკაცია იქენს. გრანდიოზული ევოლუციური ნახტომები (აროგენეზი) როგორცაა მრავალჯარედიანების, ხერხემლიანების, ბოლოს კი ძუძუმწოვრების წარმოშობა, დუპლიკაციის გზით ახალი გენების ჩამოყალიბებისა და მისი შემდგომი დივერგენციის გარეშე შეუძლებელი იქნებოდა.

ამჟამად ხელთ გვაქვს მრავალი არგუმენტი, რომლებიც მიუთითებს, რომ ქრომოსომათა სტრუქტურული გარდაქმნითა და მათი კომბინაციით არის ჩამოყალიბებული მრავალი სახეობა. ასე მაგალითად დროზოფილას გვარში გაერთიანებული სახეობა *D. melanogaster* და *D. simulans* ორი ინვერსიული ცელილებით ჩამოყალიბდა, ასევე ამავე გვარში ორი სახეობა *D. pseudoobscura* და *D. miranda* მრავალი ინვერსიული გარდაქმნის შედეგად ფორმირდება. დროზოფილას გვარში გაერთიანებული *virilis* ჯგუფის სახეობის ევოლუცია გრანსლოკაციების, ინვერსირების, დუპლიკაციების ინდუქციამ და პეტეროქრომატინული ბლოკების კლებამ გამოიწვია (იხ. სურ. 12.10).

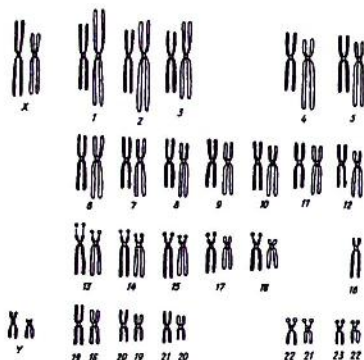


სურ. 12.10. გვარ *Drosophila*-ში გავრთიანებული ჯგუფ *virilis*-ის პაპლოიდურ ქრომოსომული კომპლექტები. ლათინური ანბანით აღნიშნულია გენთა ბლოკები, ასოთა შეყვლილი თანამიმდევრობა ინვერსიას გამოხატავს; X, 2-3 კი ქრომოსომებს (ჯ. პეტერსონი, 1952).

ქრომოსომულ ევოლუციაში მნიშვნელოვან როლს რობერტსონული გრანსლოკაციები იძენს. ზოგიერთ მუქუმწოვართა სახეობების (მღრღნელები) კარიომორფები რობერტსონულ მარაოს ქმნიან. მაგალითად იტალიაში – სახლის თაგვი, აფრიკაში – ჩია თაგვი, პამირალტაში – ბრუცუნა (დაწვრილებით განხილულია § 9.2). ნ. ვორონცოვი ბრუცუნას (*Ellobius talpinus*) ფართო სპექტრის კარიოტიპების ფორმირებას – ერთგვარ აფეთქებას, სეისმოაქტიობას უკავშირებს. ბრუცუნა არის მესახეობა, რომელშიც მრავალი ფორმირებადი *in situ nascendi* სახეობაა გაერთიანებული. ასეთ რეგიონში ინდივიდზე ნაირგვარი მუტაგენური ფაქტორი მოქმედებს (γ – დასხივება, რადონის შემცველი წყალი, მძიმე მეტალთა ჭარბი თანაპოვნეობა გარემოში და მისთ.) ამ სახის ბუნებრივი მუტაგენები არასეისმურ რაიონებში მცირეა. მეორე მნიშვნელოვან ფაქტორად ინფექციური ვირუსული დაავადებები სახელდება (იხ. § 5.3).

საჭიროა აღინიშნოს, რომ პრიმატების ფილოგენიაში დაფიქსირებულია 390 ქრომოსომული მუტაცია, მათგან 120 პერიცენტრული, 20 კი პარაცენტრული ინვერსიაა. ადამიანი კარიოტიპით ($2n=46$) განსხვავდება ახლომონათესავე ფორმებისგან (გორილა, შიმპანზე, $2n=48$). ყველა საფუძველი არსებობს ვივარაუდოთ, რომ ადამიანის, ავსტრალოპითეკისა და ადამიანის მსგავსი მაიმუნების საერთო წინაპარს $2n=48$ კარიოტიპი გააჩნდა. ანთროპოგენეზის უაღრესად რთულ და მრავალფაქტორიან პროცესში ქრომოსომულმა მუტაციებმა მნიშვნელოვანი წვლილი შეიტანა, კერძოდ, რეპროდუქციული იზოლაციის ფორმირებაში. ამ მექანიზმით ადამიანის წინაპარი გაემიჯნა ახლო მონათესავე ფორმებს. ამ უკანასკნელთ შეუნარჩუნდათ 48 ქრომოსომიანი კარიოტიპი. 48 ქრომოსომიანი კარიოტიპის 46 ქრომოსომიანად გარდაქმნის პროცესი სეისმურად აქტიურ მონაში – დიდი აფრიკის რიფტში განხორციელდა (ვორონცოვი, 2004) (იხ. სურ. 12.11).

ხაზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ ქრომოსომული მუტაციებით იქმნება შემდგომი დივერგენციის წინაპირობა. სახეობათა წარმოქმნის პროცესი ყოველთვის გაწვლილია დროში მაშინაც კი, როდესაც საუბარია „მეისიერ“ სახეობათა წარმოქმნაზე. ევოლუციის სინთეზური თეორიის თვალთახედვით მეისიერ სახეობათა წარმოქმნა მიმდინარეობს პოპულაციურ დონეზე და ათასობით თაობას მოიცავს. დუპლიკაციების სახით ბუნებრივ გადარჩევას მიეწოდება მასალა, რომელიდანაც ახალი გენები წარმოიშვება, ხოლო ინვერსიები და გრანსლოკაციები ახალ სახეობრივ ფორმებში საიზოლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბებას უზრუნველყოფენ.



სურ. 12.11. ალამიანისა (თეთრი ფერის ქრომოსომები) და გორილას (შავი ფერის ქრომოსომები) კარიოტიპების შედარება (ნ. ლუბინინი, 1986).

12.8. სახეობათა ფილექტური წარმოქმნა

ფილექტურ სახეობათა წარმოქმნის დროს მიმდინარეობს საწყისი სახეობის თანდათანობითი გარდაქმნა ახალ სახეობად, პოპულაციაში თანდათანობით აღინიშნება სხვადასხვა შემკვიდრული ცვლილებები, რომლის მეშვეობითაც ხორციელდება გენეტიკური სტრუქტურის (გენოფონდის) ექტორიზებული შეუქცევადი ცვლილება (დიფერენცირება). სახეობა როგორც ერთიანი, მთლიანი სუბსტანცია, იცვლება, რადგან ამ ცვლილებების გარეშე ევოლუციური პროცესის მიმდინარეობა შეუძლებელია. ფილექტური სახეობათა წარმოქმნა (სინონიმებია: ცვლილება დროში; ცვლილება შთამომავლებში; სახეობათა გარდაქმნა) არ იწვევს გეოგრაფიული რასების ქვესახეობების ჩამოყალიბებას, შესაბამისად – სახეობათა რიცხობრივ ზრდას. ფილექტური ევოლუციის შედეგად წარმოიქმნება ერთი განუტოტავი ფილოგენეზური ხაზი. იგი შედგება დროში უწყვეტი ჯგუფების (პოპულაცია, ქვესახეობა, სახეობა) რიგებისგან. ცალკეული ჯგუფი წინარე ჯგუფებიდან იღებს სათავეს. ამრიგად, თაობათა უწყვეტ რიგში ერთი ჯგუფი მომდევნოსგან უმნიშვნელოდაა განსხვავებული, ხოლო საწყის და საბოლოო ჯგუფებს შორის მორფო-ფიზიოლოგიური განსხვავება იმდენად მკვეთრია, რომ ამ უკანასკნელს ახალ სახეობად მიიჩნევენ.

ფილექტური ევოლუციის დროს ახალი სახეობის გამოყოფა მხოლოდ იმ შემთხვევაშია შესაძლებელი, თუ უწყვეტი რიგის შემადგენელი ჯგუ-

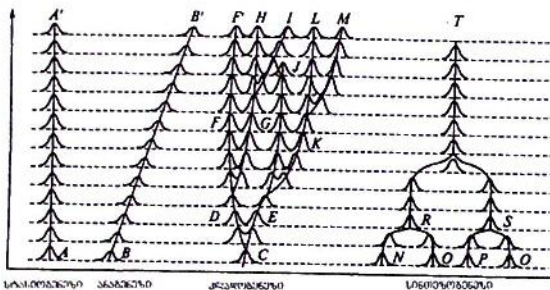
ფების მორფოლოგიურ მარკენებლებს ერთიმეორეს შევადარებთ, ე.ი. განუგოგავ ფილოგენეზური ხაზის ცალკეულ მონაკვეთს ურთიერთს შევადარებთ. ამდენად ფილენურ სახეობათა წარმოქმნის ანალიზი მხოლოდ პალეონტოლოგიურ მასალაზე დაყრდნობითაა შესაძლებელი. ამასთანავე ყოველთვის რჩება ალბათობა, რომ ევოლუციის ამა თუ იმ ეტაპზე ერთიანი ღერძი განიცოგოს. ამიტომაც „წმინდა სახით“ ფილენური ევოლუციის გზა იდეალიზებული და გამარტივებული სახით ევოლუციის არსს გამოხატავს. გენეტიკური ცვლილება, რომელსაც ფილენური ევოლუციას აძლევს დასაბამს, შეიძლება იყოს როგორც **ავტოგენური** (გამოწვეულია: მუტაციებით, რეკომბინაციით, გადარჩევით და სხვ.), ისე **ალოგენური** (სხვა სახეობათა გენების ჩართვით, გენეტიკური მასალის ლატერალური ანუ პორიზონტალური გადატანით). ყველა ევოლუციური ცვლილება ინტროგრესიითაა გამოწვეული. უნდა აღინიშნოს, რომ ფილენური ევოლუციის დროს ცალკეულ სახეობათა შორის საზღვრის დადგენა შეუძლებელია – იგი ყოველთვის პირობითია.

12.9 სახეობათა წარმოქმნის ფორმები დროში

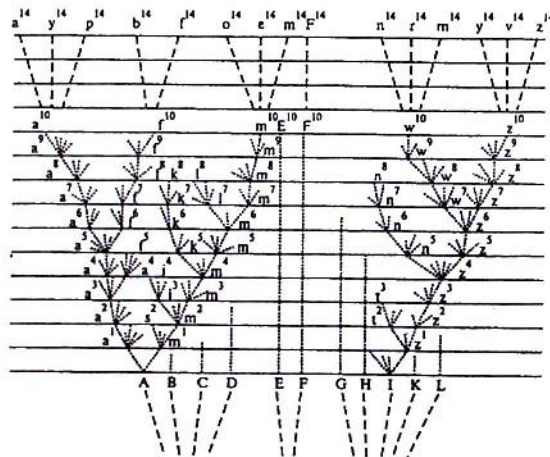
სახეობათა წარმოშობა დროის ხანგრძლივ პერიოდში მიმდინარე რთული პროცესია, რომელიც სხვადასხვა გზით ხორციელდება. ამჟამად გამოყოფენ დროში მიმდინარეობის მიხედვით სახეობათა წარმოქმნის ოთხ ფორმას: სტასიგენები, ანაგენები, კლადოგენები და სიმგენები (იხ. სურ. 12.12) ჩ. დარვინის მიერ ნაშრომში „სახეობათა წარმოშობა...“, მოწოდებულია ევოლუციური განვითარების დივერგენციის სქემა (იხ. სურ. 12.13). მასში დემონსტრირებულია პირველი სამი გზა, ხოლო მათი აღმნიშვნელი ზემოთ დასახელებული ტერმინები შემოთავაზებულია ბ. რენშის (1954) და ჯ. ჰაქსლის (1957) მიერ.

სტასიგენები – არის პროგრესული ცვლილების გარეშე სახეობის (ან სხვა ტაქსონის) ხანგრძლივად შენარჩუნების პროცესი. სახეობის ისტორიული განვითარება არცერთი მიმართულებით (როგორც ანაგენების ისე კლადოგენების) არ მიმდინარეობს და არ მოქმედებს მამოძრავებელი ფაქტორები. სტასიგენების გზით ვითარდება ზოგიერთი ამჟამად მცხოვრები პერსისტენტული ფორმები: მოლუსკი-ნაუტილუსი, კიბოსნაირი – მახვილკუდები, ცელაკანთისნაირი თევზი – ლატიმერია, პრიმიტიული რეპტილია – გუატარია (ჰატერია), ციანო – და არქებაქტერიის მრავალი სახეობა. ეს არის იმ ფორმების არასრული ჩამონათვალი, რომლებიც მრავალი ათასი და მილიონი თაობის განმავლობაში თითქმის უცვლელი დარჩა. ზოგჯერ პრესაში ამ ფორმების მიმართ გვხვდება გამონათქვამი „ევოლუციის გარეშე“ ან „შეჩერდა ევოლუცია“. ეს სინამდვილეს არ შეესაბამება. მოქმედებს ბუნებრივი გადარჩევის მასტაბილიზებული ფორმა. ამ გადარჩევის ბეწოლის მოხსნა იწვევს

პოპულაციამი ნაირგვარ მუტაციათა დაგროვებას. ჩვეულებრივ კი მათ მასკაბილიმებული ვადარჩევა ცხრილავს (იხ. § 9.4 და 11.4).

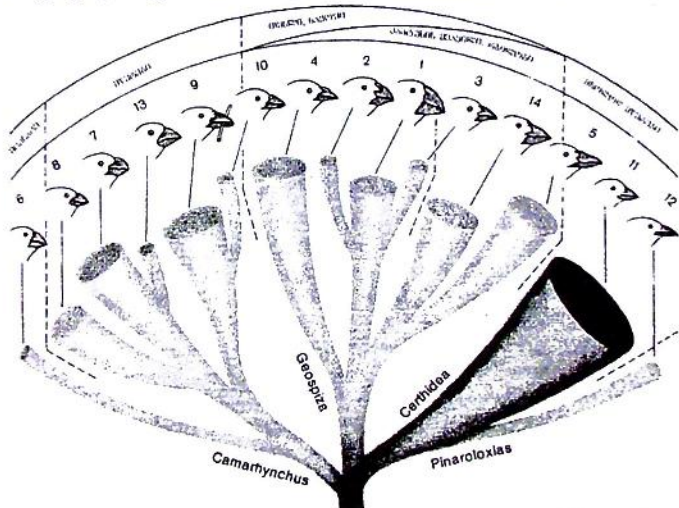


სურ. 12.12. სახეობათა ფილეტური წარმოქმნის (დროში) ძირითადი ფორმები (ნ. ეორონცოვი, 2004).



სურ. 12.13. ევოლუციური განვითარების პროცესში სახეობათა და ნებისმიერი სხვა ჯგუფების დივერგენციის სქემა (მოწოდებულია ნ. დარვინის მიერ შრომამი „სახეობათა წარმოშობა...“).

ანაგენები არის ჯგუფის პროგრესული განვითარება, რომლის დროსაც მიმდინარეობს ძველი ტაქსონის თანდათანობითი ვარდაქმნა ახალ ტაქსონად, შეიღულ ტაქსონებად დივერგირების (განტოკვის) ვარეშე. ანაგენების კლასიკურ მაგალითს ცხენის, სპილოს, მარგორქას ევოლუციური ჩამოყალიბება წარმოადგენს. ასევე ადამიანის წინაპრის ავსტრალიპითეკებიდან – მარჯვე ადამიანის (*Homo habilis*), და ზეამართული ადამიანის (*H. erectus*) გზით გონიერი ადამიანის (*H. sapiens*) ფორმირება ანაგენებით განხორციელდა. ანაგენები უილეტური ევოლუციის გზით მიიღწევა (იხ. § 12.8). იგი ბუნებრივი გადარჩევის მამოძრავებელ ფორმასთანაა დაკავშირებული.



სურ. 12.14. ვალაპაგოსის არქიპელაგსა და კუნძულ კოქსზე გავრცელებული დარვინისეული მთიულების (*Geospizinae*) დივერგენცია (დ. ლეკი, 1949).

კლადოგენები არის ჯგუფის დივერგენციული განვითარება, როდესაც საწყისი ტაქსონი იტოვება რამდენიმე მონათესავე ჯგუფად. მხოლოდ კლადოგენებზე (ბერძ. *Klados* – გოტი) ვრცელდება გერმინები – დივერგენციული ევოლუცია, ადაპტური რადიაცია. იგი სახეობათწარმოქმნის ყველაზე ფართოდ გავრცელებული გზაა. მისი მეშვეობით ყალიბდება, ადაპტური რადიაცია. კლადოგენების პოპულარული მა-

გალითია ავსტრალიური ჩანთოსნების დივერგენცია, რის შედეგადაც ამ კონგინენცზე ჩამოყალიბდა ჩანთოსანი მგელი, ჩანთოსანი კვერნა, ჩანთოსანი თაგვები, ჩანთოსანი თხუნელა, ჩანთოსანი მაჩვი და მისი.

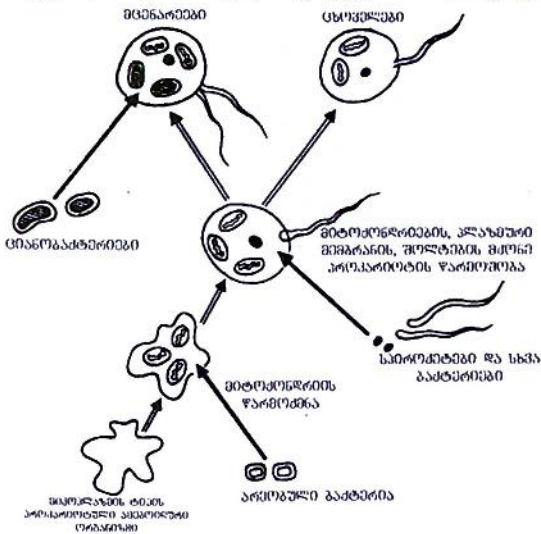
კლადოგენეზის მეორე მნიშვნელოვანი არგუმენტია საწყისი სახეობიდან არქიპელაგის სხვადასხვა კუნძულზე ჩამოყალიბებული სახეობები. ეულკანური წარმომობის გალაპაგოსის კუნძულებზე გავრცელებულია დარეინისეული მთიულების სახეობები. მათ კონგინენციდან შემთხვევით მოხვედრილმა ფრინველთა საკმაოდ მცირე ჯგუფმა დაუღო სათავე. ამჟამად არქიპელაგზე გავრცელებულ ფრინველებს ცალკე ოჯახად გამოყოფენ, რომელშიც 4 გვარი და 14 სახეობაა. მათი დივერგირება კვებითა სპეციალიზაციამ და ნისკარგის სათანადო ცვლილებამ გამოიწვია (იხ. სურ. 12.14). ამავე გზით არის ჩამოყალიბებული პავაის კუნძულებზე ფრინველთა ოჯახი, პავაიური მეყვაილები (Drepanididae), რომელშიც 19 გვარი და 40 ენდემური სახეობაა. კლადოგენეზი მამოძრავებელი და დიზრუპტული გადარჩევის ერთდროულ ან თანამიმდევრო მოქმედებასთანაა დაკავშირებული.

სიმგენეზი (სინთეზოგენეზი) – არის სახეობათა წარმოქმნის ფორმა დროში, როდესაც დამოუკიდებელი (რეპროდუქციულად იზოლირებული) სახეობების გენომების შერწყმით ყალიბდება ახალი სახეობა (გერმინი ეკუთვნის ნ. ეორონცოვს). მასში გამოყოფენ ორ ფორმას პიბრიდოგენეზს და სიმბიოგენეზს. სიმგენეზი პრინციპულად განსხვავდება ანაგენეზისა და კლადოგენეზისგან. სიმგენეზში არ მოქმედებს ევოლუციის ელემენტარული მოვლენა – პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობის ცვლილება. ევოლუციას იწვევს და წარმართავს განსხვავებულ გენოთა გაერთიანება (შერწყმა), ანაგენეზსა და კლადოგენეზში კი ბუნებრივი გადარჩევა, იზოლაცია და გენთა დრეიფი.

სიმგენეზში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ბუნებრივი გადარჩევა. მისი მოქმედებით არაადაპტური (დაბალსიცოცხლისუნარიანი) პიბრიდული კომბინაციის გენომების ელიმინაცია ხორციელდება. განსხვავებული სახეობების შეჯვარებითა და შემდგომი პოლიპლოიდიით (ან აპომიქსისით) ჩამოყალიბებული ინდივიდები რეპროდუქციულად ინოლირდებიან საწყისი ფორმებისგან. ამრიგად **სიმგენეზი განიხილება როგორც მაკროევოლუციური პროცესი, რომელიც არ არის გამოწვეული მიკროევოლუციური პროცესებით.**

ეუკარიოტული უჯრედის წარმომობის თანამედროვე სიმბიოგენეზის კონცეფციის არსი შემდეგში მდგომარეობს: 1. დიდი ზომის ამეობოდური, ანაერობული პროკარიოტული უჯრედისა და მცირე ზომის აერობი პროკარიოტულ უჯრედთან სიმბიოზმა ამ უკანასკნელის მიტოქონდრიებად გრანსფორმაცია გამოიწვია (იხ. სურ. 12.15) 2. აერობული მიტოქონდრიების მფლობელი პროკარიოტულ უჯრედისა და სპიროქეტების მსგავსი

პროკარიოტული უჯრედის სიმბიოზით შოლტები, კინეტოსომა და ცენტროსომა ჩამოყალიბდა. ამ ორგანოიდებით უჯრედში ვენეტიკური მასალა ბირთვად დიფერენცირდა ე.ი. ციტოპლაზმა და ბირთვი ჩამოყალიბდა, რაც ამავე დროს ეუკარიოტულ უჯრედს ნიშნავს. ასეთმა უჯრედმა დასაბამი მისცა ცხოველთა და სოკოების სამეფოს. 3. სიმბიოტეზის კიდევ ერთი აქტით განხორციელდა ეუკარიოტულ უჯრედში პროკარიოტული უჯრედის ციანობაქტერიების ჩანერგვა, რომელიც პლასტიდებად დიფერენცირდა. აქედან სათავეს იღებს მცენარეთა სამეფო. ამ კონცეფციის სარწმუნო არგუმენტია პლასტიდებსა და მიტოქონდრიებში წრიული ბაქტერიების დნმ-ის მსგავსი სტრუქტურის თანაპოვნიერება.



სურ. 12.15. სიმბიოტეზის ვით მიხედვით ეუკარიოტული უჯრედის ჩამოყალიბების თანმიმდევრული ეტაპები (ლ. კაიდანოვი, 1996).

12.10. გენეტიკური მასალის პერიფონტული (ლატერალური) გადატანა

გენომის რეორგანიზაციის ერთ-ერთი გზა არის ერთი სახეობიდან მეორეში დნმ-ის მონაკვეთის (ბუნებრივია გენის ან შეჭიდულ გენთა ჯგუფის) გადატანა და ინტეგრაცია. როგორც უკვე აღინიშნა, ყოველი

სახეობა დახმულ გენეტიკურ სისტემას წარმოადგენს. მას მოეპოვება საიზოლაციო მექანიზმები, რომელიც უზრუნველყოფს გენოფონდის დაცვას უცხო გენთა ნაკადისაგან. ამჟამად მეცნიერება ფლობს არგუმენტებს, რომელიც მიუთითებს, რომ გენოფონდი სრულყოფილად (აბსოლუტურად) არ არის დაცული უცხო გენთა ნაკადისაგან. მაშასადამე, საიზოლაციო მექანიზმები მხოლოდ ნაწილობრივ იცავს გენოფონდს უცხო გენების შეღწევისაგან.

ჯერ კიდევ გასული საუკუნის 50-იან წლებში დაადგინეს გრანსფორმაციის (იზოლირებული დნმ-ის გადაგანა ერთი უჯრედიდან მეორეში) და გრანსლექციის (გენების გადაგანა ერთი ბაქტერიული უჯრედიდან სხვა უჯრედში ბაქტერიოფაგის მეშვეობით) გამომწვევი მიზეზი. გაირკვა, რომ გრანსფორმაციისა და გრანსლექციის ფენომენი, რომლითაც რეკომინაციის პროცესი მიიღწევა, ეგზოტიკური შემთხვევა როდია, იგი ბუნებრივი პროცესია.

ბოლო წლებში გენური ინჟინერიის განვითარებასთან დაკავშირებით ფართოდ გამოიყენება პლაზმიდური ან ექტოროული გრანსფორმაცია, კერძოდ ბუნებრივ ან ხელოვნურ პლაზმიდებში ინტეგრირებული გენები შეჰყავთ ბაქტერიულ ან ეუკარიოტულ უჯრედში. ამ მეთოდით მცენარეთა მრავალი გრანსგენული ჯიშია მიღებული.

ჯერ კიდევ 1957 წელს კ. უოლინგტონმა ჯეროვნად შეაფასა გრანსლექციის ევოლუციური მნიშვნელობა. მან ივარაუდა მსგავსი მექანიზმების მეშვეობით გენთა ნაკადის მიმდინარეობა პროკარიოტულ და ეუკარიოტულ გენეტიკურ სისტემებს შორის. ბოლო პერიოდამდე ამ ფენომენს ევოლუციონისგები ვვერდს უვლიდნენ. გენომის გარდაქმნა იმ მეთოდებით, რომელსაც ამჟამად გენურ ინჟინერიაში იყენებენ, ბუნებასაც შეეძლო ესარგებლა 3,4 მლრდ. წლიანი ევოლუციური განვითარების მანძილზე. კონკრეტულ შემთხვევაში, რამდენად წარმატებულად მოხდებოდა უკარიოტულ უჯრედში უცხო გენომის (სახეობის, გვარის, რიგის) მონაკვეთის ჩართვა და შენარჩუნება არ არის არსებითი. პრინციპულად მნიშვნელოვანია ის, რომ გრანსლექციის მექანიზმებით განხორციელებულიყო ახალი გენომის სინთეზი (ნ. ვორონცოვი, 2004).

სხვადასხვა სამეფოში გაერთიანებულ ინდივიდებს შორის ჰორიზონტული გადაგანის სანიმუშო მაგალითი გამოავლინეს 1981 წელს ჯ. მარტინმა და ი. ფრიდლოვიჩმა. ეერცლმუცელა თევზის (*Leiognathidae*, ოჯახი *Leiognathidae*) სპეციალურ ჯირკვლებში ბინადრობს სიმბიონტური ბიოლუმინესცენტური ბაქტერია *Photobacter leignathi*. იგი თევზში მუცლის ნათებას იწვევს. ყველა აერობულ ორგანიზმს მოეპოვება ფერმენტი მეტალოპროტეინი – სუპეროქსიდლისმუგამა.

ფერმენტი დამცველობითი ფუნქციისა. იგი აუვნებელყოფს პეროქსიდულ რადიკალებს. ფოტობაქტერია, სხვა პროკარიოტების მსგავსად, შეიცავს სპეციფიკურ ფერმენტ Fe - სუპეროქსიდლისმუტაზას. ამავე ბაქტერიას დამატებით მოეპოვება მეორე სახის ფერმენტიც Cu-Zn - სუპეროქსიდლისმუტაზა. ეს უკანასკნელი გვხვდება მხოლოდ ეუკარიოტულ ორგანიზმებში, მათ შორის თევზებში. ვერცხლმუცელა თევზისა და ფოტობაქტერიის Cu-Zn - სუპეროქსიდლისმუტაზას ამინომუცაეური შემადგენლობის ანალიზმა ცხადყო მათი მსგავსი აგებულება. ბუნებრივია ბაქტერიამ ფერმენტის მაკონტროლირებული გენი თევზის გენომიდან გრანსლუქციის მექანიზმის მეშვეობით შეიძინა.

გამოვლენილია პროკარიოტებისათვის დამახასიათებელი Fe - სუპეროქსიდლისმუტაზის გენის პორიზონგული გადაგანის ფაქტი ბაქტერიიდან (ან წყალმცენარიდან, მოეპოვება ქლოროპლასტის დნმ-ს) უმაღლეს მცენარეებში. შეისწავლეს გვიმრანაირების, შიშველთესლოვანების და ყვავილოვანი მცენარეების 43 ოჯახი. სამ ოჯახს *Gin-koaceae* (შიშველთესლოვანი) და *Nymphacea* (დუმფარასებრი), *Cruciferae* (ჯვაროსანნი; ორივე ფარულთესლოვანი) მოეპოვებათ ფერმენტი Fe - სუპეროქსიდლისმუტაზა. სამივე ოჯახის ფერმენტები მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისგან. ვარაუდობენ, რომ სხვადასხვა ბაქტერიიდან ან წყალმცენარიდან გრანსლუქციურებული გენები დამოუკიდებელი გზით აღმოჩნდა ამ ოჯახებში.

ჯვაროსანი მცენარისა და ბაქტერიის *Agrobacterium tumefaciens* ურთიერთდამოკიდებულება საყოველთაოდ არის ცნობილი. მცენარის ფესვებსა და ბაქტერიებს შორის იმდენად მჭიდრო კონტაქტი მყარდება, რომ ბაქტერიის Ti პლამმიდან ფრაგმენტი T-დნმ ინტეგრირდება მცენარის გენომში. მცენარეში მოხვედრილი T-ფრაგმენტით იცვლება ზრდისა და ღიფერენცირების პროცესი. მას სიმსივნური უჯრედები უყალიბდება, რომელიც იწყებს ამინომუცაეების (ლიზინი, ჰისტიდინი, ორნიტინი ან არგინინი) ანალოგების - ოპინების ინტენსიურ სინთეზს. ეს ნაერთები ბაქტერიის დამატებითი აზოტოვანი წყაროა. ბაქტერიები ინტენსიურად იწყებენ გამრავლებას. T-ფრაგმენტი ფერმენტ ლიმოპინდეპიდროგენაზას ინდუცირებს. ვარაუდობენ, რომ ბაქტერიამ ეს გენი (აღენიშნებათ მოლუსკებს) გრანსლუქციის შედეგად ეუკარიოტებისგან შეიძინა.

პალეობოტანიკოსები თვლიან, რომ ავსტრალიაში გავრცელებულ მცენარეთა სხვადასხვა ოჯახში ევკალიპტისებური ფორმის ფოთლის პარალელური ჩამოყალიბება (სხვა ქვეყნებში ფორმა სხვაგვარია) ვირუსული გრანსლუქციის შედეგია. იგი წარმოადგენს ერთგვარ „მოდას“ მუტაციაზე (იხ. § 5.2).

როგორც ირკვევა, ვირუსული გრანსლექცია (პორიზონტული გადატანა) ვარკვეულ როლს ასრულებს სახეობათა ფორმირების პროცესში. მან გაართულა ბაღებრივი (რეტიკულური) ევოლუცია.

§ 13. მოლეკულური ევოლუციის საკითხები

გენეტიკური კოდის ევოლუცია

დნმ არის უმთავრესი ბიოლოგიური მოლეკულა, რომელიც სიცოცხლისა და ევოლუციის საიდუმლოს ფლობს. სიცოცხლის ორგანიზაციის ნებისმიერ დონეზე (უჯრედული, ორგანიზმული, პოპულაციურ-სახეობრივი...) ევოლუციურ გარდაქმნას, მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე (დნმ-ის მოლეკულებში) მომხდარი ცვლილებები განაპირობებს. ცოცხალი სისტემის ევოლუცია, რომელიც დაახლოებით 3.5 მლრდ წელს მოიცავს, არსებითად დნმ-ის ევოლუციების პროცესს წარმოადგენს. ცოცხალი სისტემების გამრავლებას დნმ უზრუნველყოფს. იგი ინსტრუქტირებს ორგანიზმს, თუ როგორ განვითარდეს და იფუნქციოს. ეს პროცესი ხორციელდება დნმ-ის მოლეკულაში კოდირებული ინფორმაციის მიხედვით.

გენეტიკური კოდის გაშიფრისთანავე მეცნიერებმა შენიშნეს მისი ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისება-უნივერსალობა. როგორც მარტივ (ვირუსები, ბაქტერიები) ისე რთულ (ფარულთესლოვანები, ძუძუმწოვრები, მათ შორის ადამიანი) ორგანიზმებში კოდი ერთიანია. თავდაპირველად გაბატონებული იყო შეხედულება, რომლის მიხედვითაც გენეტიკური კოდი უცვლელი დარჩა მას შემდეგ, რაც საერთო პროკარიოტი წინაპარი სამ დომენად (არქეები, ეუბაქტერიები, ეუკარიოტები) დივერჯირდა (კრიკი, 1957). ამჟამად მეცნიერება ფლობს მასალას, რომლის თანახმადაც გენეტიკური კოდის ჩამოყალიბებაში გადამწყვეტი როლი ბუნებრივმა გადარჩევამ შეასრულა (ფრილენდი, პერსტი, 2004).

გენეტიკური კოდის მეორე მნიშვნელოვანი თვისება არის კოდონთა სიჭარბე (კოდი გადაგვარებულია). არსებობს 64 კოდონი, მათგან სამი (UAG, UGA, UAA) „სტოპ-სიგნალია“ (კოდირებს გერმინაციას). დანარჩენი 61 კოდონი 20 ბლოკად იყოფა. ბლოკში გაერთიანებული კოდონები ერთსა და იმავე ამინომჟეაქს აკოდირებს. მხოლოდ ორ ბლოკშია თითო გრიპლეტი (მეთიონინი, თრეონინი), დანარჩენ ბლოკებში ორი და მეტი კოდონია თავმოყრილი (იხ. სურ. 13.1). ამრიგად, გენეტიკურ კოდს მოეპოვება სინონიმური კოდონები. ერთსა და იმავე ბლოკში გაერთიანებული კოდონები ძირითადად მესამე პოზი-

დონები გერმინაციის სიგნალია, AUU, AUC, AUA და AUG მაინიცირებული ტრიპლეტები, ხოლო AUA იზოლაციის ნაცვლად მეთიონინს აკოდირებს. ამლაგვარი მაგალითების დასახელება კიდევ შეიძლება, რაც მიუთითებს, რომ ისტორიული განვითარების პროცესში გენეტიკური კოდი ევოლუირდება.

ყოცხალ სისტემათა სამივე ღომენში გაერთიანებულ წარმომადგენლებში ზოგჯერ სტანდარტული „სტოპ-სიგნალი“ UGA იკითხება, როგორც არასტანდარტული (სტანდარტულად ითვლება კანონიკური კოდით დეტერმინირებული 20 სახის ამინომჟავა) დამატებითი 21-ე ამინომჟავა სელენოცისტეინი. ორ ღომენში (არქეები, ეუბაქტერიები) გაერთიანებულ ზოგიერთ სახეობაში „სტოპ-კოდონი“ UAG სრულიად განსხვავებულ არაკანონიკურ 22-ე ამინომჟავას – პროლინს აკოდირებს.

გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ადრეულ ეპოქაში თავდაპირველი ორგანიზმების ცილის შენებაში 20-ზე ნაკლები ამინომჟავა მონაწილეობდა. ევოლუციურად რთული ამინომჟავები გაცილებით გვიან, მარტივი ამინომჟავების ბიოქიმიური მოდიფიცირებით ჩამოყალიბდა. რაზღაყ მიუთითებს შემდეგი ფაქტი; ზოგიერთ ბაქტერიაში ამინომჟავა გლუტამინი წინარე მეტაბოლიტ – გლუტამინის მეტაბოლიტ ჯერ კიდევ შამინ წარმოიქმნება, როდესაც ეს უკანასკნელი გრანსპორტულ რნმ-ის კომპლექსთან არის დაკავშირებული. რთულმა ამინომჟავებმა, მათი მარტივი წინამორბედების კუთვნილი გ-რნმ და კოდონები მიითვისეს.

გასული საუკუნის 90-იან წლებში დაგროვდა მეცნიერული მონაცემები, რომელიც მიუთითებს, რომ გენეტიკური კოდი არაა „გაქვევებული“ სისტემა; ასევე ტრიპლეტური კოდონებისა და ამინომჟავების შესაბამისობა შემთხვევითობაზე არ არის დაფუძნებული. გენეტიკური კოდი ევოლუციის პროცესში თანდათანობით შეიცვალა და გასრულყოფილდა. მემკვიდრულ აპარატში სპონტანურად ინდუცირდება სხვადასხვა სახის დარღვევები. გენებში მომხდარი ცვლილებები მუტაციებად რეალიზდება (მაგრამ არა ყოველთვის), ხოლო გრანსლაციის პროცესში დაშვებული შეცდომები მოდიფიკაციურ ცვლილებებს აპირობებს. ეს უკანასკნელი ზოგჯერ მორფოზებად ან გენოკოპიებად ყალიბდება. ზემოთ განხილული თვისებების გამო კოდის სტრუქტურის ცვლილება (სეიმსენსის ტიპის მუტაციები) ინფორმაციას არ ცვლის. ზოგჯერ ცილის მოლეკულაში ერთი ამინომჟავა იცვლება იმავე ჰიდროფობური თვისებების ამინომჟავით. ამ შემთხვევაში ცილის სივრცითი კონფორმაცია უცვლელი რჩება. კანონიკური კოდით მინიმუმამდე მცირდება ინდუცირებულ მუტაციათა რაოდენობა, რი-

თაც ორგანიზმში დაცულია საზიანო მუტაციების მავნე ზემოქმედებისგან. მაშასადამე, კანონიკური კოდი მეტად სიცოცხლისუნარიანია, ის ინდუცირებული ცელილებების მინიმიზაციის უნარს ფლობს.

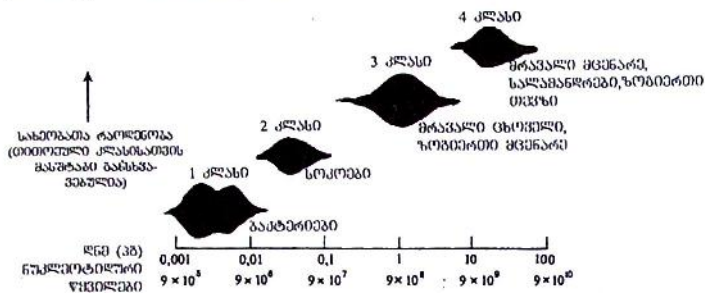
ვარაუდობენ, რომ განვითარების ადრეულ ეტაპზე ცოცხალ სისტემებში რამდენიმე ალტერნატიული კოდური სისტემა ფუნქციონირებდა. ამ მოსაზრების სარწმუნო არგუმენტია ამჟამად გენეტიკური კოდის 16 ვარიანტის არსებობა. კანონიკურმა კოდურმა სისტემამ კონკურენციაში (არსებობისათვის ბრძოლა) უპირატესობა მოიპოვა. მას სხვებისაგან განსხვავებით მოეპოვებოდა არსებითი უპირატესობა – როგორც გენში, ისე ტრანსლაციის პროცესში ინდუცირებული შეცდომების მინიმუმამდე დაყვანის უნარი (ე.წ. მინიმიზაცია). იგი მიიღწევა როგორც სინონიმურ კოდონთა დაჯგუფებით, ისე იმ კოდონებით, რომლებიც მსგავსი ბიოქიმიური თვისებების ამინომჟავებს კოდირებენ. მინიმიზაციის უნარი გაცილებით მნიშვნელოვანია, ვიდრე დაშვებულ შეცდომებზე კონტროლი.

კანონიკური კოდი არის ბუნებრივი გადარჩევის პროდუქტი. იგი წარმოადგენს ეფექტურ სისტემას რომელმაც საგრძნობლად გაზარდა ევოლუციის სიჩქარე. კონკრეტულ გენში ინდუცირებული შეცდომების მინიმიზირება უზრუნველყოფს ცილის მოლეკულის სრულქმნას. ამდაგვარი კოდის მფლობელ ორგანიზმებს დიდი უპირატესობა გააჩნდათ არსებობისათვის ბრძოლაში სხვებთან შედარებით, რომელთაც იგი არ მოეპოვებოდათ.

გენომის ზომის ევოლუცია

ევოლუციის პროცესში იცვლებოდა როგორც დნმ-ის ნუკლეოტიდური შემადგენლობა, ისე მისი საერთო რაოდენობა. ვარაუდობენ, რომ პირველ ორგანიზმებს, რომლებმაც დასაბამი მისცეს დნმ-ის შემცველ ცოცხალ არსებებს რამდენიმე გენი გააჩნდათ. ბუნებრივია მათში დნმ-ის რაოდენობა ძალზე მცირე იყო (აიალა, კაიჯერი, 1988). დღეს არსებული ევოლუციის სხვადასხვა საფეხურზე მდგომი ორგანიზმები დნმ-ის რაოდენობის მიხედვით მკვეთრად განსხვავდებიან. ამ ნიშნის მიხედვით უჯრედული ორგანიზმების მფლობელი ორგანიზმები ოთხ კლასად შეიძლება დაიყოს. პირველ კლასში აერთიანებენ ბაქტერიებს. მათ უჯრედში საშუალოდ $4 \cdot 10^6$ ნუკლეოტიდური წყვილი (ნ.წ.) გააჩნიათ. მეორე კლასში ათავსებენ სოკოთა სამეფოს წარმომადგენლებს. ბაქტერიებთან შედარებით მათი უჯრედი 10-ჯერ მეტ დნმ-ს შეიცავს. სოკოების ყოველ ერთ უჯრედზე დაახლოებით $4 \cdot 10^7$ ნ.წ. მოდის. დნმ-ის საერთო რაოდენობის მომატება გენომში ძი-

რითადად განმეორებადი ნუკლოტიდური თანამიმდევრობის ხარჯზეა გაზრდილი. უნდა აღინიშნოს, რომ სოკოებს გაცილებით მეტი სტრუქტურული გენი გააჩნიათ ვიდრე ბაქტერიებს. ამასთანავე მათი გენები მეტ მსგავსებას ავლენენ ბაქტერიების გენებთან ვიდრე უმაღლეს ეუკარიოტებთან (ზახაროვი, 1984).



სურ. 13.2. უჯრედში დნმ-ის შემცველობის მიხედვით ორგანიზმთა კლასიფიკაცია. დნმ-ის რაოდენობა მოცემულია წონით ერთეულში ($1\text{კგ}=10^{12}\text{ გ}$) და ნუკლოტიდური წყვილების რაოდენობით (ფ. აიალა, ჯ. კაიგერი, 1988).

მესამე კლასში თავს იყრის მცენარეთა და ცხოველთა სახეობების დიდი უმრავლესობა. ამ კლასის წარმომადგენელთა ერთ უჯრედზე საშუალოდ $2 \cdot 10^9$ ნ.წ. მოდის. სოკოებისგან განსხვავებით ისინი დიდი რაოდენობით ფლობენ დნმ-ის, როგორც უნიკალურ ისე განმეორებად ნუკლოტიდურ თანამიმდევრობებს. ამ კლასის წარმომადგენლებს გამოუმუშავდათ ეფექტური სისტემა, რომელიც გენომში დნმ-ის დაგროვებას აპირობებს. მეოთხე კლასში შიშველთესლოვან და ყვავილოვან მცენარეთა მნიშვნელოვანი რაოდენობის სახეობებია გაერთიანებული. ცხოველებიდან ამ კლასში იმყოფება სალამანდრები და უძველესი თევზები. მათ ერთ უჯრედზე გადაანგარიშებით 10^{10} ნ.წ. გააჩნიათ (იხ. სურ. 13.2).

ევოლუციის პროცესში გენომში დნმ-ის რაოდენობის თანდათანობითი გაზრდა ყველა ორგანიზმში ხდებოდა მარტივი პროკარიოტებიდან მოყოლებული უმაღლესი ეუკარიოტების ჩათვლით. რთული ორგანიზაციის ორგანიზმები საჭიროებენ გაცილებით მეტ დნმ-ს. მათში გენომის ევოლუირებისას დნმ-ის რაოდენობის გაზრდა ხორციელდებოდა როგორც პოლიპლიდიის, ისე განდემური დუპლიკაციის მეშვეობით.

გენის ეპოლეუცია

პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში, ასევე მათ ვირუსებში გენომის ანალიზის საფუძველზე გამოტანილია მნიშვნელოვანი დასკვნა, რომლის თანახმადაც გენეტიკური ინფორმაციის ელემენტარული ერთეული – გენი ცოცხალი სისტემის ისტორიული განვითარების პროცესში ევოლუირებდა.

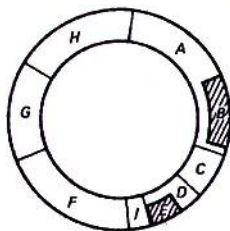
ბაქტერიებში გენეტიკური მასალა ერთ ქრომოსომადაა ორგანიზებული და წარმოდგენილია ოპერონებად (გრანსკრიპციის მარეგულირებელი ერთეული). ოპერონში გაერთიანებული სტრუქტურული გენები ბაქტერიულ ქრომოსომაში გარკვეული წესით არიან განლაგებული. ისინი აკოდირებენ ფერმენტებს, რომლებიც თანამიმდევრულად სინთეზის ან ლეგრადაციის მეტაბოლურ რეაქციებს წარმართავენ. სტრუქტურული გენების ექსპრესია საერთო მარეგულირებელი სისტემით კონტროლდება. მათი ჩართვა და გამორთვა კოორდინირებულიად ხორციელდება. გენეტიკური მასალის ოპერონული ორგანიზაციის სანიმუშო მაგალითია სალმონელაში პისტიდინური ოპერონი. მასში ცხრა სტრუქტურული გენია გაერთიანებული, რომლებიც პისტიდინის ბიოსინთეზის თანამიმდევრულ რეაქციებს აკონტროლებენ. კარგად არის შესწავლილი E. coli-ში ლაქტომის ოპერონი, რომელშიც გაერთიანებული სამი სტრუქტურული გენი რომელიც ლაქტომის უტილიზაციის პროცესს წარმართავს და სხვ.

პროკარიოტებში ცალკეულ გენში წარმოდგენილი გენეტიკური ინფორმაცია მარტივად რეალიზდება. გრანსკრიპტი (ი-რნმ) ერთიან ინფორმაციას ფლობს და მთლიანად გრანსლირდება. უჯრედის მეტაბოლიზმში ბაქტერიული გენი წესისამებრ, მხოლოდ ერთ ფერმენტულ რეაქციას აკონტროლებს (გვხვდება გამონაკლისი, მაგალითად, I დნმ-პოლიმერაზა სამ ფერმენტულ რეაქციაში მონაწილეობს).

რთული ბაქტერიული ვირუსების (ბაქტერიოფაგები) გენის სტრუქტურა და გენეტიკური მასალის ორგანიზაცია ბაქტერიების გენომის მსგავსია. მაგალითად λ და T-წყვილ ბაქტერიოფაგების დნმ-ის მოლეკულაში ხაზობრივად განლაგებული გენები ოპერონადაა ორგანიზებული. ბაქტერიის ინფიცირების შემდეგ რეგულატორული მექანიზმით ხორციელდება სტრუქტურული გენების ექსპრესია. იგი ფაგის ნორმალური განვითარებისა და მორფოგენეზისთვისაა საჭირო.

საკმაოდ მარტივადაა ორგანიზებული რნმ-ის შემცველი ბაქტერიოფაგების (R17, F2, MS2 და მისთ.) გენეტიკური აპარატი, მათი გენეტიკური მასალა რნმ-ის ერთი ჯაჭვისაგან შედგება. ერთ ჯაჭვიან დნმ – და რნმ – შემცველი ფაგებში გამოვლენილია გადახურული

გენები (ერთი გენი მეორეშია ლოკალიზებული იხ. სურ. 13.3). ამ სახის გენების ევოლუცია შეუღლებულად მიმდინარეობს. მათი ევოლუირება რამდენადმე გართულებულია. იგი წარმოადგენს ე.წ. „საზღაურს ევოლუციისათვის“, კერძოდ ინფორმაციის გვეადობის გაზრდის გენდენციისადმი. მსგავსი ფენომენი გამოვლენილია რთული ბაქტერიოფაგების, ბაქტერიებისა და ეუკარიოტების მიგრირებად ელემენტებში.

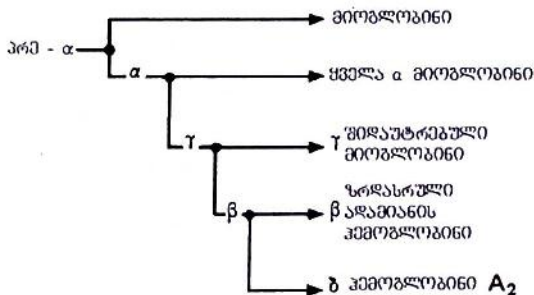


სურ. 13.3. ბაქტერიოფაგ φX174 გენეტიკური რუკა. ყურადღება მიაქციეთ, რომ B გენი A გენშია ლოკალიზებული, E გენი კი D - გენის შემადგენელი მონაკვეთია (ს. ინგევერტომოვი, 1989).

ეუკარიოტებში ერთი და იმავე მეტაბოლიზმის გზის სხვადასხვა ეტაპის მაკონტროლებელი გენები ოპერონისმაგვარ დაჯგუფებას არ ქმნიან. ისინი, ჩვეულებრივ შემთხვევით არიან გაბნეული გენომში. ეუკარიოტებში ხშირად გვხვდება მულტიენზიმური კომპლექსის მაკონტროლებელი გენები ე.წ. გენი - კლასტერები. ეუკარიოტულ ორგანიზმებში გენი არის მოზაიკური ანუ ინტრონ-ექზონური სტრუქტურის. ამრიგად გენი შეიცავს ინფორმაციულ (ექზონი) და არა-ინფორმაციულ (ინტრონი) თანამიმდევრობებს.

ეუკარიოტთა ვირუსების გენეტიკური მასალის ორგანიზაცია ნაირგვარია. ამ ნიშნით ისინი ემსგავსებიან როგორც ბაქტერიული ვირუსების, ისე ეუკარიოტული უჯრედის გენომს. ბაქტერიოფაგების მსგავსად მათი გენომის ევოლუირება გენეტიკური მასალის ეფექტურად გამოყენების მიმართულებით ხორციელდებოდა. რის შედეგადაც ეუკარიოტთა ვირუსებს ჩამოუყალიბდათ გადახურული გენები. მაშასადამე, გადახურული გენების თანაპონიერება ვირუსების - მცირე გენომიანი სისტემების, დამახასიათებელი ნიშანია. იგი მნიშვნელოვან ადაპტაციას წარმოადგენს.

ვირუსების გამრავლება და ცხოველმყოფელობა დამოკიდებულია უჯრედ-მასპინძლის მეტაბოლიზმზე. ამის გამო მათ ჩამოუყალიბდათ გენეტიკური მასალის იმგვარივე ორგანიზაცია, რაც ეუკარიოტულ უჯრედს ახასიათებს. ეუკარიოტთა ვირუსის გენი ინტრონ-ექზონურ სტრუქტურას ფლობს. უჯრედ-მასპინძელთან მსგავსება გენეტიკური მასალის რეალიზაციაში შეინიშნება. რნმ – შემცველ ვირუსში სხვადასხვა ცილები, გრანსლაციის შედეგად მიღებული – პირველადი ერთიანი პროლექტის პროტეოლიტური გახლეჩვით მიიღება. ამდენად, მათი ი-რნმ შეიძლება განვიხილოთ როგორც გენი – კლასტერი.



სურ. 13.4. კემოგლობინის მაკოდირებელი გენების ევოლუცია ადამიანში. პრო-α – საწყისი კემოგლობინი, წრეები აღნიშნავს გენის დუპლიკაციას (ს. ინგევერტოვი, 1989).

ევოლუციის პროცესში გენომში ყალიბდება ახალი გენები. ისინი გენეტიკური მასალის ვარდაქმნით მიიღება. ახალი გენის ფორმირების ერთ-ერთ გზას დუპლიკაცია წარმოადგენს. ახლად დუპლიცირებულ გენზე აღარ მოქმედებს ბუნებრივი გადარჩევის მეწოლა. მასში ფიქსირდება სხვადასხვა სახის მუტაციები. გენში მომხდარი ვარდაქმნებით, კონტროლირებად ცილას ეცვლება აქტიური ცენტრი ან ინვარიანტული უბანი რაც კონფორმაციას ცვლის. შეცვლილი ფერმენტი შეიძლება ახალ სუბსტრატს მიესადაგოს. ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით, რომელიც მასალად მცირე მუტაციებს იყენებს, მისადაგების პროცესი ღრმავდება და სრულყოფილდება. რის შედეგადაც ფორმირდება პომოლოგიურ ცილათა ოჯახი. მათი შემადგენელი წევრები განსხვავდებიან როგორც ფუნქციით, ისე პირველადი სტრუქტურით. გენთა დუპლიკაციითა და დივერგენციის გზით არის ჩამოყალიბებული ადამიანში კემოგლობინის მაკოდირებელი გენები (იხ. სურ. 13.4).

უკარიოტების გენომს მოეპოვება ნორმალური გენების ისეთი ას-
ლები, რომელიც არ ფუნქციონირებს (მათზე გრანსკრიპცია არ მიმ-
დინარეობს). მათ არ გააჩნიათ ინტრონები და შეიცავენ სხვადასხვა
სახის (ნონსენსი, ათელის ჩარჩოს გადაადგილება) მუტაციებს. ამდა-
გვარ ასლებს **ფსევდოგენებს** უწოდებენ. მათი არსებობით საბუთდე-
ბა გენომში დუპლიცირებული გენის ფიქსაციის შესაძლებლობა. ფსევ-
დონები არის ის მასალა, რომლითგანაც ახალი გენები ფორმირდება.

აღწერილია ახალი გენების წარმოშობის მეორე გზაც. კერძოდ
იგი ხორციელდება გენების ან მათი ნაწილების შერწყმით. აგრეთვე
შესაძლოა გენის შემადგენელი დომენები დაიყოს და ახალი გენი ჩა-
მოყალიბდეს. გენების ფორმირების ზემოთ აღწერილი პროცესი გან-
სხვავებული თანმიმდევრობით ხორციელდება, რითაც იქმნება გენე-
ბის ევოლუციის ისტორია.

თანამედროვე თვალთახედვით, წერტილოვანი მუტაციები (გრან-
ზიცია, გრანსვერსია, ნუკლეოტიდის ჩართვა ან ამოვარდნა) გენის
ევოლუციაში მეორეხარისხოვან როლს ასრულებენ. წერტილოვანი
მუტაციებით პომოლოგიური ცილების განსაზღვრულ ნაწილში (ე.წ.
კოვარიონში) ამინომჟავათა პოზიციის ცვლილება ფიქსირდება. ამ
სახის მუტაციებით იცვლება ცილის პირველადი სტრუქტურა, ხოლო
მისი სტერეოქიმიური აღნაგობა უცვლელი რჩება. პომოლოგიური ცი-
ლების თანდათანობითი დივერგენციით ცილების (შესაბამისად, მათი
მაკოდირებელი გენების) ოჯახი ყალიბდება. სხვადასხვა ობიექტებში
გამოვლენილია სტრუქტურულად და ფუნქციურად პომოლოგიური
ცილები. მიღებული ფაქტობრივი მონაცემები დამაჯერებლად არის
ინტერპრეტირებული ნეიტრალური ანუ არაადრეინული ევოლუციის
კონცეფციაში (იხ.: §14.1).

ამრიგად, ახალი გენები, წესისამებრ, გენეტიკური მასალის ლოკა-
ლური ცვლილებით, კერძოდ, გენის დუპლიკაციით, ასევე, გენების
შერწყმით და მათი ნაწილებად დაყოფით წარმოიქმნება. ხატონად
თუ ვიტყვით, ძველი სტრუქტურული გენების შემადგენელი ნაწილე-
ბის (ცალკეული დომენის მაკოდირებელი უბნის) რეკომბინირებით
ახალი გენები ყალიბდება. მრავალი გენის პირველადი სტრუქტურის
შედარებისას გამოირკვა, რომ უმეტეს მათგანს პომოლოგიური უბნე-
ბი მოეპოვება. ცხადია, ევოლუციამ მრავალჯერ გამოიყენა გენეტი-
კური ინფორმაციის მფლობელი ერთი და იგივე ბლოკები ახალი
სტრუქტურული გენების მისაღებად. გამოვლენილი ფენომენი ბი-
ოლოგიური ევოლუციის ბლოკური ანუ მოდულური პრინციპის სანი-
მუშო მაგალითია.

გენების ევოლუცია მჭიდროდაა დაკავშირებული გენეტიკური მასალის სივრცობრივ ორგანიზაციასა და რეგულაციის სისტემის ევოლუციასთან. რეგულაციის ოპერონული სისტემიდან ცალკეული გენის ავტონომიურ რეგულაციაზე გადასვლას თან ახლდა პრინციპულად ახალი მარეგულირებელი სისტემის ჩამოყალიბება. იგი განაპირობა ეუკარიოტული ტიპის უჯრედული სისტემის ფორმირებამ და მექვიდრული მასალის ქრომატინად ორგანიზებამ. ეუკარიოტებში ჩამოყალიბდა სრულიად ახალი მარეგულირებელი ელემენტები: ენაპასერები (გამაძლიერებლები), და საილენსერები (ჩამშობები). ეს ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობები საკმაო მანძილთ არის (ასეული და ათასეული ნ.წ.) დაცილებული სტრუქტურული გენისაგან. ქრომატინის ლოკალური განლაგების ცვლილებით ისინი სტრუქტურული გენის ექსპრესიაზე (აძლიერებენ ან ახშობენ) ახდენენ გავლენას.

განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე მდგომ ორგანიზმებში გენეტიკური მასალის მოლეკულური ორგანიზაციის შესწავლისას გამოირკვა, რომ არა მარტო სხვადასხვა ინდივიდების, არამედ ერთი და იმავე ორგანიზმის გენები სტრუქტურით და ექსპრესიის ხასიათით განსხვავდებიან. გენები ზოგჯერ ორგანიზმებშია ოპერონებად (არ არის ზოგადი კანონზომიერება). გენი აკონტროლებს ერთ ან რამდენიმე ფერმენტულ რეაქციას, შეიძლება ჰქონდეს ან არ ჰქონდეს ინტრონები, გენები შეიძლება ხაზობრივად იყოს განლაგებული და ერთმანეთისაგან გენთაშორისი ინტერვალით გამიჯნული, ზოგჯერ ისინი ერთმანეთს ხურავენ. ტაქსონომიურად საკმაოდ დაშორებულ ორგანიზმებში (პროკარიოტები, ეუკარიოტები და მათი ვირუსები) გენის სტრუქტურისა და ფუნქციის შედარების საფუძველზე გამოვლენილია მისი ევოლუციის შემდეგი ტენდენციები:

1. **გენების ავტონომიზაცია:** ეუკარიოტების გენები გაცილებით მეტი ავტონომიურობით გამოირჩევა, ვიდრე პროკარიოტებისა. ეუკარიოტებს აღარ მოეპოვებათ გრანსკრიპციის რეგულაციის ოპერონული სისტემა. ამასთანავე, რიბოსომებმა დაკარგეს ი-რნმ-ის ერთსა და იმავე მატრიცაზე განმეორებით ინიცირების უნარი. მათ გრანსლირების წარმართვა არ შეუძლიათ მაშინაც კი, როდესაც კოდონტერმინატორს მოსდევს კოდონი-ინიციატორი. გენის ავტონომიზაციას ცალკეული გენის დამოუკიდებელი და სრულყოფილი რეგულაციის სისტემის ჩამოყალიბება მოჰყვა. ქრომოსომული გარდაქმნებისა და გრანსპოზიციის, ე.ი. ცალკეული გენის გადანაწილებით გენომის ევოლუირების სრულიად ახალი გზა გამოიკვეთა.

2. **გენების ოლიგომერიზაცია:** ეუკარიოტებში გენების ოლიგომერიზაცია „როული“ ანუ კლასტერული გენების (cluster-gene) ჩამოყ-

ალიბებისა და ფართოდ გავრცელების გენდენციაში აისახა. გენის გართულებისადმი მიდრეკილება უეკარიოტების პროგრესულ ევოლუციაში მკაფიოდაა გამოხატული. წესისამებრ, დამოუკიდებელი კონკრეტული ფრაგმენტული რეაქციის მაკონგროლირებული რამდენიმე გენი ერთ კლასტერულ გენადაა გაერთიანებული. ეს უკანასკნელი რამდენიმე რეაქციაში მონაწილე ცილა-ფერმენტს აკოდირებს. მაგალითად, სოკოში his4 გენი აკოდირებს ფერმენტს, რომელსაც პისტიდინის ბიოსინთეზში სამი ფერმენტული აქტივობა აქვს, arom1 გენის პროდუქტი კი ხუთ სხვადასხვა ფერმენტულ რეაქციაში მონაწილეობს. დროზოფილაში pur3 გენი პურინის ბიოსინთეზის ორ განსხვავებულ რეაქციას აკონტროლებს. კლასტერული გენის კონტროლით სინთეზირებული მულტიენზიმური კომპლექსით იმრდება გარკვეული ფერმენტების კონცენტრაცია. ასევე, მეტაბოლიზმის ეტაპები სწრაფად, ეფექტურად და კოორდინირებულად მიმდინარეობს.

3. მოზაიკური სტრუქტურის გენის ჩამოყალიბება: ინტრონ-ექზონური ანუ მოზაიკური სტრუქტურის გენები ეუკარიოტებისთვისაა დამახასიათებელი. ეუბაქტერიებს ის არა აქვთ (გვხვდება იშვიათი გამონაკლისი). ინტრონები მოეპოვებათ არქეაქტერიების გენებს. ამის საფუძველზე გამოთქმულია მოსაზრება, რომ არქეაქტერიები ორ გოტად დივერგირდა – პროკარიოტებად და ეუკარიოტებად. ამ უკანასკნელმა შეინარჩუნა და მათში გასრულყოფილდა გენის მოზაიკური სტრუქტურა. პროკარიოტების გენებმა ევოლუციის პროცესში დაკარგეს მოზაიკური სტრუქტურა. ნობელის პრემიის ლაურეატი უ. ჰილბერტი მიიჩნევს, რომ ეუბაქტერიებმა გენის მოზაიკურ სტრუქტურასთან ერთად დაკარგეს არაპომოლოგიური რეკომბინაციით ექზონების გადაადგილების ე.ი. ამ მოქნილი მექანიზმის გამოყენებით გენების ევოლუირების უნარი. ეუკარიოტებმა წარმატებულად გამოიყენეს ევოლუციის შემოთ აღნიშნული გზა და პროგრესულ ევოლუციაში უმაღლეს დონეს მიაღწიეს. წესისამებრ, ექზონები ერთი და იმავე ცილის სხვა და სხვა დომენებს (ნახევრად ავგონომიურ უბნებს) აკოდირებს. სწორედ ამ მექანიზმს ეფუძნება ეუკარიოტებში გენების ოლიგომერიზაციის გენდენცია. ავგონომიური სპლაისინგის მექანიზმი ადაპტური მოდიფიკაციის ჩამოყალიბების შესაძლებლობას განაპირობებს. გრანსკრიპტიდან ინტრონების ამოჭრა ყოველთვის არ ხდება. ის გარემო პირობებზეა დამოკიდებული. ამ შემთხვევაში ყალიბდება მუტაცია – გენოკოპია. როდესაც გენოკოპიის მაინდუცირებელი გარემო პირობები ხანგრძლივადაა შენარჩუნებული, მაშინ სპლაისინგის ერთ-ერთი ვარიანტი მასტაბილიზებული გადარჩევის

მოქმედებით ფიქსირდება. ის ხელს უწყობს შეცვლილ გარემოში ორგანიზმის ადაპტირებას.

4. გენის სპეციალიზაცია: როგორც პროკარიოტული, ისე ეუკარიოტული უჯრედების ვირუსების ვიწრო სპეციალიზაციამ და პარაზიტიზმმა მათ გენომში ვადახურული გენების ფორმირება გამოიწვია. ამ გზით მცირე გენომის (როგორც ღნმ-ის, ისე რნმ-ის შემცველი ვირუსების) მფლობელ ფორმებს ინფორმაციული ტევადობა ეზრდებათ.

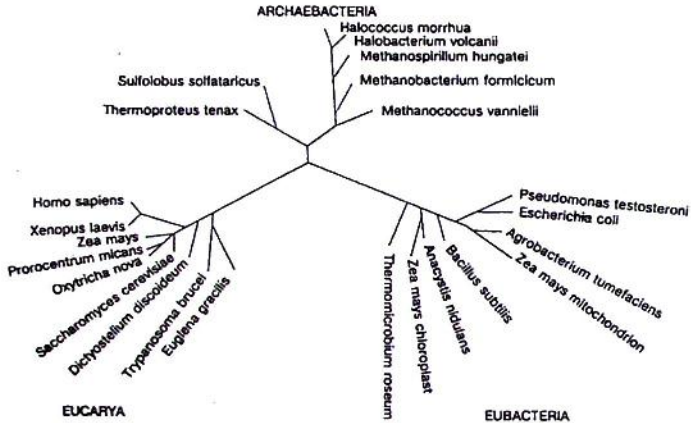
მოლეკულურ-ფილოგენეზური ანალიზი

ბოლო წლებში მოლეკულურ ბიოლოგიასა და გენეტიკაში მოპოვებული ექსპერიმენტული მონაცემების განზოგადებისა და ახალი თეორიული მეთოდების საფუძველზე ევოლუციური თეორია ინტენსიურად იცვლება და ვითარდება. სიცოცხლის ორგანიზაციის მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე ევოლუციური პროცესი დაკავშირებულია ნუკლეოტიდების შემადგენლობის (ღნმ-სა და რნმ-ში) და ამინომჟავების (ცილებში) ცვლილებებთან. ეს მოლეკულები გადამწყვეტ როლს ასრულებენ ცოცხალ სისტემებში მოლეკულურ-გენეტიკური დონის ორგანიზაციასა და შენარჩუნებაში. ნებისმიერი ორგანიზმის ღნმ-ში ნუკლეოტიდთა თანმიმდევრობა არის მისი ევოლუციური ისტორიის შედეგი.

სხვადასხვა მაკრომოლეკულები განსხვავებული სიჩქარით ევოლუირებენ. დიდი კონსერვატულობით წესისამებრ გამოირჩევიან ის გენები (ბუნებრივია მათ მიერ კოდირებული რნმ და ცილები), რომლებიც ცოცხალი სისტემების ადრეულ ეტაპზე ჩამოყალიბებულ საბაზისო (უმნიშვნელოვანეს სასიცოცხლო პროცესებში მონაწილე) ფუნქციებს ასრულებენ. ეს პროცესები ნიშანდობლივია უმრავლესი (შეიძლება ითქვას ყველა) ცოცხალი ორგანიზმისთვის. მათ მიეკუთვნება რიბოსომული რნმ-ის გენები, ჰისტონებისა და C ციტოქრომის მაკონტროლირებელი გენები და სხვ. შედარებით ნაკლები კონსერვატულობით გამოირჩევიან ისეთი გენები და ცილები, რომლებიც მოეპოვებათ განვითარების უმაღლეს საფეხურზე მდგომ ტაქსონებში გაერთიანებულ სახეობებს. მაგალითად ხერხემლიან ცხოველებში გლობინი და მათი განსხვავებული გენები. განსაკუთრებით ვარიაბილური რნმ-შემცველი ვირუსების გენები და ცილები. ისინი მიზანმიმართულად იცვლებიან მასპინძლის იმუნურ სისტემასთან ბრძოლის პროცესში (მაგალითად, გრიპის ვირუსები, აივ-აღამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსები, ონკოვირუსები და მისთ.).

ფილოგენიის რეკონსტრუქცია და გენეტიკურ განსხვავებათა შეფასება ეფუძნება შემდეგ დებულებას: გენები და მათ მიერ კოდირე-

ბული ცილები პომოლოგიურია ე.ი. საერთო წინაპრიდან არიან წარმომობილი. განასხვავებენ გენთა პომოლოგიის ორ ტიპს: ორთოლოგიურსა და პარალოგიურს. ორთოლოგიური გენი წარმომობილია საწყისი გენიდან. იგი მოეპოვებოდა საწყისი სახეობას, რომლიდანაც შესაძარებელი (გასაანალიზებელი) სახეობები ჩამოყალიბდა. ამ ტიპის გენებს აკუთვნებენ: რიბოსომული რნმ-ის გენებს, C ციკლოქრომის მაკონგროლირებულ გენს და სხვ. ორთოლოგიური გენების ევოლუცია ასახავს იმ სახეობათა ისტორიულ განვითარებას, რომლებსაც ისინი გენოფონდში მოეპოვებათ.

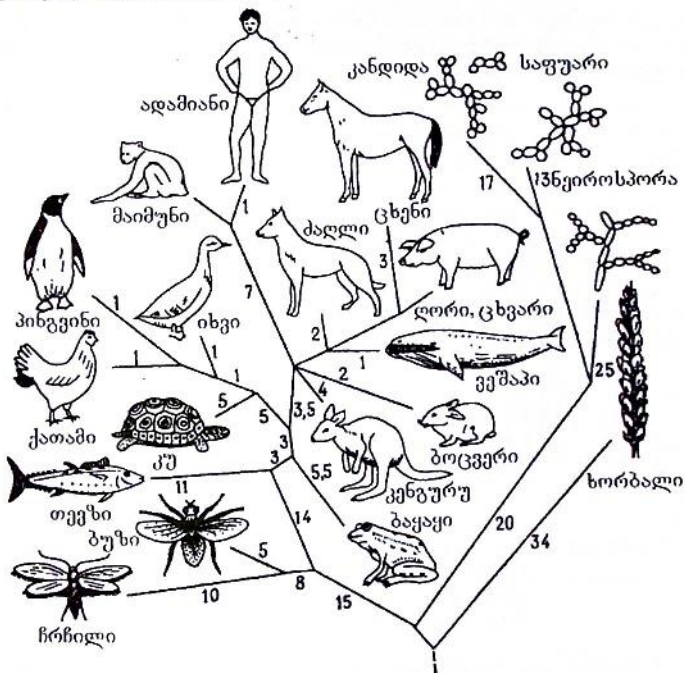


სურ. 13.5. გლობალური ფილოგენეზური ხე, რომელიც 16S-18S რიბოსომული რნმ-ის მაკოდირებული გენების ანალიზის საფუძველზე შედგენილი (კ. უუმი და სხვ., 1991).

გლობალური ფილოგენეზური ხის სანიმუშო მაგალითია 16S-18S რიბოსომული რნმ-ის ანალიზის საფუძველზე აგებული დენდროგრამა. იგი მოიცავს ცოცხალი სამყაროს ყველა დიდ ტაქსონს. შედგენილია ამერიკელი მკვლევარების კ. უულისა და თანაავტორების მიერ (იხ. სურ. 13.5). მას გააჩნია სამი გლობალური განტოტვა. ამრიგად, ცოცხალი სამყარო (სიცოცხლის იმპერია) სამ დიდ ღომენად ე.წ. ზუსამუფოდ იყოფა: ეუბაქტერიები, არქეაქტერიები და ეუკარიოტები. ისინი თანაბარი დისტანციით არიან ერთიმეორისგან დაცილებული.

ამ გამოკვლევამდე მიაჩნდათ, რომ ეუბაქტერიები და არქეაქტერიები არიან საერთო ზესამეფოს Procariota-ს შემადგენელი

კატეგორიები, რომლებიც მნიშვნელოვანი დისტანციით ემიჯნება მეორე შესამეფოს Eucariota-ს.



სურ. 13.6. C ციტოქრომის ანალიზის საფუძველზე აგებული ფილოგენეზური ხე. ციფრები მიუთითებს მინიმალურ ნუკლეოტიდურ ცვლილებას ცალკეულ მუტაციური ფილოგენეზურ ტოტში (ვ. ფიგნი, ე. მარგოლიანი, 1967).

ვუდის მიერ შემოთავაზებული ფილოგენეზური ხე ძირითადად 16S რიბოსომული რნმ-ის ანალიზის საფუძველზეა აგებული. ამ სახის მაკრომოლეკულები კოდირდება როგორც ბირთვული, ისე ორგანოიდებში (მიტოქონდრიები, ქლოროპლასტები) არსებული გენებით. სიმინდის (*Zea mays*) რიბოსომული რნმ-ის ბირთვული ფრაქცია, როგორც მოსალოდნელი იყო, ნათესაობას ეუკარიოტებთან ავლენს. მიტოქონდრიებისა და ქლოროპლასტების რნმ-ის ფრაქცია ეუბაქტერიების

კონგროლირებელი გენები (იხ. სურ.; 13.3). პარალოგიური გენების ევოლუცია ასახავს იმ ცვლილებებს, რომელიც დაგროვდა მათში დუპლიცირების მომენტიდან მოყოლებული დღევანდლამდე. პარალოგიური გენების ფილოგენიით, შეიძლება თვალი გავაღვენოთ დუპლიცირებული გენების ისტორიულ განვითარებას – ევოლუციას.

ცილა გლობინები (სისხლის გლობინები, ქსოვილის მიოგლობინები) და მათი მაკონგროლირებელი გენები მხოლოდ ცხოველებს მოეპოვებათ. მათი პოპოლოგიური, მაგრამ პირველადი სტრუქტურით მკვეთრად განსხვავებული ცილები (ლეგჰემოგლობინები) გააჩნია მცენარეებს. პროკარიოტებში ამ სახის ცილები არაა გამოვლენილი. ამიტომაც გლობინები მოლეკულურ ზეოჯახს ქმნიან, რომლებიც სიცოცხლის ფილოგენური ხის გარკვეულ ნაწილს მოიცავს.

ვ. რატინერისა და თანაავტორების მიერ შემოთავაზებულია გლობინების ზეოჯახის ფილოგენეზური ხე (იხ. სურ. 13.7). გამოირკვა, რომ გლობინების მოლეკულის ევოლუციის სამუალო სიჩქარე არათანაბარი იყო. იგი 400-500 მლნ. წლის წინ მკვეთრად იყო გაზრდილი. ეს პერიოდი ხერხემლიანების მსოფლიო ოკეანიდან ხმელეთზე გადასვლას ემთხვევა. ევოლუციის პროცესში მიმდინარეობდა გლობინების ორგანიზაციული დონის გართულება და გასრულყოფილება.

თავდაპირველად ცხოველებში ფუნქციონირებდა მიოგლობინისა და ჰემოგლობინის პროტომერი (შედგება ერთი სუბერთეულისგან). იგი ამჟამად ზოგიერთ პრიმიტიულ ცხოველს მოუპოვება. ევოლუირების პროცესში მოლეკულამ დიმერის სტრუქტურა შეიძინა. ასეთი კონფიგურაციის ჰემოგლობინი აქვთ მრგვალპირიანებს (სალამურები და მიქსინები). ევოლუირების მომდევნო ეტაპზე α და β – ჯაჭვების შემცველი ტეტრამერული სტრუქტურის ჰემოგლობინი ჩამოყალიბდა.

გლობინების საწყისი გენის დუპლიცირებისა და მათი ასლების დივერგირების შედეგად ორი მონათესავე α და β ოჯახი. სახელდობრ, ამ პერიოდს აღენიშნება ევოლუციის მაღალი სამუალო სიჩქარე. მომდევნო ეტაპზე, რომელიც მრავალ მილიონ წელს მოიცავს გლობინის ევოლუციის სიჩქარე მკვეთრად დაქვეითდა და ბოლოს ნულს გაუტოლდა. მაშასადამე, როგორც კი ჩამოყალიბდა ტეტრამერული სტრუქტურის ჰემოგლობინი, ხმელეთის ხერხემლიან ცხოველებში იგი აღარ შეცვლილა. უნდა აღინიშნოს, რომ ხერხემლიან ცხოველთა ახალ ადაპტურ ზონაში შეღწევამ – (ხმელეთზე გადასვლამ) დიდი მორფო-ფიზიოლოგიური ცვლილებები გამოიწვია (აროგენები). ატმოსფერულ ჰაერში არსებული ენაგბადით სუნთქვას თან ახლდა სუნთქვის სისტემის ძირეული გარდაქმნა, მათ შორის ჰემოგლობინის კონფორმაციის ცვლილება – მან ტეტრამერული სტრუქტურა შეიძინა.

მეტად ჩქარი და ლოკალური მოლეკულური ევოლუცია ნიშანდობლივია გრიპის ვირუსის H3 ჰემაგლუტინინების გენებისთვის. გრიპის ვირუსი რნმ-ს შეიცავს. დადგენილია, რომ რნმ-ში გაცილებით მაღალი სიხშირით ინდუცირდება მუტაცია ვიდრე დნმ-ში. შესწავლილია XX ს. ლოკალური ეპიდემიებისა და პანდემიების გამომწვევი გრიპის პათოგენური შტამები. პირველი პანდემია ცნობილია „ისპანკის“ (1918-1919 წ.წ.) სახელწოდებით. მომდევნო – „ჰონკონგის“ გრიპის და ა.შ. შეგროვებული და დასულია კოლექციებში. გრიპის პათოგენური შტამები. სექვენირებულია ამ შტამების შემცველი რნმ, რომლის ანალიზის საფუძველზე აგებულია ფილოგენეზური ხე. ეპიდემიური შტამი წესისამებრ მომდევნო პანდემიის გამომწვევი შტამების უშუალო წინაპარი არ არის. არაეპიდემიური გრიპის ვირუსი ცირკულირებს ადამიანთა ამა თუ იმ ლოკალურ (მცირერიცხოვან) პოპულაციაში. პოპულაციის წევრები ფლობენ ვირუსისადმი მდგრად იმუნიტეტს. ახალი ეპიდემიური აფეთქება ხდება მაშინ, როდესაც ფორმირდება გრიპის ვირუსის ახალი ვარიანტი. ადამიანის პოპულაციას არ გააჩნია ანტისხეულები. ე.ი. ადამიანები ამ ვირუსის მიმართ არ არის იმუნური. ვირუსი ფართოდ ვრცელდება მანამ ვიდრე პოპულაციაში მათ მიმართ ადეკვატური იმუნური პასუხი არ ყალიბდება. რადგან ყველა ეპიდემიები ცნობილია და მათი აღმკვეთი გრიპის ვირუსის შტამები დაცულია კოლექციებში. მათში ჩატარებული მოლეკულური ანალიზის საფუძველზე გამოთვლილია ევოლუციის საშუალო სიჩქარე, რომელიც 3-5-ჯერ მაღალი აღმოჩნდა არაპათოგენურ ფორმებთან შედარებით.

სანიშნულად კიდევ ერთ საინტერესო მაგალითს მოვიყვანთ. მაღალი ევოლუციური სიჩქარე ნიშანდობლივია ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსისთვის (აივ, ინგლისური აბრევიატურა HIV). იგი რნმ-შემცველი ვირუსია. იწვევს შექნილ იმუნური დეფიციტის სინდრომს. (შიდსი, ინგლისური აბრევიატურა AIDS). HIV ვირუსის აფრიკის, ვესტ-ინდოეთსა და აშშ გამოყოფილი შტამების შესწავლის საფუძველზე აგებულია ფილოგენეზური ხე (იხ. სურ. 13.8). დადგენილია, რომ HIV ვირუსი არსებობდა ჯერ კიდევ 1960 წლამდე ცენტრალურ აფრიკაში (ზაირი), საიდანაც იგი 70-იან წლებში ვესტ-ინდოეთში (ჰაიტი) გავრცელდა, ხოლო 1978 წლამდე აშშ-ში.

HIV ვირუსის წარმოშობის კერა არის აფრიკა. ამ კონტინენტის ზოგიერთი ქვეყნის მოსახლეობის 50% HIV ვირუსის მატარებელია. დაავადება ყველა ადამიანში არ ვლინდება. ვირუსის გამრავლებას ადამიანი-მატრონის იმუნური სისტემა თრგუნავს. HIV ვირუსი ბიოლოგიური თვისებებით მაიმუნის ზოგიერთ ანალოგიურ ვირუსს ემსგავსება. ზოგიერთი მეცნიერი ვარაუდობს, რომ ამ ტიპის ვირუსის

მაშასადამე, ნუკლეინის მეკეების პირველადი სტრუქტურის საერთო მსგავსების შეფასებით შესაძლებელია ევოლუციური ცვლილებების მოლეკულურ დონეზე შესწავლა. ერთიმეორეს ადარებენ დნმ-ის უნიკალურ (განუმეორებად) მონაკვეთებს. სხვადასხვა ფილოგენეზურ ჯგუფებში გავრთიანებული სახეობების დნმ-ის მოლეკულების „პიბრიდიზაციისას“ პომოლოგიური თანამიმდევრობები ორჯაჭვიან კომპლექსს (დუპლექსს) ქმნიან. პიბრიდულ დნმ-ში ისაზღვრება პომოლოგიური მონაკვეთების წილი. ცნობილია, რომ დნმ-ის საერთო რაოდენობიდან დაახლოებით 90% ცილებს არ აკოდირებს. მიუხედავად ამისა დნმ-ის შესწავლით შესაძლებელია გენების ფილოგენიის შეფასება. განსაზღვრულია შიმპანზესა და ადამიანის დნმ-ის მოლეკულებს შორის პირველადი სტრუქტურის მსგავსება. მათ შორის არაპომოლოგიური მხოლოდ 1,2% აღმოჩნდა; ადამიანსა და გორილას შორის – 1,4%; ადამიანსა და ორანგუტანგს შორის – 2,4%.

ადამიანსა და მაკაკა რეზუსის დნმ-ის 66% პომოლოგიური აღმოჩნდა, ადამიანისა და ხარის დნმ-ს 28%. პომოლოგიური უბნები აღმოაჩნდათ, ვირთაგეასთან შედარებისას – 17%, ორაგულთან – 8%, ხოლო ნაწლავის ჩხირთან კი – მხოლოდ 2%; დნმ-ის პირველადი სტრუქტურის შედარებითი ანალიზით მომავალში ევოლუციის მრავალი მნიშვნელოვანი პრობლემა გადაიჭრება.

ამრიგად, მოლეკულურ-ფილოგენეზური ანალიზით ევოლუციის მრავალი კარდინალური საკითხების შესწავლა შესაძლებელია. რიგ შემთხვევაში ეს მეთოდი ერთადერთია, რომლითაც შესაძლებელია ევოლუციის ისტორიულ პროცესებს ჩავწვდეთ. თანამედროვე ეტაპზე ერთიმეორეს ადარებენ ნეონტოლოგიური სახეობების მაკრომოლეკულებს. პალეონტოლოგიური მასალის გამოყენებით ამ სახის კვლევა თითქმის შეუძლებელია. უნდა აღინიშნოს, რომ შესძლეს ამ მიმართულებით გარკვეული გამოკვლევების ჩატარება. კერძოდ წარსულში მცხოვრები გაყინული ორგანიზმებიდან (მაგ., მამონტი და მისთ.). გამოიყვეს დნმ და მოახდინეს მისი სექვენირება. საგანგებო ყურადღებას იპყრობს მცირე ზომის ცხოველთა (ბუზები, ტერმიტები, ფუტკრები, ხოჭო – ცხვირგრძელა) დნმ-ის შესწავლა. ისინი კონსერვირებულია ქარვაში (მცენარეთა ფისი). სადღეისოდ სექვენირებულია ქარვაში ნაპოვნი მწერების და მუმიფიცირებული ადამიანის დნმ-ის ფრაგმენტები. შესწავლილია S18 რიბოსომული რნმ-ის გენები, რის საფუძველზეც აგებულია დენდოგრამა. საჭიროა აღინიშნოს, რომ შესწავლილი ტერმიტებისა და ფუტკრების ასაკი დაახლოებით 25-40 მლნ. წელია, ხოლო ცხვირგრძელასი 120-135 მლნ. წელი.

დასკენის სახით, საჭიროა აღინიშნოს, რომ მოლეკულურ-ფილოგენეზური ანალიზი გაქსონომიის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მეთოდია. ასე მაგალითად, პრიმატთა სისტემატიკა ამ მეთოდზეა დაფუძნებული. ამ მეთოდს ფართოდ იყენებენ უმაღლესი გაქსონების სისტემატიკაში. ბაქტერიების მეცნიერული გაქსონომია მოლეკულურ-ფილოგენეზურ მონაცემზეა დაყარებული. გენოსისტემატიკა იწერება სოკოების გაქსონომიაში. ვარაუდობენ, რომ მოლეკულურ-ფილოგენეზური ანალიზი მომავალში გაცილებით დიდ მნიშვნელობას შეიძენს.

§ 14. ალტერნატიული კონცეფციები თანამედროვე ევოლუციურ თეორიაში

თანამედროვე ეტაპზე ევოლუციის სინთეზურ თეორიას ჯერ კიდევ არ გადაუჭრია მის წინაშე დასახული ყველა პრობლემა. მრავალ კითხვას ჯერ კიდევ არ ვასცემია ამომწურავი პასუხი. ბიოლოგიის სწრაფი, აღმავალი განვითარება ყველა მისი შემადგენელი დარგის წინაშე სრულიად ახალ ორიგინალურ პრობლემას წარმოაჩენს. ნებისმიერ დასრულებულ თეორიაშიც კი, გარკვეული კორექტივების შეტანა და დაკონკრეტება შეინიშნება. ეს გენდენცია ნიშანდობლივია ევოლუციური თეორიისთვისაც. ვინაიდან ევოლუციური თეორია განაზოგადებს ბიოლოგიის ცალკეულ დარგში მიღებულ შედეგებს, ამიტომ მის წინაშე სრულიად ახალი მნიშვნელოვანი პრობლემა ისახება. ამ პრობლემათა გადაჭრის პროცესში ზოგიერთი კანონზომიერება უფრო ღრმადდება და ზუსტდება. ზოგჯერ ზოგად კანონზომიერებად მიჩნეული მოვლენა კერძო ხასიათის აღმოჩნდება, ხოლო კერძო მოვლენა – პირიქით ზოგადი ხასიათისა. რიგ შემთხვევაში ახლად მოპოვებული შედეგების ინტერპრეტაციას ალტერნატიული პოზიციიდან ახდენენ.

14.1 ნეიტრალური ევოლუციის კონცეფცია

კონცეფციის არსი. თანამედროვე ეტაპზე ევოლუციურ თეორიაში მწვავე სადისკუსიო პრობლემას ნეიტრალური ევოლუციის კონცეფცია წარმოადგენს. ამ შეხედულების ძირითადი პრინციპები 1968-1969 წ.წ. ჩამოაყალიბეს იაპონელმა მეცნიერებმა მ. კიმურამ და ამერიკელმა მკვლევარებმა ჯ. კინგმა, თ. ჯუკსმა და ჯ. კროუმ. კონცეფციის შემდგომ დამუშავებასა და განვითარებაში დიდი წვლილი შეიტანა მ. კიმურამ და მისმა თანამშრომლებმა. ნეიტრალური ევოლუციის კონ-

ცეფცია დასრულებული სახით გადმოცემულია მ. კიმურას წიგნში: „მოლეკულური ევოლუცია: ნეიგრალობის თეორია“ (1983).

ნეიგრალობის თეორია არის ახალი ევოლუციური კონცეფციის მოკლე სახელწოდება. ამ თეორიის თანახმად მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე პოლიმორფიზმი და ევოლუციური ცვლილება ძირითადად განპირობებულია ისეთი მუტაციებით, რომელმედაც ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება თითქმის ნეიგრალებს.

პოპულაციაში ნეიგრალები მუტაციების დინამიკას, ფიქსაციას ან ელიმინაციას მუტაციური პროცესი და გენთა შემთხვევითი ღრეფი განსაზღვრავს. ამ კონცეფციის თანახმად ევოლუციური პროცესის მიმდინარეობა მოლეკულურ-გენეტიკურ და ფენოტიპურ დონეზე განსხვავებულია.

ნეიგრალები ევოლუციის კონცეფცია ორ ძირითად წყაროს, პოპულაციური გენეტიკის სტოქასტურ (შემთხვევით) თეორიასა და მოლეკულური გენეტიკის მონაცემებს ეფუძნება. სტოქასტურ თეორიაში მნიშვნელოვანია ჯ. პოლდინის მიერ შემოთავაზებული დებულება „საზღაური ევოლუციისათვის“. გენეტიკური პოპოლაციის შენარჩუნება განპირობებულია პეტეროზიგოტების სასარგებლოდ მიმართული გადარჩევით, რომელიც, მეორე მხრივ, გენეტიკური გვირთის წარმოქმნას იწვევს. ნებისმიერი პოპულაცია დიდი რაოდენობით ფლობს პეტეროზიგოტულ მდგომარეობაში რეცესიულ საზიანო მუტაციებს, რომელიც ე.წ. გენეტიკურ (მუტაციურ) გვირთს ქმნის. ამასთანავე, ახლად წარმოქმნილ თაობაში სპონტანურად ინდუცირებული მუტაციების შედეგად პოპულაციის გენოფონდი იცვება და მდიდრდება ახალი მუტაციებით, ანუ ადგილი აქვს მუტაციურ მეწოდას. ყოველივე ამის გამო, თითოეულმა წყვილმა გაცილებით მეტი შთამომავლობა უნდა დატოვოს, ვიდრე რეალურად ყალიბდება. წინააღმდეგ შემთხვევაში პოპულაციის რიცხოვნობის საშუალო დონე მკვეთრად შემცირდება. თუ დაეუფვებით, რომ პოპულაციაში ფიქსირებულ მუტაციათა დიდი ნაწილი სელექციურად ნეიგრალებს, მაშინ ვითარება მკვეთრად იცვლება. გენეტიკური გვირთი საკმაოდ მცირდება.

თუ V-თი აღვნიშნავთ კონკრეტულ თაობაში ცალკეულ გამეტაზე მუტაციის სიჩქარეს, N-ით პოპულაციაში ინდივიდთა რაოდენობას, მაშინ მათ მოეპოვებათ 2N ქრომოსომა (აუტოსომური ქრომოსომების ლოკუსებში ამდენივე გენი) და ყოველ თაობაში სპონტანურად 2Nv მუტაცია ინდუცირდება (პაპლოიდებში ეს მაჩვენებელი Nv ტოლია). ფიქსირებულ ერთეულ მუტაციათა ალბათობას თუ აღვნიშნავთ

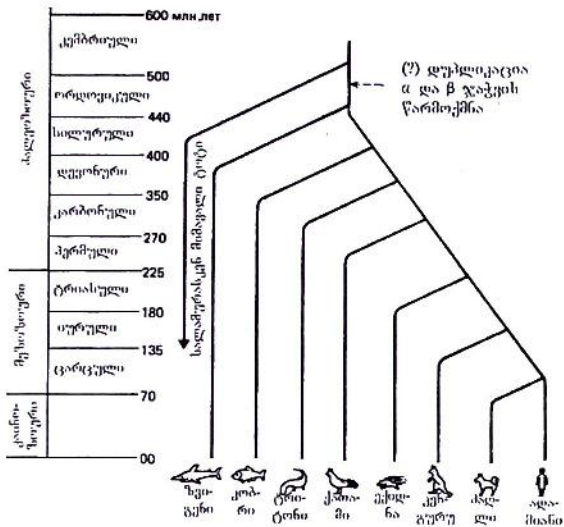
ა-თი, მაშინ პოპულაციაში ერთი თაობის განმავლობაში მუტაციის დაგროვების სიჩქარე გოლი იქნება $K=2Nv$ (I).

კონკრეტულ თაობაში ახლად ინდუცირებული $2Nv$ მუტაციებიდან მხოლოდ ნაწილი ფიქსირდება პოპულაციაში, რომელიც u -ს გოლია. ამრიგად, K გამოხატავს ევოლუციის პროცესის სიჩქარეს. იგი გამოიხატება იმ რიცხვითი მნიშვნელობით, როდესაც მუტაციის შედეგად ერთი ალელი იცვლება მეორეთი. ამდაგვარი გამოთვლა მხოლოდ ცალკეული ლოკუსისათვის არის სამართლიანი.

დავუშვათ, რომ ინდუცირებული მუტანტური ალელები სელექციურად ნეიტრალურია. ამ შემთხვევაში $u=1/2(2N)$. თუ ამ მაჩვენებელს (I) ფორმულაში ჩავსვამთ, მაშინ მივიღებთ $K=v$ სიდიდეს. რაც მიანიშნებს, რომ კონკრეტულ თაობაში მუტაციის გზით ალელის შეცვლის სიჩქარე, გამეტაზე გაანგარიშებული მუტაციის სიჩქარის გოლია. ნეიტრალური მუტაციები დამოუკიდებლად ინდუცირდება და არ არის დამოკიდებული პოპულაციის სხვა პარამეტრებზე (რიცხოვნობა, დინამიკა და მისთ.). ასევე შესაძლებელია გამოვთვალოთ თაობათა ის საშუალო რაოდენობა (T), რომელიც ერთი საწყისი ალელის, მეორე სელექციურად ნეიტრალური ექვივალენტური მუტაციური ალელით შეცვლას სჭირდება. იგი გაოთხმაგებული პოპულაციის ეფექტური რიცხოვნობის (e) გოლია და გამოისახება ფორმულით $T=4Ne$.

პოპოლოგიურ ცილებში ამინომჟავათა თანამიმდევრობის ცვლილების ანალიზის მიხედვით, თეორიული მონაცემები და რეალური შედეგი შეჯერებულია ერთმანეთთან კიმურასა და სხვა ავტორების მიერ. ნეიტრალური ევოლუციის კონცეფციის მიხედვით, სხვადასხვა ფილტური ჯგუფების პოპოლოგიურ ცილებში ამინომჟავური თანამიმდევრობის ცვლილება ერთნაირი მუდმივი სიჩქარით მიმდინარეობს.

ცილის უმნიშვნელო ფუნქციის საიტებში ამინომჟავების შეცვლა სელექციური მნიშვნელობით ნეიტრალურია. ამ სახის ცვლილებებზე ბუნებრივი გადარჩევის ზეწოლა არ ხდება. ამიგომ მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე ნუკლეინის მჟავებისა და ცილების ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით არ წარიმართება. გენეტიკური მასალის ევოლუციური ცვლილება სტოქასტური არამიმართული პროცესების მეშვეობით-ნეიტრალური მუტაციების ღრეიფით ხორციელდება. მუტაციების ნეიტრალობის ბუნებიდან გამომდინარე, კონცეფციის ავტორები თვლიან, რომ მათი დაგროვება გენომში მიმდინარეობს მუდმივი სიჩქარით, ამდენად სხვადასხვა ორგანიზმებში ცილის მოლეკულის აგებულებაში აღმოჩენილი განსხვავებებით შესაძლებელია საერთო წინაპრიდან მათი დაცილების (დივერჯენციის) დროის გამოთვლა.



ხეივანი ბუცი	59,4	61,4	59,7	60,4	55,4	56,8	53,2
კობრი		53,2	51,4	53,6	50,7	47,9	48,6
ტრიტონი			44,7	60,4	47,5	46,1	44,0
ქობაზი				34,0	29,1	31,2	24,8
ექიდნა					34,8	29,8	26,2
კეზურუ						23,4	19,1
ძაღლი							16,3
ადამიანი							

ა ჯაჭვი

ამინომკვეთი თანამშრომლებს შორის განსხვავება %.

სურ. 14.1. ხერხემლიან ცხოველებში კემოვლობინის α - ჯაჭვის ანალიზის საფუძველზე ატებული ფილოგენეზური ურთიერთდამოკიდებულება. განხილულია გაქსონების დივერგირების დრო (მ. კიმურა, 1985).

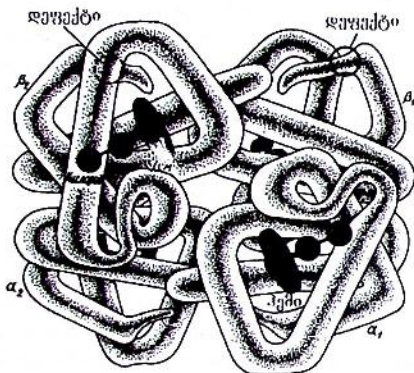
მოლეკულური ევოლუციის მუდმივ თანაბარი სიჩქარით მიმდინარეობაზე (ცილებში ადაპტურ-ნეიგრალური ცვლილების ფიქსაცია) დაყრდნობით ე. ცუკერკანდლმა და ლ. პოლინგმა წამოაყენეს „ევოლუციის მოლეკულური საათის“ იდეა. ამ იდეის თანახმად ცილებში ამინომჟავათა შეცვლის სიჩქარის განსაზღვრით შეიძლება გამოითვალოს კონკრეტული სახეობის არსებობის დრო ე.ი. განისაზღვროს სახეობის და სხვა ტაქსონების (გვარი, ოჯახი, რიგი, კლასი...) დივერგენციის დრო. მრავალრიცხოვანი მასალის ანალიზით დადგენილია, რომ დივერგენციის დრო და ამინომჟავათა ცვლილების სიჩქარე ერთიმეორეს კარგად ემთხვევა (იხ. სურ. 14.1). ასე მაგალითად, კემოგლობინის α -ჯაჭვში შეცვლის ფიქსაციის სიჩქარე წელიწადში ამინომჟავურ ნაშთზე $K=0,9 \cdot 10^{-9}$ -ს შეადგენს. სხვა ცილებს განსხვავებული სიჩქარით ევოლუირებდნენ. ამასთანავე კონკრეტული ცილის ოჯახისათვის (შესაბამისად გენთა ოჯახისათვის) ევოლუციის სიჩქარე მუდმივია. ასე მაგალითად, მაღალი ევოლუციური სიხშირე აღენიშნება ფიბრინოგენებს ($K=8,3 \cdot 10^{-9}$), მნიშვნელოვნად დაბალი კი C ციტოქრომს ($K=0,25 \cdot 10^{-9}$).

ნეიგრალური ცვლილებები ცილებსა და დნმ-ში. ნეიგრალურ მუტაციად მიჩნეულია გენის ისეთი საიგების ცვლილება (ცვლილება ე.წ. კოვარიონში), რომლის შედეგადაც ამინომჟავათა ნაშთების პოზიციის ცვლილება არ არღვევს ცილის აქტივობას და სივრცით კონფორმაციას (მეორეულ, მესამეულ და მეოთხეულ სტრუქტურას). ცილის აქტიურ ან ალოსტერულ ცენტრებში (ე.წ. ინვარიანტული უბანი) ნებისმიერი ამინომჟავის შეცვლამ შეიძლება ორგანიზმის დალუქვა გამოიწვიოს.

კემოგლობინის ფუნქციონირებაში წამყვან როლს ასრულებს გლობინის ჰემთან დამაკავშირებელი უბანი (ე.წ. „ჰემური ჯიბე“). ამ უბანში ნებისმიერი ამინომჟავური ნაშთის შეცვლა სხვადასხვა სახის ანომალიას იწვევს. გლობინის ზედაპირული უბნები არ მონაწილეობს მეოთხეული სტრუქტურის ფორმირებაში. ამდენად, მასში მომხდარი ცვლილებები მის ფუნქციაზე გავლენას არ ახდენს. დადგენილია, რომ გლობინის α და β ჯაჭვის შიგა უბნებთან შედარებით, ზედაპირულ უბნებში ცვლილებები 10-ჯერ მეტი სიხშირით წარმოიქმნება (იხ. სურ. 14.2).

ციტოქრომები — უძველესი გლობულარული ცილებია. მათი ევოლუცია ორ მილიარდზე მეტ წელს ითვლის. იგი თითქმის ყველა ეუკარიოტულ და პროკარიოტულ უჯრედში გვხვდება და უმნიშვნელოვანეს ენერგეტიკულ პროცესებში მონაწილეობს. ყველა ტუქუმ-წოვარსა და მრავალ ეუკარიოტში C ციტოქრომი 104 ამინომჟავური რგოლისაგან შედგება. ზოგიერთ ბაქტერიაში ამინომჟავური ნაშთების

რიცხვი 135-ს აღწევს. ევოლუციური განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე მდგომ 90-ზე მეტ სახეობაში განსაზღვრულია C ციტოქრომის პირველადი სტრუქტურა. მიუხედავად მათი მნიშვნელოვანი ცვლილებისა სიერციითი კონფორმაციები (მესამეული სტრუქტურა) კონსერვატულია და საოცრად პგენანან ერთიმეორეს. ევოლუირების პროცესში სხვადასხვა ტაქსონებში გაერთიანებულ სახეობებში C ციტოქრომის შექადგენული ამინომჟავური ნაშთების 75% შეცვლილია. კონკრეტულ სახეობაში შეცვლილ ამინომჟავათა რაოდენობა 5-10% არ აღემატება.

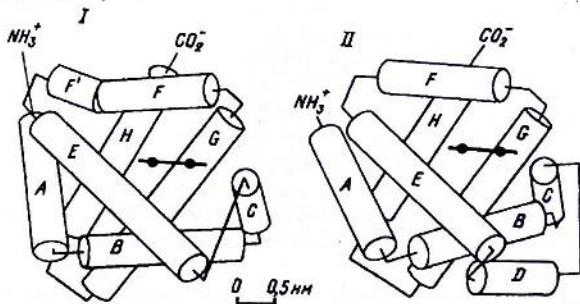


სურ. 14.2. კემოგლობინის მოლეკულის სტრუქტურა. მითითებულია α - და β - ჯაჭვი, რკინის შემცველი ჰემი; დუპლიტური უბნები, რომელიც განაპირობებს ნამგლისებრუჯრედიან ანემიას (ლ. კაიდანოვი, 1996).

ადამიანის კემოგლობინის α -ჯაჭვისა და მწერებში მონათესავე ცილა გლობინ ერთროკრორინის პირველად სტრუქტურის პომოლოგიური უბნების რაოდენობა 16%-ს არ აღემატება. ისინი მეორადი სტრუქტურით უმნიშვნელოდ განსხვავდებიან. რაც შეეხება კონფორმაციაში ე.წ. „ჰემის ჯიბესთან“ α სპირალის განლაგებას, ისინი იდენტურია (იხ. სურ. 14.3).

ნეიტრალური ჩანაცვლება შესაძლებელია მხოლოდ გლობულის ზედაპირულ ნაწილში, თანაც იმგვარად, რომ არ უნდა დაირღვეს მოლეკულის სტრუქტურული ადნაგობა. მასტაბილიზებული გადარჩევის ზეწოლით მიიღწევა ნორმიდან ნებისმიერი გადახრის წუნდება. სტრუქტურული გენების მხოლოდ განსაზღვრულ პოზიციაშია შესა-

ძლებული არასინონიმური ტიპის ნუკლეოტიდური ცვლილება. ამრიგად, ცალკეულ ლოკუსს მოეპოვება პოზიციითა მცირე რიცხვი, სადაც შესაძლებელია მუტაციური ცვლილების ფიქსაცია, რომელიც შესაბამის კონტროლირებად ცილაში ამინომჟავური ნაშთების თანამიმდევრობის შეცვლას იწვევს. ასეთ უბნებს **კოვარიონი** ეწოდება. კოვარიონის თანაპოვნიერება რეალურს ხდის ლოკუსის მკაცრად განსაზღვრულ უბნებში ნეიგრალური მუტაციების ფიქსაციის შესაძლებლობას. ამ სახის ფლუქტუაცია შესაძრწევე ფენოტიპურ ცვლილებას არ იწვევს. სხვადასხვა ფილოგენეზური ხაზების ევოლუირებისას კოვარიონულ უბნებში ეცვლებათ ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობა. ბუნებრივია მას თან სდევს ცილის შესაბამის მონაკვეთებში ამინომჟავური ნაშთების ლოკალიზაციის ცვლილება. უნდა აღინიშნოს, რომ ამ ტიპის მუტაციები იწვევენ მხოლოდ მეორეხარისხოვანი თვისებების ცვლილებას. მრავალი მილიონი წლის განმავლობაში ევოლუირების შედეგად ჩამოყალიბებული ძირითადი თავისებურებები პრაქტიკულად უცვლელი რჩება.



სურ. 14.3. I. ალამინანის ჰემოგლობინის α - ჯაჭვის მეორეული და მესამეული სტრუქტურა. II. მწერის ერითროცრონიის მეორეული და მესამეული სტრუქტურა (ა. ლესკი, ე. ჩოზია, 1980).

მ. კიმურას მიერ მოწოდებულია დებულება, რომლის თანახმადაც: ევოლუციის პროცესში გაცილებით ხშირად მიმდინარეობს ისეთი მუტაციური ცვლილება, რომელიც მოლეკულის სტრუქტურისა და ფუნქციის უმნიშვნელო დარღვევას იწვევს (კონსერვატორული შეცვლა), ვიდრე ისეთი, რომელიც არსებითად არღვევს მოლეკულის სტრუქტურასა და ფუნქციას. კონსერვატორულ ცვლილებაში იგულისხმება სემისენსის ტიპის გენური მუტაციის ინდუქცია. ამ შემთხვევაში ერთი სი-

ნონიმური გრიპლექტი მეორეთი იცვლება, რის გამოც ინფორმაციის ში-
ნაარსი არ იცვლება. ცილის პირველადი სტრუქტურა უცვლელი რჩება.

ამინომჟავათა უმრავლესობა დეგერმინირებულია ერთზე მეტი
გრიპლექტით. ლოკუსში სეიმსენსის ტიპის ნეიტრალური მუტაციის
სიხშირე მაღალია. იგი გენური მუტაციების საერთო რაოდენობის
დაახლოებით 30%-ს შეადგენს.

საჭიროა აგრეთვე აღინიშნოს, რომ ზოგჯერ მუტაციის შედეგად
ცილის მოლეკულაში მონომერი მონათესავე თვისებები ამინომჟავით
იცვლება. ასე მაგალითად, გრიპლექტი GUS, რომელიც ვალინს
კოდირებს თუ შეიცვალა GCU-თი (კოდირებს ალანინს), მაშინ ცილის
მოლეკულაში ვალინის ადგილს მსგავსი თვისების ამინომჟავა ალა-
ნინი იკავებს. ამდგვარი მუტაციით თითქმის არ იცვლება ცილის მო-
ლეკულის თვისება.

ამემაღ დადგენილია, რომ მუტაციები სწრაფად გროვდება ფსევ-
დოგენებში. ასევე სწრაფი მუტაციური გარდაქმნები ნიშანდობლივია
ინტრონებისთვის, სპეისერებისა და გენომის იმ ნაწილებისთვის,
რომლებიც ფუნქციონირებადი პროდუქტის სინთეზს არ აკონტროლე-
ბენ. მუტაციის განსხვავებული ფიქსაცია აღენიშნებათ უნიკალურ და
დუპლიცირებულ გენებს. ახალი გენების წარმოქმნა საწყისი გენის
დუპლიცირებით ხორციელდება. დუპლიცირებულ გენებზე ბუნებრივი
გადარჩევის მეწოლა აღარ მოქმედებს. მათში გროვდება როგორც
თითქმის ნეიტრალური, ისე საზიანო მუტაციები. გენოტიპში ნორმა-
ლური და მუტირებული დუპლიცირებული გენების ერთდროული არ-
სებობით იზღუდება მუტირებული გენების მავნე მოქმედება. დუპლი-
ცირებული გენების გარკვეული ნაწილი დივერჯირდება და დამოუკი-
დებელ ფუნქციას იძენს. მათი ღიდი ნაწილი დეგენერირდება და შემ-
დეგ იკარგება.

ცილების პოლიმორფიზმი. პოპულაციისათვის ნიშანდობლივია
ცილების (ალომიმების) მიხედვით პოლიმორფულობა. ნეიტრალური
თეორიის კონცეფციის მიხედვით ცილებისა და ღმ-ის პოლიმორ-
ფიზმი არის მოლეკულური ევოლუციის გარდამავალი ფაზა. ისინი
უარყოფენ პოპულაციონისგების თვალსაზრისის, კერძოდ, რომ პო-
ლიმორფულ ცილათა სისტემები ადაპტურ როლს ასრულებენ პოპუ-
ლაციაში და ბალანსირებულ ადაპტურ პოლიმორფიზმს აყალიბებენ
(იხ. §9.3). სადღესოდ არ მოიპოვება დამაჯერებელი არგუმენტი,
ალომიმების ადაპტურ განსხვავებათა შესახებ. ძნელია დასაბუთება,
იმისა, რომ, სელექციური განსხვავება უშუალოდ პოლიმორფული
ალელებითაა გამოწვეული, თუ შეჭიდულ ლოკუსებთან ურთიერთ-
ქმედებით (მდებარეობის უფექტით). ასევე არ არსებობს სარწმუნო

მტკიცებულება, თუ რამდენად იდენტურია ექსპერიმენტის პირობები სახეობის საარსებო პირობებთან. ალოზიმების მაკოდირებელ ალელ-ებსა და ინერსიებს შორის წონასწორობის დარღვევის მიზეზად კო-ადაპტირებულ გენთა კომპლექსების ჩამოყალიბებების დასახელება (პოპულაციონისტური პოზიცია) ნაკლებ სარწმუნოა. გაცილებით მის-აღებია ამ მოვლენის დამფუძნებლის პრინციპთა და გენთა შემთხვე-ვითი დრეიფით (ნეიგრალიზმის პოზიცია) ინტერპრეტირება. ჰეტ-ეროზიგოტების სასარგებლოდ მიმართულ გადაარჩევის მოქმედების ჰიპოთეზას ასევე ეწინააღმდეგება ჰაპლოიდ ორგანიზმებში პოლი-მორფიზმის არსებობის ფენომენი. კიმურა მიიჩნევს, რომ ალოზიმე-ბის კლინურ ცვალებადობას მიგრაციები და სელექციურად ნეიგრა-ლური გენების დრეიფი იწვევს. მისივე თვალთახედვით, პოპულა-ციებში მიმდინარე მოლეკულური განსხვავებები, რომელსაც სელე-ქციონისტური პოზიციიდან ცდილობენ ახსნან, გაცილებით ლაკო-ნურად და დამაჯერებლად ნეიგრალიზმის კონცეფციით იხსნება.

ნეიგრალური ევოლუციის კონცეფცია მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე მთლიანად როდი გამოირიცხავს ევოლუციის ადაპტურ ხასი-ათს. ზოგიერთ ცილაში ამინომჟავათა შეცვლა (მაგ., ფიბრინოპეპტი-დი) გაცილებით მაღალი სიხშირით მიმდინარეობს სხეებთან (მაგ., პისტონები) შედარებით. მცირე სასიცოცხლო მნიშვნელობის ცილებში (ფიბრინოპეპტიდი) ნეიგრალური მუტაციები გაცილებით მაღალ სიხ-შირით და გემპით წარმოიქმნება, ვიდრე უმნიშვნელოვანეს სასიცო-ცხლო ფუნქციაში მონაწილე (მაგ., ჰემოგლობინი, C ციტოქრომი, პისტონი) ცილებში.

ნეიგრალიზმის კონცეფცია არ გამოირიცხავს ასევე ბუნებრივი გა-დარჩევის უპირატეს როლს პროგრესულ ევოლუციაში. ე. კიმურა აღ-ნიშნავს, რომ ნეიგრალიზმის თეორია არ ეწინააღმდეგება ბუნებრივ გადარჩევის შესახებ ჩამოყალიბებულ შეხედულებას. ახალი კონცეფ-ცია ევოლუციის პროცესს სრულიად სხვა კუთხით წარმოაჩენს, კერ-ძოდ, მოლეკულურ დონეზე ევოლუციის პროცესში დიდ როლს მუტა-ციები და გენთა დრეიფი ასრულებს.

ნეიგრალური ევოლუციის ძირითადი პოსტულატები. მოლე-კულური ევოლუციის ზოგადი კონცეფცია ფორმულირებულია შემდეგ ემპირიული წესებით:

1. განსხვავებულ ფილოგენეტიკურ ჯგუფებში ნებისმიერი ცილის ევოლუციის სიჩქარე (პოლინგებში) მუდმივი და ერთნაირია.

2. ფუნქციურად მცირე მნიშვნელობის ცილები ან ცილის უბნები მაღალი სიხშირით ევოლუირებს ვიდრე მნიშვნელოვანი ცილები ან ცილის უბნები.

3. შეტი აღბათობითაა ნიშანდობლივი მუტაციის მეშვეობით ისეთი ამინომჟავების შეცვლა, რომელიც ცილის სტრუქტურასა და ფუნქციას უმნიშვნელოდ არღვევს.

4. ფუნქციურად ახალი გენი დუპლიკაციის შედეგად წარმოიქმნება.

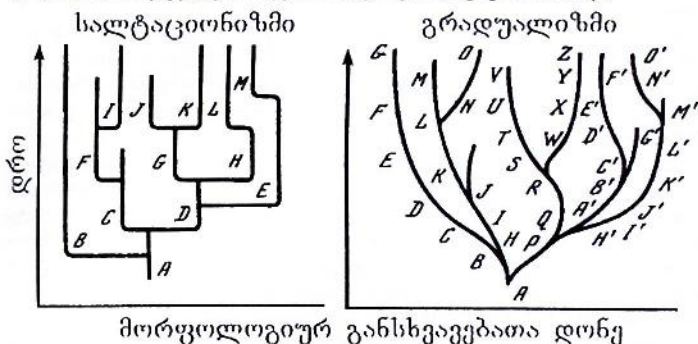
5. ევოლუციის პროცესში ნეიტრალური (ან თითქმის უმნიშვნელოდ საზიანო) მუტაციის ფიქსაცია გენომში უფრო ხშირად მიმდინარეობს, ვიდრე სასარგებლო მუტაციის.

შეიძლება დაეასკვნათ, რომ ნეიტრალური ევოლუციის კონცეფციამ საზოგადოდ დადებითი როლი შეასრულა. მან გააფართოვა და გააღრმავა ევოლუციური ბიოლოგიის თვალსაწიერი. ახალი კონცეფციის საფუძველზე გადაისინჯა მთელი რიგი ადრე ჩამოყალიბებული პოსტულატები. მისი მეშვეობით გამოვლენილი და შესწავლილია მნიშვნელოვანი მოვლენები, მათ შორის ცილებსა და დნმ-ში მონომერთა ნეიტრალური შეცვლა და მისი ევოლუციური მნიშვნელობა. ამასთანავე ხაზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ ნეიტრალიზმის კონცეფციით ევოლუციის სინთეზური თეორიის შეცვლის მცდელობა ყოველგვარ საფუძველს არის მოკლებული. შეუძლებელია ნეიტრალიზმით აიხსნას ადაპტაციების წარმოქმნა და მათი სრულქმნა. ნეიტრალური მუტაცია აბსტრაქტულად არსებობს. კონკრეტულ საარსებო პირობებში ნებისმიერი მუტაცია შეიძლება ერთ შემთხვევაში აღმოჩნდეს საზიანო, მეორე შემთხვევაში სასარგებლო, მესამე შემთხვევაში გენოტიპის ერთიანი სისტემიდან განმხოლოებით განხილვისას, ნეიტრალური. სადღეისოდ ცნობილია ერთადერთი მიმართულების მქონე ევოლუციის ფაქტორი – ბუნებრივი გადარჩევა.

14.2. თანამედროვე სალტაციონიზმი

სალტაციონიზმის კონცეფციის თანახმად, ახალი სახეობის, გვარების და სხვა სისტემატიკური კატეგორიების ჩამოყალიბება მყისიერად, ნახტომისებური გარდაქმნის შედეგად ხორციელდება. ეს იდეა შორეული წარსულიდან იღებს სათავეს. იგი გარკვეულად საონკანური ჩასახვის გზით ცოცხალი სისტემების წარმოქმნის შეხედულებებს უკავშირდება. მყისიერად სახეობათა წარმოქმნის იდეა სხვადასხვა ფორმით თავს იჩენდა ანტიკური და საშუალო საუკუნეების მკვლევართა ნაშრომებში. ამდღევარ შეხედულებებს XIX საუკუნისა და XX საუკუნის დასაწყისში ანვითარებდნენ ნეოკატასტროფიზმის (ე. ვაგნერი, ო. შინდელეოლფი...) და მუტაციონიზმის (პ. დე ფრიზი, ვ. ბეტსონი, რ. გოლდშმიტი...) თეორიის მომხრეები.

XX საუკუნის 70 წლებში ეს კონცეფცია კვლავ აღორძინდა პუნქტირალიზმის სახით (ს. ჯოულდი, ნ. ელდრიჯი) და მოწოდებულია „წყვეტილი წონასწორობის“ სახეობათა წარმოქმნის მოდელი. პუნქტირალიზმი მკვეთრად დაუპირისპირდა გრადუალიზმს (იგივე სელექციონიზმი). იგი ძირითადად ეფუძნება პალეონტოლოგიურ მონაცემებს. საჭიროა აღინიშნოს, რომ დარვინმა თავისი კონცეფციის (გრადუალიზმი) დასახა-ბუთებლად მარჯვედ გამოიყენა პალეონტოლოგიური მასალა.



სურ. 14.4. პუნქტირალიზმისა და გრადუალიზმის მიხედვით სახეობათა წარმოქმნის გრაფიკული მოდელი. ასოებით აღნიშნულია სახეობები (ლ. ტაგარინოვი, 1987).

პუნქტირალიზმის ავტორების თვალთახედვით, ევოლუცია ძირითადად ნახტომების გზით მიმდინარეობს. ნახტომთა შორის ევოლუციური სტაბილური ანუ სტაგნაცია შეინიშნება. სახეობის წარმოშობიდან სტაბილური დაახლოებით 10^{15} - 10^{17} თაობათა მანძილზე გრძელდება. ამ პერიოდში სახეობა პრაქტიკულად უცვლელია. სტაბილურ შემდეგ საკმაოდ მოკლე პერიოდში (10^3 - 10^4 თაობა) მიმდინარეობს საწყისი სახეობიდან ახალი ფორმების ჩამოყალიბება (იხ. სურ. 14.4). სალტაციონისტები არ გამოირჩევიან გრადუალიზმის გზით სახეობათა ფორმირებას. მათი შეხედულებით ამჟამად არსებული სახეობების 95% პუნქტირალიზმის გზით არის ჩამოყალიბებული.

სახეობათა ფორმირება გაცილებით მაღალი სიხშირით ხორციელდება დაკავებული არეალის პერიფერიულ ნაწილში. სახეობათა წარმოქმნა მიმდინარეობს ერთი პოპულაციის ფარგლებში. კერძოდ, პერიფერიული იზოლატების მცირე რიცხოვან ჯგუფებში გენოფონდის სწრაფი (სალტაციური) რეორგანიზაციის შედეგად. ამასთანავე საწყი-

სი ფორმები ელიმინირდებიან და განთავისუფლებულ არეალს ახალი სახეობები იკვებენ.

სახეობათა წარმოქმნის პროცესში არსებით როლს სტოქასტური პროცესები ასრულებენ. მათგან მთავარია გენთა დრეიფი და სისტემური მუტაციები (სალტაციები). სისტემური მუტაციებიდან სახეობათა ფორმირებაში არსებით როლს ასრულებს ისეთი სალტაციები, რომლებიც ფართომასშტაბიან ფენოტიპურ ეფექტს ფლობენ. ამ თეორიის მომხრენი (ჯოულდი, 1982; სტენლი, 1978) სახეობათა წარმოქმნის პროცესში გამოირიცხავენ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებას. მათი მოსაზრებით, დიდი ტაქსონომიური ჯგუფების (დინოზავრები და მისთ.) ამოწყდომა გლობალურმა კატასტროფებმა (კომეტების, მეტეორების ჩამოვარდნა, რადიაციული ფონის გადიდება, ვულკანური ამოფრქვევა და მისთ.) გამოიწვია.

სალტაციონიზმის იდეებმა თავი იჩინეს მოლეკულურ ბიოლოგიაშიც. მათი შეხედულებით, მიკროეოლუცია დაფუძნებულია სტრუქტურული გენების მუტაციაზე, მაკროეოლუცია – რეგულატორული გენების მექვიდრულ ცვლილებებზე. რეგულატორული გენების მუტაციის შედეგად რადიკალურად იცვლება ონტოგენეზი და ფართომასშტაბიანი ფენოტიპური ცვლილებები ყალიბდება. ზოგიერთი მკვლევარი ახალ სახეობათა წარმოქმნას ვირუსების მეშვეობით უმაბლესი ორგანიზმებიდან უმაბლეს ფორმებში გენთა ბლოკების გადატანითა და გენომში ინტეგრაციით ხსნის (გენების პორმოტული გადატანა; იხ. § 12.10). ამ თეორიის თანახმად, ადამიანის სწრაფი ევოლუცია მაკრომუტაციების (სალტაციები) ინდუქციის შედეგია, რაც აფრიკის ზოგიერთ რეგიონში (სეისმურად აქტიურ რიფტულ ზონაში) მაღალმა რადიაციულმა ფონმა გამოიწვია (იხ. § 12.7).

პუნქტირალიზმის კონცეფციის ხელაღებით უარყოფა უმართებულოა, ვინაიდან მრავალი სარწმუნო არგუმენტი მიუთითებს, რომ შესაძლებელია სალტაციის გზით ევოლუციური ცვლილებები. მაგ, მცენარეებში სპორანგიუმისა და თესლკვირგის ჩამოყალიბება, ორლებნიანებიდან ერთლებნიანების წარმოქმნა და სხვ. მრავალი მაგალითის დასახელებაა შესაძლებელი ცხოველთა სამეფოდანაც, კერძოდ, კისრისა და ტანის ძალების რიცხვის მომატება ან შემცირება, ტუტეწოვრებში საძილე არტერიების, აორტის რკალის მარცხენა მხარეს, ფრინველებში – მარჯვენა მხარეს გადატანა და მისთ.

პუნქტირალიზმმა თავისი განვითარების აღმასვლა დაასრულა. ამ კონცეფციის მომხრე მრავალი მეცნიერი, ამჟამად მის დებულებებს აკრიტიკებს. რაც ამჟამად მიუთითებს, რომ ბუნებაში გრადუალიზმის

გზით სახეობათა ფორმირება ფართოდაა გავრცელებული ვიღრე სალგაციური (გაგარინოვი, 1987).

ევოლუციის სინთეზური თეორია არ გამოორიცხავს სახეობის მყისიერ წარმოქმნას, ვინაიდან სახეობის წარმოქმნის გზები და საშუალებები ნაირგვარია. არსებითია სახეობათა წარმოქმნის ადაპტური ხასიათი, რომელიც მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევის მეშვეობით ხორციელდება (იხ. § 12.1).

§ 15. ევოლუციის სინთეზური თეორიის ძირითადი პოსტულატები

ევოლუციური თეორიის განვითარების თანამედროვე ეტაპზე ჩამოყალიბებულია ევოლუციის სინთეზური თეორია. ამ თეორიის ფორმირებაში არსებითი როლი შეასრულა დარვინიზმის ბაზაზე ბიოლოგიის სხვადასხვა დარგის გამოკვლევების სინთეზურმა განზოგადებამ. კერძოდ – პოპულაციის სტრუქტურის გენეტიკურ-ეკოლოგიურმა შესწავლამ (გ. ტურესონი, ნ. გიმოფევე-რესოვსკი, ჯ. კლაუბენი და სხვ.), არსებობისათვის ბრძოლისა და ბუნებრივი გადარჩევის ექსპერიმენტულმა და მათემატიკურმა გამოკვლევებმა (ვ. სუკაჩევი, ჯ. პოლდეინი, ბ. ქეთლეული და სხვ.), ექსპერიმენტული და თეორიული გენეტიკის მონაცემებმა (რ. ფიშერი, ს. რაიტი, ნ. დუბინინი, ე. ფორდი, გ. სტუბინსი, რ. ლეონტინი და სხვ.), ბოლო პერიოდში ევოლუციის სინთეზური თეორიის განვითარებაზე დიდ გავლენას ახდენს მოლეკულურ გენეტიკისა და მოლეკულურ ბიოლოგიაში მოპოვებული შედეგები.

სააღდგომოდ ევოლუციის სინთეზურმა თეორიამ დასრულებული სახე მიიღო. ამ თეორიას ჯერ კიდევ არ გადაუჭრია ყველა პრობლემა. ადრე დამუშავებულ და გადაჭრილ საკითხებში შეინიშნება გარკვეული კორექტივების შეტანა და დაკონკრეტება. შემუშავებულია ევოლუციის სინთეზური თეორიის ძირითადი პოსტულატები, რაშიაც დიდი დამსახურება მიუძღვის ფ. ლობჟანსკის, ე. ბეზინგერსა და ნ. ვორონცოვს. უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგიერთი პოსტულატი დარვინის მიერ არის მოწოდებული. მრავალი მათგანი XX ს-ში ჩამოაყალიბეს. ნ. ვორონცოვმა (2004) ამ დებულებებს თავი მოუყარა და ერთიანი სახე მისცა.

ევოლუციის სინთეზური თეორიის პოსტულატები შემდეგი სახითაა ფორმულირებული:

1. მუტაციები არის ევოლუციური პროცესის ელემენტარული მასალა. მუტაციები მემკვიდრული მასალის მცირე, მაგრამ ღისკრე-

ტული ცვლილებაა. ევოლუციის სინთეზურ თეორიაში დიდი ყურადღება ეთმობოდა გენურ მუტაციებს. ე.წ. მცირე (წერტილოვანი) მუტაციები არსებით როლს ასრულებენ. ამ თეორიის განვითარების ადრეულ ეტაპზე ქრომოსომულ მუტაციებს ნაკლები, ხოლო გენომურ მუტაციებს უმნიშვნელო როლს ანიჭებდნენ ევოლუციის პროცესში. გენური მუტაციები განაპირობებს პოპულაციაში მაღალი დონით ჰეტეროგენულობის შენარჩუნებას. ქრომოსომული მუტაციები ძირითადად ხელს უწყობს საიზოლაციო მექანიზმების ჩამოყალიბებას, ხოლო პოლიპლოიდიას ეფუძნება მყისიერ სახეობათა წარმოქმნა. ამრიგად, მუტაციური პროცესი არის ელემენტარული მასალის მომწოდებელი ელემენტარული ფაქტორი. ამ პროცესს არამიმართული და შემთხვევითი ხასიათი გააჩნია (აქედან გამომდინარე, ლ. ბერგმა ევოლუციის სინთეზურ თეორიას „ტიხოგენეზი“ ანუ ალბათობაზე დაფუძნებული ევოლუცია უწოდა).

2. ბუნებრივი გადარჩევა წარმოადგენს ევოლუციის მთავარ და წარმმართველ ფაქტორს. გადარჩევა აწესრიგებს, წარმართავს და აძლევს მიმართულებას ევოლუციურ პროცესს. იგი ახდენს შემთხვევით ინდუცირებულ მცირე მუტაციების გადარჩევას (სელექციას). აქედან წარმოდგება ევოლუციის სინთეზური თეორიის მეორე სახელწოდება – სელექციოგენეზი ანუ გადარჩევაზე დაფუძნებული ევოლუცია.

3. პოპულაცია არის ევოლუციის ელემენტარული ერთეული. ზოგიერთი მეცნიერი ვარაუდობდა, რომ ევოლუციის ელემენტარული ერთეული არის სახეობა, ზოგსაც მიაჩნდა – ინდივიდი (კერძოდ „შემქნილი ნიშანთვისების“ მემკვიდრეობის მომხრეები – ლამარკისტები). არც ერთი მათგანი არ აკმაყოფილებს ელემენტარული ერთეულის მოთხოვნებს. კერძოდ, არ უნდა ხდებოდეს მათი მარტივ ერთეულებად დაყოფა, ბუნებრივ პირობებში რეალურად და კონკრეტულად უნდა არსებობდეს, ასევე საჭიროა გააჩნდეს ბიოლოგიური თაობების მანძილზე (დროში) მემკვიდრული ცვლილების უნარი. განმარტების გარეშე გერმინის „პოპულაცია“ მნიშვნელობა გაურკვეველია. ამ ტერმინის გენეტიკური განმარტება (პოპულაცია არის ინდივიდთა ჯგუფი, რომელთა შორის ერთი თაობის განმავლობაში რეალურად მიმდინარეობს შეჯვარება) ევოლოგების კრიტიკის საგანი იყო. ისინი გამოყოფენ „გეოგრაფიულ“, „ლანდშაფტურ“, „ეკოლოგიურ“ და სხვა ტიპის პოპულაციებს. XX ს. 60-იან წლებში პოპულარობით სარგებლობდა ტერმინი „დემი“, როგორც პოპულაციის ელემენტარული ერთეული, რომელშიც რეალურად ერთი თაობის მანძილზე მიმდინარეობს გენების მიმოცვლა. ჩამოყალიბდა სპეციალური მიმართულება „დემეკოლოგია“. მაგრამ მკაფიოდ არ არის განსაზღვრული დემის

ადგილი შიგასახეობრივ იერარქიულ სტრუქტურებში. ამ პრობლემის გადასაწყვეტად საჭიროა ერთიანი მეთოდების მომარჯვებით სპეციალური გამოკვლევების ჩატარება მთელ არეალზე. ასეთი გამოკვლევები კი ძალზე მცირეა.

4. **ევოლუცია ფლობს დივერგენციულ ხასიათს ე.ი.** ერთი საწყისი ტაქსონის დივერგირების გზით რამდენიმე ტაქსონი ყალიბდება. ყოველ სახეობას ერთი საწყისი ფორმა მოეპოვება, საბოლოო ჯამში ერთი საწყისი პოპულაცია. ამ პოსტულატში შეინიშნება ზოგიერთი უზუსტობა. ევოლუცია ყოველთვის არ არის დივერგენციული ხასიათის (მაგალითად, სტასიგენეზი და ანაგენეზი). ზოგჯერ სახეობას ერთზე მეტი წინაპარი სახეობა მოეპოვება (მაგალითად, ჰიბრიდოგენეზი და სიმბოგენეზი). თუ დავუშვებთ, რომ ევოლუციებს პოპულაცია და არა ინდივიდი, მაშინ დივერგენციის დიქტომიური ხის საფუძველი არის მრავალი ინდივიდი. მიკროევოლუციის დონეზე ამ წინააღმდეგობის გადაჭრას შეეცადა ფ. ლობჟანსკი. მან წამოაყენა რეტიკულური ანუ ბადებრივი ევოლუციის სქემა.

5. **ევოლუცია ატარებს თანდათანობით (გრადუალურ) და ხანგრძლივ ხასიათს.** ევოლუციის სინთეზური თეორიის მიხედვით სახეობათა წარმოქმნა არის ევოლუციის თვისებრივი ეტაპი. პოპულაციაში თანდათანობით გროვდება ცვლილებები. თაობათა უწყვეტ რიგში თანდათანობითი (გრადუალური) თვისებრივი ცვლილებების შედეგად ერთი კონკრეტული პოპულაცია მეორედ გარდაიქმნება. (აქედან წარმოდგება ამ კონცეფციის კიდევ ერთი სახელწოდება – გრადუალიზმი).

სალტაციონიზმის (მაკროგენეზი) კონცეფციის მიხედვით ახალი სახეობის ჩამოყალიბება, ერთ ან რამდენიმე კონკრეტულ ინდივიდში, ინდუცირებული მაკრომუტაციის (სისტემური მუტაცია) შედეგია. სისტემური მუტაციის ერთ-ერთ ფორმას მიეკუთვნება პოლიპლიდია. იგი ხშირად გვხვდება მცენარეებში, ხოლო ცხოველებში იშვიათად. სალტაციონიზმის განვითარებაში დიდი წვლილი ძირითადად ბოტანიკოსებმა შეიტანეს. ევოლუციის სინთეზური თეორიის ჩამოყალიბებაში ძირითადად მოლოდინები იღებდნენ მონაწილეობას. ამ პერიოდისათვის ცხოველებში პრაქტიკულად არ იყო ცნობილი სისტემური მუტაციები, მათ შორის პოლიპლიდია. ყოველივე ამან განაპირობა დაპირისპირებული კონცეფციების ჩამოყალიბება.

6. **სახეობას პოლიტიპური სტრუქტურა გააჩნია.** სახეობა მრავალი იერარქიულად დაქვემდებარებული სტრუქტურისგან შედგება. კერძოდ, მასში გაერთიანებულია მორფო-ფიზიოლოგიურად და გენეტიკურად განსხვავებული ერთეულები – ქვესახეობა, პოპულაცია და

მისთ. ამ კონცეფციას ბიოლოგიური სახეობის ფართო პოლიტიკურობის კონცეფცია ეწოდება. ევოლუციის სინთეზური თეორიის ფუძემდებლებმა შესანიშნავად იცოდნენ, რომ ბუნებაში მრავალი მონოფილური სახეობა მოიპოვება. ისინი მცირე არეალს ფლობენ. მათი დანაწევრება ქვესახეობად შეუძლებელია. ასეთებია ენდემური სახეობები, მათ შორის რელიქტები. ისინი მხოლოდ ერთი პოპულაციითაა წარმოდგენილი. რელიქტური სახეობის ევოლუციური ბედი სანმოკლეა.

7. სახეობა არის გენეტიკურად ერთიანი და დახშული სისტემა. პოპულაციათა შორის ალელთა მიმოცვლით – „გენტა ნაკადით“ ხორციელდება სახეობის, როგორც ევოლუციის ეტაპის მდგრადობის შენარჩუნება. ალელთა მიმოცვლა (გენტა ნაკადი) მხოლოდ სახეობის შიგნით მიმდინარეობს. როდესაც მუტაციას დადებითი სელექციური ფასეულობა გააჩნია, მაშინ ის გენტა ნაკადის გზით არეალის მიულ ტერიტორიაზე განსახლებულ ინდივიდებში (ქვესახეობებსა და პოპულაციებში) ვრცელდება. აქედან გამომდინარეობს სახეობის სხარტი და საკმაოდ გვეადი განმარტება: სახეობა არის გენეტიკურად ერთიანი და დახშული სისტემა.

სახეობის ერთიანობას და მდგრადობას პანმიქსია და გენტა ნაკადი უზრუნველყოფს. ნაირგვარი რთული საიზოლაციო მექანიზმებით განპირობებულია, სახეობის გენეტიკურად დახშულ სისტემად არსებობა. იზოლაცია ორგვარ როლს ასრულებს. მისი მეშვეობით სახეობის გენეტიკური სისტემა უცხო (სხვა სახეობების) გენოფონდების გენტა ნაკადისგან არის დაცული (უნდა აღინიშნოს, რომ არა აბსოლუტურად). იზოლაცია განაპირობებს სხეადასხვა სახეობების გენოფონდების დამოუკიდებლად არსებობასა და ევოლუირებას. მეორე მხრივ, იზოლაციით სახეობის შიგნით, პანმიქსია მიიღწევა. პოპულაციათა შორის მიმდინარე გენტა ნაკადით სახეობის ერთიანი გენეტიკური სისტემის შენარჩუნება ხორციელდება.

8. სახეობები ერთიმეორისგან რეპროდუქციულად არის გამიჯნული. ბიოლოგიური სახეობის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი კრიტერიუმია – რეპროდუქციული იზოლაცია. იმ სახეობებისთვის რომლებიც მხოლოდ უსქესოდ მრავლდებიან (ე.წ. აგამური, აპომიქტური, პართენოგენეზური ფორმები) ეს კრიტერიუმი თავის მნიშვნელობას კარგავს. მოწოდებული კრიტერიუმის ფარგლებს გარეთ რჩება პროტისტები და უმდაბლესი ეუკარიოტების მრავალი სახეობა. კერძოდ, ყველა ის ფორმა რომლებიც მხოლოდ უსქესოდ მრავლდება (გვხვდება გამონაკლისი – ზოგჯერ სხეადასხვა სახეობები ევარებიან და ნაყოფიერ მთამომავლობას წარმოქმნიან). ყველა ნამარხი ფორმა

სახეობის ბიოლოგიური კონცეფციის მიღმა რჩება. სახეობის ნაცვლად პალეონტოლოგიაში გამოიყენება ეკვივალენტური ტერმინი „ქრონოსპეციესი“ ან „ფრაგრია“. ერთი ტერმინის ნაცვლად მეორის გამოყენება ვითარებას არ ცვლის. პალეონტოლოგიური სახეობების რაოდენობა გაცილებით მეტია ვიდრე ნეონტოლოგიურისა.

9. **ტაქსონის მონოფილეტური წარმოშობა.** ნებისმიერ რეალურ ტაქსონს (გამონაკლისია კრებსითი ტაქსონები) გააჩნია ერთფუძიანი, მონოფილეტური წარმოშობა. მონოფილეტური წარმომავლობა – ტაქსონის არსებობის აუცილებელი პირობაა.

10. ყველა განხილული პოსტულატებიდან გამომდინარეობს, ხომ ევოლუცია არაპროგნოზირებადია, საბოლოო განსაზღვრულ მიზნისკენ არ არის მიმართული ე.ი. არაფინალისტურ ხასიათს ატარებს.

ლიტერატურა

1. ალექსიძე ნ., ეკოლოგიური ბიოქიმიის საფუძვლები, თბ., 1999
2. ვაბუნია ლ., ძველი ხერხემლიანების სამყაროში, თბ., 1987
3. ვაგნიძე რ., მცენარეთა გეოგრაფია (ფიტოგეოგრაფია), თბ., 1996
4. ვეგეჰორი ა., ჩემი აფრიკული საფარი, თბ., 2002.
5. ვეგეჰორი ა., ადამიანის ევოლუცია. ვაუჩინარებული და ტრაიბალური ცივილიზაციები, თბ., 2004
6. დარენი ჩ., მოგზაურობა დედამიწის გარშემო გემ „ბიკლით“. თბ., 1951
7. დიასამიძე ა., ევოლუციური მოძღვრების საფუძვლები. ბაიუმი, 2000
8. ელიაძე ი., ნახუცრიშვილი გ., ქაჯაია გ., ეკოლოგიის საფუძვლები, თბ., 1992
9. თარხნიშვილი დ., კავკასიის ამფიბიები – ეკოლოგია და ევოლუცია. საღოჭტორო დისერტაცია, თბ., 2004
10. თარხნიშვილი დ., გენების კალეიდოსკოპი მთიან კუნძულზე. თბ., 2004
11. ლევაია თ., ადამიანის გენეტიკა, თბ., 1998
12. ნათაძე ლ., ხერხემლიან ცხოველთა შედარებითი ანატომია., თბ., 1962
13. პაპალაშვილი გ., დარენის მცენიერული მემკვიდრეობა, თბ., 1961
14. ეორდანიას რ., ხერხემლიანთა ზოოლოგია, თბ., 1997
15. ეორდანიას რ., ზოოგოქსიკოლოგია, თბ., 2004
16. ტიმირიაზევი კ., ჩ., დარენი და მისი მოძღვრება. თარგმანი და წი-ნასიტყვაობა დ. მელაძისა, თბ., 1938
17. ქაჯაია გ., სახეობის პრობლემა ბიოსისტემატიკაში, თბ., 1984
18. ყურაშვილი ბ., უხერხემლოთა ზოოლოგია, თბ., 1996
19. შათირიშვილი ა., ცარციძე მ., ცაგარელი ს., ზოგადი ბიოლოგია, 1999
20. შათირიშვილი ა., ევოლუციის გენეტიკური მექანიზმების შესწავლა საფუარის ბუნებრივ პოპულაციებში, კრებ.: ბიოლოგია და თანამედ-როვეობა, თბ., 2002
21. ცაგარელი ს., ბიოსოციოლოგია, თბ., 2004
22. ცარციძე მ., ცაგარელი ს., შათირიშვილი ა., ბიოლოგიის შესავალი, თბ., 1999
23. ჭუჭულაშვილი ი., პოპულაცია ევოლუციის ელემენტარული ერთეული, *ქიმია – ბიოლოგია სკოლაში*, №1, 1990
24. ჭუჭულაშვილი ი., გენთა დრეიფი – ევოლუციის ელემენტარული ერთეული, *ქიმია – ბიოლოგია სკოლაში*, №3, 1991
25. ჭუჭულაშვილი ი., არსებობისათვის ბრძოლა და მისი ფორმები, ბიო-ლოგია, №2, 1998
26. ჭუჭულაშვილი ი., შათირიშვილი ა., მიკროევოლუციის პროცესების შესწავლა საფუარის ბუნებრივ პოპულაციებში, კრებ.: თანამედროვე ბიოლოგიის აქტუალური საკითხები, თბ., 2000
27. ჯანაშვილი ა., ზოოგეოგრაფია. თბ., 1974
28. Айала Ф., Введение в популяционную генетику, М., 1984

29. Айла Ф., Кайгер Дж., Современная генетика, т. 3, 1998
30. Алтухов Ю.П., Генетические процессы в популяциях. М., 1989
31. Воронцов Н.Н., Развитие эволюционных идей в биологии, М., 2004
32. Грант В., Эволюция организмов. М., 1980
33. Грант В., Эволюционный процесс. М., 1981
34. Георгиевский А.Б., Дарвинизм. М., 1985
35. Давиташвили Л.Ш., Эволюционное учение, т.1-2, Тб., 1977-78
36. Давиташвили Л.Ш., Теория полового отбора, М., 1961
37. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь, СПб., 1991
38. Докинз Р., Эгоистический ген, М., 1993
39. Дубинин Н. П., Избранные труды, т.1-4, М., 2001
40. Захаров И.А., Экологическая генетика и проблема биосферы, Л., 1978
41. Захаров И.А., Сексуальная жизнь божьей коровки, Природа №12, 2001
42. Инге-Вечтомов С.Г., Генетика с основами селекции, М., 1989
43. Иорданский Н.Н., Эволюция жизни, М., 2001
44. Кайданов Л.З., Генетика популяций М., 1996
45. Кейлоу П., Принципы эволюции, М., 1986
46. Кимура М., Молекулярная эволюция: теория нейтральности, М., 1985
47. Левонтин Р., Генетические основы эволюции, М., 1978
48. Майр Э., Зоологический вид и эволюция. М., 1968
49. Майр Э., Популяции, виды и эволюция. М., 1974
50. Мак-Фарленд Д., Поведение животных, М., 1988
51. Малахов В.В., Великий симбиоз: происхождение эукариотической клетки. В мире науки, №2, 2002
52. Мейнрад Смит Дж., Эволюция полового размножения, М., 1981
53. Панов Е.Н., Межвидовая гибридизация у птиц: эволюция в действии, Природа, 6, 2001
54. Парамонов А.А., Дарвинизм, М., 1978
55. Северцов П., Основы теории эволюции, М., 1987
56. Солбриг О., Солбриг Д., Популяционная биология и эволюция. М., 1980
57. Татаринов Л.П., Очерки по теории эволюции, М., 1987
58. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., Краткий очерк теории эволюции. М., 1977
59. Фрилэнд С., Херст Л., Закодированная эволюция, В мире науки, №7, 2004
60. Хедрик Ф., Генетика популяций, М., 2003
61. Хесин Р.Б., Непостоянство генома, М., 1985
62. Шварц С.С., Экологические закономерности эволюции. М., 1980
63. Шенпард Ф., Естественный отбор и наследственность, М., 1970
64. Шмальгаузен И.И., Проблемы дарвинизма, М., 1969
65. Шмальгаузен И.И., Вопросы дарвинизма М., 1990
66. Эрлих П., Холм Р., Процесс эволюции, М., 1966
67. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г., Эволюционное учение, М., 2004
68. Яблоков А.В., Популяционная биология, М., 1987

69. Capy P., Langin T., Anxolabehere, Dynamics and evolution of transposable elements. Chapman, Hall, N.Y., 1998
70. Dobzhansky T., Genetics and the evolutionary process. Columbia univ. press, N.Y., 1970
71. Graur D., Li H., Fundamentals of molecular evolution. Sunderland, Mass.: sincuer, 2000
72. Maynard Smith S., Evolutionary genetics. Oxford, 1996

ინტერნეტის მოგოერთი სიაგი.

1. [http://gened.emc.maricopa.edu-www.mnhn.fz-](http://gened.emc.maricopa.edu-www.mnhn.fz)
2. <http://ibss.febras.ru/ebolut>
3. <http://www.pbs.org/wgbh/evolution/index.html>
4. [http://www.pbs.org/wgbh/evolution/library/01/index.html # coevolution](http://www.pbs.org/wgbh/evolution/library/01/index.html#coevolution)
5. <http://www.talorigins.org/origins/faqs-evolution.html>
6. <http://www.ucmp.berkeley.edu/history/evotheory.html>
7. <http://pespmc1.vub.ac.be/EVOLUT.html>
8. <http://www.interactiv.com/DARWIN/Evolution.html>
9. <http://www.becominghuman.org>

საბანთა საქმიანობა

- აგამური სახეობა 31, 201, 202.
 ადაპტაცია 6
 - ბიოტურ გარემოში 189
 - ბიოქიმიური 185, 186
 - განსაზღვრა 193
 - ზოგადი 190
 - კომბინაციური 188
 - კლასიფიკაცია 187, 191, 192
 - მაგალითები 162
 - მასშტაბი 190
 - ონტონოგენეზური 190, 192
 - პასიური 175
 - პოსტადაპტაციური 188, 189
 - პრეადაპტაციური 188
 - რთული 175
 - რეციპროკული 190
 - სპეციალიზებული 190
 - ფარდობითობა 194, 195
 - ფიზიოლოგიური 185
 - ქცევითი 186, 187
 - წარმოქმნის მექანიზმი 193, 195
 ადაპტაციოგენეზი 161, 190, 195
 ადაპტაციური ღირებულება 102, 106, 113
 ადაპტური რადიაცია 257
 ადგილსამყოფელი 207
 ავტოპლოიდა 243, 245
 აკლიმატაცია 193
 ალოპლოიდა 243, 247
 ალტრუიზმი 105, 130
 ანაგენეზი 255, 257
 ანდროგენეზი 28
 ანდროციდი 28
 ანეუპლოიდა 48
 ანთროპოგენეზი 253
 ანტიდარვინიზმი 104
- აპოგამია 247
 აპომიქსისი 247, 247, 258
 აპოსემიური შეფერილობა 128, 129, 167-169, 186
 არეალი 19, 206, 207
 - ვიწრო 210
 - ვრცელი 19, 210
 - მთლიანი 207
 - პოპულაციური 19
 - რეპროდუქციული 22
 - სახეობის 206-211
 - გროფული 20-22
 - ფრაგმენტაცია 209
 - წყვეტილი (დიზუნქციური) 19, 207-209
 არეალის ეფექტი 140
 არეალის შერწყმა 231
 აროგენეზი 277
 არიქეები 262, 274
 ასორტული შეჯერება 66, 72, 236
 აქტუალიზმი 7
- ბიოლოგიური ევოლუცია 5, 41
 - განმარტება 5, 41
 - ძირითადი ნიშნები 5-6
 ბიომრავალფეროვნება 6, 223, 224
 ბიოტოპი 214
 ბიოტური პოტენციალი 85
 „ბოთლის ყელი“ 64
 ბრძოლა არსებობისათვის
 - განმარტება 85
 - კონსტიტუციური 88
 - სახეობათაშორისო 91
 - ფორმები 87
 - შიგასახეობრივი 88-91
 ბუნებრივი გადარჩევა

- ალაპტაციური ღირებულება 113
- არე 103
- არსი 100-101
- განმარტება 101
- დამამტკიცებელი არგუმენტები 107-112
- დიზრუპტიული 117, 123, 258
- ეფექტურობა 112
- გეწოლა 105, 114, 129, 134, 145
- ინდივიდური 129
- კოეფიციენტი 113-116
- K - გადარჩევა 127
- მამოძრავებელი 117, 120-122, 258
- მასალა 46, 61, 294
- მადესტაბილიზებული 129
- მასტაბილიზებული 117-119, 255
- მნიშვნელობა 131
- მოქმედების სფერო 102, 103, 105
- ნათესაური 128
- ობიექტი 102, 103
- პრინციპი 12, 13
- r - გადარჩევა 127
- სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული 127
- სიხშირეზე დამოკიდებული 128
- სიჩქარე 112-116
- სქესთაშორისი 126
- სქესობრივი 124-127
- შიდასქესობრივი 125
- წინამძღვრები 82
- ჯგუფური 129

- გადარჩენადობა 106
- გამაურთხილებელი შეფერილობა 128, 129, 167-169
- გამრავლების პროგრესია 83, 86, 87
- გენეტიკური რეეოლუცია 65, 237
- გენეტიკური გვირთი 58, 282
- გენეტიკური ცვალებადობა 38
- გენეტიკური ჰომოზიგოზი 236, 237, 282
- გენთა დრეიფი 61-67
 - ნაკადი 32, 68-72, 157, 218, 220, 224
 - კოალაპაცია 145
 - ურთიერთქმედება 188, 220
- გენი
 - გადახურული 267
 - კლასტერი 269, 271
 - მოზაიკური 268
 - მუტატორი 48
 - ორთოლოგიური 274
 - პარალოგიური 276
- გენის ავტონომიზაცია 271
 - ექსპრესულობა 56-57
 - ოლიგომერიზაცია 271
 - პენეტრანტულობა 56-51
 - სპეციალიზაცია 273
- გენოკოპია 264, 271, 272
- გენომი 45, 47, 243, 248, 260
- გენოფონდი 31, 58, 63, 68, 69, 101, 121, 124, 207, 237, 260
- გეოგრაფიული იზოლატი 216, 233
- გეოგრაფიული რასა 199, 235
- გონადოსომა 151
- გლიკომიდი 186
- გრადაცია 9
- გრადუალიზმი 221, 222, 291, 292, 295

- დამფუძნებლის პრინციპი 66, 236
- დანაწევრებითი შეფერილობა 165, 166
- დარვინიზმი
- კლასიკური 12, 86
 - რომანტიული 13, 14
 - უარყოფა 13, 14
 - სინთეზური 13, 15, 86, 293
- დეკორი 130, 217
- დემონსტრაციული შეფერილობა 168, 169
- დივერგენცია 295
- დიმრუპტიული შეფერილობა 165-166
- დისპერგირებული გენეტიკური ელემენტები 51
- დიფერენციალური გამრავლება 101
- სიკვდილიანობა 100
- დიქოგამია 136
- დომენი (შესამეფოს) 262, 274
- დომენი (ცილის) 270
- ევოლუცია
- ბლოკური (მოდულური) პრინციპი 270
 - არადარვინული 270, 281
 - გლობინის 269, 276, 277
 - გენეტიკური კოდის 262-264
 - გენის 267-272
 - გენომის 265-266
 - გრიპის ვირუსის 278
 - ლატენტური 202
 - მოლეკულური 262-273
 - მხედველობის ორგანოს 178
 - ნეიტრალური 281-289
 - HIV-ვირუსის 278, 279
- ევოლუციის ელემენტარული
- ერთეული 16, 17
 - მასალა 46, 54, 222
 - მოვლენა 52
 - ფაქტორები 54, 222
- ევოლუციური ბედი 17, 18, 218, 202
- ევოლუციური გენეტიკა 30
- ევოლუციური თეორია
- განმარტება 5
 - დარვინ-უოლესის 10
 - ისტორია 7
 - ლამარკის 9-10, 199
 - სინთეზური 15, 16, 221, 223
- ევოლუციის სინთეზური თეორიის პოსტულატები 293
- ეკოტიპი 213, 215, 217
- კლიმატური 214
 - ელაფური 214
 - ცენოტური 214
- ელიმინაცია
- არაპირდაპირი 94
 - ზოგადი 92
 - ინდივიდური 93
 - კლასიფიკაცია 92
 - ოჯახური 95
 - პირდაპირი 94
 - ფორმები 92
 - ჯგუფური 96
- ენდემი 210
- ენტომოფაგია 177
- ენტომოფილია 136, 181, 183
- ენჰანსერი 271
- ეუბაქტერიები 262, 272, 274
- ეუკარიოტი 260, 262, 274
- ეჟმონი 268, 272
- ზოოფილური მცენარე 181, 182

თვალი კამერიანი 179, 181, 182
– მარტივი 179
– ფასეტური 179, 180
თვითჩასახვა 9

იზოლატი 17, 215

იზოლაცია 74-82

- ბიოლოგიური 77, 80
- ბიოტიპური 77, 78
- გენეტიკური 79
- ეთიოლოგიური 80
- ეკოლოგიური 75
- კლასიფიკაცია 77
- მორფოლოგიური 77, 78
- პრეზიგოტული 230
- პრეკოორულაციური 77, 78
- პოსტკოპულაციური 77
- რეპროდუქციული 77, 224, 227-229, 230, 296
- სემონური 77
- სიერცობრივი 75-77
- ფიზიოლოგიური 77, 78

ინბრიდინგი 30, 38, 42-74, 235

ინდივიდთა გადაადგილების
სპექტრი 19

ინსერციული მუტაგენები 50, 236

ინსტინქტი კვებითი 183

– სახლის 157

– სქესობრივი 183

ინტერფერენცია 90

ინტროგრესიული პიბრიდი-
ზაცია 246

ინტრონი 268, 271, 272

ინცუხტი 30

ისტორიზმი 7

კარიომორფა 149, 253

„კილერი“ ფორმები 91

კლონი 31

კოლაპტაცია 228

კოლი გენეტიკური 47, 262-265

კოლი სტანდარტული 263

კოეარიონი 156, 287

კონგრუენცია 106

კონვარიანტული რეპლიკაცია 41

კონკურენცია 86, 90, 91, 97, 127

კონუგაცია 202

კონტინუმი 17

კლასტერი 268, 269

კლინური ცვალებადობა 216

კრედიტოგენები 278, 249

კრიპტული ფორმა 162-164

– შეფერილობა 162-164, 168

K – სტრატეგია 127

ლამარკიზმი 9, 10

ლამარკის კანონები 9, 10

ლინეონი 199

მაკროგენები 223

მემკვიდრეობის ქრომო-
სომული თეორია 15

მიგრაცია 20, 21, 69, 215

მიკროეპოლეუციის განმარტება 16

მიმეზია 169

მიმეტიზმი 169

მიმიკრია 169

– აგრესიული 174

– ბეთისისეული 171, 172

– მიულერისეული 171, 174

– მცენარეებში 174

მობილური ელემენტი 44, 45, 50

მოდიფიკაცია 43, 193

„მოლეკულური საათი“ 289

„მტრედის სტრატეგია“ 126

მუტაგენი 60

მუტაცია

– გამოვლენა 56

- გენომური 46
- გენური 47
- გენეტიკური კონტროლი 49
- გენის შერწყმა 270
- ღომინანტური 56
- ექსპრესულობა 56, 57
- კლასიფიკაცია 54
- მაკრომუტაცია 222, 223
- „მოლა“ 49
- ნეიტრალური 54, 56, 59, 282, 283, 290
- საზიანო 54, 56, 59, 265
- რეცესიული 56
- პენეტრანტულობა 56, 57
- სალტაცია 241, 292
- სასარგებლო 54, 56, 59
- სისტემური 241, 243, 250, 292
- სიხშირე 54, 55, 58
- სპექტრი 56
- სპონტანური 46, 54, 55, 58
- უვნებელყოფა 59
- ქრომოსომული 49
- მუტაცია გენური
 - ნონსენსი 47
 - ნუკლეოტიდური ამოვარდნა 41
 - ნუკლეოტიდური ჩართვა 47
 - მინსენსი 47
 - სეიმსენსი 47, 264, 287, 288
 - ტრანზიციცია 47
 - ტრანსვერსია 47
 - ფრეიმურიფიცი 47
- მუტაცია ქრომოსომული
 - დელეცია 47
 - დეფიშენსი 47
 - დუპლიკაცია 47, 259, 251, 253, 266, 269, 276, 277
 - ინვერსია 47, 141-150, 250, 251
 - ტრანსლოკაცია 47, 241, 250, 251
- მუტაციური მეწოლა 59, 69, 282
 - თეორია 15, 222
 - ცვალებადობა 46
 - პროცესი 61, 294
- მფარველობითი შეფერილობა 162-164
- მწერიჭამია მცენარეები 176
- ნეიტრალური ევოლუცია 270, 281
 - კონსეფუცია 281
 - პოსტულატები 289
- ნეოლარეინიზმი 15
- ნეონტოლოგია 201
- ომატიდიუმი 180
- ოპერონი 267
- ორნითოფილური მცენარეები 181, 184
- პანმიქსია 17, 31, 35, 224, 229
- პარტენოგენეზი 28, 247, 248
- პერსისტენტული სახეობები 120
- პრიმატების ფილოგენია 253
- პლაზმიდა 261
- პოლიპლოიდია 48, 243, 244, 245, 247, 258, 260, 261
- პოლიპლოიდური რიგი 244
- პოპულაცია 18-29, 30-40, 215
 - ავტოგამური 30
 - ალოგამური 30
 - არეალი 19

- ასაკობრივი სტრუქტურა 26-27
- განმარტება 17, 220
- გენეტიკური სტრუქტურა 30-41
- დინამიკა 24-26
- ერთიანობა 29, 40
- ევოლუციის ერთეული 16-18, 294
- ეკოლოგიური სტრუქტურა 18-29
- მინიმალური რიცხოვნობა 22
- პანმიქტური 83
- პარიტენოგენეზური 27, 28, 201, 202
- პოლიმორფულობა 38-39
- რიცხოვნობა 22, 62-65
- „რიცხოვნობის ტალღები“ 24, 62, 64
- საზღვრები 19
- სიდიდე 22
- სქესობრივი სტრუქტურა 26, 27
- სქესის თანაფარდობა 27, 28
- ხანმოკლე დაჯგუფებები 23
- ჰეტეროგენულობა 36, 38-39, 59, 83

პოპულაციის სტრუქტურის მოდელი

- ბალანსური 37
- კლასიკური 36

პოლიმორფიზმი 133-159

- ადაპტური 134, 138
- ალოზიმების 154
- ბალანსირებული 140, 145
- ბიოქიმიური 152
- B - ქრომოსომის 150
- გარდამავალი 134, 140

- ინვერსიული 141-148
- მორფოლოგიური 133-140
- ნუკლეოტიდური 159, 160
- რესტრიქციული ფრაგმენტების 160
- რობერტსონული გრანსლოკაციების 148-150
- სასქესო ქრომოსომების 151
- ცილების 153, 154, 156, 158
- ქრომოსომული 140-152
- ჰეტერომიზოგოკული 135
- ჰეტეროქრომატინის 151

პოლიმორფულობა საშუალო 39, 152, 153, 156

პროტანდრია 136

პროტეროგინეა 136

პუნქტირალიზმი 222, 291, 292

ჟორდანონი 200

რელიქტი 211

რეაქციის ნორმა 43

რეპროდუქციული აქტივობის რადიუსი 19-20

რეგინულა 180

რიფტული ზონა 263, 292

რობერტსონული გრანსლოკაცია 48, 148, 250, 253

საზღაური გადარჩევისათვის 105, 158

საზღაური ევოლუციისათვის 282

საილანსური 271

საიტი 160, 161

სალტაციონიზმი 222, 223, 290

სალტაცია 241, 292

სამობილიზაციო რეზერვი 83, 220, 236

სახეობა

- ალოპატრიული 211, 222

- არეალი 206-211
 - განმარტება 200-202, 219
 - ვინოგენზური 249
 - ევოლუციის ეტაპი 218
 - ევოლუციური ბედი 218, 202
 - ენდემური 210-211
 - ეტაპი 218
 - კონცეფციები 196
 - კოსმოპოლიტი 205, 210
 - კრიტერიუმი 203-206
 - მონოტიპური 212, 196
 - ნეონტოლოგიაში 201
 - ორეული 204
 - პალეონტოლოგიაში 202
 - პართენოგენზური 201, 202, 249
 - პერსისტენტული 120, 255
 - პოლიტიპური 197, 211, 219
 - რელიქტური 211
 - სიმპატრიული 211, 222
 - სტრუქტურული ერთეული 16-17, 206
 - სტრუქტურა 215-218
 - ტაქონომიური ერთეული 206
- სახეობათა მრავალფეროვნება 6
- სახეობათა წარმოშობა
- ავტოგენები 255
 - ალოგენები 255
 - ალოპატრიული 226, 230-235
 - ანაგენები 255-257
 - განმარტება 224
 - გზები 255-227
 - დივერგენტული 227, 257
 - ეპანტური 235-238
 - კლადოგენები 255, 257, 258
- მაკროგენები 223
 - მყისიერი 226, 243
 - პარასიმპატრიული 241
 - პოლიპლოიდია 243-246
 - პროცესი 225-227
 - სიმბიოგენები 276
 - სიმგენები 258
 - სიმპატრიული 222, 226, 238-243
 - სინთემოგენები 258
 - სტასიგენები 255, 256
 - სტასიმპატრიული 241, 251
 - ტიხოგენები 294
 - ფილოგენური 226, 227, 254
 - ქრომოსომული 226, 250-254
 - ჰემიპარიტი 227
 - პიბრიდოგენული 227, 246
 - პიბრიდოგენები 227, 246-250
- სახეობის კონცეფციები
- ბიოლოგიური 296, 200
 - ისტორია 297
 - პოპულაციონისტური 196-197, 200
 - ტიპოლოგიური 196-197, 199
 - ფილოსოფიური-ლოგიკური 196
- სახეხსეაობა 214
- სეზონური დიმორფიზმი 43, 194, 197
- სეზონური რასა 240
- სელექციოგენები 294
- სიცოცხლის გეწოლა 85-87
- სოლენოიდი 157
- სქესის მოდიფიკაციური განსაზღვრა 27

სქესობრივი დიმორფიზმი 126,
136, 197
სტიგმა 178

ტერიოფილური მცენარეები 181,
184

ტრანსლექცია 202, 260, 261, 283
ტრანსფორმაცია 202, 260
ტრანსფორმიზმი 8, 9, 198
ტრანსპოზიცია 45

ფენოლოგიური რასა 240
ფილოგენეზური ხე 274-276,
278

ფილუმი 202
ფიტოფაგა 182, 186
ფიტორეცეპტორი 178, 179
ფოტოსინთეზი 185
ფოტოსკოპიური მხედველობა
178

ფოტოტაქსისი 178
ფრაგრია 297
ფსევდოგენი 270, 288

ქვესახეობა 212, 215, 217, 219
„ქორის სტრატეგია“ 125
ქრომოსომული მუტაცია 253
ქრონოსპეციესი 197

შეგუებულობა 102
შეჯიბრი 96
– აქტიური 99
– ინდივიდური 97
– ოჯახური 98

– პასიური 99
– ჯგუფური 98
– ჯგუფშილა 96

ცვალებადობა

– არაკანონიკური 48
– გენოტიპური 41, 43
– კლასიკური 48
– კლინური 143, 146, 154,
216, 289
– კომბინაციური 49
– მოდიფიკაციური 42
– ონტოგენეზური 42
– პარაგეტიკური 42
– ფენოტიპური 41, 42, 43
ცილების პოლიმორფიზმი 288

წმინდა ხაზი 30

ხელოვნური გადარჩევა 38

ჰაპლოიდი 48

პარდი – ვაინბერგის კანონი
33-35, 61, 73, 158

პეტროგენულობა 82, 224

პეტროზიგოგულობა 38-40,
152, 153, 158, 224

პეტროზისი 59, 135, 136

პეტროზისი მონოგენური 135

პეტროკარიოტიპი 145, 241

პეტროსტილია 136

პიბრიდული დისგენეზი 51

პიბრიდული ზონა 215, 241, 242

პომოკარიოტიპი 145, 241

ს ა რ ჩ ე ვ ი

წინასიტყვაობა	3
შესავალი	5
§ 1. ევოლუციური თეორიის განვითარების მოკლე ისტორია	7
§ 2. პოპულაცია – ევოლუციური პროცესის ელემენტარული ერთეული	16
§ 3. პოპულაციის ეკოლოგიური სტრუქტურა	18
პოპულაციის არეალი	19
ინდივიდთა რიცხოვნობა პოპულაციაში	22
ხანმოკლე დაჯგუფებები	23
პოპულაციის დინამიკა	24
პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა	26
სქესობრივი სტრუქტურა	27
პოპულაციის ეკოლოგიური ერთიანობა	29
§ 4. პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა	30
ავტოგამური და ალოგამური პოპულაციები	30
გენოტიპებისა და ალელების სისშირე	31
ჰარდი-ვაინბერგის კანონი	33
გენეტიკური ჰეტეროგენულობა	36
პოპულაციის გენეტიკური ერთიანობა	40
§ 5. ევოლუციის გენეტიკური საფუძვლები	41
5.1 ფენოტიპური ცვალებადობა	42
5.2 მუტაციები – ევოლუციის ელემენტარული მასალა	46
5.3 მემკვიდრული ცვალებადობის კლასიკური და არაკანონიკური ფორმები	48
§ 6. ევოლუციის ელემენტარული მოვლენა – პოპულაციის გენეტიკური შედგენილობის ცვლილება	52
§ 7. ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორები	54
7.1. მუტაციური პროცესი – ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორი	54
მუტაციის წარმოქმნის სისშირე და მიზეზები	54
მუტაციის გამოვლენა და სექტრი	56
მუტაციების ვარსკვლავი და მუტაციური პროცესის გაქვნილი პოპულაციის სტრუქტურაზე	58
მუტაციური პროცესის არამიმართული ხასიათი	60
მუტაციური პროცესის მნიშვნელობა ევოლუციაში	61
7.2. გენთა ღრეიფი როგორც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორი	61
7.3. გენთა ნაკადი როგორც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორი	68
7.4. ინბრიდინგი – პოპულაციის დინამიკაზე მოქმედი ფაქტორი	72
7.5. იმოლაცია როგორც ევოლუციის ელემენტარული ფაქტორი	74
§ 8. ბუნებრივი გადარჩევა – ევოლუციის მითავარი და წარმმართველი ფაქტორი	82
ბუნებრივი გადარჩევის წინამძღვრები	82
8.1 პოპულაციის ჰეტეროგენულობა	83
8.2 გამრავლების პროგრესია	83

8.3 ბრძოლა არსებობისათვის	85
8.3.1 არსებობისათვის ბრძოლის ფორმები	87
8.3.2 ელიმინაციის ფორმები	92
8.3.3 შეჯიბრის ფორმები	96
ბუნებრივი გადარჩევა და მისი ძირითადი ფორმები	100
8.4 ბუნებრივი გადარჩევის არსი	100
8.5 ბუნებრივი გადარჩევის ობიექტი და მოქმედების სფერო	102
8.6 ბუნებრივი გადარჩევის დამამტკიცებელი არგუმენტები	107
8.7 ბუნებრივი გადარჩევის ეფექტურობა და სიჩქარე	112
8.8 ბუნებრივი გადარჩევის ფორმები	117
მასგაბილიზებული გადარჩევა	118
მამოძრავებელი გადარჩევა	120
დამრუპტული გადარჩევა	123
სექსობრივი გადარჩევა	124
ბუნებრივი გადარჩევის სხვა ფორმები	127
ინდივიდუური და ჯგუფური გადარჩევა	129
8.9 ბუნებრივი გადარჩევის მნიშვნელობა	131
§ 9. მიგაპოპულაციური (გენეტიკური) პოლიმორფიზმი	133
9.1. მორფოლოგიური პოლიმორფიზმი	133
9.2. ქრომოსომული პოლიმორფიზმი	140
ინვერსიული პოლიმორფიზმი	141
რობერტსონული გრანსლოკაციების პოლიმორფიზმი	148
B-ქრომოსომების პოლიმორფიზმი	150
სახქესო ქრომოსომების პოლიმორფიზმი	151
ჰეტეროქრომატინის პოლიმორფიზმი	151
9.3. ბიოქიმიური პოლიმორფიზმი	152
დიდ ტაქსონებში ცილათა პოლიმორფიზმის დონეები	152
პოპულაციები: მსგავსება და განსხვავება.	
კლინური ცვალებადობა	153
სუსტგრაგისადმი სპეციფიკური ცილების პოლიმორფიზმი	156
ცილების პოლიმორფიზმის ადაპტური მნიშვნელობა	157
ნუკლეოტიდური პოლიმორფიზმი	159
§ 10. ადაპტაცია – ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი	161
10.1 ადაპტაციის მაგალითები	162
მზარველობითი (კრიპტული) შეფერილობა და ფორმა	162
დანაწევრებითი (დამრუპტული) შეფერილობა	165
გამაფრთხილებელი (ამოსემიური) და	
დემონსტრაციული შეფერილობა	167
მიმიკრია	169
პასიური თავდაცვის სხვა საშუალებები	175
რთული ადაპტაციები	175
მწერიჭამია მცენარეები	176
მხედველობის ორგანოს ევოლუცია	178
ზოოფილური მცენარეები	181
ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური ადაპტაციები	185
10.2. ადაპტაციის კლასიფიკაცია და წარმოქმნის მექანიზმები	187
10.2.1. ადაპტაციის კლასიფიკაცია	187
10.2.2. ადაპტაციის წარმოქმნის მექანიზმი	193
10.3. ადაპტაციის ფარდობითი ხასიათი	194

§11. სახეობა – ევოლუციის პროცესის ძირითადი ეტაპი	196
11.1 სახეობის კონცეფციები	196
11.2 სახეობის ცნების ფორმულირება	200
11.3 სახეობის კრიტერიუმები	203
11.4 სახეობის სტრუქტურა არეალი	206
სახეობის პოლიგამიურობა	211
სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა	215
11.5 სახეობა ევოლუციის ეტაპია	218
§12. სახეობათა წარმოქმნა – მიკროეოლუციის შედეგი	219
12.1 სახეობათა წარმოქმნის კონცეფციები	219
12.2 სახეობათა წარმოქმნა როგორც ბიომრავალფეროვნების სათავე	223
12.3 სახეობათა წარმოქმნის პროცესი და გზები	225
12.4 სახეობათა ალოპატრიული წარმოქმნა	230
12.5 სახეობათა კვანტური წარმოქმნა	235
12.6 სახეობათა სიმპატრიული წარმოქმნა	238
12.7 სახეობათა მყისიერი წარმოქმნა	243
პოლიპლოიდა	243
ჰიბრიდოგენეზი	246
სახეობათა ქრომოსომული წარმოქმნა	250
12.8 სახეობათა ფილექტური წარმოქმნა	254
12.9 სახეობათა წარმოქმნის ფორმები დროში	255
12.10 გენეტიკური მასალის პოროზინგული (ლატერალური) გადაცანა	259
§13. მოლეკულური ევოლუციის საკითხები	262
გენეტიკური კოდის ევოლუცია	262
გენომის მომის ევოლუცია	265
გენის ევოლუცია	267
მოლეკულურ-ფილოგენეზური ანალიზი	273
§ 14. ალტერნატიული კონცეფციები	
თანამედროვე ევოლუციურ თეორიაში	281
14.1. ნეიტრალური ევოლუციის კონცეფცია	281
კონცეფციის არსი	281
ნეიტრალური ცელილებები ცილებსა და დნმ-ში	285
ცილების პოლიმორფიზმი	288
ნეიტრალური ევოლუციის ძირითადი პოსტულატები	289
14.2. თანამედროვე სალტაციონიზმი	290
§ 15. ევოლუციის სინთეზური	
თეორიის ძირითადი პოსტულატები	293
ლიტერატურა	298
საგანთა საძიებელი	301

გამომცემლობის რედაქტორი ე. წერეთელი

ტექნოლოგიური ფ. ბუღალაშვილი

კორექტორები: ნ. ჩახაია

ქ. გაჩეჩილაძე

კომპიუტერული უზრუნველყოფა ხ. ბაღრიძე

მხატვარი ს. ასათიანი

ხელმოწერილია დასაბეჭდად 9.09.05

საბეჭდო ქალაქი 60X84

პირ. ნაბეჭდი თაბახი 19,5

სააღრ.-საგამომცემლო თაბახი 17,14

შეკვეთა №56

ტირაჟი 250

ფასი სახელმწიფოებო

თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა,

0128, თბილისი, ი. ჭავჭავაძის გამზ., 14.

თბილისის უნივერსიტეტის

სარედაქციო-საბეჭდო-საგამომცემლო კომპიუტერული სამსახური,

0128, თბილისი, ი. ჭავჭავაძის გამზ., 1.

