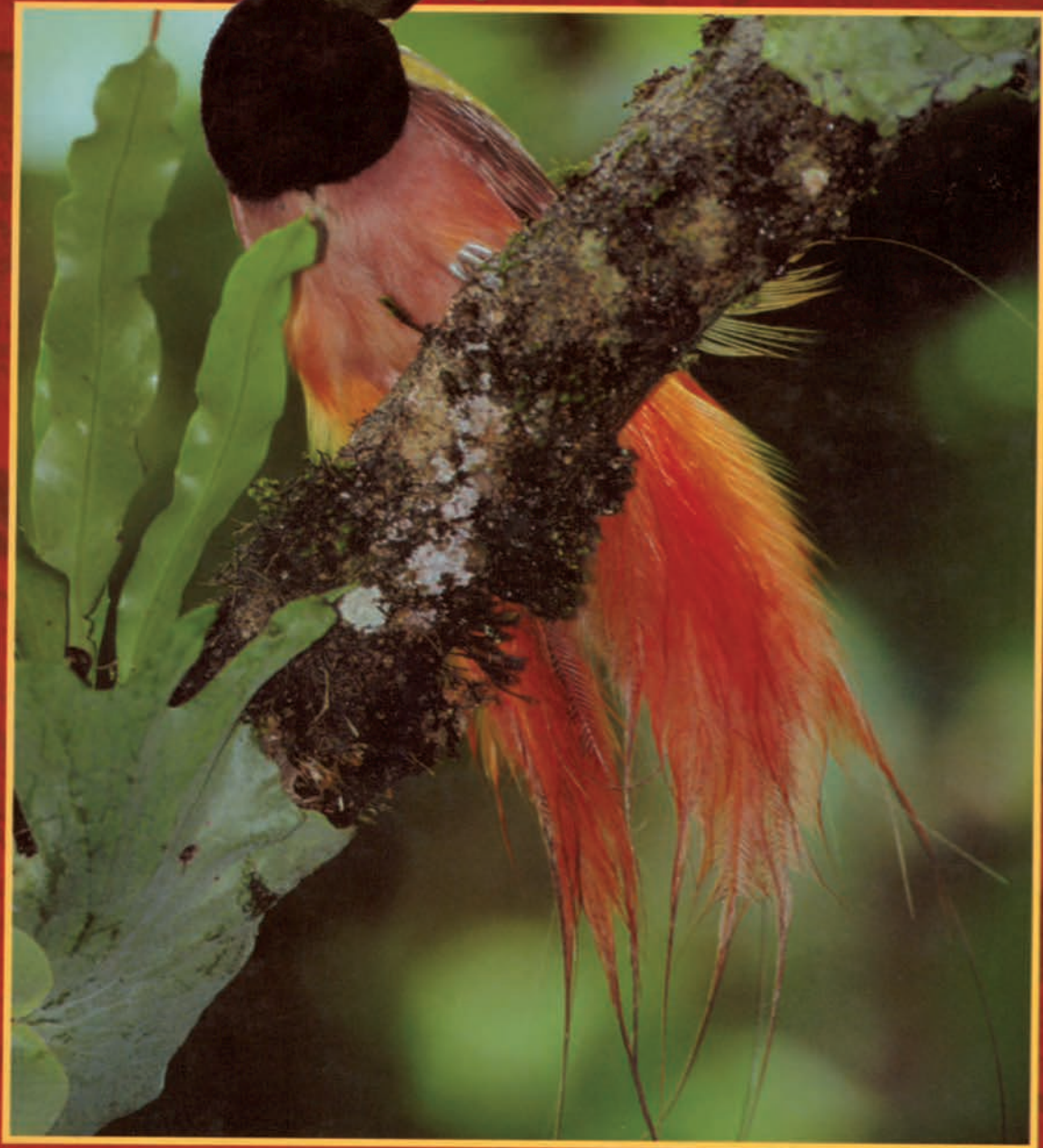


# ქველყანა



დაბლას  
ფუტუნიამა

გვთქმისია

დაბლას  
ფუტუიამა



ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა  
თბილისი 2009

ევოლუცია. დაგლას ფუტუიამა

Evolution. Douglas J. Futuyama

სტუდენტებისათვის ძირითადი და საუკეთესო სახელმძღვანელო, იმავდროულად მნიშვნელოვანი ნაშრომია ევოლუციის მეცნიერებისა და პრინციპების თვალსაზრისითაც. თუ ოჯახის ან რიგის დონეზე სპეციფიკური ორგანიზმების ევოლუციაც გაინტერესებთ, აქ უამრავ მაგალითს იხილავთ. წიგნი დაწერილია საინტერესოდ და უხვადაა ილუსტრირებული. მნიშვნელობიდან გამომდინარე, ბოლო თავები შესაძლებელია ცალკე მონოგრაფიადაც კი გამოცემულიყო და საინტერესო საკითხავი გამხდარიყო მკითხველთა ფართო წრისთვის. მიუხედავად იმისა, რომ ევოლუციის გაგება არსებითია ნებისმიერი ადამიანისათვის, ცოტამ თუ იცის ძირითადი ევოლუციური ფაქტები და პრინციპები.

წიგნის თარგმანი დაფინანსდა საქართველოს მეცნიერებისა და განათლების სამინისტროს პროგრამით - "საუნივერსიტეტო სახელმძღვანელოების განვითარება". წიგნი გამოსაცემად მომზადდა ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის მიერ.

ISBN 978-9941-9117-2-9

ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა  
ქაქუცა ჩოლოყაშვილი 3/5, თბილისი 0162, საქართველო  
Ilia State University Press  
3/5 K. Cholokashvili Ave, Tbilisi, 0162, Georgia

## მოკლე შინაარსი

|   |     |
|---|-----|
| <b>თავი 1</b> ევოლუციური ბიოლოგია   | 1   |
| <b>თავი 2</b> სიცოცხლის ხე: კლასიფიკაცია და ფილოგენეზი                                      | 17  |
| <b>თავი 3</b> ევოლუციის ფორმები   | 43  |
| <b>თავი 4</b> ევოლუცია ნამარხებში   | 67  |
| <b>თავი 5</b> სიცოცხლის ისტორია დედამიწაზე  | 91  |
| <b>თავი 6</b> ევოლუციის გეოგრაფია   | 117 |
| <b>თავი 7</b> ბიომრავალფეროვნების ევოლუცია  | 139 |
| <b>თავი 8</b> გენეტიკური ცვალებადობის საფუძველი   | 161 |
| <b>თავი 9</b> ცვალებადობა   | 189 |
| <b>თავი 10</b> გენების დრეიფი ან გენეტიკურ-ავტომატური პროცესები:<br>ევოლუციის შემთხვევითობა | 225 |
| <b>თავი 11</b> ბუნებრივი გადარჩევა და ადაპტაცია   | 247 |
| <b>თავი 12</b> ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკური თეორია                                       | 269 |
| <b>თავი 13</b> ფენოტიპური თვისებების ევოლუცია   | 297 |
| <b>თავი 14</b> კონფლიქტი და თანამშრომლობა   | 325 |
| <b>თავი 15</b> სახეობები  | 353 |
| <b>თავი 16</b> სახეობათა წარმოშობა  | 379 |
| <b>თავი 17</b> როგორ უნდა იყო წარმატებული: რეპროდუქციული წარმატება                          | 405 |
| <b>თავი 18</b> კოევოლუცია განავითარებს სახეობათა ურთიერთკავშირს                             | 429 |
| <b>თავი 19</b> გენების და გენომების ევოლუცია  | 449 |
| <b>თავი 20</b> ევოლუცია და განვითარება  | 473 |
| <b>თავი 21</b> მაკროევოლუცია: ევოლუცია მაღალი ტაქსონების დონეზე                             | 501 |
| <b>თავი 22</b> ევოლუციური მეცნიერება, კრეაციონიზმი და საზოგადოება                           | 523 |

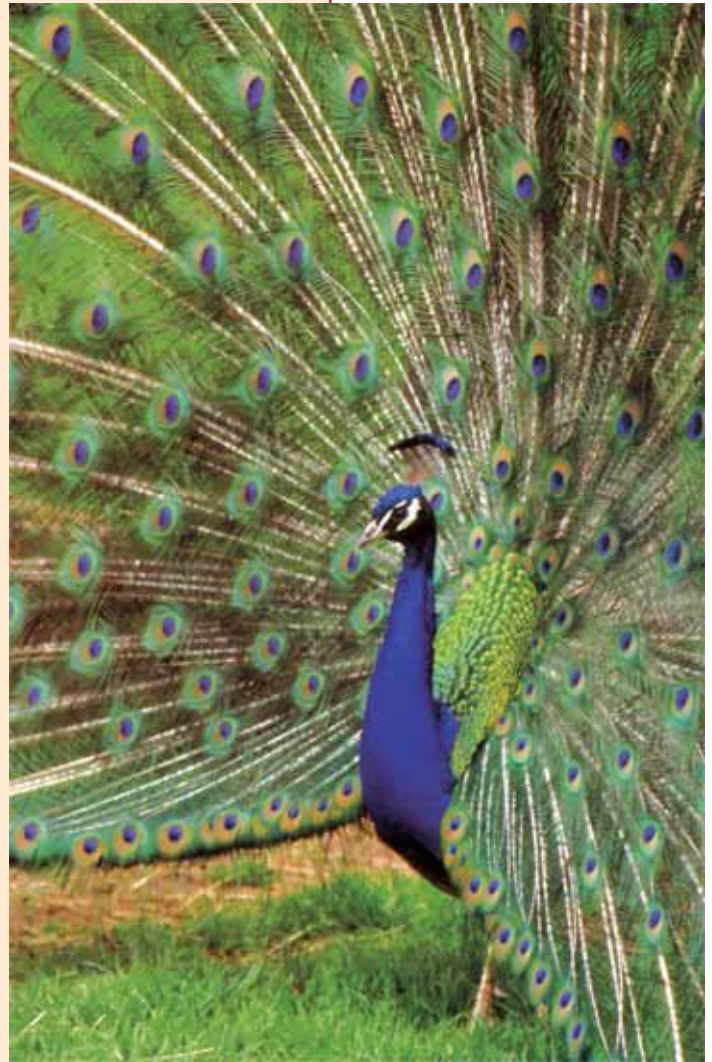


# ეკოლუციური ბიოლოგია

# 1

**ს**ოცხალ ორგანიზმებზე დაკვირვებისას ბიოლოგებს მრავალი შეკითხვა ებადებათ. რატომ აქვთ ფარშევანგებს ასეთი ექსტრავაგანტული შეფერილობის ბუმბული? რატომ ასწებოვნებს ზოგიერთი პარაზიტი მხოლოდ ერთ მასპინძელ სახეობას და რატომ აავადებენ სხვები მრავალ სახეობას? რატომ აქვთ ვეშაპებს ფილტვები და რატომ არ მოეპოვება გველებს კიდურები? რატომ აქვს ჭიანჭველას ერთ-ერთ სახეობას მხოლოდ ერთი წყვილი ქრომოსომა, მაშინ როდესაც ზოგიერთი პეპელას ქრომოსომების რაოდენობა 200-ზე მეტია? რატომ აქვთ სალამანდრას ადამიანზე 10-ჯერ მეტი **DNA** და რატომ აღემატება შროშანის **DNA**-ს რაოდენობა სალამანდრის **DNA**-ის რაოდენობას ორჯერ? რა განაპირობებს ორგანიზმების გასაოცარ მრავალფეროვნებას?

ჩარლზ დარვინს მეცნიერების ისტორიაში ერთ-ერთი ყველაზე გასაოცარი მოსაზრება ეკუთვნის, რომელის არსი შემდეგია: „დედამიწაზე ოდესმე გავრცელებული ყველა ცოცხალი არსება საერთო საწყისი ფორმისგან წარმოიშვა“.



**ფარშევანგი** Pavo Cristatus.  
ფარშევანგის მკვეთრი შეფერილობის კუდის ბუმბულები, რომელიც ფრენის უნარს აქვეითებს, ერთ-ერთი იმ ბიოლოგიური საკითხთაგანია, რომელიც ეკოლუციური თეორიით იხსნება. (Photo ©Brian Lightfoot /Nature Picture Library.)

ამ თეორიის მიხედვით, ნებისმიერი სახეობის ნიშან-თვისება, იქნება ეს ფარშევანგის ბუმბულის შეფერილობა, გენების რაოდენობა და თანამიმდევრობა ქრომოსომებში, ფერმენტთა კატალიზური უნარი, უკრედების და ორგანოების სტრუქტურა, ფიზიოლოგიური ამაღნობა და კვების რაციონი, სიცოცხლის ხანგრძლივობა თუ ქცევის თავისებურებები, ევოლუციური განვითარების შედეგია. ევოლუციური ბიოლოგია, მოლეკულური ბიოლოგიიდან მოყოლებული, ეკოლოგიით დამთავრებული, ყველა ბიოლოგიურ საკითხს განიხილავს. ევოლუცია ბიოლოგიის გამაერთიანებელი თეორიაა. გამოჩენილი გენეტიკოსი თეოდორ დობჟანსკი აღნიშნავდა: „ბიოლოგიაში ევოლუციური განვითარების თვალთახედვის გარეშე არაფერი ამრი არ აქვს“.

### რა არის ევოლუცია?

სიტყვა „ევოლუცია“ წარმოშობილია ლათინური სიტყვიდან „evolutio“-დან, რაც გაშლას, გავრცელებას ანუ დაფარული შესაძლებლობების გამჟღავნებას, გამოჩენას ნიშნავს. დღესდღეობით ევოლუცია უბრალოდ ცვლილების სინონიმია. მეცნიერები ამ სიტყვას ცალკეული საგნების, მაგალითად ვარსკვლავების ცვლილების აღწერისთვის იყენებენ. ბიოლოგიური (ანუ ორგანული) ევოლუცია არის ორგანიზმთა ჯგუფებში თაობათა განმავლობაში მომხდარი ნიშან-თვისებათა ხანგრძლივი, თანდათანობითი ცვლილება. ორგანიზმის ინდივიდუალური განვითარება ანუ **ონტოგენეზი** არ შეიძლება მივიჩნიოთ ევოლუციად, რადგან ცალკეული ორგანიზმი არ ევოლუირებს. ევოლუცია მხოლოდ ორგანიზმთა ჯგუფებში მიმდინარეობს, რომელთაც ჩვენ **პოპულაციებს** ვწოდებთ. პოპულაციები შეიძლება დაიყოს და *საერთო წინაპარი პოპულაციისგან რამდენიმე ახალი პოპულაცია ჩამოყალიბდეს*. თუ რამდენიმე პოპულაციაში განსხვავებული ცვლილებები ხდება, პოპულაციები ცალკევდებიან.

პოპულაციებში მომხდარი ევოლუციურად მნიშვნელოვანი ცვლილებები თაობებს გენეტიკური სტრუქტურის მეშვეობით გადაეცემა. ბიოლოგიური ევოლუცია შეიძლება იყოს უმნიშვნელო ან არსებითი. ევოლუცია ერთდროულად მოიცავს, როგორც სხვა-დასხვა გენთა სიხშირეში მომხდარ უმნიშვნელო ცვლილებებს, ისე დიდ გარდაქმნებს, რამაც საწყისი ფორმების განვითარება დინოზავრების, ფუტკრების, მუხების თუ ადამიანის წარმოშობით დაასრულა.

ბუნებრივი გადარჩევის გზით მომხდარი ევოლუციის საუკეთესო მაგალითია ამჟამინდელი კრიზისი ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტულობაში. XX საუკუნის 40-იან წლებამდე, საავადმყოფოში მოხვედრილ პაციენტთა უმეტესობა დაავადებული იყო არა კიბოთი ან გულ-სისხლძარღვთა დაავადებით, არამედ ინფექციური დაავადებებით: ტუბერკულოზით, პნევმონიით, ტიფით, სიფილისითა და მისთ. მათ გადარჩენის მცირე შანსი გააჩნდათ (სურ. 1.1). განვითარებულ ქვეყნებში ინფექციური დაავადებებით მილიონობით ადამიანი აღრეულ ასაკში იღუპებოდა. განვითარებად ქვეყნებში მცხოვრებ ადამიანებს არა მხოლოდ მეტოთ ჩამოთვლილი დაავადებები, არამედ მალარია და ქოლერაც ემართებოდათ.

XX ს. 60-იან წლებში მედიცინის სფეროში მდგომარეობა მკვეთრად შეიცვალა. ანტიბიოტიკების აღმოჩენამ



სურ. 1.1. პირველი მსოფლიო ომის დროინდელი ტუბერკულოზით დაავადებულ აშშ-ს ჯარისკაცთა პალატა საფრანგეთის საავადმყოფოში. აქამდე ითვლებოდა, რომ მეორე მსოფლიო ომის შემდეგ შექმნილმა ანტიბიოტიკებმა ეს დაავადება დაამარცხა (Photo courtesy of the National Library of Medicine.)

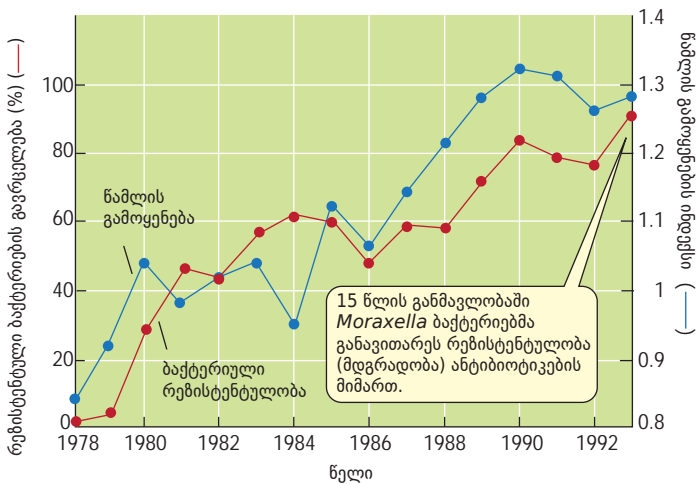
და მათი ხელოვნური სინთეზის სფეროში მიღწეულმა წარმატებებმა ინფექციურ დაავადებების უმეტესობა დაამარცხა, ყოველ შემთხვევაში განვითარებულ ქვეყნებში მაინც. დღესდღეობით, ადამიანთა უმეტესობა ტუბერკულოზის შესახებ მხოლოდ რიგი ოპერებიდან ან რომანებიდან იგებს. 70-იანი წლების სექსუალურმა რევოლუციამ ნათელი გახადა, რომ სქესობრივი გზით გადადები დაავადებები, მაგალითად გონორეა და სიფილისი, მხოლოდ დროებითი უსიამოვნებაა, რომელიც პენიცილინით იკურნება. 1969 წელს ამერიკის ჯანმრთელობის დაცვის სახელმწიფო სამსახურის მთავარმა ექიმმა განაცხადა, რომ დროა „ინფექციური დაავადებების წიგნი დაიხუროს“.

ოპტიმიზმი გადაჭარბებული აღმოჩნდა. ჩვენ დღესაც ვხვდებით ახალ ინფექციურ დაავადებებს, როგორც არის **შიდსი** და ამავე დროს ძველი დაავადებებიც ახალ, შემადრწუნებელ სახეცვლილ ფორმებს იღებს. იგივე ბაქტერიები ბრუნდებიან, მაგრამ მათზე პენიცილინი, ამპიცილინი, ერითრომიცინი, ვანკომიცინი, ფტორქინოლონები და მისთ. აღარ მოქმედებს. მსოფლიოს თითქმის ყველა კლინიკაში მიმდინარეობს ბრძოლა სახეცვლილ მიკრობებთან. ექიმები ზოგჯერ გაუცნობიერებლად დაავადებათა აღმძვრელებში რემისტენტობას აძლიერებენ. ადამიანები ევოლუციური ცვლილებების არა მხოლოდ მონმენი, არამედ თანამონაწილაც არიან (Palumbi 2001).

მაგალითად, ბაქტერია ოქროსფერი სტაფილოკოკი (*Staphylococcus aureus*) ქირურგიულ პაციენტებში უამრავ ინფექციას იწვევს და პენიცილინის, ამპიცილინის და სხვა მსგავსი პრეპარატებისადმი რემისტენტულია. მეცნიერებმა ალტერნატივის სახით მეთიცილინი შექმნეს. ამ პრეპარატს რამდენიმე წლის განმავლობაში იყენებდნენ, თუმცა *S. aureus*-ის მრავალმა პოპულაციამ მეთიცილინისადმი რემისტენტულობა შეიძინა. ძალიან მალე სტაფილოკოკით დაავადებულ პაციენტებში ცეფალოსპორინი, ცერბაპენემი, ერითრომიცინი, ტეტრაციკლინი, სტრეპტომიცინი, სულფანილამიდები და ფტორქინოლონები არაეფექტური აღმოჩნდა. პრობლემა ახალმა პრეპარატმა ვანკომიციმმა თითქოს გადაჭრა, მაგრამ დღესდღეობით ეს პრეპარატიც ეფექტურობას კარგავს.

გონორეის გამომწვევი ბაქტერიის - *Neisseria gonorrhoeae* პრეპარატებისადმი რემისტენტული შტამების რაოდენობა სულ უფრო მატულობს. ნიუ იორკში 1995 წელს გონორეით დაავადებულ პაციენტთა 40% პენიცილინისადმი, ტეტრაციკლინისადმი ან ორივე პრეპარატისადმი მკურნალობას აღარ ექვემდებარებოდა. ქოლერას გამომწვევი ბაქტერიის ბევრი შტამი მრავალი ანტიბიოტიკისადმი რემისტენტულია. ტუბერკულოზის აღმძვრელი ბაქტერიის მრავალი შტამი და მალარიის გამომწვევი პარაზიტები ყველა ხელმისაწვდომი სამკურნალო პრეპარატისადმი რემისტენტულია. იმუნოდეფიციტით დაავადებულ ადამიანებში მკურნალობის დაწყებიდან 6-12 თვის განმავლობაში ვირუსი პრეპარატებისადმი რემისტენტული ხდება.

ანტიბიოტიკების და მათადმი რემისტენტული ბაქტერიების რაოდენობა იზრდება და ამიტომ წარმატებას სწრაფადვე მოსდევს მარცხი (სურ. 1.2). რატომ ხდება ასე? ნუთუ სამკურნალო პრეპარატები იწვევს ბაქტერიის გენომში პრეპარატებისადმი რემისტენტული მუტაციების წარმოქმნას? ინდუცირდება თუ არა მუტაცია პრეპარატების ზემოქმედების გარეშე? მოეპოება თუ არა ის ბაქტერიათა იმ პოპულაციებს რომლებიც მათ ზემოქმედებას ჯერ არ დაქვემდებარებიან? რამდენი მუტაცია განსაზღვრავს პრეპარატებისადმი რემისტენტულობას? რა სიხშირით წარმოიქმნება ამგვარი მუტაცია? გადასცემს თუ არა ერთი ბაქტერია მეორეს მუტაციას? მუტაცია მხოლოდ ერთი და იგივე სახეობის ბაქტერიებში ან ვირუსებში გავრცელებული თუ ერთი სახეობიდან მეორეს გადაეცემა? როგორ მეგავლენას ახდენს მუტაცია ვირულენტული პოპულაციის ზრდაზე? შესაძლებელია თუ არა სამკურნალო პრეპარატების მცირე დოზების გამოყენების გზით რემისტენტული შტამების წარმოქმნის შეჩერება? იქნებ იმავე ეფექტს წამლის მაღალი დოზების გამოყენებით



სურ. 1.2. სამკურნალო პრეპარატებისადმი რემისტენტულობის ჩამოყალიბება. 1978-1993 წლების ფინეთში პენიცილინის ანალოგი ანტიბიოტიკების მოხმარების გაზრდამ ბაქტერიის - *Moraxella catarrhalis* რემისტენტული ფორმების პროცენტული რაოდენობის მკვეთრი ზრდა გამოიწვია. ეს ბაქტერია პატარა ბავშვებში შუა ყურის ინფექციებს იწვევს (After Levin and Anderson 1999).



მივალწიოთ? რას შედეგს მოგვცემს სხვადასხვა სამკურნალო პრეპარატების კომბინირებული გამოყენება? აიცილებს თუ არა თავიდან ადამიანი პრეპარატებისადმი რეზისტენტული მიკროორგანიზმებით ინფექციას ექიმის რეკომენდაციის გათვალისწინებით, თუ ეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში შესაძლებელია, როდესაც საზოგადოებაში თითოეული ადამიანი იჩენს სიფრთხილეს?

ევოლუციური ბიოლოგიის კანონებმა და მეთოდებმა საზოგადოებისთვის აქტუალურ ამ და სხვა შეკითხვებს პასუხი გასცა. ევოლუციონისტებსა და ევოლუციის კანონზომიერებების მცოდნე სხვა მეცნიერებს მიაჩნიათ, რომ იმუნოდეფიციტის ვირუსი ადამიანებს შიმპანზედან და მაიმუნ მანგობეიდან გადაედო (Ao et al., 1999; Korberi et al., 2000). მეცნიერებმა დაავადების გადამტან და სოფლის მეურნეობის მაგნე მწერებში შხამქიმიკატებისადმი რეზისტენტულობის წარმოშობა შეისწავლეს. მათ მაგნე მწერების წინააღმდეგ ბრძოლის არაქიმიური მეთოდები შეიმუშავეს და საფუძველი ჩაუყარეს ველური მცენარიდან მაგნე მწერებისადმი რეზისტენტობის განმსაზღვრელი გენის კულტურულ მცენარეებში გადატანის პრინციპებს. ბიოტექნოლოგიაში ევოლუციის კანონზომიერებების ცოდნა ახალი სამკურნალო პრეპარატების და სხვა სასარგებლო პროდუქტის შექმნისთვის გამოიყენება. კომპიუტერული მეცნიერება და ხელოვნური ინტელექტი ევოლუციური თეორიიდან აღებულ პრინციპებს იყენებს, რათა მათემატიკურად რთული პრაქტიკული პრობლემები გადაჭრას, ასე მაგალითად რთული კომპლექსური გრაფიკები ავგოს ან რადარიდან მიღებული მონაცემები დაამუშავოს (Meagher and Futuyma 2001; Bull and Wichman 2001).

ევოლუციური ბიოლოგიის მნიშვნელობა მხოლოდ პრაქტიკული გამოყენებით არ ამოიწურება. მაგალითად, საკუთარი თავის ჩვენეული აღქმა სწორედ ევოლუციის ჩარჩოებში ექცევა. რით ავსნით იმ ფაქტს, რომ ყველა ადამიანი გენეტიკურად უნიკალურია? არსებობს თუ არა ადამიანთა რასები და თუ არსებობს, რით განსხვავდება ერთმანეთისგან და როგორ და როდის ჩამოყალიბდა განსხვავება? რატომ აქვს შაქარს ტკბილი გემო? რით აიხსნება ქალის და მამაკაცის განსხვავებული ქცევა? როგორ ჩამოყალიბდა ისეთი რთული და სასარგებლო ორგანოები, როგორიცაა თვალი ან ხელი? რა შეგვიძლია ვთქვათ ისეთ უსარგებლო და პოტენციურად საშიანო ორგანოებზე, როგორიცაა სიბრძნის კბილი ანაპენდიქი? რატომ შეადგენს ადამიანის გენომის 98%-ს არაკოდირებადი და აშკარად გამოუსადეგარი **დნმ**? რატომ ვბერდებით და ვკვდებით? როგორ იყენებენ სამედიცინო ექსპერიმენტებში საკვლევი ობიექტად მაიმუნებს, თაგვებს და დროზოფილებსაც კი და რატომ ხდება მიღებული შედეგების ადამიანის ორგანიზმზე განვრცობა? ასეთი შეკითხვები და მათი პასუხები ევოლუციური ბიოლოგიის სფეროს განეკუთვნება, რომლის კარივ პირველად ჩარლზ დარვინმა 150 წლის წინ შეალო.

## დარვინაზღუ

ბიოლოგიური ევოლუციის დარვინისეული თეორია დასავლურ ამროვნებაში ერთ-ერთი ყველაზე რეგულაციურია და ამ თვალსაზრისით მას მხოლოდ ფიზიკის ნიუტონისეული თეორია თუ შეედრება. დარვინმა სამყაროს (დარვინაზღუ დიდწილად, პლატონის და არისტოტელეს მოსაზრებებზე დაფუძნებული) აღქმა მკვეთრად შეცვალა. პლატონის ფილოსოფიის საფუძველი ეილოს ანუ „ფორმის, იდეის“ ცნებაა. იდეა ტრანსცენდენტალური იდეალია, ხოლო მისი მატერიალური განსახიერება მხოლოდ არასრულყოფილი იმიტაციაა. მაგალითად, ჩვენს მიერ დახაზული ან აგებული სამკუთხედები ნამდვილი, ტოლგვერდა სამკუთხედის „არის“ არასრულყოფილი ფორმაა. ცხენს (და ნებისმიერ სხვა სახეობას) უცვლელი, მუდმივი არსი გააჩნია, თუმცა ყოველი ინდივიდუალური ცხენი არასრულყოფილია. ცვლილება, ამგვარ ესენციალისტურ ფილოსოფიაში, შემთხვევითი არასრულყოფილებაა.

პლატონის ესენციალისტური ფილოსოფია დასავლურ ფილოსოფიაში არისტოტელეს ძალისხმევით დამკვიდრდა. არისტოტელმა უცვლელი არსის პლატონისეული ცნება განავრცო და დაასკვნა, რომ სახეობებს უცვლელი თვისებები აქვთ. მოგვიანებით ქრისტიანებმა ბიბლიური დაბადების ისტორია სიტყვა-სიტყვით გაიგეს და დაასკვნეს, რომ ყოველი სახეობა ღმერთმა შექმნა და მათი ფორმა არ იცვლება (ამ რწმენას „გასათვარი ქმნილება“ ეწოდება). ქრისტიანული ხედვა პლატონის და არისტოტელეს ფილოსოფიას ავითარებს და ამტკიცებს, რომ რადგან არსებობა არის სიკეთე, და ღმერთის მოწყალეობა უსაზღვროა, მან ყველა ქმნილებას, რისი შექმნაც განიზრახა, სიცოცხლე და განსხვავებული არსი უბოძა. რადგან წესრიგი აღემატება უწესრიგობას, უფლის ქმნილებას გარკვეული გეგმა უნდა გააჩნდეს, ამავე დროს გრადაცია უნდა არსებობდეს უსულო საგნებსა და ცოცხალ ფორმებს, მცენარეებსა და უხერხემლო ცხოველებს უფრო მარტივ ორგანიზმებსა და უფრო რთულ ორგანიზმებს შორის. კაცობრიობა ბუნებით ფიზიკური და სულიერი, ამიტომ ის ცხოველების და ანგელოზების დამაკავშირებელი რგოლია. „ყოფიერების დიდებული ჯაჭვი“ ანუ Scala naturae (იგივე ბუნების შკალა, ანუ კიბე) მუდმივი და უცვლელი უნდა იყოს, რადგან ცვლილება საწყისი ქმნილების არასრულყოფილებაზე მიუთითებს.

მე-18 საუკუნის მიწურულამდე საბუნებისმეტყველო დარგებში მოღვაწე მეცნიერების როლი სამყაროს გეგმის აღმოჩენა და აღწერა იყო, რათა ადამიანებს უფლის სიბრძნე სრულად აღექვათ. კარლ ლინე (1707-

1778) წიგნში „Systema Naturae“-ბუნების სისტემა (1735) საფუძველი ჩაუყარა მცენარეებისა და ცხოველების კლასიფიკაციის თანამედროვე პრინციპებს, რამაც მსოფლო აღიარება მოუტანა. ლინეს შრომის მიზანი სამყაროს სტრუქტურისთვის ნათელის მოფენა გახლდათ. ლინემ „მონათესავე“ სახეობები გააერთიანა გვარებში, მონათესავე გვარები - ოჯახებში და ა.შ. ლინე „ნათესაობაში“ შემოქმედის გეგმაში არსებულ მსგავსებებს გულისხმობდა.

დროთა განმავლობაში შესუსტდა რწმენა, რომ სამყარო შეიქმნა ისე, როგორც ეს ბიბლიაში არის აღწერილი. მე-18 საუკუნიდან მოყოლებული მატერიალისტურმა შეხედულებებმა იმძლავრა. ამ მომძლავრებაში უპირველეს ყოვლისა ფიზიკური მოვლენების ნიუტონისეული განმარტებები იგულისხმება. ევოლუციურ აზროვნებას საფუძველი ასტრონომებმა და გეოლოგებმა ჩაუყარეს, შემუშავეს რა თეორიები ვარსკვლავების და პლანეტების წარმოშობის შესახებ. გეოლოგებმა დაამტკიცეს, რომ დედამიწა მნიშვნელოვნად შეიცვალა, რომ ის ძალიან ძველია და მასზე ისეთი სახეობებიც ბინადრობდნენ, რომლებიც ამჟამად გადაშენებულია. გეოლოგებმა ჯიმს ჰატონმა და ჩარლზ ლაილმა უნიფორმიზმის პრინციპი შემოიღეს, რომლის თანახმად, წარსულსა თუ აწმყოში ერთი და იგივე პროცესები მიმდინარეობს და გეოლოგიური მოვლენების მიზეზები წარსულსა და აწმყოში ერთი და იგივეა. ლაილის მოძღვრებამ დარვიზმე დიდი შეგავლენა მოახდინა და ის ევოლუციაზე მსჯელობისას ლაილის უნიფორმიზმის წესს იმარტებს.

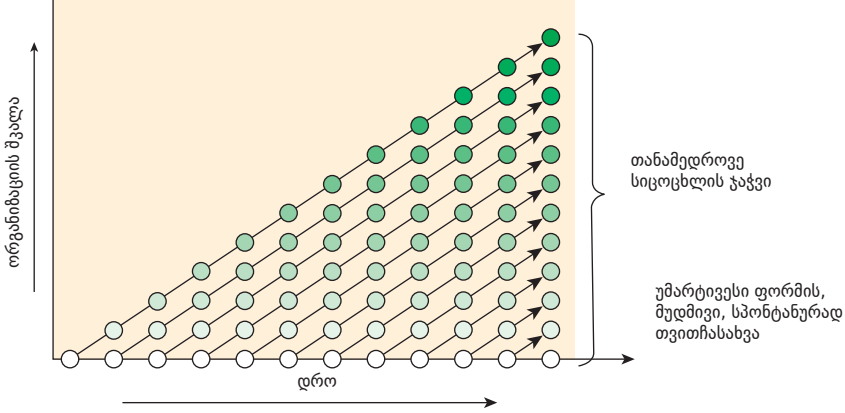
მე-18 საუკუნეში რამდენიმე ფრანგმა ფილოსოფოსმა და ნატურალისტმა ივარაუდა, რომ სახეობები ბუნებრივი მიზეზებით წარმოიშვა. დარვინამდელი ევოლუციური ჰიპოთეზებიდან ყველაზე მნიშვნელოვანი მე-18 საუკუნის ევოლუციური აზროვნების მწვერვალია და ის ჟან ბატისტ ლამარკის წიგნში „Philosophie Zoologique – ბოლოლიის ფილოსოფია (1809) არის ჩამოყალიბებული. ლამარკის შეხედულებით, თითოეული სახეობა არაცოცხალი მატერიისგან თვითმასახვის შედეგად წარმოიშვა. არაცოცხალი მატერია „არსებათა კიბის“ დასაწყისია. თითოეულ სახეობაში „ნერვული სითხე“ მოქმედებს და საფეხურებრივ განვითარებას უზრუნველყოფს. სახეობები სხვადასხვა დროს წარმოიშვნენ და მათი იერარქია სწორედ წარმოშობის სხვადასხვა ასაკით არის განპირობებული (სურ. 1.3ა).

ლამარკის აზრით, სახეობები განსხვავდებიან თავიანთი მოთხოვნილებებით. ზოგიერთი სახეობა ორგანოებს და დანამატებს უფრო ხშირად იყენებს, ვიდრე სხვა სახეობა. შედარებით „ნავარჯიშევი“ ორგანოები „ნერვულ სითხეს“ უფრო საჭიროებს და სითხე მათ ისევე ზრდის, როგორც კუნთებს ვარჯიში.

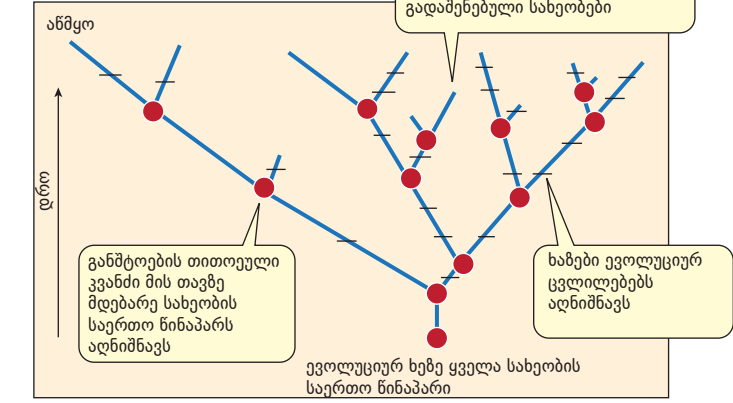


ჟან-ბატისტ პიერ ანტუან დე მონე, შევალე დე ლამარკი

(ა) ლამარკის თეორია



(ბ) დარვინის თეორია



სურ. 1.3. (ა) ორგანული სამყაროს განვითარების ლამარკისეული თეორია. სახეობები დროთა განმავლობაში წარმოიშვნენ სპონტანური ჩასახვის (თვითმასახვის) გზით. თითოეული სახეობა ორგანიზაციის თანდათანობითი გართულებით (გრადაციით) საფეხურებრივად ვითარდება. საბოლოო ჯამში *Scala naturae* ანუ „არსებათა კიბე“ იქმნება, რომელიც იწყება სიცოცხლის ახლად წარმოშობილი, უმარტივესი ფორმებიდან და მთავრდება შედარებით ძველი და უფრო რთული ფორმებით. ლამარკის სქემის მიხედვით სახეობები საერთო წინაპრიდან არ წარმოშობიან. (ბ) ფილოგენეზური ხის სახით წარმოდგენილი სახეობათა წარმოშობის დარვინისეული თეორია. სახეობები საერთო წინაპრისგან ვითარდებიან და დროთა განმავლობაში სხვადასხვა ცვლილებებს განიცდიან. ზოგიერთი სახეობა (სურათის მარცხენა კიდებზე) ნაკლებად იცვლება (ა after Bowler 1989).





ჩარლზ რობერტ დარვინი

ლამარკს მისი თანამედროვე მეცნიერების ანალოგიურად სჯეროდა, რომ ორგანიზმის ინდივიდური განვითარების პერიოდში შექმნილი ცვლილებები მემკვიდრეობითაა. ამ პრინციპს შექმნილი ნიშან-თვისებების მემკვიდრეობითობა ეწოდება. ლამარკის თეორიის ყველაზე ცნობილი მაგალითი ჟირაფებს ეხება. ჟირაფებს თავდაპირველად მოკლე კისერი ჰქონდათ, მაგრამ მის გამო, რომ უხდებოდათ მაღალი ხეებიდან ფოთლებით კვება, მათ ვარჯიშის შედეგად კისერი დაუგრძელდათ. ეს ნიშანი შთამომავლებს მემკვიდრეობით გადაეცა და თაობათა მანძილზე ცხოველს კისრი თანდათან დაუგრძელდა. ეს ისტორია ჩამოყალიბდა, რადგან სახეობა შეცვლილი ინდივიდებისგან შედგებოდა (იხ. სურ. 1.3ა).

ლამარკის სიცოცხლეში მის იდეებს აღიარება არ ჰქონია. ნაწილობრივ ამის მიზეზი ის იყო, რომ ევოლუციური იდეები მეცნიერის თანამედროვე გამოჩენილმა ბოლოლოგებმა გააკრიტიკეს, ნაწილობრივ კი იმიტომაც, რომ ფრანგულმა რევოლუციამ ძველ საფრანგეთში გამოთქმული ყოველგვარი მოსაზრება ეჭვქვეშ დააყენა. ლამარკის ევოლუციური მოსაზრებები მართლაც არასწორია, თუმცა პატივისცემას იმსახურებს, რადგან მან პირველმა ჩამოაყალიბა თანმიმდევრული ევოლუციური თეორია.

### ჩარლზ დარვინი

ჩარლზ რობერტ დარვინი (1809 წლის 12 თებერვალი - 1882 წლის 19 აპრილი) ინგლისელი ექიმის შვილი იყო. დარვინი მედიცინას მცირე ხნით ედინბურგში ეუფლებოდა, ხოლო შემდეგ კი სწავლა კემბრიჯის უნივერსიტეტის ლეთისმეტყველების ფაკულტეტზე განაგრძო. დარვინს ახალგაზრდობაში ბიბლიური ისტორიების სწამდა, თუმცა შემდეგ ბუნებისმეტყველებამ გაიტაცა და ფაკულტეტზე მოღვაწე მეცნიერების დამხმარე გახდა. დარვინის ცხოვრება 1831 წელს სრულიად შეიცვალა, როდესაც ახალგაზრდა მეცნიერს ინგლისის სამხედრო ხომალდ „ბიგლზე“ ნატურალისტად მუშაობა შესთავაზეს. გემი სამხრეთი ამერიკის აუზის რუკების ასაგებად გაიგზავნა.

„ბიგლის“ მოგზაურობამ 1831 წლის 27 დეკემბრიდან 1836 წლის 2 ოქტომბრამდე გაგრძელდა. ხომალდი რამდენიმე წლის განმავლობაში სამხრეთი ამერიკის სანაპიროს გასწვრივ დაეცურავდა, ხოლო დარვინი ბრაზილიის წვიმიანი ტყეების და ამერიკული პამპასების ბუნებრივ ისტორიას აკვირდებოდა. ხომალდმა მოგზაურობა გალაპაგოსის კუნძულებზე დაასრულა (კუნძულები მდებარეობს ეკვატორზე ეკვალორის სანაპიროდან 900 კმ-ის მოშორებით). მოგზაურობის განმავლობაში დარვინი გამოცდილი ნატურალისტი გახდა, შეაგროვა საკვლევი ნიმუშები, აწარმოა ურიცხვი გეოლოგიური და ბიოლოგიური დაკვირვება და ამავე დროს მარჯნის კუნძულების წარმოშობის ახალი (და მართებული) თეორია ჩამოაყალიბა. დარვინის ინგლისში დაბრუნების შემდეგ მის მიერ ჩამოტანილი ნიმუშები ორნითოლოგმა ჯონ გულდმა შეისწავლა. მან შენიშნა, რომ გალაპაგოსის არქიპელაგზე მოზინდარე მქირდავების (მომღერალი ბელურასნაირების) ნიმუშები არქიპელაგის სხვადასხვა კუნძულზე იმდენად განსხვავებულია, რომ სხვადასხვა სახეობასაც კი შეგვიძლია მიგაკუთვნოთ. მოგვიანებით დარვინმა გაიხსენა, რომ სხვადასხვა კუნძულზე მოზინდარე გიგანტური კუც განსხვავებული იყო. ამ ფაქტებმა, და ასევე სამხრეთ ამერიკაში ბინადარი ძუძუმწოვრების თანამედროვე და განამარხებულ სახეობათა ნაშთებს შორის მსგავსებამ დარვინი დაარწმუნა, რომ სხვადასხვა სახეობები საერთო წინაპრებისგან იღებენ სათავეს.

დარვინის ფინანსური მდგომარეობა საკმაოდ სტაბილური გახლდათ, ამიტომ მეცნიერმა დარჩენილი ცხოვრება ბიოლოგიურ მუშაობას მიუძღვნა (თუმცა მოგზაურობის შემდეგ დარვინი ქრონიკულად ავადმყოფობდა). დარვინი ევოლუციის მტკიცებულებებს აგროვებდა და მისი მიზეზების დადგენას ცდილობდა. 1838 წლის 28 სექტემბერს მეცნიერი ეკონომისტ ტომას მალთუსის ნარკვევს გაეცნო, სადაც მალთუსი ამტკიცებდა, რომ ადამიანთა პოპულაციის ზრდის ტემპი საკვების მატების ტემპს აღემატება და ამიტომ პოპულაციის უკონტროლო ზრდა შიმშილობას გამოიწვევს. სწორედ მალთუსის მოძღვრებამ უბიძგა დარვინს მეცნიერების ისტორიაში ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი იდეისკენ, რასაც ამჟამად ბუნებრივ გადარჩევას ვუწოდებთ. დარვინი ავტობიოგრაფიაში წერს: „მე მცენარეების და ცხოველების თვისებებზე ხანგრძლივი დაკვირვების შედეგად გავიარე, რომ ბრძოლა არსებობისათვის ყველგან მიმდინარეობს. ჩემთვის სრულიად ცხადი გახდა, რომ ამის გათვალისწინებით, ხელსაყრელი ფორმები გადარჩება და გამრავლდება, არახელსაყრელი კი განადგურდება“. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თუ სასარგებლო თვისებების მქონე სახეობების ინდივიდები გადარჩებიან და უკეთეს-სად გამრავლდებიან და ამავე დროს განსხვავებები მემკვიდრეობითი იქნება, მაშინ სახეობის იერსახე შეიცვლება.

დარვინმა კარგად იცოდა, რომ ეს საკითხი სადაო იქნებოდა, ამიტომ თავისი მოსაზრების საჯარო გამოქვეყნებამდე 20 წლის განმავლობაში აგროვებდა ევოლუციის დამადასტურებელ არგუმენტებს და კვლევებს ატარებდა. 1844 წელს მეცნიერმა ევოლუციაზე დაწერა ნარკვევი, ხოლო 1856 წელს დაიწყო წიგნზე მუშაობა, რომლისთვისაც სავარაუდოდ „ბუნებრივი გადარჩევა“ უნდა დაერქვა. ეს წიგნი მას არ დაუსრულებია იმ ფორმით, რომელიც თავიდან ჰქონდა ჩაფიქრებული, ვინაიდან დარვინმა 1858 წლის



ალფრედ რასელ ვალასი

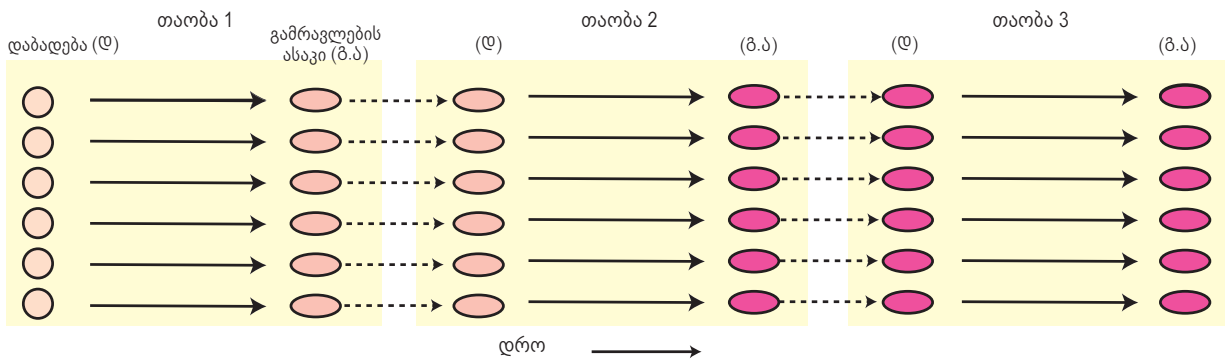
იგნისში ახალგაზრდა ნატურალისტ ალფრედ რასელ უოლესისგან (1823-1913) წერილი და მოკლე ნაშრომი მიიღო. უოლესის მალაის არქიპელაგზე აგროვებდა ნიმუშებს და ბუნებრივი გადარჩევის თეორიამდე დამოუკიდებლად მივიდა. დარვინმა ლონდონის ბუნებისმეტყველთა სამეცნიერო საზოგადოებას უოლესის წერილთან ერთად წარუდგინა თემისები თავისი 1844 წლის ნარკვევიდან. იგი შეუდგა წიგნის დასრულებას. 490 გვერდიანი „თემისები“ სახელწოდებით „სახეობათა წარმოშობა ბუნებრივი გადარჩევის გზით ანუ უკეთ შეგუებული სახეობების გადარჩენა სიცოცხლისათვის ბრძოლაში“ 1859 წლის 24 ნოემბერს გამოქვეყნდა; ამის შემდეგ დარვინი ერთდროულად ცნობილ პიროვნებად და სადაო ფიგურად იქცა. ამ ნაწარმოებმა დარვინს ერთდროულად დიდება მოუტანა და პოლემიკის მუდმივ ობიექტად აქცია.

დარვინი შემდგომშიც განაგრძობდა კითხვას და კვლევას, რათა „სახეობების წარმოშობა“ შეეცხო. ის მრავალ ექსპერიმენტს ატარებდა (განსაკუთრებით მცენარეებზე). მან მრავალი სტატია და წიგნი გამოქვეყნა, რომელთაგან ყველაზე ცნობილია „ადამიანის წარმოშობა“. დარვინის ნაშრომებიდან ჩანს, რომ ის იყო უაღესად ცნობისმოყვარე პიროვნება, გატაცებული ბიოლოგიის ყველა დარგით. ის ქმნდა ჰიპოთეზებს და შემდეგ ფაქტებით ცდილობდა მათ დამტკიცებას. ის დარწმუნებული იყო, რომ ნებისმიერი ბიოლოგიური ფაქტი სამყაროს ერთიან და თანმიმდევრულ გააზრებას უნდა მოერგოს.

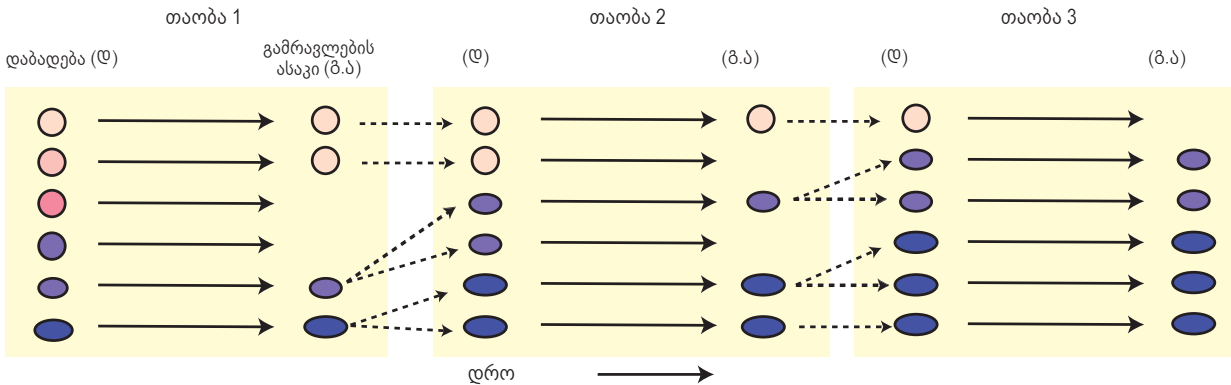
### დარვინის ეპოლუსური თეორია

სახეობათა წარმოშობაში ორი ძირითადი თემისია მოყვანილი. პირველი მათგანი არის **თანდათანობითი ცვლილების გზით სახეობათა წარმოშობის დარვინისეული თეორია**. ამ თეორიის თანახმად, ნებისმიერი სახეობა, თანამედროვე თუ გადაშენებული, ერთი ან რამდენიმე საწყისი წინაპრისგან თანდათანობითი ცვლილებების შედეგად წარმოიშვა. (სურ. 1.3ბ). საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი სახეობები

#### ტრანსფორმაციული ევოლუცია



#### ვარიაციული ევოლუცია



**სურ. 1.4.** დიაგრამაზე გამოსახულია ევოლუციური ცვლილებების ტრანსფორმაციული და ვარიაციული თეორიებს შორის განსხვავება სამი თაობის მაგალითზე. თითოეულ თაობაში ინდივიდი წარმოდგენილია სიცოცხლის საწყის და ბოლო ეტაპზე. მარცხენა გრაფაში მოყვანილი ინდივიდები წინა თაობის მარჯვენა გრაფაში მოყვანილი ინდივიდების შვილები არიან. ტრანსფორმაციული ევოლუციის თანახმად, ორგანიზმები ინდივიდუალური განვითარების განმავლობაში იცვლებიან. ეს ცვლილებები მომდევნო თაობებს გადაეცემა. ვარიაციული ევოლუციის თანახმად, მემკვიდრეობით განსხვავებული ფორმები თავისი არსებობის დასაწყისიდან არ გარდაიქმნება, მაგრამ მათი გადარჩენის და გამრავლების სიჩქარე სხვადასხვა არის, რაც თაობიდან თაობაზე მათი ხვედრითი წილის ცვლილებას იწვევს.

თავდაპირველად ძალიან გვანან ერთმანეთს, თუმცა დროთა განმავლობაში დაგროვებული ცვლილებების შედეგად ზოგიერთი მათგანი ერთმანეთისაგან მკვეთრად განსხვავებული ხდება. ევოლუციის დარვინისეული კონცეფცია ლამარკის კონცეფციისგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება. ლამარკის თეორიაში საერთო წინაპრისაგან წარმოშობის ცნება თითქმის არ არსებობს.

*სახეობათა წარმოშობის* მეორე თემისი არის იმ ფაქტორების დარვინისეული ხედვა, რომლებიც იწვევენ ევოლუციურ ცვლილებებს. სწორედ ეს არის ბუნებრივი გადარჩევის თეორია: „თუ რომელიმე ორგანიზმს არსებობის სასარგებლო ცვლილებები ხდება, მაშინ ამ თვისების მქონე ინდივიდებს არსებობისთვის ბრძოლაში გადარჩენის საუკეთესო შანსი ექნებათ. მემკვიდრეობითობის პრინციპიდან გამომდინარე, ასეთი ინდივიდები მისივე მსგავსი თვისებების მქონე შთამომავლობას წარმოქმნიან. მე უკეთ შეგუებულის გადარჩენის ამგვარ პრინციპს ბუნებრივ გადარჩევას ვუწოდებ“. ამ თეორიას ცვლილებების **პარიაციული თეორია** ეწოდება. იგი მკვეთრად განსხვავდება ლამარკის გარდაქმნითი ანუ **ტრანსფორმაციული თეორიისგან**, რომლის მიხედვითაც ინდივიდუალური ორგანიზმები იცვლებიან (სურ. 1.4).

„დარვინის ევოლუციის თეორია“ ხუთ თეორიულ საკითხს მოიცავს (Mayr, 1982ა):

1. *თავისთავად ევოლუცია შეხედულებაა*, რომლის თანახმად, ორგანიზმთა შთამომავლობის ნიშან-თვისებები დროთა განმავლობაში იცვლება. დარვინი არ იყო პირველი, ვინც ეს იდეა წამოაყენა, მაგრამ მან ისეთი დამაჯერებელი არგუმენტებით დაასაბუთა ევოლუციის რეალობა, რომ ბიოლოგების უმეტესობამ მისი არსებობა უყოყმანოდ ირწმუნა.
2. *საერთო წინაპრიდან წარმოშობის* იდეა ევოლუციის ლამარკისეული ხედვისგან რადიკალურად განსხვავდება (იხ. სურ. 1.3). დარვინი იყო პირველი, რომელმაც წამოაყენა მოსაზრება, რომ სახეობები საერთო წინაპრისგან წარმოიშვნენ და სიცოცხლე ერთი დიდი საგვარტომო ხის სახით შეიძლება გამოისახოს.
3. *გრადუალიზმი* დარვინის კიდევ ერთი შეხედულებაა, რომლის მიხედვით, რადიკალურად განსხვავებულ ორგანიზმებს შორისაც კი განსხვავება თანდათანობით ჩამოყალიბდა და ამ პროცესმა შუალედური საფეხურები გაიარა. ალტერნატიული ჰიპოთეზის თანახმად, მკვეთრი განსხვავებები ნახტომისებურად ჩამოყალიბდა ანუ შუალედური ფორმები არ არსებობს.
4. *პოპულაციის ცვლილება* დარვინის კიდევ ერთი თემისია და ამტკიცებს, რომ ევოლუცია პოპულაციაში გაერთიანებული ინდივიდების სიხშირის ცვლილების შედეგად მიმდინარეობს, როდესაც ამ ინდივიდებს განსხვავებული მემკვიდრეობითი ნიშან-თვისებები აქვთ (იხ. სურ. 1.4ბ). ეს მოსაზრება სრულიად ორიგინალურია და უპირისპირდება როგორც ახალი სახეობების ნახტომისებურად, მყისიერად წარმოშობის იდეას, ასევე ინდივიდების ტრანსფორმაციის შედეგად ევოლუციური ცვლილებების ლამარკისეულ ხედვას.
5. *ბუნებრივი გადარჩევა* დარვინის ბრწყინვალე ჰიპოთეზაა (ამ ჰიპოთეზამდე უოლესი დამოუკიდებლად მივიდა), რომლის მიხედვით, პოპულაციაში სხვადასხვა ტიპის ინდივიდთა სიხშირის ცვლილება გამოწვეულია გადარჩენისა და გამრავლების განსხვავებული უნარით. სასარგებლო ცვლილებები ადაპტაციურ ევოლუციას იწვევს. **ადაპტაცია** არის ისეთი მორფო-ფიზიოლოგიური თვისებების ჩამოყალიბება, რითაც ორგანიზმი საარსებო გარემოს ეგუება. ბუნებრივი გადარჩევის თეორიამ რეგულაცია მოახდინა არა მარტო ბიოლოგიაში, არამედ მთლიანად დასავლურ ამროვნებაში.

დარვინის ამრიგ, საერთო წინაპრად წარმოშობილ შთამომავლებს სხვადასხვა თვისებები უყალიბდებათ, ვინაიდან მათ „სიცოცხლისათვის განსხვავებულ საარსებო პირობებთან“ უწევთ შეგუება. უფრო მეტიც, კონკურენციის შედეგად სახეობებს უხდებათ განსხვავებული საკვებსა და ადგილსამყოფელის ათვისება. დარვინს მიაჩნდა, რომ რაც არ უნდა განსხვავებული იქნება წინაპრისგან წარმოშობილი სახეობა, მასში ახალი მემკვიდრეობითი ცვლილებები გამუდმებით წარმოიქმნება და ცვლილებებზე ლიმიტის დაწესება შეუძლებელია.

საიდან მომდინარეობს მემკვიდრეობითი ცვლილებები? ამ შეკითხვის დარვინი ვერ პასუხობდა. ეს ის სიცარიელეა, რომლის ამოვსებაც დარვინმა თავის თეორიაში ვერ შეძლო. პრობლემა სერიოზულია, რადგან შერწყმული მემკვიდრეობითობის დარვინამდელი შეხედულების თანახმად, ცვლილება დროთა განმავლობაში უნდა შესუსტდეს. ამ შეხედულებით თითოეული ინდივიდი ორივე მშობლის ნიშან-თვისებას (მაგ. ზომა, ფერი) შუალედურად ფლობს. ნიშან-თვისება შუალედური მემკვიდრეობით გადაეცემოდა შთამომავლებს. მაგალითისათვის შეიძლება მოვიყვანოთ საღებავის სხვადასხვა ფერის შერევა. თეთრის და შავის შერევა ნაცრისფერს გვაძლევს, თუმცა ორი ნაცრისფერი საღებავის შერევა შავს ან თეთრს არ გვაძლევს, აქედან გამომდინარე, ცვლილება იკლებს. დარვინმა არ იცოდა, რომ სინამდვილეში ეს პრობლემა გრეგორ მენდელმა გადაჭრა 1866 წელს დაბეჭდილ ნაშრომში. მენდელის დისკრეტული მემკვიდრეობითობის თეორიის თანახმად, მემკვიდრეობით გადაცემისას ნიშან-თვისებათა შერევა ან შერწყმა არ ხდება. მემკვიდრეობის ერთეულები-ფაქტორები, თაობიდან თაობას უცვლელად გადაეცემა და მათი კომბინირება ახალ ვარიაციებს წარმოქმნის. ფაქტორთა (რომელთაც მოგვიანებით გენები უწოდეს) „მუტაციის“ კონცეფცია 1900 წლის შემდეგ ჩამოყალიბდა. ამ პროცესის არსს ნათელი კიდევ უფრო მოგვიანებით მოეფინა.



## ევოლუციური თეორიები ღარკინის შემდეგ

წიგნმა „სახეობათა წარმოშობა“ დიდი პოლემიკა გამოიწვია, მაგრამ მე-19 საუკუნის 70-იან წლებში მეცნიერთა უმეტესობამ უბრალოდ აღიარა ისტორიული რეალობა, რომ საერთო წინაპრიდან სახეობათა წარმოშობის ევოლუციის თეორია სწორია. მე-19 საუკუნის მიწურულს და მე-20 საუკუნის დასაწყისში პალეონტოლოგიის, შედარებითი მორფოლოგიის და ემბრიოლოგიის „ოქროს ხანა“ დადგა. ნამარხების კვლების შედეგად მეცნიერებმა ევოლუციასა და ორგანიზმთა ნათესაური კავშირების შესახებ დიდი ინფორმაცია მიიღეს. მიუხედავად ამისა, ევოლუციის მიმდინარეობის დარღვევის თეორიაზე, ანუ ბუნებრივ გადარჩევაზე, შეთანხმება არ შედგა. „სახეობათა წარმოშობის“ გამოქვეყნებიდან დაახლოებით 60 წლის შემდეგ ბუნებრივ გადარჩევას ყველა უარყოფდა, რამდენიმე ერთგული დარღვევის გარდა. ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის ნაცვლად მრავალი განსხვავებული თეორია ჩამოყალიბდა. ამგვარ თეორიებს შორისაა ნეოლამარკიზმი, ორთოგენეტიკური და მუტაციონისტური თეორიები (Bowler 1989).

**ნეოლამარკიზმი** რამდენიმე თეორიას მოიცავს, რომელიც ეყრდნობა ორგანიზმის სიცოცხლის განმავლობაში წარმოქმნილი მოდიფიკაციების მემკვიდრეულობის ძველ იდეას. ამგვარი მოდიფიკაციები შესაძლოა განპირობებული ყოფილიყო ორგანიზმის განვითარების პროცესში გარემოს უშუალო ზემოქმედებით (მაგალითად მცენარეები, რომელთაც უვითარდებათ უფრო სქელი ფოთლები ცხელ, მშრალ გარემოში არსებობის გამო). აგუსტ ვაისმანმა ცნობილ ექსპერიმენტში თაგვების რამდენიმე თაობას კუდები მოაჭრა და დაამტკიცა, რომ ეს არანაირ გავლენას არ ახდენს მომდევნო თაობის ინდივიდების კუდის სიგრძეზე. მოგვიანებით ჩატარებულმა ინტენსიურმა კვლევებმა გარემო პირობებით გამოწვეული ცვლილებების მემკვიდრეობა არ დაადასტურა.

**ორთოგენეზის** თეორიის ანუ „სწორხაზოვანი ევოლუციის“ თანახმად, ცვლილება ფიქსირებული მიმდინარეობისკენ არის მიმართული და სახეობა ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების გარეშე წინასწარ განსაზღვრული მიმართულებით ვითარდება. ზოგიერთი პალეონტოლოგი უარყოფდა ამგვარი ტენდენციის ადაპტაციურობის აუცილებლობას და უშვებდა, რომ შესაძლოა მას ზოგიერთი სახეობის გადაშენება გამოეწვია. ორთოგენეზისის თეორიის არცერთ მიმდევარს არ შეუშუაავებია თეორიის დამამტკიცებელი რაიმე მექანიზმი.

**მუტაციონისტური** თეორიები რამდენიმე გენეტიკოსს ეკუთვნის. მათ აღმოაჩინეს, რომ ახალი და განსხვავებული ფენოტიპები მუტაციის პროცესის შედეგად შეიძლება ჩამოყალიბდეს. მუტაციური ფორმები ახალი სახეობებია. ამ თეორიით სახეობათა წარმოშობაზე ბუნებრივი გადარჩევა არავითარ გავლენას არ ახდენს. მუტაციონისტური თეორია ჩამოყალიბდა ჰუგო დე ფრიზმა. დე ფრიზი ის ბიოლოგი გახლდათ, ვინც 1900 წელს მენდელის მივიწყებული ნაშრომი, ხელახლა „აღმოაჩინა“. მუტაციონისტური თეორიის განვითარებაში წვლილი შეიტანა მემკვიდრეულობის ქრომოსომული თეორიის ფუძემდებელმა ტომას ჰანტ მორგანმა. ბოლო გავლენიანი მუტაციონისტი გენეტიკოსი რიჩარდ გოლდშმიდტი გახლავთ. ის არასწორად ამტკიცებდა, რომ სახეობებში მომხდარი ევოლუციური ცვლილებები თვისობრივად განსხვავდება იმ პროცესებისგან, რომლებსაც მიეყვებათ ახალი სახეობების და მაღალი დონის ტაქსონების წარმოშობისკენ. ახალი სახეობები კი მყისიერი, უცვარი ცვლილებების შედეგად წარმოიქმნებიან. მათში მთელი გენომის რეორგანიზაცია ხდება. ამგვარი რეორგანიზაცია უმეტეს შემთხვევაში საზიანოა და მხოლოდ რამდენიმე „მონსტრი“ თუ გახდება ახალი ჯგუფების წინაპარი.

## ევოლუციური სინთეზი

ზემოთ მოყვანილი ანტიდარვინისტური მოსაზრებების უსაფუძვლობა მე-20 საუკუნის 30-40-იან წლებში ევოლუციის სინთეზურმა, ანუ თანამედროვე სინთეზურმა თეორიამ დაამტკიცა. ევოლუციის სინთეზური თეორიის შემოქმედები გახლდნენ გენეტიკოსები, სისტემატიკოსები და პალეონტოლოგები, ვინც დარვინის თეორია გენეტიკის ფაქტებთან შესაბამისობაში მოიყვანეს (Mayr and Provine 1980; Smocovitis 1996). ინგლისელმა რონალდ ა. ფიშერმა და ჯონ ს. ჰოლდენიმ, და ამერიკელმა სიუალ რაიტმა, პოპულაციური გენეტიკის მათემატიკური თეორია შეიმუშავეს და დაამტკიცეს, რომ მუტაცია და ბუნებრივი გადარჩევა ერთობლივად ადაპტაციურ ევოლუციას იწვევს. მუტაცია ბუნებრივი გადარჩევის ალტერნატივა არ არის და უფრო საწყისი მასალაა. გენეტიკის და ბუნებრივი პოპულაციების ცვლილების კვლევას საფუძველი სერგეი ჩეტვერიკოვმა დაუდო, ხოლო შემდეგ დაწყებული საქმე თეოდორ დობჟანსკიმ გააგრძელა. დობჟანსკიმ სახელგანთქმულ წიგნში „გენეტიკა და სახეობათა წარმოშობა“ (1937) პოპულაციის გენეტიკოსების მოსაზრებები ბიოლოგებს გააცნო და ევოლუციის გენეტიკური საფუძვლით დაინტერესება გაზარდა.

სინთეზური თეორიის განვითარებაში დიდი წვლილი შეიტანეს სხვა მეცნიერების ნაშრომებმაც: ბოლოვ ერნსტ მაიერის „სახეობათა სისტემატიკა და წარმოშობა“ (1942), ბერნჰარდ რენშის „ევოლუცია სახეობათა დონეზე მაღლა“ (1959), ბოტანიკოს გ. ლედიარდ სიმპსონის „ცვლადობა და ევოლუცია მცენარეებში“ (1950),



რონალდ ა. ფიშერი



ჯ. ბ. ს. ჰალდანი



სიუელ რაითი



ერნესტ მაერი



ლევდიარდ სტეპინსი, ჯორჯ გეილორდ სიმპსონი და თეოდოსის დოზჰანსკი

პალეონტოლოგ ჯორჯ გეილორდ სიმპსონის „*ევოლუციის ტემპი და რეჟიმი*“ (1944) და „*ევოლუციის ძირითადი თვისებები*“ (1953). ჩამოთვლილი ავტორები ამტკიცებენ, რომ მუტაცია, რეკომბინაცია და *სახეობებში მიმდინარე სხვა პროცესები* (რასაც დოზჰანსკი *მიკროეოლოჯიას* უწოდებს) განაპირობებენ *ახალ სახეობათა წარმოშობას და მათ ხანგრძლივ ევოლუციურ გარდაქმნას (მაკროეოლოჯიას).*

**ევოლუციის ფუნდამენტური პრინციპები**

სინთეზური ევოლუციის ძირითადი პრინციპები თანამედროვე ევოლუციური ბიოლოგიის საფუძველია. 40-იანი წლების შემდეგ ეს პრინციპები განივრცო, დაზუსტდა და შეიცვალა, თუმცა ევოლუციური ბიოლოგიის უმეტესობა მათ ფუნდამენტურად აღიარებს. ევოლუციის ფუნდამენტური წესები, რომლებსაც წიგნის დარჩენილ ნაწილში განვიხილავთ, შემდეგია:

1. *ფენოტიპი* (ინდივიდის ნიშან-თვისებათა ერთობლიობა) *გენოტიპისგან* (ინდივიდის **დნმ**-ში არსებულ გენების ერთობლიობა) განსხვავდება. ინდივიდის ფენოტიპური ცვლილებები შესაძლოა განპირობებული იყოს ნაწილობრივ გენეტიკური განსხვავებებით და ნაწილობრივ – გარემოს უშუალო გემოქმედებით.
2. ინდივიდის ფენოტიპზე გარემოს გავლენა არ ცვლის მომდევნო თაობაში გადაცემულ გენებს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, *შეძენილი ნიშან-თვისებები არ მემკვიდრეობს.*
3. მემკვიდრეობითი ცვალებადობა კორპუსკულებს ანუ *გენებს* ეფუძნება, რომლებიც *თაობათა მანძილზე საკუთარ იდენტობას ინარჩუნებენ* და სხვა გენებს არ ერევიან. ეს შეხედულება ვრცელდება როგორც წყვეტილად ვარირებად ნიშნებზე (მაგ. ადამიანში თვალის თაფლისფერი და ცისფერი შეფერილობა), ასევე მუდმივად ვარირებად ნიშნებზე (მაგალითად, სხეულის ზომა, პიგმენტაციის ინტენსივობა). ამ უკანასკნელის გენეტიკურ ცვალებადობას რამდენიმე ან მრავალი გენი განსაზღვრავს. კონკრეტული გენი ამ თვისებაზე ნაწილობრივ გემოქმედებს („პოლიგენური მემკვიდრეობა“).
4. გენები მუტაციის შედეგად საკმაოდ დაბალი სიხშირით იცვლება და სტაბილური, ალტერნატიული ფორმები მიიღება, რომელთაც *ალელები* ეწოდება. მუტაციის ფენოტიპური ეფექტი შეიძლება იყოს როგორც უმნიშვნელო, ისე მასშტაბური. მუტაციის შედეგად შეცვლილი ალელი სხვადასხვა ლოკუსებში ლოკალიზებულ ალელებთან რეკომბინირებს, რის შედეგადაც ცვალებადობა იზრდება.
5. ევოლუციური ცვლილება პოპულაციაში მიმდინარე პროცესია. იგი გულისხმობს საწყის პოპულაციაში გაერთიანებული სხვადასხვა გენოტიპების (მაშასადამე, ხშირად სხვადასხვა ფენოტიპების) მქონე ცალკეული ორგანიზმების ფარდობითი რაოდენობის (პროპორციული რაოდენობის ანუ სიხშირის) ცვლილებას. თაობათა განმავლობაში ერთი გენოტიპი მეორეს თანდათანობით ენაცვლება. ჩანაცვლება შესაძლოა მხოლოდ კონკრეტულ პოპულაციებში ან სახეობის შემადგენელ ყველა პოპულაციაში მოხდეს.
6. მუტაციის სიჩქარე მეთისმეტად ნელია იმისთვის, რომ პოპულაციის ერთი გენოფონდი მეორეზე გადავიდეს. პოპულაციაში გენოტიპთა სიხშირის ცვლილება ორი პროცესის შედეგად ხორციელდება. ერთი-ერთი პროცესი სიხშირის შემთხვევითი ცვლილებაა (გენების დრეიფი), ხოლო მეორე პროცესი არაშემთხვევითი კანონზომიერი ცვლილებაა, რომელიც ხდება ზოგიერთი გენოტიპის უკეთესი სიცოცხლიუნარიანობის და/ან სხვებთან შედარებით უკეთესად გამრავლების (ანუ ბუნებრივი გადარჩევის) შედეგად. ბუნებრივ გადარჩევას და გენების შემთხვევით დრეიფს შესაძლოა ერთდროულად ჰქონდეს ადგილი.
7. ბუნებრივი გადარჩევის მცირე ინტენსივობასაც კი (გარკვეულ პირობებში) დროის რეალურ მონაკვეთში



არსებითი ევოლუციური ცვლილების გამოწვევა შეუძლია. ბუნებრივი გადარჩევა შეიძლება იყოს სახეობებს შორის როგორც მცირე და დიდი განსხვავებების, ისე ახალი თვისებების ევოლუციური ცვლილების დაწყების მიზეზი. ადაპტაცია ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბებული ნიშან-თვისებათა ერთობლიობაა.

8. ბუნებრივ გადარჩევას პოპულაციების ვარიაციის (ცვალებადობის) საწყისი ფარგლების შეცვლა შეუძლია, რადგან სხვა გენებთან რეკომბინაციის შედეგად, ერთი და იგივე თვისებაზე მომქმედ ალელეთა სიხშირე იზრდება და ახალი ფენოტიპები ყალიბდება.
9. ბუნებრივი პოპულაციები გენეტიკურად ცვალებადია და გარემო პირობების შეცვლისას შესაძლოა სწრაფად ევოლუირდეს.
10. სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონებში გავრცელებული სახეობების პოპულაციათა შორის განსხვავებები გენეტიკური ხასიათისაა.
11. სხვადასხვა სახეობის და ერთი და იმავე სახეობის სხვადასხვა პოპულაციებს შორის განსხვავება რამდენიმე ან მრავალი გენითაა განპირობებული. ზოგიერთ გენს შეიძლება მცირე ფენოტიპური ეფექტი გააჩნდეს. ეს პრინციპი ამყარებს ჰიპოთეზას, რომ სახეობებს შორის განსხვავებები თანდათანობით და ნელა ყალიბდება.
12. ერთი სახეობის სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონში გავრცელებულ პოპულაციებს შორის განსხვავებები მეტწილად ადაპტურია და მაშასადამე, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია.
13. პანმიქტურ პოპულაციაში ხშირად გვხვდება გენოტიპურად განსხვავებული ფენოტიპები. სახეობას მხოლოდ ფენოტიპური სხვაობა არ განსაზღვრავს. სხვადასხვა სახეობებს სხვადასხვა „გენოფონდი“ მოეპოვება ანუ სახეობა პანმიქტურ ან პოტენციურად პანმიქტურ ინდივიდთა ჯგუფია, რომელიც სხვა სახეობებთან გენთა მიმოცვლას (გენთა დინებას) არ ახდენს.
14. სახეობის დივერგენცია ერთი საერთო წინაპრიდან ორი ან მეტი სახეობის ჩამოყალიბებას განაპირობებს. ამას ჩვეულებრივ ადგილი აქვს გეოგრაფიულად განსხვავებულ პოპულაციათა დიფერენცირებისას. გეოგრაფიული იზოლაციის გამო მიმდინარე სახეობათა შიდა შეჯვარება საწყისი გენეტიკური სხვაობის განვითარებას და გაღრმავებას ხელს არ უშლის.
15. ერთი და იგივე გვარის, სხვადასხვა ოჯახების ან სხვა უფრო მაღალი დონის ტაქსონების ცოცხალი ორგანიზმების ფენოტიპურ ნიშან-თვისებებში ბევრი გრადაციაა. კვლევები ადასტურებს, რომ მაღალი დონის ტაქსონები მცირე განსხვავებების ხანგრძლივი, თანმიმდევრული დაგროვების შედეგად ყალიბდება და ახალი „სახეობების“ მისიერი მუტაციური გზით გაჩენა ნაკლებ რეალურია.
16. ცხოველთა განამარხებული ნაშთები (ნამარხები) სხვადასხვა ორგანიზმების განვითარების შესახებ ამომწურავ ინფორმაციას არ იძლევა. ეს მოპოვებული მასალის უკმარისობით შეიძლება აიხსნას. სამაგიეროდ, ნამარხები აშკარად ამტკიცებს მონათესავე და/ან სრულიად განსხვავებული წინაპარი ფორმების არსებობის ფაქტს. მიღებული მონაცემები ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომ ევოლუციური განვითარებისას განსხვავებები თანდათანობით მატულობს. მაშასადამე, პოპულაციების და სახეობების ევოლუციის (მიკროევოლუციის) კანონზომიერებები მაღალ ტაქსონთა ევოლუციაზე (მაკროევოლუციის) შეგვიძლია განვავსოთ.

## ეპოლუსიური ბიოლოგია სინთეზის შემდეგ

სინთეზური ევოლუციის ჩამოყალიბების შემდეგ გამოყენებული კვლევის მეთოდები დაიხვეწა და ძირითადი დებულებები შემოწმდა. 50-იანი წლებიდან მოყოლებული, გენეტიკისა და მოლეკულური ბიოლოგიის მიღწევებმა ევოლუციის კვლევის მეთოდებში რევოლუცია მოახდინა და კვლევის სრულიად ახალი სფერო, როგორცაა მოლეკულური ევოლუცია, გაჩნდა. მოლეკულურმა ბიოლოგიამ მრავალი ევოლუციური პრობლემის შესწავლას შეუწყო ხელი, მაგალითად მუტაციური პროცესის, გენეტიკური ცვალებადობის, სახეობათა შორის განსხვავებისა და სიცოცხლის ფილოგენეტიკური ისტორიის შესწავლის ორიგინალური მეთოდები შეიმუშავა.

60-იანი წლების შუახანიდან ევოლუციურმა თეორიამ ეპოლოგია, ეთოლოგია და განვითარების ბიოლოგია მოიცვა. კონკრეტული თვისებების, კერძოდ სიცოცხლის ხანგრძლივობის, ეპოლოგიური გავრცელების და სოციალური ქცევის ევოლუციის განმარტებისთვის დეტალური თეორიები შეიქმნა. მაკროევოლუციის კვლევაში ახალი მეთოდები დაინერგა, რადგან მეცნიერებმა განამარხებული ნაშთების საკმაოდ თამამ ინტერპრეტაციას მიჰყვეს ხელი და ამავე დროს ფილოგენეტიკური კავშირების კვლევის ახალი მეთოდები შეიმუშავეს. მოლეკულური მეთოდები დაიხვეწა და ხელმისაწვდომი გახდა, რამაც განაპირობა ევოლუციურ ბიოლოგიაში ვირტუალურად ახალი დარგების ჩამოყალიბება. ამ დარგებს შორისაა **მილიაქსური ეპოლუსია** (გენებში მიმდინარე პროცესების და ცვლილებების ისტორიის ანალიზი), სადაც განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ნეიტრალობის ევოლუციური თეორია. ეს ჰიპოთეზა მოტოო კიმურამ (1924-1994) შეიმუშავა



მოტოო კიმურა

და მის თანახმად, **ღწმ**-ის ევოლუციაში წამყვან როლს ნეიტრალური მუტაციები და გენების დრეიფი ასრულებს და არა ბუნებრივი გადარჩევა. **ეპოლუსიური განვითარების ბიოლოგია** ასევე ბრწყინვალე დარგია და ევოლუციის ხელშემწყობი და შემზღვეველი პროცესების განვითარებას სწავლობს. ეს დარგი მჭიდრო კავშირშია განვითარების ბიოლოგიასთან, რომელიც თანამედროვე ბიოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე სწრაფად განვითარებადი დარგია. **ეპოლუსიური განვითარება** მრავალ გენსა და მთლიანად გენომში მომხდარ ევოლუციურ ცვლილებებს სწავლობს. მემოთ ჩამოთვლილი დარგები ინტრინსიური კვლევის, ახალი აღმოჩენების და ევოლუციური ბიოლოგიის წინაშე დიდი ხნის განმავლობაში მდგარი პრობლემების შესახებ გამოთქმული ახალი მოსაზრებების შედეგად უმჯობესდება. დღევანდელი დღე ევოლუციის შესწავლისთვის და ევოლუციური ბიოლოგიის განვითარებისთვის ნამდვილად საუკეთესო დროა.

## ფილოსოფიური საკითხები

ევოლუციის ფილოსოფიური და სოციალური შედეგების შესახებ ათასობით ფურცელი დაინერა. დარგის მიზანია, რომ სახეობების ნებისმიერი თვისება ხანგრძლივი დროის განმავლობაში შეიძლება შეიცვალოს და თან \_რადიკალურად. აქედან გამომდინარე, მეცნიერი პლატონის და არისტოტელეს ესენციალიზმს დაუპირისპირდა და ცვლილებას მისი კუთვნილი ადგილი მიუჩინა. დარგის სამყაროს სტატიკურ (უცვლელობის) აღქმასაც ეწინააღმდეგებოდა, ანუ ის არ თვლიდა, რომ სამყარო შემოქმედის იდეალური ქმნილებაა და არ იცვლება. სწორედ დარგის განავრცობდა ცვლილების პრინციპს ცოცხალ არსებებზე და მათ შორის ადამიანებზე.

შემთხვევითი, უმიზნო ცვლილების დარგისიხეული თეორია და ბრმა ბუნებრივი გადარჩევის ცნება თითქმის ყველაზე მთავარ შეკითხვას, რომელიც „რატომ“-ით იწყება, ახალ, რევოლუციურ პასუხს სცემს. დარგისამდე ფილოსოფოსები და ჩვეულებრივი ადამიანები „რატომ“ შეკითხვაზე პასუხის გაცემისას მიზანს იშველიებდნენ. ვინაიდან მხოლოდ განჭვრეტის უნარის მქონე გონებას შეიძლება ჰქონდეს მიზანი, ანუ ისეთ შეკითხვებზე, როგორცაა „რატომ აქვთ მცენარეებს ყვავილები“, „რატომ არსებობს ვაშლის ხეები“, „რატომ ხდება მიწისძვრები და ეპიდემიები“, არსებობს ერთი პასუხი - ღმერთს მათი შექმნისას გარკვეული მიზანი ჰქონდა. ასეთი განმარტება დარგის ბუნებრივი გადარჩევის თეორიამ უსარგებლო გახადა. ორგანიზმთა ადაპტაცია, რაც დიდი ხნის განმავლობაში ითვლებოდა სამყაროს გონივრული პროექტის მტკიცებულებად, სრულიად მექანიკური მიზეზებით შეიძლება აიხსნას. ევოლუციური ბიოლოგიისთვის მაგნოლიას მხოლოდ ფუნქცია გააჩნია და არა დანიშნულება. მაგნოლია არ შექმნილა ამ სახეობის გავრცელებისთვის და არც მისი მშენებლობით ტკბობისთვის. მაგნოლიის არსებობის ერთადერთი მიზეზი ის არის, რომ ნათელი ფერის ყვავილების მქონე მაგნოლია უკეთესად მრავლდება, ვიდრე შედარებით მუქი ფერის ყვავილის მქონე მაგნოლია. ამგვარი მატერიალისტური განმარტების სამწუხარო შედეგი ის არის, რომ თუ ადამიანის მოქმედებას არ ჩავთვლით, ბუნებრივ სამყაროში რაიმე პროექტის, მიზანის ან დანიშნულების პოვნა შეუძლებელია.

ხაზგასმით უნდა ითქვას, რომ მეცნიერების ნებისმიერი დარგი დარგის მიერ ბიოლოგიისთვის შემუშავებულ აზროვნების წესს იზიარებს. ასტრონომები კომეტების ან მეტეორების დანიშნულებას არ ეძიებენ და არც ქიმიკოსები იმტრევენ თავს წყალბადური კავშირების არსებობის მიზანზე. დანიშნულების ცნებას მეცნიერულ განმარტებაში ადგილი არ აქვს.

## ეთიკა, რელიგია და ეპოლუსია

მეცნიერულ სამყაროში 100 წელზე მეტია ევოლუციურ რეალობას ეჭვქვეშ არავინ აყენებს, თუმცა ეს საკითხი აშშ-სა და სხვა ქვეყნებში კვლავ აქტიური პოლემიკის საგანია. **კრეაციონისტული მოძრაობა** საჯარო სკოლებში ევოლუციის სწავლებას ეწინააღმდეგება და კრეაციონისტული რწმენების სწავლებისთვის სულ მცირე იგივე დროის დათმობას მოითხოვს. წინააღმდეგობის მიზეზი ის არის, რომ ევოლუციური მეცნიერება ღმერთის არსებობას უარყოფს და შესაბამისად, არც მორალური ან ეთიკური ქცევის წესების საფუძვლიანობას აღიარებს.

ისტორიის და ევოლუციური მექანიზმების ცოდნა სამყაროს შექმნის ბიბლიურ ისტორიებთან თუ მიუხედავად აშკარად შეუთავსებელია. ბიბლიის ზოგიერთი ტექსტი ფიზიკის, გეოლოგიის და სხვა საბუნებისმეტყველო მეცნიერებებთან წინააღმდეგობაში მოდის. მიუხედავად ამისა, ჩნდება შეკითხვა: უარყოფს თუ არა ევოლუციური ბიოლოგია ზებუნებრივ ყოფიერებას ან ადამიანის სულის არსებობას? ამ შეკითხვას უარყოფითი პასუხი აქვს, რადგან მეცნიერება, მათ შორის ევოლუციური ბიოლოგია, ასეთ შეკითხვებს ღუმლით ხვდება. მეცნიერებას, საკუთარი ბუნებიდან გამომდინარე, მხოლოდ საგარეულო ალბათობით განმეორებად მატერიალურ მოვლენებზე შეუძლია ჰიპოთეზების შემოთავაზება და კვლევა, ხოლო ზებუნებრივ ქმნილებებზე

ან ბუნებრივ მოვლენებში მათ ჩარევაზე ვერაფერს გვეტყვის.

ევოლუციური ბიოლოგია სახეობების გამრავლფეროვნების და ადაპტაციის მატერიალურ მიმღებებს გვატყობინებს, ისევე როგორც ფიზიკა მიწისძვრებს და მზის დაბნელებებს ხსნის. მეცნიერება ვითარდება და სამყაროში ბუნებრივი შემოქმედის არსებობით სულ უფრო ნაკლები მოვლენა აიხსნება, მაგრამ მეცნიერებას მაინც არ ძალუძს არამატერიალური ყოფიერების უარყოფა ან დადასტურება. ზოგიერთი ბიოლოგი ღრმადმორწმუნე და რელიგიურია, ხოლო უამრავი არამეცნიერი, მათ შორის მღვდელი, რელიგიურ რწმენებს და ევოლუციურ შეხედულებებს ერთმანეთს უთავსებს.

ეთიკური და მორალური წესები შეგვიძლია ყველგან ვეძიოთ, ოღონდ არა მეცნიერებაში და განსაკუთრებით ევოლუციურ ბიოლოგიაში. ევოლუციის ოპონენტების თანახმად, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მომხდარი ევოლუცია ამართლებს პრინციპს „ძლიერი ყოველთვის მართალია“ და არაერთი დიქტატორი თუ იმპერიალისტი განავრცობს ბუნებრივი სელექციის „კანონს“ ადამიანებზე. მიუხედავად ამისა, ევოლუციურ თეორიას მოქმედების წესის შემოთავაზება არ შეუძლია. ისევე როგორც ყველა მეცნიერება, ევოლუციური თეორიაც აღწერს რეალურ სამყაროს და არა სამყაროს, რომელიც სასურველია არსებობდეს. ჰიპოთეზას, რომლის თანახმად, ყოველგვარი „ბუნებრივი კარგია“, ფილოსოფოსები **ნატურალისტურ სოფიზმს** უწოდებენ.

სხვადასხვა ცხოველები სხვადასხვაგვარად მოქმედებენ და ამ მოქმედებას ვწოდებთ თანამშრომლობას, მონოგამიას, კონკურენციას, შვილების მკვლელობას და ა.შ. ამგვარი მოქმედების დასაშვებობა და მორალურობა მეცნიერული საკითხი არ არის. ბუნებრივი სამყარო ამორალურია. გარდა ამისა, ბუნებრივი გადარჩევის და ევოლუციური პროგრესის ცნებები კარლ მარქსმა „ბუნების კანონებად“ მიიჩნია და მათი დახმარებით კლასობრივი ბრძოლა გაამართლა. მე-19 საუკუნის მიწურულის და მე-20 საუკუნის დასაწყისის სოციალ-დარვინისტებმა იგივე კანონებით ეკონომიკური კონკურენცია და იმპერიალიზმი გაამართლეს, ხოლო ბიოლოგმა ჯულიან ჰაქსლიმ კვლავ ეს კანონები მოიშველია და ჰუმანიტარიანიზმის დასაბუთება სცადა (Hofstadter 1955; Paradis and Williams 1989). ზემოთ ჩამოთვლილი მოსაზრებები ნატურალისტური სოფიზმის მაგალითებია და ფილოსოფიურად მათ გამართლება არ აქვთ. ლომების ან ლანგურების მიერ საკუთარი შვილების მკვლელობა იგივე მოქმედებას ადამიანებში არ ამართლებს და არც ევოლუცია ადამიანური ეთიკის საფუძველი.

## ევოლუცია, როგორც ფაქტი და თეორია

ევოლუცია ფაქტია, თეორია თუ ჰიპოთეზა? ბიოლოგები ხშირად „ევოლუციის თეორიაზე“ მსჯელობისას გულისხმობენ აბსოლუტურად სხვას, ხოლო ამ ფრაზის მნიშვნელობა არამეცნიერებს საკმაოდ განსხვავებულად ესმით.

მეცნიერებაში **ჰიპოთეზა** ინფორმაციაზე დაყრდნობილი ვარაუდი ან მტკიცებულებაა, რაც შეიძლება ჭეშმარიტი იყოს. ჰიპოთეზა შესაძლოა თავდაპირველად არ იყოს სათანადოდ არგუმენტირებული, მაგრამ შემდგომში თანდათანობით მოიპოვოს არგუმენტები და ფაქტად იქცეს. კოპერნიკისთვის მზის გარშემო დედამიწის ბრუნვა საშუალო ალბათობის ჰიპოთეზა გახლდათ, თუმცა დღესდღეობით ჩვენთვის ეს ჰიპოთეზა ფაქტია. ფილოსოფოსების (და მეცნიერების) უმეტესობის შეხედულებით, ჩვენ რაიმეს აბსოლუტური შეცნობა არ შეგვიძლია. ჩვენს მიერ ფაქტებად წოდებული მოვლენები უბრალოდ კარგად არგუმენტირებული ჰიპოთეზებია და მათ რეალობაში დარწმუნებულები ვართ.

ყოველდღიური გაგებით სიტყვა „თეორია“ დაუმტკიცებელ მსჯელობას ნიშნავს. ამ ტერმინს მეცნიერებაში განსხვავებული მნიშვნელობა აქვს. **მეცნიერული თეორია** ლოგიკურად ურთიერთდაკავშირებული, მტკიცებულებათა ჩამოყალიბებული, თანმიმდევრული სისტემაა. მტკიცება მონაცემებს და დასაბუთებას ეფუძნება. „*ოქსფორდის ლექსიკონში*“ ვკითხულობთ: „თეორია მოსაზრებების და მტკიცებების სისტემა ან სქემა, რომელიც მოვლენების ან ფაქტების ერთობლიობას განმარტავს ან მისი შედეგია. თეორია ასევე კვლევის ან ექსპერიმენტის შედეგად დამტკიცებული ან მიღებული ჰიპოთეზებია, რომლებიც ცნობილ ფაქტებზეა პასუხისმგებელი. თეორია მტკიცებულებებიცაა, იმისი, რასაც ჩვენ ვიცნობთ ცნობილი ფაქტების, ზოგადი წესების ან რაიმე მოვლენის მიმდებარის სახით“. მაშასადამე, ატომისტური თეორია, კვანტური თეორია და დედამიწის ქერქის (ფილების) ტექტონიკურობის თეორია ურთიერთდაკავშირებული იდეების დახვეწილი სქემაა, რომელიც გრავიტაციის ფენომენით დასტურდება.

ზემოთ მოყვანილი განსაზღვრებების თანახმად, ევოლუცია ფაქტია. *ევოლუციის ფაქტი ევოლუციური თეორიით აიხსნება.*

დარვინი წიგნში „სახეობათა წარმოშობა“ ორ ძირითად ჰიპოთეზას გვთავაზობს: 1) ორგანიზმები საერთო წინაპრისგან თანდათანობითი ცვლილებების დაგროვების შედეგად წარმოიშვნენ და 2) ევოლუციის მიზეზი მემკვიდრეობით ცვალებადობაზე მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევაა. ამ ჰიპოთეზების დასადასტურებლად დარვინმა საკმაოდ არგუმენტები მოიყვანა. შემდეგ კი პალეონტოლოგიის, ბიოგეოგრაფიის, შედარებითი

ანატომიის, ემბრიოლოგიის, გენეტიკის, ბიოქიმიისა და მოლეკულური ბიოლოგიის მრავალმა ექსპერიმენტმა ამ ჰიპოთეზის ჭეშმარიტება დაადასტურა. თანდათანობით ცვლილების შედეგად საერთო წინაპრისგან სახეობათა წარმოშობის ჰიპოთეზა კარგა ხანია მეცნიერულ ფაქტად ითვლება.

ევოლუციის თეორია განმარტავს, თუ როგორ ხდება ცვლილება და როგორ აძლევს დასაბამს წინაპარი განსხვავებულ შთამომავლობას. ჩვენ დღესდღეობით ვიცით, რომ მემკვიდრეობითი ცვალებადობის და ბუნებრივი გადარჩევის შესახებ დარწმუნებით ვიცით, რომ მემკვიდრეობითი ცვალებადობის და ცვლილებით მეთა და თავად ბუნებრივი გადარჩევა თუ მემკვიდრეობითი ცვალებადობა გაცილებით რთული პროცესებია, ვიდრე დარწმუნებით ვიცით. ევოლუციის მიზეზების შესახებ არსებული მოსაზრებები, მათ შორის მუტაცია, გენების მიმოცვლა, იზოლაცია, შემთხვევითი ნეიტრალური მუტაცია, ბუნებრივი სელექციის მრავალი ფორმა და სხვა ფაქტორები ევოლუციის თანამედროვე თეორიას ანუ „ევოლუციურ თეორიას“ შეადგენს. ყველა მეცნიერული თეორიის ანალიზიერად ეს თეორიაც არასრულია, ვინაიდან ევოლუციის ყველა მიზეზი არაა იცის და თეორიის ზოგიერთი დეტალი შესაძლოა არააზუსტი იყოს. მიუხედავად ამისა, თეორიის ძირითადი პრინციპები მხარდაჭერილია და ბიოლოგების უმეტესობა მათ აღიარებს.

## რეზიუმე

1. ევოლუციური მოძღვრება ყველა ბიოლოგიური დისციპლინის განმაზოგადებელი თეორიაა. მისი მიზანი სიცოცხლის ისტორიის აღმოჩენა და ორგანიზმთა ნიშნებისა და მრავალფეროვნების მიზეზების დადგენაა.
2. დარწმუნება ევოლუციური თეორია ჩამოაყალიბა წიგნში „სახეობათა წარმოშობა“ (1859) და ის ორი ძირითადი ჰიპოთეზისგან შედგება: 1) ყოველი ორგანიზმი საერთო წინაპარი ფორმებისგან ცვლილების გზით წარმოიშვა. 2) ევოლუციის მთავარი მამოძრავებელი ფაქტორი არის ბუნებრივი გადარჩევა.
3. დარწმუნების ჰიპოთეზა ყველა ორგანიზმის საერთო წინაპრისგან წარმოშობის შესახებ იმდენად დამაჯერებელი არგუმენტებითაა გამყარებული, რომ ის ბიოლოგიაში ფაქტადაა მიჩნეული. დარწმუნების თეორიას ევოლუციის ძირითად ფაქტორად ბუნებრივი გადარჩევის გამოცხადების შესახებ საყოველთაო მხარდაჭერა არ მოუპოვებია, ვიდრე XX საუკუნის 30-40-იან წლებში „ევოლუციის სინთეზური თეორიის“ არ ჩამოყალიბდა.
4. ევოლუციური თეორია განვითარდა ევოლუციის სინთეზური თეორიის მიერ ისეთი კანონზომიერებების შესწავლის შედეგად, რომლებიც ხსნიან ევოლუციურ პროცესს. ასეთ კანონზომიერებებს განეკუთვნება შემდეგი კანონზომიერებები: ა) ფენოტიპური თვისებების გენეტიკური ცვლილება შემთხვევითი მუტაციის და რეკომბინაციის შედეგად ხდება; ბ) პოპულაციებში ალელების სიხშირის და გენოტიპთა თანაფარდობის ცვლილებამ შესაძლოა თაობათა განმავლობაში გენოტიპების შეცვლა გამოიწვიოს; გ) გენოტიპთა სიხშირის ცვლილება შეიძლება შემთხვევითი დრეიფის (გენების მიმოცვლის) ან გენოტიპებს შორის კანონზომიერი, თანმიმდევრული განსხვავების შედეგად მოხდეს, რაც სიცოცხლის უნარიანობაზე და გამრავლების სიჩქარეზე (ბუნებრივი გადარჩევა) აისახება; დ) გენეტიკური დრეიფის და ბუნებრივი გადარჩევის განსხვავებული წარმოშობის შედეგად სახეობათა პოპულაციები დივერგირებენ და რეპროდუქციულად იზოლირებულ სახეობებად ყალიბდებიან.
5. ევოლუციურ ბიოლოგიას მნიშვნელოვანი წვლილი შეაქვს არა მხოლოდ ბიოლოგიური დარგების განვითარებაში, არამედ ისეთ დარგებშიც იჭრება, როგორცაა მედიცინა, სოფლის მეურნეობა, კომპიუტერული მეცნიერება. მნიშვნელოვანად აღრმავებს ჩვენს ცოდნას საკუთარი წარმომავლობის შესახებ.
6. დარწმუნების თეორიამ დასავლურ ამროვნებაში რევოლუცია მოახდინა და ბუნებრივი წესრიგის ფორმად უძრავობის ნაცვლად ცვლილება გამოაცხადა. ბიოლოგიური მოვლენები, მათ შორის ერთი შეხედვით ვინმეს შექმნილი მოვლენები, მატერიალური მიზეზებით შეიძლება აიხსნას ღვთაებრივი ქმნილების მოშველიების გარეშე. ცოცხალ სამყაროში, გარდა ადამიანთა მოქმედებისა, მიზნები და დანიშნულება არ არსებობს.
7. ევოლუციური ბიოლოგია, ისევე როგორც სხვა საბუნებრივმეტყველო მეცნიერებები, არ განიხილავს მორალისა და ეთიკის საკითხებს. მას თეოლოგიური საკითხების, მათ შორის ღმერთის არსებობის დამტკიცება ან უარყოფა არ შეუძლია. უამრავი ადამიანი თვლის, რომ ევოლუცია ბიბლიური ტექსტების ზოგიერთ მონაკვეთთან შეუსაბამობაში მოდის, თუმცა რელიგიურ რწმენას არ უპირისპირდება.



### ტარიმინები და ცნებები

|                                 |                                  |
|---------------------------------|----------------------------------|
| ადაპტაცია ჰიპოთეზა              | ევოლუცია (ბიოლოგიური ევოლუცია,   |
| კრეაციონისტული მოძრაობა შექმნილ | ბუნებრივი გადარჩევა              |
| ნიშან-თვისებათა მემკვიდრეობა    | ორგანული ევოლუცია) პოპულაცია     |
| წარმოშობა ცვლილებასთან ერთად    | ევოლუციური სინთეზი (=თანამედროვე |
| მაკროევოლუცია                   | თეორია                           |
| ესენციალიზმი მიკროევოლუცია      | სინთეზური თეორია) უნიფორმიზმი    |

### დამატებითი ლიტერატურა

ნიგნის თითოეული თავის ბოლოში მოყვანილი ნაშრომები სამეცნიერო ლიტერატურის მრავალმხრივი და მნიშვნელოვანი ნიმუშია. ტექსტში მითითებული შრომები ასევე მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს.

მკითხველი აუცილებლად უნდა გაეცნოს დარვინის ნიგნის *Darwin: "The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life"*; რაღაც ნაწილს მაინც. სასურველია მეექვსე გამოცემის (1872) გადაკითხვა. ვიქტორიანულ პროზასთან შეგუების შემდეგ დარვინის ოსტატობა, დეტალებში ჩაღრმავება, სისრულე და შეხედულებები ნამდვილად მოგხიბლავთ.

დარვინის ბიოგრაფიებიდან საუკეთესოა ჯანეტ ბრაუნის ორნაწილიანი ნიგნი. Janet Brown: „*Charles Darwin: Voyaging*“ და „*Charles Darwin: The power of place* (Knopf, New York, 1995 and 2002 respectively), ასევე „*Darwin*“ by A. Desmond and J. Moore (Warner Books, New York, 1991). ამ უკანასკნელ ნიგნში აღწერილია დარვინის მეცნიერულ თეორიებზე მე-19 საუკუნის ინგლისის რელიგიური, ფილოსოფიური და ინტელექტუალური კლიმატის გეგავლება. იხ. აგრეთვე P. J. Bowler: „*Charles Darwin: The man and his influence*“ (Blackwell Scientific, Cambridge, UK 1990). ამ ნიგნში ყურადღება გამახვილებულია მეცნიერულ საკითხებზე. აგრეთვე გაეცანით J. Bowlby: „*Charles Darwin: A biography*“ (W.W. Norton, New York, 1991) სადაც მეტი ყურადღება დარვინის პირად ცხოვრებას ეთმობა.

ევოლუციური ბიოლოგიის ისტორიაზე შექმნილი შრომებიდან მნიშვნელოვანია P.J. Bowler: „*Evolution: The history of an idea*“ (University of California Press, Berkeley, 1989), ასევე E. Mayr: „*The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*“ (Harvard University Press, Cambridge, M.A. 1982), ეს ნიგნი სისტემატიკის, ევოლუციური ბიოლოგიის და გენეტიკის დეტალური, თანმიმდევრული ისტორიაა და ევოლუციური სინთეზის სფეროში მოღვაწე ერთ-ერთი მთავარი ფიგურის პერსონალურ ხედვასაც ატარებს. ასევე საინტერესოა E. Mayr and W.B. Provine (eds.): „*The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of biology*“ (Harvard University Press, Cambridge, M.A. 1980), სადაც მოყვანილია ისტორიკოსების და ბიოლოგების ნარკვევები.

კრეაციონიზმის სოფიზმების შემცველი და მეცნიერებისა თუ კონკრეტულად ევოლუციური ბიოლოგიის ბუნების ამსახველი თანამედროვე ნიგნებიდან აღსანიშნავია R.T. Pennock: „*Tower of Babel: The evidence against the New Creationism*“ (M.I.T. Press, Cambridge, MA, 1999); B.J. Alters and S.M. Alters: „*Defending evolution: A guide to the creation/evolution controversy*“ (Jomnes and Bartlett, Sudbury, MA, 2001) და M.Pigliuccio: „*Denying evolution: Creationism, scientism, and the nature of science*“ (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002).

### ამოცანები და სადისკუსიო თემები

- როგორ აერთიანებს ევოლუცია ბიოლოგიურ მეცნიერებებს? რა თეორიებს შეუძლია იგივე ამოცანის შესრულება?
- იმსჯელეთ როგორ შეიძლება ახსნას ადამიანის ზოგიერთი ნიშან-თვისება კრეაციონისტმა და ევოლუციონისტმა მეცნიერმა და რა შედეგებს გვაძლევს მათი განსხვავებული ხედვა. ასეთი ნიშან-თვისება შეიძლება იყოს თვალი, სიბრძნის კბილი, ყოველი ინდივიდისთვის განსხვავებული თითის ანაბეჭდი, ხელზე ხუთი თითი და არა სხვა რაოდენობა, ინფექციებისადმი რეზისტენტულობა, ტემპერატურის მომატება დაავადებისას, სექსუალური ორიენტაციის ვარიაცია, სიცოცხლის შემლუღული ხანგრძლივობა.
- გაანალიზეთ რაღაც უოლდო ემერესონის შემდეგი სტროფი:  
„ჭია ადამიანად ქცევას ცდილობს  
და ყოველგვარ ფორმას იღებს“  
რა დარვინამდელ ცნებებს ასახავს ეს სტროფი? რა შეცდომას იპოვის მასში ევოლუციონისტი?



4. 2001 წლის თებერვალში გამოცხადდა, რომ მკვლევართა ორმა ჯგუფმა ადამიანის მთლიანი გენომის სექვენირება წარმატებით დაასრულა. თუ ადამიანები, ისევე როგორც სიცოცხლის ყველა სხვა ფორმა, საერთო წინაპრისგან წარმოიშვნენ, ამის რა მტკიცებულებას ვიპოვებთ ადამიანის გენომში? როგორ გვეხმარება ევოლუციის ისტორია და პროცესები გენომური თანმიმდევრობების მონაცემების ინტერპრეტაციასა და გააზრებაში?
5. როგორ შეიძლება პათოგენური ბაქტერიის ანტიობიოტიკებისადმი მდგრადობის ევოლუციის შენელება ან შეწყვეტა? რა უნდა იცოდეთ ამ მიზნის მისაღწევად?
6. უნდა ისწავლებოდეს თუ არა სასწავლებელში ევოლუცია და კრეაციონიზმი ერთდროულად?
7. გამოიყენეთ ნებისმიერ კარგ ბიბლიოთეკაში ხელმისაწვდომი ლიტერატურა და იმსჯელეთ, თუ როგორ აისახა „დარვინის რევოლუცია“ ფილოსოფიაზე, ლიტერატურაზე, ფსიქოლოგიაზე და ანთროპოლოგიაზე.

# სიცოცხლის ხე: კლასიფიკაცია და ფილოგენეზი

# 2

დაახლოებით 2000 მილიონი წლის წინ, ჩვენს ნაწლავებში მცხოვრები *Escherichia Coli*-ისგან არც ისე განსხვავებული ბაქტერია სხვა ბაქტერიისმაგვარი ორგანიზმის უჯრედში ჩასახლდა. სიმბიოზი წარმატებული გამოდგა, რადგან თითოეული ბაქტერია მეორეს ბიოქიმიურ სამსახურს უწევდა. მასპინძელ ბაქტერიაში ბირთვი, ქრომოსომები და მიტოზური

თითისტარა ჩამოყალიბდა, ხოლო სტუმარი ბაქტერია მიტოქონდრიად გარდაიქმნა. უძველესმა ეუკარიოტმა სხვადასხვაგვარი ერთუჯრედიანი შთამომავლობა წარმოქმნა. ზოგიერთი შთამომავალი შემდგომში მრავალუჯრედიანად ჩამოყალიბდა. მიტოზის შედეგად წარმოქმნილი უჯრედები ერთად დარჩა და გენების ექსპრესიის რეგულირების მექანიზმები ჩამოყალიბდა, რის შედეგადაც უჯრედთა ჯგუფებმა სხვადასხვა ქსოვილები და ორგანოები შექმნა. ერთ-ერთი ამგვარი ევოლუციური შტო მწვანე მცენარეებს ეკუთვნის, ხოლო სხვები სოკოების და ცხოველების ჩამოყალიბებას ასახავს.

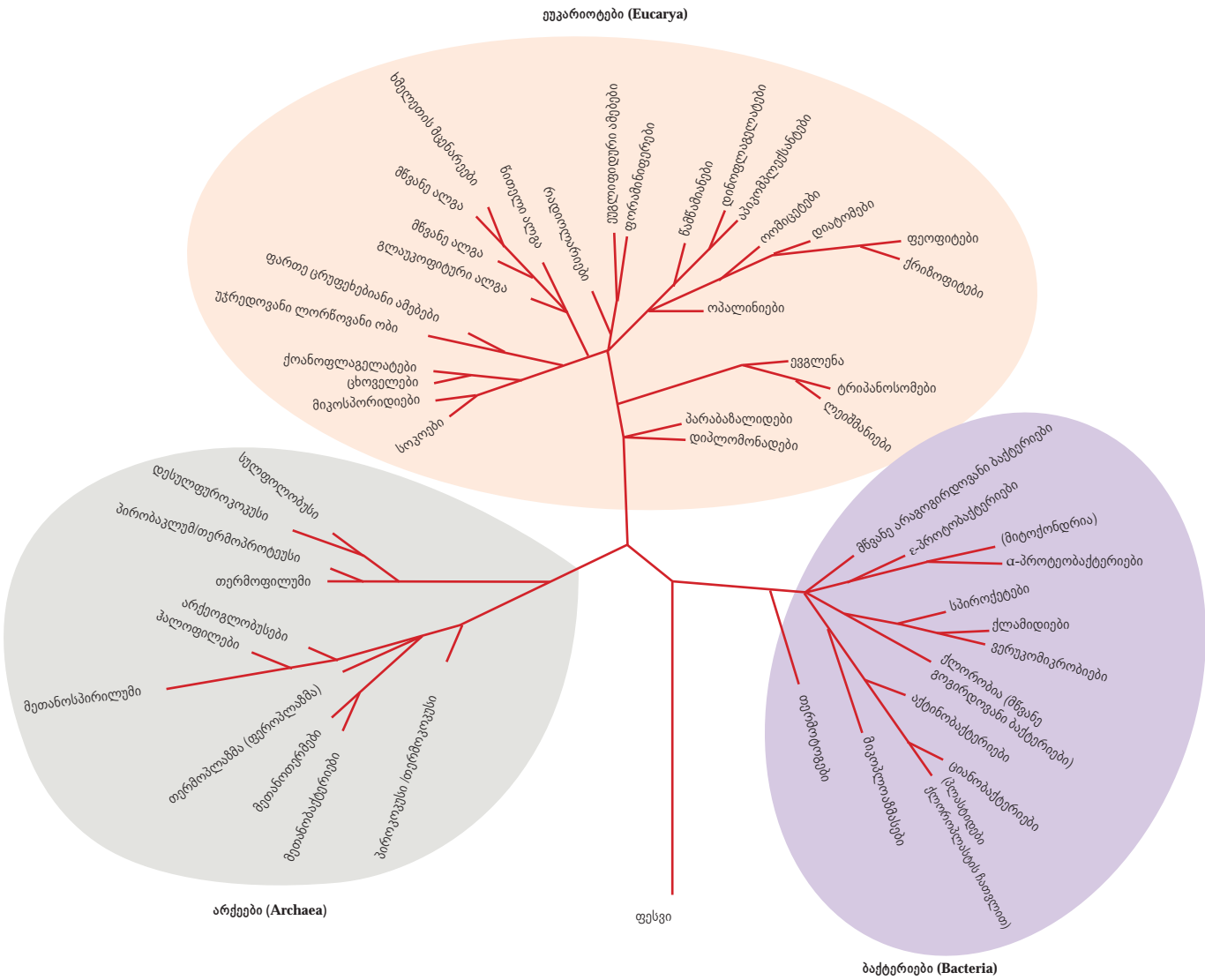


როგორ ხდება ორგანიზმების კლასიფიკაცია? სურათზე გამოსახულ ცხოველს კიდურები არ აქვს, თუმცა გველი არ არის და რაოდენ გასაკვირიც არ უნდა იყოს, უფრო ხელიკი - ამერიკული გველბოკერა (*Ophisaurus ventralis*). ეს ხელიკი ბოხმეჭისებრთა ოჯახში გაერთიანებული 80 სახეობიდან (ოჯახი Anguillidae) ერთ-ერთია. ამ ოჯახის ფორმებს სხეულის გასწვრივ გამავალი ჩაღრმავება მოეპოვება. გველებს სრულიად განსხვავებული ქერცლი, ქალა და მინაგანი აგებულება აქვთ (Photo © John Cancalosi/AGE Fotostock).

დაახლოებით 600-1000 მილიონი წლის წინ, ცხოველთა ერთ-ერთმა წინაპარმა სახეობამ დასაბამი მისცა ორი სახეობის წარმოშობას, რომლებიც თავის მხრივ ორი სრულიად განსხვავებული სახეობის წინაპრებად იქცნენ. ერთ-ერთი წინაპრიდან ზღვის ვარსკვლავები, ზღვის ზღარბები და სხვა კანეკლიანები ჩამოყალიბდა, ხოლო მეორე წინაპრიდან ქორდიანები. ზოგმა ქორდიანმა ხერხემლიან ცხოველებს დაუდო სათავე. უძველესი ხერხემლიანებისგან წარმოშობილ სახეობათა უმეტესობა თევზებია, თუმცა ისინი ტეტრაპოდების (ოთხფეხა ხერხემლიანების) წინაპრებადაც შეგვიძლია მივიჩნიოთ. ხმელეთზე მცხოვრები პირველი ტეტრაპოდის გაჩენიდან დაახლოებით 150 მილიონი წლის შემდეგ მისი შთამომავლები ძუძუმწოვრების ჩამოყალიბებამდე მივიდნენ. დაახლოებით 125 მილიონის წლის შემდეგ ძუძუმწოვრები მრავალ ჯგუფად დაიყვნენ. ამ ჯგუფებს შორის არიან პირველი პრიმატები. ზოგიერთი პრიმატი დროთა განმავლობაში დაპატარავდა, სხვებს კუდები გაუჩნდათ, ხოლო კიდევ სხვები მოზრდილი, უკუდო მაიმუნების წინაპრები გახდნენ. დაახლოებით 14 მილიონი წლის წინ, ერთ-ერთი ამგვარი მაიმუნიდან ერთის მხრივ აზიური ორგანგუტანგი, ხოლო მეორეს მხრივ მისი აფრიკული ანალოგი წარმოიშვა. აფრიკული შთამომავლობა მოგვიანებით გორილად და სხვა სახეობებად დაიყო. დაახლოებით 6-8 მილიონი წლის წინ, ამ სახეობების ერთი განშტოებიდან წარმოიშვა თანამედროვე შიმპანზე, ხოლო მეორე განშტოებაში სხეულის მდგომარეობა, ფეხები, ხელები და ტვინი სწრაფად ევოლუირდა და ჩვენი შორეული წინაპარიც ასე მოველინა ქვეყანას.

**სურ. 2.1.** ფილოგენეზური ხე. ძირითად განშტოებებს შორის ნათესაური კავშირი ძირითადად დაფუძნებულია დნმ-ის თანმიმდევრობებზე განსაკუთრებით კი გენებზე, რომლებიც აკოდირებენ რიბოსომულ რნმ-ს. სიცოცხლის იმპერია სამ დომენად (Archaea, Eubacteria, Eucarya) იყოფა. ყველაზე შედარებით ახალი საერთო წინაპარი Archaea-ს და Eucarya-ს ყავს. ხეზე გამოსახული ტაქსონების უმეტესობა ერთუჯრედიანია (After Baldauf et al. 2004).

სწორედ ასე გვესმის ჩვენი ისტორიის მნიშვნელოვანი მონაკვეთები, რომელთა განმავლობაში, ხატოვნად რომ ვთქვათ, სახეობა თანამედროვე ადამიანი გიგანტური სიცოცხლის ხის მხოლოდ ერთი ტოტია (ისტორიას უფრო დეტალურად მე-5 და მე-7 თავებში ჩავუდრმავდებით). დროთა განმავლობაში წინაპარი სახეობა იტოტება და ორი სახეობა ჩნდება, რომელთა თვისებები განსხვავებულია. შემდეგ თავად ეს სახეობებიც განიტოტება და მათი შთამომავლობა წინაპრისგან კიდევ უფრო განსხვავებული ხდება. განშტოებებად დაყოფის და ცვლილების პროცესი მილიონობის წლის განმავლობაში უთვალავჯერ მეორდება და ხის



ძირითად მდებარე ერთი წინაპარი ორგანიზმისგან მილიონობით განსხვავებული ორგანიზმი ჩნდება (სურ. 2.1).

ევოლუციონისტმა ბიოლოგებმა სიცოცხლის ხის „აგების“ ანუ „განლაგების“ წესი შეიმუშავეს, რათა ორგანიზმების **ფილოგენეტიკური** ან გენეალოგიური კავშირები შეეფასებინათ (ანუ გაეგოთ რომელ სახეობებს ჰყავთ შედარებით ახალი წინაპარი და რომელი სახეობები მოდიან უფრო შორეული **საერთო წინაპრისგან**). ნათესაური კავშირების გამოსახულება თავისთავად განსაცვიფრებელია (გიფიქრიათ ოდესმე, რომ ზღვის ვარსკვლავებთან, პუპლებთან ან სოკოებთან რაიმე კავშირი გაქვთ?) და ამავე დროს ევოლუციური ისტორიის მრავალი ასპექტის გააზრების საფუძველია. მაგალითად, მისი საშუალებით შეგვიძლია გავიგოთ, თუ რა გზით ჩამოყალიბდა სხვადასხვა ნიშნები და თვისებები.

ჩვენ ევოლუციურ ისტორიაზე უშუალო დაკვირვება არ შეგვიძლია, ამიტომ შერლოკ ჰოლმსის მსგავსად დედუქციური ლოგიკა უნდა გამოვიყენოთ. ადამიანის წარმოშობის ისტორიის რამდენიმე მონაკვეთის, კერძოდ გარკვეული მოვლენების დათარიღება მოპოვებული ნამარხი ნაშთების საშუალებით ხერხდება. მიუხედავად ამისა, ისტორიის უმეტესი ნაწილი ცოცხალი ორგანიზმების შესწავლის შედეგად ზუსტდება და ნამარხი ნაშთები ნაკლებად გვეხმარება. წინის ამ თავში რამდენიმე მეთოდს გავცნობთ, რომელთა საშუალებით ფილოგენეტიკური კავშირების შესწავლა არის შესაძლებელი და შემდეგ ვნახავთ, თუ როგორ აისახება ნათესაური კავშირების გააზრება ორგანიზმთა კლასიფიკაციაზე. მომდევნო თავში ზოგიერთ გავრცელებულ ევოლუციურ სტრუქტურას გავცნობთ, რომელთა დადგენაც მეცნიერებმა შეძლეს.

## კლასიფიკაცია

ფილოგენეტიკური ანალიზი ანუ სახეობათა ნათესაური კავშირების კვლევა ისტორიულად მჭიდროდ არის დაკავშირებული ორგანიზმთა კლასიფიკაციასა და ნომენკლატურასთან (**რასაც ტაქსონომია ეწოდება**). ორივე სფერო **სისტემატიკის** შემადგენელია ნაწილია.

მე-18 საუკუნის დასაწყისში ევროპელ ნატურალისტებს სწამდათ, რომ სახეობები ღმერთმა რაღაც მოწესრიგებულ სქემაზე დაყრდნობით შექმნა და ამ შეხედულებას პირველ თავში უკვე გავცანით. აქედან გამომდინარე, „შემოქმედის გეგმის“ გასაგებად მორწმუნეობა საჭირო და შემოქმედის ნაღვანის აღწერის საშუალებით „ბუნებრივ“, ნამდვილ კლასიფიკაციას მივანებთ. კლასიფიკაციის სქემა, რომელიც მე-18 საუკუნეში გამოიყენებოდა და დღესაც არ დაუკარგავს აქტუალობა, შვედ ბოტანიკოს კარლ ლინეს (1707-1778) ეკუთვნის. ლინემ **ბინომიალური ნომენკლატურა** დაამკვიდრა. ბინომიალური ნომენკლატურა ორნაწილიან დასახელებათა სისტემაა, სადაც გვარის სახელწოდება და სახეობის კონკრეტული სახელი შედის (მაგალითად, Homo sapiens). მან შემოიღო სახეობების **იერარქიული კლასიფიკაცია**, სადაც ჯგუფები უფრო მობრძილ ჯგუფებში შედის (მაგალითად, გვარები ერთიანდება ოჯახში, ოჯახები – რიგში.) (A ჩანართი). კლასიფიკაციის დონეები, მაგალითად სამეფო, ტიპი, კლასი, რიგი, ოჯახი, გვარი და სახეობა **ტაქსონომიური კატეგორიებია**, ხოლო ორგანიზმთა კონკრეტული ჯგუფი რაიმე კატეგორიული რანგისა და მას **ტაქსონი** ეწოდება. მაშასადამე, მაკაკა-რეზუსი (Macaca mulatta) გვარ მაკაკაში (Macaca), Cercopithecae-ს ოჯახში და პრიმატების რიგში (Primates) შედის. Macaca, Cercopithecae და Primates არის პრიმატების ტაქსონომიური კატეგორია. იგი გვარის, ოჯახის და რიგის დამახასიათებელი ტაქსონებია. გარდა ჩამოთვლილისა, სისტემატიკაში შუალედური ტაქსონომიური კატეგორიაც გამოიყენება, როგორცაა **ზოოზახი და ქვესახეობა**. ლინე სახეობებს შედარებით **მაღალი დონის ტაქსონებში** აერთიანებს და ისეთ ნიშნებს იყენებს, რომლებიც მისი რწმენით ღმერთის სქემაში ნათესაურობაზე მიუთითებენ. მაგალითად, ლინესთვის პრიმატების რიგი „ოთხი ზედა, წინა და პარალელური კბილით და მკერდის ორი კერტით“ ხასიათდება. მიუხედავად ამისა, ევოლუციური თვალთახედვის გარეშე ძუძუმწოვრების კლასიფიკაცია კბილებზე და არა მაგალითად შეფერილობაზე ან მომამე დაყრდნობით ობიექტურ საფუძველს მოკლებულია.

1859 წელს „სახეობათა წარმოშობის“ გამოქვეყნების შემდეგ ევოლუციამ დიდი მნიშვნელობა შეიძინა. როგორც პირველ თავში გავცანით, დარჯინმა გალაპავოსის არქიპელაგზე დაკვირვებისას შენიშნა, რომ სხვადასხვა კუნძულებზე მსგავსი, მაგრამ ერთმანეთისგან განსხვავებული მქირდავები სახლობენ. მან ივარაუდა, რომ სხვადასხვა სახეობის მქირდავები ერთი საერთო წინაპრისგან იღებენ სათავეს, მაგრამ დროთა განმავლობაში განსხვავებას იძენენ. ამ მოსაზრებიდან გამომდინარე, მქირდავების წინაპარი კიდევ უფრო შორეული წინაპრისგან განსხვავდება და იმ შორეულ წინაპრებს კიდევ განსხვავებული შთამომავლობის, მაგალითად ამერიკული მქირდავების გაჩენა შეეძლოთ. ამ ლოგიკით რომელიმე წინაპარი შესაძლოა ფრინველთა ყველა სახეობის საერთო წინაპარი იყოს.

ამის შემდეგ დარჯინი მივიდა დასკვნამდე, რომ წინაპარი სახეობები ორ შთამომავალ სახეობად იყოფიან, რომლებიც თავდაპირველად ერთმანეთს გვანან, მაგრამ დროთა განმავლობაში განსხვავებას იძენენ (**დიფერენციას განიცდიან**). თითოეული მიღებული სახეობა შემდგომში კვლავ იყოფა და ორ შთამომავალ სახეობას გვაძლევს. ეს პროცესი სიცოცხლის ისტორიის განმავლობაში მუდმივად მეორდება. აქედან გამომდინარე, დარჯინს „ახლო მონათესავე“ სახეობების ცნება შემოაქვს. ამგვარი სახეობები საფუძველს



## ჩანართი 2A. ტაქსონომიური პრაქტიკა და ტერმინოლოგია

ორგანიზმთა სტანდარტიზებული დასახელებების გამოყენება მეცნიერთა ურთიერთობისთვის აუცილებელია. სახელების სტანდარტიზაციის უზრუნველსაყოფად ტაქსონომიაში პროცედურული წესები ჩამოყალიბდა.

სახეობათა უმეტესობას სახელწოდებას ტაქსონომები აძლევენ, რომლებიც ორგანიზმთა კონკრეტული ჯგუფის ექსპერტები არიან. ახალი სახეობა შეიძლება იყოს ჯერ კიდევ აღმოჩენილი (მაგალითად, ზღვის სიღრმეში მცხოვრები რაიმე ორგანიზმი). გარდა ამისა, სახელწოდების არმქონე მრავალი სახეობა სამუშეო კოლექციებში ინახება და აღწერას მოელის. უფრო მეტიც, ერთი ადრე აღწერილი სახეობა ყურადღებით შესწავლის შემდეგ შეიძლება ორი ან მეტი ძალიან მსგავსი სახეობა აღმოჩნდეს. ჯგუფის რევიზიის ანუ მრავალმხრივი ანალიზის ჩამატრებული ტაქსონომი სახეობებს სახელს ხშირად არქმევს. სახეობის სახელწოდება ლეგალურია, თუ ის ჟურნალში ან სამოგადობისთვის ხელმისაწვდომ რაიმე კერძო პუბლიკაციაში გამოქვეყნდა.

სახეობის სახელწოდება გვარის დასახელებისა და კონკრეტული ეპითეტისგან შედგება. ორივე სიტყვა ლათინური ან ლათინიზებულია და დახრილი შრიფტით იწერება. ენტომოლოგიაში და რამდენიმე სხვა დარგში სახელწოდების ავტორის სახელიც ფიგურირებს. მაგალითად, ხორბლის ფესვის ხოჭოს სახელწოდებაა *Diabrotica virgifera lekonti*.

სახეობათა სახელწოდებებზე უამრავი წესი მოქმედებს (მაგალითად, გვარი და კონკრეტული ეპითეტი გრამატიკულ სქესთან უნდა იყოს შესაბამისობაში. (ვირთავგას სახელწოდებაა *Rattus norvegicus* და არა *Rattus norvegica*), სასურველია სახელწოდებას მნიშვნელობა ჰქონდეს, თუმცა ამის აუცილებლობა არ არსებობს [მაგალითად, ოქროსფრთიანი მგალობელი ფრინველისთვის *Vermivora* („ჭიების

მჭამელი“) *Chrysoptera* („ოქროსფრთიანი“]), ტაქსონომი ხშირად სხვა მეცნიერის სახელს ან გვარს იყენებს. მაგალითად *Rana warschewitschii* „ვარშევიჩის ბაყაყი“, მაგრამ ეს არ არის აუცილებელი.

ტერმინოლოგიის პირველი წესის თანახმად, ცხოველების ან მცენარეების ორ სახეობას ერთი და იგივე სახელწოდება არ შეიძლება ჰქონდეს (დასაშვებია ერთი და იგივე სახელწოდების გამოყენება მცენარის და ცხოველის გვარისთვის. მაგალითად, *Alsophila* გვიმრის და ჩრჩილის გვარის სახელწოდებაა). მეორე წესი პრიორიტეტულობისაა: ტაქსონის მისაღები სახელწოდება ხელმისაწვდომთაგან უძველესი უნდა იყოს. თუ ორმა მეცნიერმა ერთი და იგივე სახეობას ორი სხვადასხვა სახელწოდება მიანიჭა, მაშინ მართებული სახელწოდება უფრო ადრე დარქმეულია, ხოლო ახალ სახელწოდებას სინონიმი ეწოდება. ასევე ხშირად ხდება, როდესაც ორ ან მეტ სახეობას ერთი და იგივე სახელწოდება აქვს. ამ შემთხვევაში სახეობის აღსანიშნავად ავტორის მიერ გამოყენებული სახელწოდება გამოიყენება. გაუგებრობის თავიდან ასაცილებლად ავტორი სახეობის ერთ წარმომადგენელს (ტიპურ სახეობას ანუ ჰოლოტიპს) არქმევს სახელს, ხოლო მის შემდგომ მოღვაწე მეცნიერთა ამოცანაა განსაზღვრონ, თუ მსგავსი სახეობებიდან რომელმა უნდა ატაროს ეს სახელწოდება. ჰოლოტიპს ჩვეულებრივ თან ახლავს სხვა სახეობებიც (პარატიპები) და ისინი მუზეუმში ან ჰერბარეუმში ინახებიან.

გვარის რევიზიისას ტაქსონომს ტაქსონომიაში ცვლილებები შეაქვს. ამგვარი ცვლილების მაგალითებია:

- ძველი ავტორების მიერ სხვადასხვა გვარში შეყვანილი სახეობები ერთ გვარში ერთიანდება, რადგან მათ შორის ახლო ნათესაური კავშირია აღმოჩენილი. ამგვარი სახეობები ეპითეტებს ინარჩუნებენ, ხოლო თუ მათი სხვა

გვარებში გადატანა ხდება, მაშინ ავტორის გვარი ფრჩხილებში იწერება;

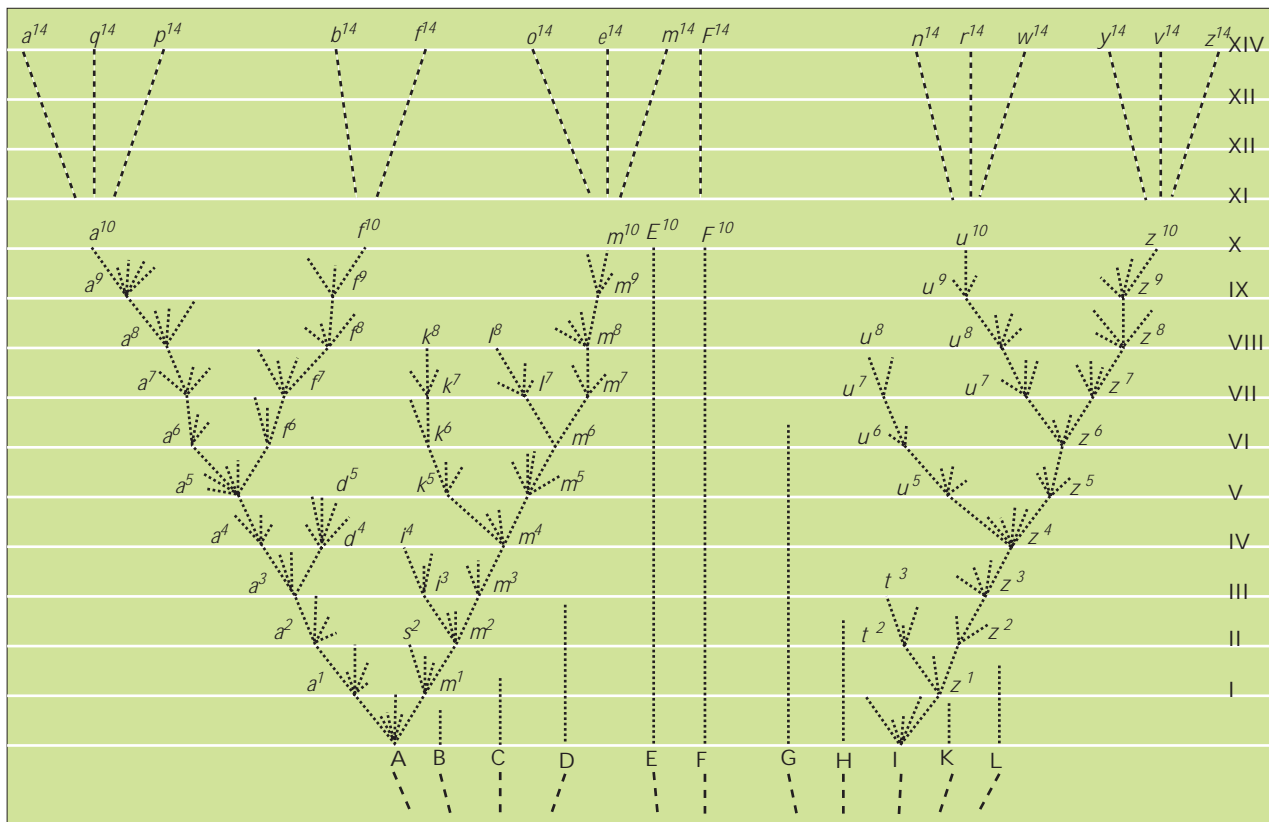
- სახეობები ერთი გვარიდან მეორეში გადააქვთ, რადგან ძველი გვარის წევრებთან მათ ახლო ნათესაური კავშირი არა აქვს;
- ადრე სხვადასხვა სახეობებად მიჩნეული ფორმები ერთი სახეობა აღმოჩნდება და სინონიმებად იქცევა;
- აღმოჩენილია ახალი სახეობები;

მაღალი დონის ტაქსონების დასათაურების წესები, სახეობებისა და გვარებისგან განსხვავებით, ზუსტი არ არის. ზოოლოგიაში (და სულ უფრო ხშირად ბოტანიკაშიც) ქვეოჯახების, ოჯახების და მოგჯერ ქვეკლასების სახელწოდებები ტიპური გვარიდან წარმოსდგება. მცენარეთა ოჯახების სახელწოდებების უმეტესობა - aceae ბოლოსართით მთავრდება. ზოოლოგიაში ქვეოჯახების სახელწოდებებს - inae ბოლოსართი ასრულებს, ხოლო ოჯახთა სახელწოდებებში იგივე მიზნისთვის - idae ბოლოსართი გამოიყენება. აქედან გამომდინარე, სახლის თავის გვარი *Mus* (ლათინური სიტყვიდან „mus“, „muris“, რაც თავის ნიშნავს Muridae ოჯახის და Murinae ქვეოჯახის ტიპური გვარია. Rosaceae ოჯახის ტიპური გვარი კი არის *Rosa* (გარდი). ოჯახზე მაღლა მდგომი კატეგორიებისთვის დაბოლოება ზოგ ჯგუფში სტანდარტიზირებულია, თუმცა არა ყველა ჯგუფისთვის. (მაგ. - formes, ფინგელების რიგებისთვის როგორიცაა Passeriformes - ბელურასნაირები, სადაც შედის *Passer* - ბელურა. გვარის დონეზე მაღლა მდგომი ტაქსონები დახრილი შრიფტით არ აღინიშნება და მათთვის ლათინური დიდი ასოები გამოიყენება. ამ სახელწოდებებისგან წარმომდგარი მზნიმელები და არსებითი სახელები დიდი ასოებით არ იწერება. მაშასადამე, murid-ები ან მღრღნელი murid-ები დიდი ასოების გარეშე შეგვიძლია დავწეროთ.

შედარებით თანამედროვე საერთო წინაპრისგან იღებენ, ხოლო შორეული ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს უფრო შორეული საერთო წინაპარი ყავთ. სახეობების საერთო ნიშნები, მაგალითად ხერხემალი, რაც ყველა ხერხემლიანს აქვს, ღმერთმა ყველა სახეობას ცალ-ცალკე კი არ უბოძა, არამედ ეს თვისება წინაპარ სახეობებში ჩამოყალიბდა. დარვინი გასაოცარი გაბედულებით ამტკიცებს, რომ ორგანიზმთა ყველა სახეობა და მათი შეუდარებელი მრავალფეროვნება ამგვარი მოვლენების განმეორების შედეგად ჩამოყალიბდა და სავარაუდოდ ყველა ცოცხალ არსებებს ერთი საერთო წინაპარი ჰყავს.

დარვინის თქმით, ჩვენამდე მოღწეული თუ გადაშენებული ყველა სახეობა „სიცოცხლეს ხეს“ ანუ ფილოგენეტიკურ ხეს ქმნის. ხის ერთმანეთთან ახლოს მდებარე ტოტები საერთო წინაპრისგან არც თუ შორეულ წარსულში წარმოშობილ ცოცხალ სახეობებს აღნიშნავს, ხოლო სხვადასხვა განშტოებებიდან გამოსული ტოტები უფრო ძველი წინაპრისგან წარმომდგარ სახეობებზე მიანიშნებს (სურ. 2.2). დარვინი ხის მეტაფორას პოეტური ენით აღწერს:





სურ. 2.2. ჰიპოთეტური, ფილოგენეტიკური კავშირების დარეგისტრირებული სქემა.

საგვარეულო შტოები სათავეს საერთო წინაპრებისგან იღებს და დღემდე შემორჩენილ თუ უკვე გადაშენებულ სახეობებს წარმოქმნის. დროის შუალედები ათასობით თაობას მოიცავს. დარეგინი X და XIV შუალედებში მომხდარი განშტოების დეტალების შესახებ არაფერს გვამცნობს. შემორჩენილი სახეობები (XIV დროში) A, F და I წინაპრებს შეგვიძლია მივაკუთვნოთ. ყველა სანყის საგვარეულო შტო გადაშენებულია. ჰორიზონტალური ღერძით ნაჩვენები მანძილი განსხვავების ხარისხს ასახავს (მაგალითად, სხეულის ფორმის განსხვავებას). დარეგინი აცნობიერებს, რომ ევოლუციის ტემპი იცვლება და ეს ფაქტი ღიაგრამაზე ნაჩვენები სხვადასხვა კუთხეებით აისახება. მაგალითად, F წინაპრის საგვარეულო შტო არსებითად არ შეცვლილა (From Darwin 1859).

ერთი და იგივე კლასის ცოცხალი არსებების ნათესაური კავშირები უზარმაზარი ხით შეგვიძლია წარმოვადგინოთ. ჩემი რწმენით, ამგვარი შედარება სიმართლესთან ახლოსაა. მწვანე და აყვავებული ტოტები ცოცხალ სახეობებს წარმოადგენს, ხოლო წინა წლებში გამოსული ტოტები შესაძლოა გადაშენებულ სახეობებად წარმოვიდგინოთ. მრდის ყველა პერიოდში მზარდი რტოები განტოტვას ყველა მხარეზე ცდილობს და გარშემო მდებარე რტოებსა და ტოტებს თრგუნავს, ისევე როგორც სახეობები და სახეობათა ჯგუფები სიცოცხლისთვის ბრძოლაში სხვა სახეობებს ებრძვიან. ხის ტოტები სულ უფრო მცირე ზომის ტოტებად იყოფა და ყველა ტოტი ოდესღაც აყვავებული რტოა. ტოტების განშტოების შედეგად წარსულში თუ აწმყოში გამოტანილი კვირტები ერთმანეთზე დაქვემდებარებული ჯგუფების ცოცხალი და გადაშენებული სახეობების კლასიფიკაციას ასახავს. როდესაც ხე პატარა ბუჩქი იყო, მხოლოდ ორი-სამი რტო ყვაოდა. დროის გასვლასთან ერთად რამდენიმე ძველი რტო გადარჩა, უზარმაზარ ტოტებად იქცა და თავადაც გამოიღო ახალი ტოტები. ხანგრძლივ გეოლოგიურ პერიოდში მცხოვრები სახეობებიდან მხოლოდ რამდენიმე შეძლო გადარჩენა და შეცვლილი შთამომავლობის დატოვება. მრდის დაწყების შემდეგ უამრავი ტოტი დალბა და ხიდან ჩამოვარდა. სხვადასხვა ზომის ამგვარი ტოტები სწორედ იმ ქვეკლასებს, ოჯახებს და გვარებს ასახავს, რომელთაც ცოცხალი წარმომადგენლები აღარ ყავთ და მხოლოდ ნამარხებიდან არიან ცნობილნი. ჩვენ დღესდღეობით მაინც ვხვდებით აქა-იქ გაბნეულ ძველ ტოტებს, რომელთაც გადარჩენა შეძლეს. სწორედ ამიტომ ვაწყდებით დროდადრო ისეთ ცხოველებს, როგორიცაა იხნისკარტა ან *Lepidosiren*\*. ეს ცხოველები სიცოცხლის ორ დიდ განშტოებას ერთმანეთთან აკავშირებენ და მომავლიდნებელ კონკურენციაში მათი გამარჯვება სავარაუდოდ დაცულ ადგილზე ცხოვრებით არის განპირობებული. კვირტები ახალ კვირტებს აძლევს დასაბამს და თუ ისინი სიცოცხლისუნარიანები არიან, ტოტები გამოაქვთ და გარშემო მდებარე სუსტ ტოტებს ფარავენ და კლავენ. სიცოცხლის დიდებული ხე მკვდარი და დამტვრეული ტოტებით დედამიწის ქერქს ავსებს, ხოლო დედამიწის მედაპირს ახალი და მშვენიერი განშტოებებით ფარავს“.

საერთო წარმომავლობის დარეგისტრირებული ჰიპოთეზა და იერარქიული კლასიფიკაცია რეალურ ისტორიულ პროცესს ასახავს, რომლის შედეგად ნამდვილი გენეალოგიური კავშირების მქონე და მეტ-

\* *Ornithorhynchus*, არის იხვის ნისკარტის მსგავსი ნისკარტის მქონე ცხოველი. ის არის პრიმიტიული, კვერცხის მდებელი ძუძუმწოვარი. *Lepidosiren* არის თანამედროვე ორმაგმსუნთქავი თევზების გვარი. ჯგუფი, რომელიც ტეტრაპოდების (ოთხ ფეხა ხერხეფლიანების) წინაპარს ახლოს ენათესავება და რომელიც ცნობილია ნამარხებიდან

ნაკლებად მონათესავე ორგანიზმები წარმოიშვნენ. ერთ ოჯახში შემავალ სხვადასხვა გვარებს უფრო მცირე რაოდენობით საერთო თვისებები აქვს, ვიდრე ერთ გვარში გაერთიანებულ სხვადასხვა სახეობებს, ვინაიდან გვარებს უფრო შორეული საერთო წინაპარი ჰყავს. ქვეკლასში შემავალი სხვადასხვა სახეობების საერთო წინაპარი კიდევ უფრო შორეულია და ამიტომ საერთო ნიშნების რაოდენობაც მცირეა. აქედან გამომდინარე, კლასიფიკაცია ევოლუციის რეალურ ისტორიას გარკვეულწილად ასახავს.

### ფილოგენეტიკური ისტორიის დადგენა

#### მსგავსება და საერთო წინაპრები

თუ დარგინის პოსტულატი დროთა განმავლობაში სახეობათა ცვლილების შესახებ მართებულია, მაშინ სხვადასხვა ტაქსონების დამფუძნებელ განტოტებათა ისტორიის დადგენა მსგავსება \_ განსხვავების ხარისხის გამოთვლით შეიძლება. ჩვენ თავდაპირველად ფილოგენეტიკური ისტორიის დადგენის მეთოდს უმარტივესი შემთხვევისთვის განვიხილავთ და შემდეგ მისგან მიღებულ შედეგებზე გადავალთ.

განვიხილოთ ორგანიზმის მახასიათებლები ანუ **ნიშნები**, რომლებიც სხვადასხვა ორგანიზმებში განსხვავებულია. მაგალითად, დარგინის მიერ გალაპაგოსის კუნძულებზე აღმოჩენილ კუთა სხეულის ზომი, კისრის სიგრძე და ბაკანის ფორმა განსხვავებულია (სურ. 2.3). სხვადასხვა ორგანიზმების ფილოგენეტიკური ანალიზისთვის გამოსადეგი ფენოტიპური მახასიათებლები მოიცავს როგორც გარეგან და შინაგან მორფოლოგიურ ნიშნებს, ასევე ქცევით, უჭრედის სტრუქტურულ, ბიოქიმიურ და ქრომოსომათა სტრუქტურის განსხვავებას. აშუამდ ევოლუციონისტები მოლეკულური ბიოლოგიის თეორიასა და მეთოდებს ფლობენ და ამიტომ ხშირად იყენებენ **დნმ**-ის თანამიმდევრობებს, სადაც თანამიმდევრობაში გარკვეულ ადგილებზე მდებარე ნუკლეოტიდის (A, T, C ან G) იდენტობა ასევე შეგვიძლია ნიშნად მივიჩნიოთ. **თითოეულ ნიშანს განსხვავებული ფორმა შეიძლება ჰქონდეს**, მაგალითად A ნუკლეოტიდი C-ს საპირისპიროდ ან გრძელი კისერი მოკლეს სანაცვლოდ.

პირველ ეტაპზე ოთხი სახეობისგან (1-4) შემდგარ ჯგუფს ვაკვირდებით, რომელსაც ჩვენთვის საინტერესო 10 ცვალებადი თვისება (a-j) აქვს. ჩვენ უნდა განვსაზღვროთ, რომელი სახეობები წარმოდგება ძველი და შედარებით ახალი საერთო წინაპრისგან. ეს ნიშნავს, რომ ჩვენ სახეობები 2.4 ა სურათზე გამოსახულის მსგავს ფილოგენეტიკურ ხეზე უნდა განვალაგოთ, რომელზეც ტოტის თითოეული წერტილი (კვანძი) ორი ევოლუციური (გენეალოგიური) შტოს საერთო წინაპარია. სიმარტივისთვის დავუშვათ, რომ თითოეულ თვისებას 0 ან 1 ფორმა გააჩნია. 0 წინაპრული ფორმაა, რომელიც ჯგუფის საერთო წინაპარს ახასიათებს, ხოლო 1 **შეძენილი ან წარმოებული** ფორმაა, რომელიც წინაპრული ფორმისგან ჩამოყალიბდა (მაგალითად, A მემკვიდრეობითი ფორმა C შეძენილი ფორმით შეიძლება შეიცვალოს, ასევე მემკვიდრეობითი წითელი თვალი შეძენილი ყვითელი თვალით შეიძლება შეიცვალოს და ეს პროცესი ევოლუციის განმავლობაში მიმდინარეობს). ზედსართავი სახელების „მემკვიდრეობითი“ და „შეძენილი“ ნაცვლად ხშირად ბერძნული სიტყვები **პლემიომორფული და ამორფული** გამოიყენება. ჩვენ თვისების ფორმაზე შეგროვებულ მონაცემებს სახეობების ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენისთვის ვიყენებთ.

2.4 ბ სურათზე გამოსახულია პიპოთეტური ფილოგენეტიკური, სადაც ოთხი სახეობა ერთი წინაპრისგან იღებს სათავეს. თითოეული ევოლუციური ცვლილება, მაგალითად ნიშნის  $a_0$  ფორმის  $a_1$  ფორმით შეცვლა, ტოტზე გაკეთებული შტრახით არის ნაჩვენები. ჩვენ რაიმე საერთო წინაპრისგან წარმოშობილ სახეობებს **მონოფილეტურ ჯგუფს** ვწოდებთ. 2.4 ა სურათზე ნაჩვენებია სამი მონოფილეტური ჯგუფი: 2+3 სახეობები, 1+2+3 სახეობები და 1+2+3+4 სახეობები. დავუშვათ 2.4 ბ სურათი ოთხი სახეობის ნამდვილ ფილოგენეზს გვიჩვენებს. შესაძლებელია თუ არა მონაცემების საშუალებით ამგვარი ფილოგენეზის დადგენა ან გამოთვლა?

ჩვენ შთამომავალი სახეობების თითოეული წყვილის მსგავსების დადგენა ნიშნების საერთო ფორმის რაოდენობის გამოთვლით შეგვიძლია. მაგალითად, პირველ და მეორე სახეობებს ნიშნების  $a_1, b_0, c_1$  და  $j_0$  ფორმა აქვთ, როგორც ეს 2.4 ა სურათის ნიშნების საერთო ფორმების მატრიცაზე გამოსახულია. ამ მატრიცაზე მეორე და მესამე სახეობები ყველაზე მსგავსებია და ყველაზე ახალი საერთო წინაპრისგან (მესამე წინაპრისგან) იღებენ სათავეს. პირველი სახეობა მეორე და მესამე სახეობას უფრო გავს, ვიდრე მეორე სახეობას და მათ საერთო წინაპარი (მეორე წინაპარი) ჰყავთ. მეორე სახეობასთან მთლიან ჯგუფს (1-3 სახეობებს) შორეული საერთო წინაპარი (პირველი წინაპარი) აკავშირებს. მოყვანილ მაგალითში მსგავსების ხარისხი საერთო წინაპრის ხანდამშობლობის სანდო

სურ. 2.3. გალაპაგოსის არქიპელაგის სხვადასხვა კუნძულებზე მცხოვრებ გიგანტურ კუთა ბაკანის ფორმა და კისრების სიგრძე განსხვავებულია, თუმცა ისინი ერთი და იგივე სახეობას (*Geochelone elephantopus*) მიეკუთვნებიან. (ა) უნაგირის ფორმის ბაკანის მქონე კუ (*G.e. hoodensis*) ესპანიოლას კუნძულიდან; (ბ) გუმბათის ფორმის ბაკანის მქონე კუ (*G.e. vandenburghi*) იმაბელას კუნძულიდან (Photo © Francois Gohier/Photo Researchers, Inc.)



მაჩვენებელია და მისი საშუალებით ფილოგენეტიკური ჯგუფების ანუ სახეობათა ფილოგენეზის დადგენა ხდება.

მოყვანილ ჰიპოთეტურ შემთხვევაში ვუშვებთ, რომ ნიშნების ფორმების მემკვიდრეობითობისა და შექცენილობის შესახებ ინფორმაცია გვაქვს. მსგავსების გამომისას ისეთ საერთო ნიშნებს ერთდროულად ვითვალისწინებთ, რომლებიც ნებისმიერი ორი სახეობის წარმოშობისას არ განვითარებულა (მაგალითად, პირველი და მეორე სახეობების საერთო მემკვიდრეობითი  $a_p$  ფორმა), და განვითარდა (მაგალითად,  $c_1$ ). თუ მხოლოდ ნიშნების საერთო **შექნილ** ფორმებს განვივალისწინებთ, განსხვავებულ მატრიცას მივიღებთ, სადაც მეორე და მესამე სახეობები ყველაზე მსგავსი იქნება, ხოლო პირველი სახეობა მეორე და მესამე სახეობების უფრო მსგავსი იქნება, ვიდრე მეოთხე სახეობის. ნიშნების საერთო შექნილ ფორმებს ზოგჯერ **სინაპომორფები** ეწოდება.

**სირთულეები ფილოგენეზის დადგენისას**

2.4 ა სურათზე ნიშნების ფორმების ცვლილების რაოდენობა ჯგუფის წინაპრიდან (ერთი წინაპრიდან) შთამომავალ სახეობებამდე დაახლოებით იგივეა. ეს ნიშნავს, რომ ევოლუციის სიჩქარე ევოლუციურ შტოებში დაახლოებით თანაბარია. ეს შემთხვევა გარდაუვალი არ არის. 2.4 ბ სურათზე დავუშვით, რომ მესამე წინაპარსა და მეორე სახეობას შორის ევოლუციის ტემპი ფილოგენეზში ყველაზე მაღალია. ამგვარი სხვაობა მეორე სახეობის **დნმ**-ის თანამიმდევრობაში მეტი ნუკლეოტიდური წყვილის ჩანაცვლებაზე მიუთითებს\*. ნიშნების საერთო ფორმების მატრიცა ამჯერად გვიჩვენებს, რომ ყველაზე მეტად პირველი და მესამე სახეობები გვანან ერთმანეთს. აქედან გამომდინარე, შეიძლება შეცდომით ვიფიქროთ, რომ ეს სახეობები ყველაზე ახლო ნათესავები არიან, თუმცა ეს სიმართლე არ არის (ნათესაურობის ხარისხი საერთო წინაპრის სიახლოვეზე მიუთითებს და არა მსგავსებაზე). ამ შემთხვევაში მსგავსება ნათესაურობას ადეკვატურად არ ასახავს. ნიშნების საერთო შექნილი ფორმების რაოდენობა ზუსტად მიუთითებს, რომ მეორე და მესამე სახეობები ყველაზე ახლო ნათესავებია.

პირველ და მესამე სახეობებს არა მხოლოდ ნიშნების ერთი შექნილი ფორმა აქვთ ( $c_1$ ), არამედ ნიშნების ექვსი მემკვიდრეობითი ფორმაც გააჩნიათ ( $a_p, b_p, g_p, h_p, i_p, j_p$ ). მეორე სახეობამ ოთხი ევოლუციური ცვლილება განიცადა ( $g_1, h_1, i_1$  და  $j_1$ ), რომელიც მესამე სახეობას არ ახასიათებს, ამიტომ მეორე სახეობა მესამე სახეობას ნაკლებად გავს, ვიდრე პირველ სახეობას, თუმცა პირველ და მესამე სახეობებს შორის ნათესაური კავშირი მეტია. ტაქსონების მსგავსი შეიძლება იყოს ნიშნების საერთო მემკვიდრული ან შექნილი ფორმის გამო, თუმცა ტაქსონების საერთო თვისების მხოლოდ შექნილი ფორმა მიუთითებს **მონოფილეტურ** ჯგუფებზე და ფილოგენეზის წარმატებით დადგენის საშუალებას გვაძლევს. ნიშნების შექნილ ფორმებს, რომლებიც მხოლოდ ერთ გენეალოგიურ შტოს ახასიათებს, **აუტაპომორფები** ეწოდება და ისინი სხვა გენეალოგიურ შტოებთან კავშირებზე არ მიუთითებენ.

წინა მაგალითებში ყველა ნიშანი სრული ფილოგენეზის მანძილზე მხოლოდ ერთხელ იცვლებოდა. აქედან გამომდინარე, ნიშნების საერთო ფორმის მქონე ტაქსონები ამ ფორმას საერთო წინაპრისგან ცვლილების გარეშე მემკვიდრეობით იღებდნენ. ნიშნების ასეთ ფორმას **ჰომოლოგიური** ეწოდება (გაითვალისწინეთ, რომ ჩვენ შეგვიძლია ვისაუბროთ როგორც თვისების ჰომოლოგიურ ფორმაზე, ასევე ჰომოლოგიურ ნიშნებზე). ნიშნების ფორმა **ჰომოპლაზიურია**, თუ ის ორჯერ ან მეტჯერ განვითარდა და ერთიანი - უნიკალური წარმოშობა არ ახასიათებს. ასეთი თვისების მქონე ყველა ტაქსონი ნიშანს საერთო წინაპრისგან არ იღებს. 2.4ბ სურათზე სამი ჰომოპლაზიური ნიშანია ნაჩვენები. პირველ და მესამე სახეობაში  $g_1$  ფორმა  $g_0$ -დან განვითარდა, ხოლო  $h_1$  ფორმა პირველ და მეორე სახეობებში დამოუკიდებლად განვითარდა. ეს ორი ჰომოპლაზია **კონვერგენტული ევოლუციის** მაგალითია, როდესაც ორ ან მეტ ტაქსონში ნიშნების შექნილ ფორმას დამოუკიდებელი საფუძველი აქვს.  $j$  ნიშანი  $j_0$ -დან  $j_1$  ფორმამდე მეორე წინაპრის ევოლუციის შედეგად განვითარდა და შემდეგ მეორე სახეობაში  $j_2$ -მდე ევოლუციურად შებრუნდა (რევერსია განიცადა).

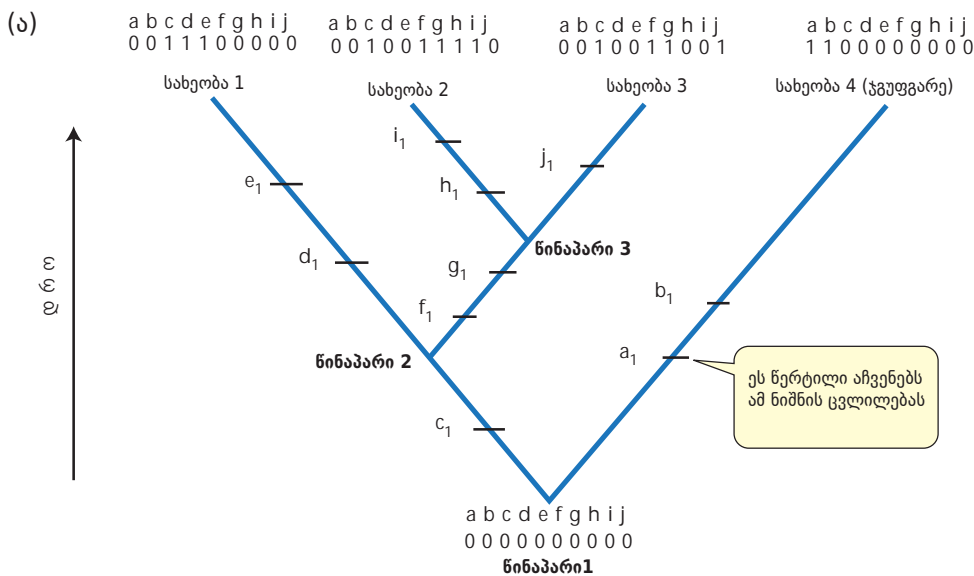
ჰომოპლაზიური ანუ კონვერგენტული ევოლუციის ან ევოლუციური შებრუნების შედეგად მიღებული ნიშნები ფილოგენეზის შესახებ ცრუ ინფორმაციას გვაწვდის. 2.4 ბ სურათზე  $g$  და  $j$  ნიშნები შეცდომით გვაუწყებს, რომ პირველი და მესამე სახეობები ყველაზე ახლო ნათესავები არიან.  $h$  ნიშანი ასევე მცდარად გვაუწყებს, რომ პირველი და მეორე სახეობები მონოფილეტურ ჯგუფს ქმნიან. მაშასადამე, ნიშნების საერთო შექნილი ფორმა მონოფილეტური ჯგუფის მტკიცებულებაა, თუ მათი შექცენა ერთხელ ხდება.

ბევრი სისტემატიკოსი ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენის თანამედროვე პრაქტიკას გერმანელ ენტომოლოგ უილი ჰენიგთან (1966) აიგივებს.

ჰენიგი აღნიშნავდა, რომ ტაქსონების მსგავსების მიზეზი შეიძლება იყოს 1) ნიშნების ერთხელ შექნილი

\* ნუკლეინის მჟავების კომპლემენტალური ფუძე წყვილების ჩანაცვლება, არის ერთ-ერთი ფუძე წყვილის ჩანაცვლება მეორით ანუ (A-T) -ს ჩანაცვლება სხვა წყვილით (G-C) -თი სახეობის მთელს პოპულაციაში. ასეთი ჩანაცვლება ხანდახან, მაგრამ არა ყოველთვის, ცვლის ამინომჟავების თანმიმდევრობას, რომელსაც განსაზღვრავს გენეტიკური კოდი. დეტალურად ეს პროცესი ახსნილი იქნება მერვე თავში.





ნიშნის მდგომარეობა (0 = წინაპრული 1 = შექმნილი) ნაჩვენებია ყოველი 10 ა-ჯ ნიშნისთვის

საერთო ნიშნები

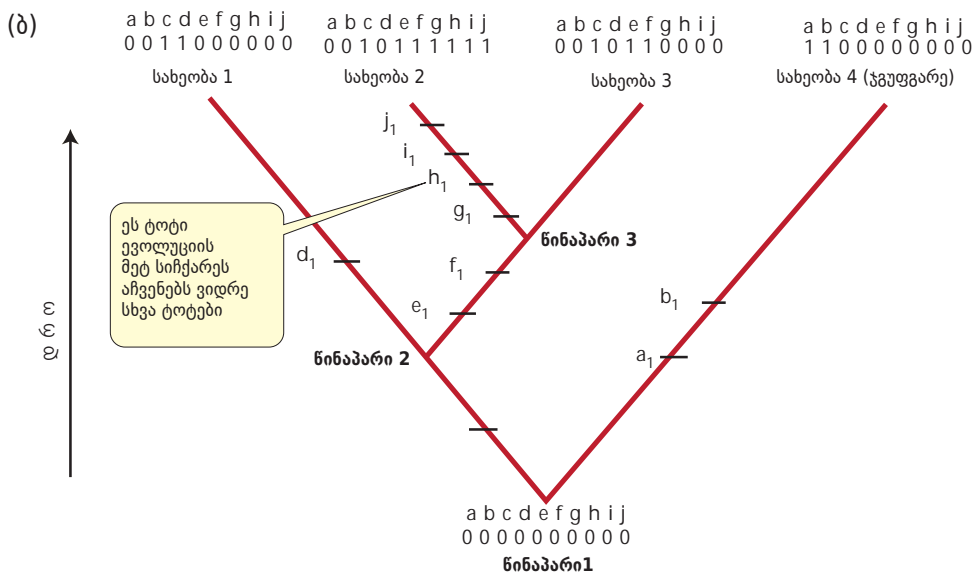
|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
|   | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | - | 4 | 5 | 5 |
| 2 |   | - | 7 | 3 |
| 3 |   |   | - | 4 |

სახეობა 1-ს აქვს 5 საერთო ნიშანი 4 სახეობასთან (f-j)...

საერთო შექმნილი ნიშნები

|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
|   | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | - | 1 | 1 | 0 |
| 2 |   | - | 3 | 0 |
| 3 |   |   | - | 0 |

...მაგრამ მათ არ გააჩნიათ საერთო შექმნილი ნიშნები



საერთო ნიშნები

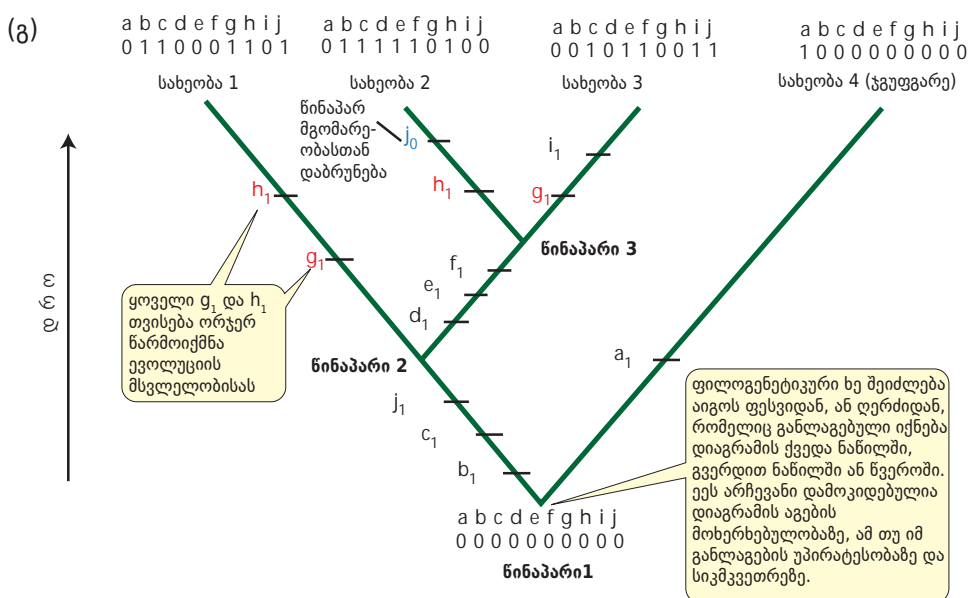
|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
|   | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | - | 3 | 7 | 6 |
| 2 |   | - | 6 | 1 |
| 3 |   |   | - | 5 |

სახეობა 1-ს და სახეობა 2-ს ნიშნების უმეტესობა საერთო აქვთ...

საერთო შექმნილი ნიშნები

|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
|   | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | - |   | 1 | 0 |
| 2 |   | - | 3 | 0 |
| 3 |   |   | - | 0 |

...მაგრამ სახეობა 2-ს და სახეობა 3-ს საერთო შექმნილი ნიშნების უმეტესობა აქვთ, აქედან გამომდინარე ისინი ახლო ნათესავები არიან



საერთო ნიშნები

|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
|   | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | - | 5 | 5 | 4 |
| 2 |   | - | 6 | 3 |
| 3 |   |   | - | 1 |

საერთო შექმნილი ნიშნები

|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
|   | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | - | 3 | 4 | 0 |
| 2 |   | - | 5 | 0 |
| 3 |   |   | - | 0 |



◀ **სურ. 2.4.** ფილოგენეტიკური ანალიზის მეთოდი მონაცემების სამი სიმრავლისთვის. 1-4 სახეობები ყოველი ხის თავშია ნაჩვენები, ხოლო ხის ბოლოზე საერთო წინაპარია გამოსახული. ათი ნიშნის (a-j) ფორმა (0 ან 1) პირველი წინაპრისთვის და დღემდე მოღწეული სახეობებისთვის არის გამოსახული. ტოტემზე გაცემებული, დასათაურებული შტრახები ნიშნების ფორმის ევოლუციურ ცვლილებებს გვიჩვენებს. თითოეული ხის მარჯვნივ გამოსახული ვედა მატრიცა სახეობების ყოველი წყვილის ნიშნის საერთო ფორმის რაოდენობას გვიჩვენებს, ხოლო ქვედა მატრიცაზე ნაჩვენებია ნიშნის საერთო შექნილი ფორმების რაოდენობა. (ა) ევოლუციის შედარებით თანაბარი ტემპის მქონე და ჰომოპლაზიისგან თავისუფალი ხე. (ბ) ევოლუციის ტემპი ერთ ტოტემ (მესამე წინაპრიდან მეორე სახეობამდე) უფრო მაღალია. (გ) სამი ნიშანი ჰომოპლაზიურია. ნიშნის g, და h, ფორმები დამოუკიდებლად ორჯერ განვითარდა, ხოლო j ნიშანმა ევოლუციური შებრუნება განიცადა და j<sub>1</sub>-დან მემკვიდრეობით j<sub>2</sub> ფორმას დაუბრუნდა. ყველა შემთხვევაში ვუშვებთ, რომ მეოთხე სახეობა ჯგუფის მიღმაა (ჯგუფგარე) ანუ სხვა სახეობებთან უფრო შორეულ ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე სხვა სახეობები ერთმანეთთან.

ფორმები, 2) ნიშნების მემკვიდრეობითი ფორმები და 3) ნიშნების ჰომოპლაზიური ფორმები. გარდა ამისა, ნიშნების მხოლოდ ერთხელ შექნილი ფორმები ან მდომარეობები ადასტურებს მონოფილეთური ჯგუფის არსებობას, რომელიც ფილოგენეტიკურ ხეს ქმნის. მაგალითად, ჩვენი ღრმა რწმენით, ტეტრაპოდების კიდურები, ამნიონი და ბუმბული მხოლოდ ერთხელ განვითარდა. აქედან გამომდინარე, ყველა ტეტრაპოდი ერთ მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნის (სურ. 2.5). ტეტრაპოდებში ამნიოტები მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნიან. ამნიოტებს\* შორის ყველა ბუმბულის მქონე ცხოველი (ფრინველები) ასევე ერთი მონოფილეთური ჯგუფია. ეს არ ნიშნავს, რომ ყველა ბუმბულო ხერხემლიანი ერთ განშტოებას ქმნის. ბუმბულის არარსებობა წინაპრული თვისების ფორმაა და არ ამტკიცებს, რომ ყველა ბუმბულო ცხოველი ერთმანეთის უფრო ახლო ნათესავია, ვიდრე ფრინველების (თევზებს, ხვლიკებს და ბაყაყებს ბუმბული არ აქვთ, მაგრამ ასევე ბუმბული არ გააჩნია ყველა უხერხემლო ცხოველს).

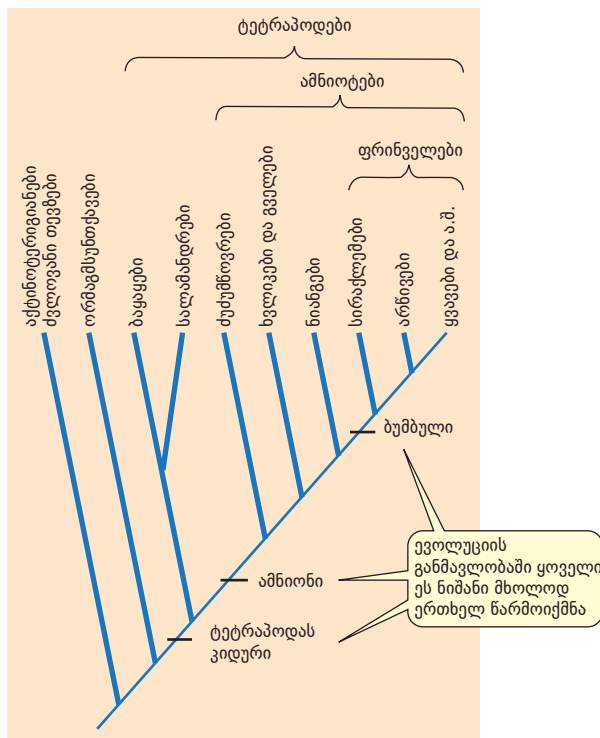
**მაქსიმალური პარსიმონიის მეთოდი**

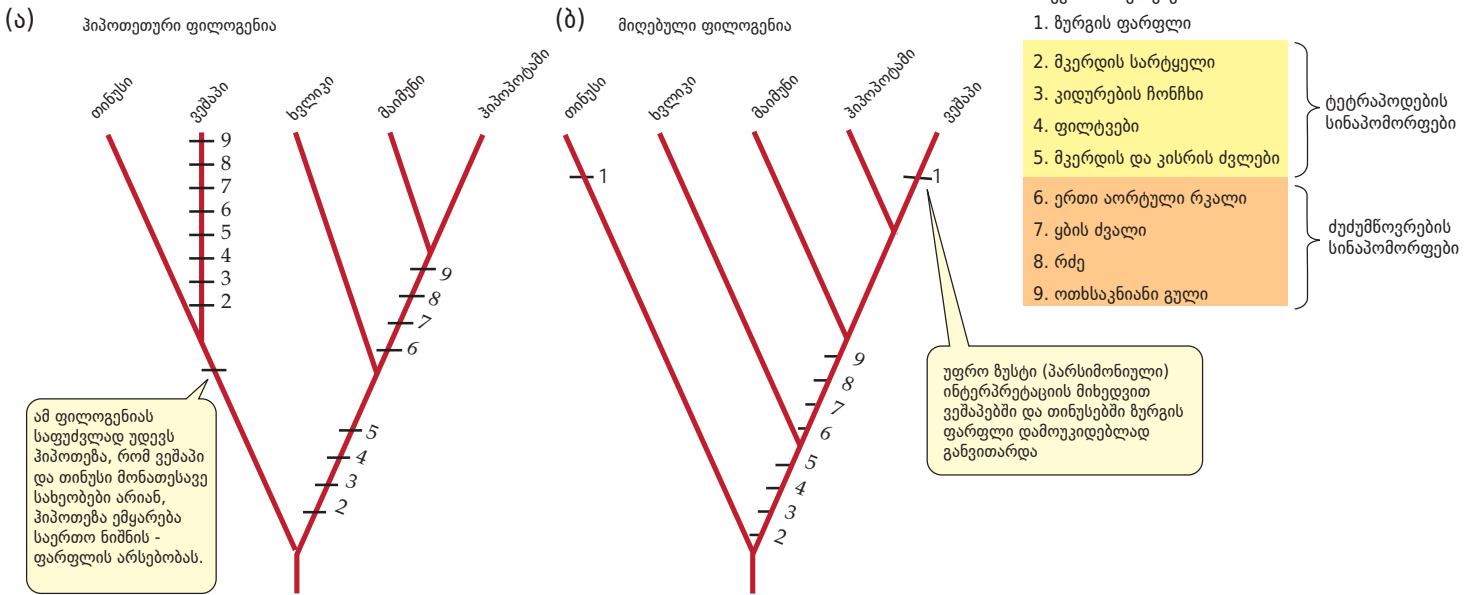
ჰენიგის წესი, რომლის თანახმად, მონოფილეთურ ჯგუფებს თვისების ერთხელ შექნილი ფორმები განსაზღვრავს, ორ სირთულეს აჩენს: 1) როგორ გავარკვიოთ ნიშნის რომელი ფორმაა შექნილი? 2) როგორ გავიგოთ ეს ფორმა ერთხელ შექნილია თუ ჰომოპლაზიური? 2.4 სურათზე გამოსახული ჰიპოთეტური ფილოგენეზისთვის თავისუფლად შეგვიძლია ვთქვათ, რომ 0 ფორმა მემკვიდრეობითია და g<sub>1</sub> ორჯერ განვითარდა. რეალურ ცხოვრებაში ასეთი ინფორმაცია არ გავაჩნია და ამიტომ მას უნდა მივაკვლიოთ. მკითხველმა შესაძლოა იფიქროს, რომ წინაპრის ნიშნებს ნამარხების შესწავლით გავარკვევთ, მაგრამ როგორც მომავალში ვიხილავთ, ნამარხებსა და ცოცხალ სახეობებს შორის კავშირის ინტერპრეტაცია ისევეა საჭირო, როგორც ეს მხოლოდ ცოცხალი არსებებისთვის ხდება. გარდა ამისა, ორგანიზმთა უმეტესობას ძალიან არასრული ნამარხი მასალა გააჩნია. ამ საკითხს მე-4 თავში ვვლავ დავუბრუნდებით.

ზემოთ ჩამოთვლილ პრობლემებთან გამკლავების რამდენიმე მეთოდი არსებობს და უმეტესობა პარსიმონიის ანუ მაქსიმალური ეკონომიურობის ცნებაზეა დაფუძნებული. პარსიმონიის წესი თითქმის მე-14 საუკუნიდან იღებს საფუძვლს და ამტკიცებს, რომ უმარტივესი განმარტება, რომელიც ძალიან მცირე რაოდენობით დაშვებებს საჭიროებს, რთულ ჰიპოთეზებზე უმჯობესია, ვინაიდან ამგვარ ჰიპოთეზებს მტკიცებულებებს მოკლებული, უამრავი დაშვება ესაჭიროება. პარსიმონიაზე დაფუძნებული მეთოდი ფილოგენეტიკური ანალიზის მეთოდებიდან უმარტივესია და ყველაზე ხშირად გამოიყენება.

ფილოგენეტიკური ანალიზის პარსიმონიის პრინციპი გვამცნობს, რომ ტაქსონისთვის და ჯგუფისთვის წარმოდგენადი სხვადასხვა ფილოგენეტიკური ხეებიდან რეალური ფილოგენეზის დადგენისთვის საუკეთესოა ის ხე, რომელიც უმცირესი რაოდენობის ევოლუციური ცვლილებების დაშვებას მოითხოვს. მაგალითად, ჩვენი დაშვებით, ვეშაპები და თინუსის მაგვარი თევზები მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნიან, ვინაიდან მათ ზურგის ფარფლი გააჩნიათ, ხოლო ძუძუმწოვრად წოდებული ყველა სხვა ცხოველი სხვა მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნის (სურ. 2.6ა). ამგვარი ფილოგენეზი მოითხოვს დაუშვავათ (მტკიცებულებების გარეშე), რომ ვეშაპების და სხვა ძუძუმწოვრების საერთო ნიშნები (მაგალითად, ოთხპარკუჭიანი გული, რძე, აორტის ერთი რკალი), ასევე ვეშაპების და ხვლიკების მაგვარი სხვა ტეტრაპოდების საერთო ნიშნები (მაგალითად, კიდურების სტრუქტურა, ფილტვები) ორჯერ განვითარდა. თუ დაუშვებთ, რომ ვეშაპები და სხვა ძუძუმწოვრები საერთო

**სურ. 2.5.** ხერხემლიანების ზოგიერთი ჯგუფის ფილოგენეზი. ნაჩვენებია მონოფილეთური ჯგუფები (ტეტრაპოდები, ამნიოტები, ფრინველები), რომელთა წევრებსაც ნიშნების მხოლოდ ერთხელ განვითარებული, შექნილი ფორმა აქვთ საერთო.





**სურ. 2.6.** ვეზაპების ფილოგენეტიკური კავშირების ორი შესაძლო ჰიპოთეზა. (ა) ჰიპოთეტური ფილოგენები უშვებს, რომ ვეზაპებსა და თინუსის მაგვარ თევზებს შორის ახლო ნათესაური კავშირია. დაშვება საერთო ზურგის ფარფლს ეფუძნება. (ბ) აღიარებულ ფილოგენებში ვეზაპები სხვა ძუძუმწოვრებთან ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირში არიან. შტრიხები რამდენიმე ნიშნის ცვლილებას ასახავს ყველა ფილოგენებში. 2-5 თვისებები ტერაპოდების ერთხელ შექმნილი სინაპომორფებია, ხოლო 6-9 ნიშნები იგივეა ძუძუმწოვრებისთვის. აღიარებული ფილოგენები შედარებით მცირე რაოდენობის ევოლუციურ ცვლილებებს საჭიროებს, ვიდრე (ა)-ზე გამოსახული ფილოგენები და ამიტომ უფრო პარსიმონიული (ეკონომიური) ჰიპოთეზაა.

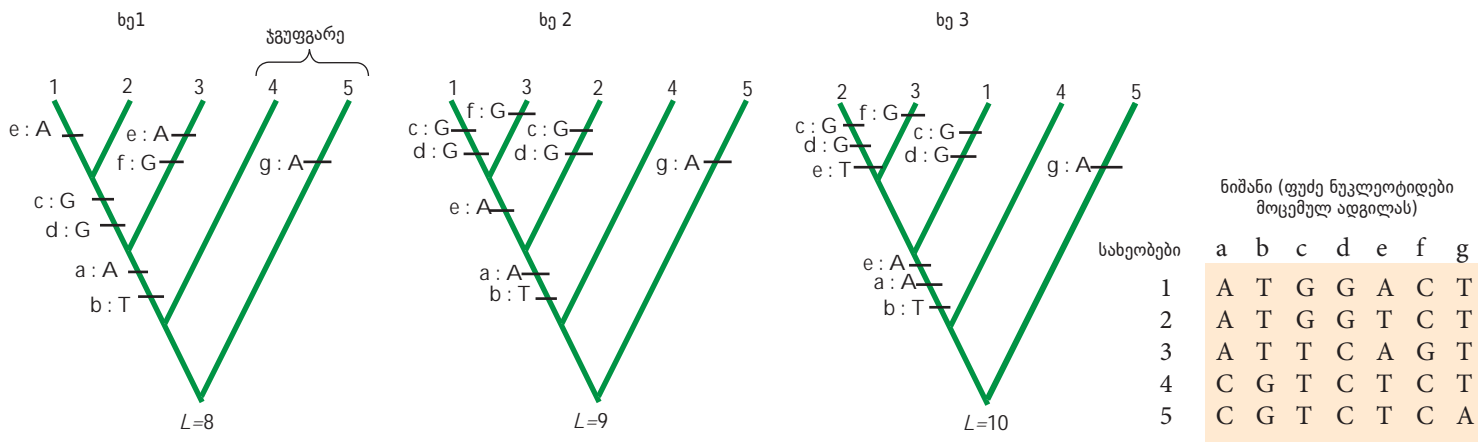
წინაპრისგან წარმოსდგებიან, მაშინ თითოეული ჩამოთვლილი ნიშანი მხოლოდ ერთხელ ჩამოყალიბდა და ორჯერ განვითარებული ნიშანი მხოლოდ ზურგის ფარფლია (და სხვა რამდენიმე ნიშანიც, მაგალითად სხეულის ზომა) (სურ. 2.6 ბ). ფილოგენებში ჩვენს მიერ დაშვებული „დამატებითი“ ევოლუციური ცვლილებები ჰომოპლაზიურია. აქედან გამომდინარე, პარსიმონიის წესის თანახმად, *საკუთესო ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზა მაქსიმალურად მცირე რაოდენობის ჰომოპლაზიური ცვლილებების დაშვებას საჭიროებს.*

დავუშვათ, პირველ, მეორე და მესამე სახეობებს შორის ნათესაური კავშირები უნდა განვსაზღვროთ. ჩვენ დარწმუნებულნი ვართ, რომ ეს სახეობები მონოფილეტურ ჯგუფს ქმნიან, რომელიც შედარებით შორეული ნათესაური კავშირის მქონე მეოთხე და მეხუთე ტაქსონებთან ნათესაური კავშირშია. შორეული ნათესაური კავშირის მქონე ტაქსონებს **გარეჯგუფური ანუ ჯგუფგარე** ეწოდება, ხოლო სახეობათა ჩვენთვის საინტერესო მონოფილეტური სიმრავლე **შიდაჯგუფურია ანუ ჯგუფშიდა** (ჩვენს მაგალითში პირველი, მეორე და მესამე სახეობები შეიძლება პრიმატები იყვნენ, მეოთხე სახეობა - მღრღნელები, ხოლო მეხუთე სახეობა - კენგურუს მაგვარი ჩანთოსნები. მღრღნელებს და ჩანთოსნებს პრიმატებთან უფრო შორეული ნათესაური კავშირი აქვთ, ხოლო პრიმატებს შორის ნათესაური კავშირი უფრო ახლოა). 2.7 სურათზე ნაჩვენებია სამი შიდაჯგუფურ სახეობას შორის ნათესაური კავშირების სამი შესაძლო განშტოება (1-3 ხეები). ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირი პირველ და მეორე, პირველ და მესამე ან მეორე და მესამე სახეობებს აქვთ. სურათზე მოყვანილი მონაცემების მატრიცა თითოეული სახეობის დნმ-ის ჰომოლოგიური თანმიმდევრობის შვიდ ადგილზე აღებულ მონაკვეთს გვიჩვენებს.

ჩვენი მიზანია გავარკვიოთ, თუ რომელი ხის სტრუქტურა გულისხმობს ნიშნების ევოლუციური ცვლილებების უმცირეს რაოდენობას. ამ მიზნის მისაღწევად თითოეულ ხეზე ადვინიშნავთ პოზიციას, რომელმაც თითოეული ნიშანი უნდა შეცვლილიყო, ხოლო ფორმის ცვლილებების რაოდენობა მინიმუმამდე დაგვყავს. განვიხილოთ პირველი ხე და თავდაპირველად სახეობათა შორის a ნიშნის ცვლილებას დაგაკვირდეთ. პირველ, მეორე და მესამე სახეობებს საერთო A ფორმა ახასიათებთ, ხოლო მეოთხე და მეხუთე სახეობებისთვის დამახასიათებელია C ფორმა. ამ ფაქტის უმარტივესი ახსნა ის არის, რომ C ჩანაცვლებული იყო A-თი შიდაჯგუფის საერთო წინაპარში. ეს ცვლილება ხეს A-ს და C *ფორმების* მქონე სახეობებად ყოფს. ჩვენი ამრით, ცვლილება C-დან A-ზე მოხდა და არა პირიქით, ვინაიდან თუ A არის ნიშნის მემკვიდრეობითი ფორმა, მაშინ მეოთხე და მეხუთე სახეობების ევოლუციაში A-დან C-ზე ორი დამოუკიდებელი ცვლილება უნდა მომხდარიყო. ასეთი სტრუქტურა პარსიმონიული არ იქნება.

თუ ყოველი თვისებისთვის იგივე პროცედურას ჩავატარებთ, აღმოჩნდება, რომ პირველი ხე პირველი და მეორე სახეობების წინაპრის c და d ნიშნების ევოლუციური ცვლილებას გამოსახავს საჭიროებს და ეს ფაქტი სახეობების ჯგუფთა **ორეულობას (ყველაზე ახლო ნათესაობას)** ადასტურებს (ორეული ჯგუფი საერთო წინაპრისგან არის წარმოშობილი, რომელიც სხვა ჯგუფებს არ ჰყავს). თვისება e კონვერგენტულია და T-დან A-მდე ორჯერ განვითარდა. თუ ეს ხე განშტოების ნამდვილ ისტორიას ასახავს, მაშინ ის მხოლოდ ერთხელ შეცვლას და ამავე დროს პირველ და მესამე სახეობების იგივე ფორმის შენარჩუნებას ვერ მოახერხებს. f და g

\*ამნიოტები არიან ხერხემლიანები - რეპტილიები, ფრინველები და ძუძუმწოვრები, რომლებიც ყველაზე უკეთ არიან ადაპტირებულნი ხმელეთზე ცხოვრებისთვის. ამნიოტური კვერცხეული, მისი ბლანტი გარსით, იცავს ემბრიონულ მემბრანებს (ქორიონს და ამნიონს) და მემბრანულ ტომარას (ამნიონს), ამისგან რომ შეინახონ ემბრიონული ნარჩენი პროდუქტები.



ნიშნები აუტაპომორფებია და მხოლოდ მესამე და მეხუთე სახეობებში იცვლება. ამ თვისებებს ყველა შესაძლო ფილოგენეტიკურ ხეზე ერთი და იგივე პოზიცია აქვს და განშტოების მიმდევრობაზე ინფორმაციას არ მოიცავს.

იგივე პროცედურა ყველა შესაძლო ფილოგენეზისთვის სრულდება (რეალური ფილოგენეტიკური ანალიზის ეს ძალიან დამლელი პროცედურა კომპიუტერული პროგრამებით სრულდება და სახეობების თუ თვისებების დიდ რაოდენობას მოიცავს). მეორე ხის ტოპოლოგიიდან გამომდინარე, e თვისება ჰომოპლაზიური არ არის და პირველი და მესამე სახეობების საერთო წინაპარში T-დან A-მდე განვითარდა. პირველი და მესამე სახეობები ხეზე დობილი (ყველაზე ახლო მონათესავე) ტაქსონებია. c და d თვისებები სავარაუდოდ კონვერგენტულად განვითარდა. მესამე ხე ასევე გვიჩვენებს, რომ c და d თვისებები კონვერგენტულად განვითარდა და e თვისებამ ევოლუციური ინვერსია T-დან A-მდე და შემდეგ პირუკით T-მდე განიცადა.

სამივე ხეზე ჩატარებული პროცედურის და თვისების ფორმის ცვლილებების რაოდენობის (ყოველი ხის „სიგრძის“) გამოთვლის შემდეგ აღმოჩნდა, რომ პირველი ხე უმოკლესია და ნიშანების ფორმის ცვლილებების უმცირეს რაოდენობას საჭიროებს. უფრო მეტიც, ნიშნების დიდი რაოდენობა პირველი და მეორე სახეობების (პირველი ხე) მონოფილიას ადასტურებს და არა დაგუშვით პირველი და მესამე ან მეორე და მესამე სახეობების მონოფილიას. პარსიმონიის კრიტერიუმიდან გამომდინარე, პირველი ხე განშტოების ისტორიის დადგენისთვის საუკეთესოა („რეალური ხე“). რა თქმა უნდა, ჩვენ გვინდა, რომ პრაქტიკაში ყველაზე პარსიმონიულ ხესა და სხვა შესაძლო ხეებს შორის სხვაობა სიგძეში ბევრად მეტი იყოს.

**მაქსიმალური პარსიმონიის** მეთოდი ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენის ერთადერთი მეთოდი არ არის და არც ყველაზე სანდოა, თუმცა ყველაზე მარტივი ნამდვილად არის. რამდენიმე გავრცელებული მეთოდი B ჩანართშია აღწერილი.

**ფილოგენეტიკური ანალიზის მაგალითი**

ტრადიციულ კლასიფიკაციაში პრიმატების, კერძოდ ადამიანისმაგვარი მაიმუნების ზეოჯახი Hominoidea სამი ოჯახისგან შედგება. ესენია გიბონების ოჯახი (Hylobatidae), ადამიანების ოჯახი (Hominidae) და ადამიანისმაგვარი მაიმუნების ოჯახი (Pongidae). ადამიანისმაგვარი მაიმუნებია სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში მობინადრე ორგანგუტანგი (*Pongo pygmaeus*), აფრიკაში მობინადრე გორილა (*Gorilla gorilla*) და ასევე აფრიკაში მობინადრე შიმპანზეს (*Pan*) ორი სახეობა. ანატომიის შესწავლის საფუძველზე მიღებულია, რომ Hominoidea მონოფილური ჯგუფია, ხოლო Hylobatidae სხვა სახეობებთან უფრო შორეულ ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე ეს სახეობები ერთმანეთთან.

მორფოლოგიურად *Pongo*, *Pan* და *Gorilla* ერთმანეთს უფრო გვანან, ვიდრე *Homo*-ს (სურ. 2.8). აქედან გამომდინარე, ტრადიციულად ითვლებოდა, რომ Pongidae მონოფილური ჯგუფია და *Homo*-ს განშტოება პირველი წარმოიშვა. მიუხედავად ამისა, მოლეკულურმა მონაცემებმა დაადასტურა, რომ ახლო მონათესავე სახეობებია ადამიანი და შიმპანზე (Ruvolo 1997). მეცნიერებმა ეს დასკვნა **დნმ**-ის უმრავი ანალიზის შედეგად მიიღეს. განსაკუთრებით აღსანიშნავია მორის გუდმენის და მისი თანამშრომლების კვლევა (Goodman et al. 1989; Bailey et al. 1991). ამ კვლევის ფარგლებში მეცნიერებმა ჰემოგლობინის ფსევდოგენის **დნმ**-ის შემცველი სეგმენტის 10000-ზე მეტი ნუკლეოტიდური წყვილი დაალაგეს. ფსევდოგენი **დნმ**-ის თანმიმდევრობაა, რომელიც ჰემოგლობინის გენის დუპლიკაციის შედეგად პრიმატების ევოლუციის ადრეულ ეტაპზე ჩამოყალიბდა (იხ. მე-8 თავი). გარეჯგუფებად გამოიყენეს უმაღლესი ობობისებრი მაიმუნი *Ateles*, რომელიც Hominoidea-ს შორეული ნათესავია და ასევე მონათესავე უმდაბლესი მაიმუნი მაკაკა - რემუსის (*Macaca*), რომელიც ანთრისებრთა ოჯახს (Cercopithecidae) ეკუთვნის.

გუდმენმა და მისმა კოლეგებმა აღმოაჩინეს, რომ hominoid-ებს შორის yH-გლობინის ფსევდოგენში

**სურ. 2.7.** ფილოგენეზის დადგენა მაქსიმალური პარსიმონიის მეთოდით. მატრიცა დნმ-ს თანამიმდევრობის შვიდ ადგილზე (a-g) ნიშნების ფორმებს (ნუკლეოტიდურ ფუძეებს) გვატყობინებს. სამივე ხეზე პირველი, მეორე და მესამე სახეობების შესაძლო ნათესაური კავშირებია გამოსახული. ასევე ნაჩვენებია ნიშნის შექმნილი ფორმების ცვლილებების ადგილები. ხეების სიგრძეების (L) შედარების შემდეგ აღმოჩნდება, რომ პირველი ხე უმოკლესია (L = 8) ანუ ნიშნის უმცირესი რაოდენობის ცვლილების დაშვებას საჭიროებს.



## ჩანართი 2B. სხვა ფილოგენეტიკური მეთოდები

ფილოგენეზის დადგენისთვის უამრავი მეთოდი არსებობს და მათი ძლიერი თუ სუსტი მხარეების მოყვანა და გაანალიზება დიდი ხანია გრძელდება (Felsenstein 2004). ზოგიერთი მეთოდი „ალგორითმულია“ და მონაცემებზე დაყრდნობით ერთ ხეს ითვლის. ალგორითმულ მეთოდებს შორის ყველაზე ხშირად მმზობლამბა შამრთამბის მეთოდი გამოიყენება, რომელიც გენეტიკურ ტოტებში ომ-ს თანამიმდევრობის ევოლუციის თანაბარ ტემპებს არ უშვებს. პრაქტიკოსი მეცნიერების უმეტესობა მაინც „ხის მაძიებელ“ მეთოდებს ამჯობინებს. ამგვარი მეთოდები მცირე რაოდენობის ტაქსონებისთვისაც კი დიდი რაოდენობის შესაძლო ხეებს ადარებს. ისინი „ძიების“ კომპიუტერულ რუტინებს იყენებენ და მონაცემებთან თავსებადი უმოკლესი ხის აღმოჩენის ალბათობას. ზოგიერთი ხის მაძიებელი პროგრამა, როგორიცაა მაქსიმალური პარსიმონიის პრინციპზე დაფუძნებული პროგრამები, გამოკვლეულ ხეებს ინახავს და შედეგად უმოკლესი ხის შედარება სხვა მოკლე ხეებთან შესაძლებელია. ამ შემთხვევაში გვინტერესებს, უმოკლესი ხე (ან მასში შემავალი კონკრეტული ჯგუფები) სანდოა, თუ ის სხვა მოკ-

ლე ხეებისგან შემთხვევით განსხვავდება. მეცნიერები ამგვარი სტატისტიკური პრობლემის გადაჭრას ბმზბრმპმზმის მეთოდით ცდილობენ. ამ მეთოდით თვისების მრავალი შემთხვევითი ნიმუშიდან აღებული ამონარიდი (მაგალითად, ნუკლეოტიდის საიტი), გამოიყენება განმეორებადი ფილოგენეტიკური ანალიზისთვის. ჩვენი რწმენა კონკრეტული დაჯგუფების სანდობაში უფრო მაღალია, როდესაც ამ დაჯგუფებას მონაცემების სხვადასხვა სიმრავლეების (ბუტსტრეპ ნიმუშები) გამოყენების შედეგად თანმიმდევრულად ვპოულობთ. სამი ან მეტი ტაქსონისგან შემდგარი ჯგუფი, რომელთა ნათესაური კავშირების გარკვევა რთულია, სამი ან მეტი ტოტის გადაკვანძობით - პოლიტომიით აღინიშნება. კონსენსუსის ხე, როგორც სანდო მონაცემებს, ასევე ნაკლებად სანდო და „გაურკვეველ“ ნათესაურ კავშირებს ასახავს.

საკმაოდ ძლიერი და მზარდი პოპულარობის ხის მაძიებელი მეთოდებია მაქსიმალური მსგავსების და ბეისის მეთოდები. ისინი საკმაოდ რთულებია და დეტალებში ჩაღრმავება დიდ დროს წაიღებს. ორივე მეთოდი მონაცემების (ჩვეულებრივ ომ-ს თანამიმდევრობების)

ევოლუციის მოდელს იყენებს. მაგალითად, მოდელში შეიძლება დავეშვათ, რომ ყველა ნუკლეოტიდური ჩანაცვლება თანაბრად არის მოსალოდნელი და ჩანაცვლების მუდმივი სიჩქარის გამოთვლა მონაცემებზე დაყრდნობით შესაძლებელია („ერთპარამეტრიანი მოდელი“). მოდელში ასევე შეგვიძლია დავეშვათ, რომ ჩანაცვლება სხვადასხვა სიჩქარით მიმდინარეობს („კიმურას ორპარამეტრიანი მოდელი“). როდესაც მოდელი და შესაძლო ხე მოცემული გვაქვს, მაქსიმალური მსგავსების მეთოდი მონაცემების მსგავსებას გამოთვლის. ფილოგენეზს საუკეთესოდ ასახავს ხე, რომელიც მსგავსებას მაქსიმალურს ხდის. ბეისის მეთოდი შედარებით თანამედროვეა და მისი პოპულარობა იზრდება. როდესაც მოდელი და მონაცემები გვაქვს, ეს მეთოდი კონკრეტულ ხეზე დაკვირვების ალბათობას მაქსიმალურს ხდის. ბეისის მეთოდი, მაქსიმალური მსგავსების მეთოდისგან განსხვავებით, ხეათ სიმრავლის ალბათობებს გამოთვლის და ამიტომ ალბათობების შედარება შესაძლებელია (Huelsenbeck et al. 2001).

ნუკლეოტიდური წყვილების იდენტური თანმიმდევრობის პროცენტული რაოდენობა ძალიან მაღალია. ეს განსაკუთრებით ეხება *Homa*-ს და *Pan*-ს, სადაც ნუკლეოტიდური წყვილების 2%-ზე ნაკლებია განსხვავებული (ცხრ. 2.1.). მიუხედავად ამისა, ეს ორი სახეობა ნუკლეოტიდური ფუძე წყვილების ჩანაცვლებით განსხვავდება და ფუძეთა მოკლე ჩართვაც და ამოვარდნაც განსხვავებულად ხდება (სურ. 2.9). ზოგიერთი საიტი, როგორიცაა 2.9 ასურათზე 8230 რიცხვით აღნიშნული ადგილი, ორგანგუტანგს შიმპანზესგან, გორილასგან და ადამიანისგან განასხვავებს (ამ და სხვა მაგალითებში ომ-ის მხოლოდ ერთი პოლიმერული ჯაჭვის თანამიმდევრობაა მოცემული, ხოლო მეორე ჯაჭვი კომპლემენტარულია). შიმპანზეს და ადამიანს ახლოააახლოათესავე ახლო ნათესავების ჯგუფში 14 სინაპომორფი აერთიანებს. მათ შორისა არის მოკლე თანამიმდევრობის დელეცია,

**ცხრილი 2.1. ორანგუტანგის (Pongo), გორილას (Gorilla), შიმპანზეს (Pan) და ადამიანის (Homo)<sup>ა</sup> ყო-გლობინის ფსევდოფენის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობების განსხვავება**

|         | Gorilla | Pan  | Homo |
|---------|---------|------|------|
| Pongo   | 3,39    | 3,42 | 3,30 |
| Gorilla |         | 1,82 | 1,69 |
| Pan     |         |      | 1,56 |
| Homo    |         |      | 0,38 |

Source: Data from Bailey et al. 1991.

<sup>ა</sup> ადამიანის ორ თანამიმდევრობას შორის სხვაობის პროცენტულობა მოცემულია ქვედა მარჯვენა უკრედში. დიფერენცია *Homa*-ს და სხვა სახეობებს შორის გამოთვლილია ამ ორი თანამიმდევრობის საშუალოს გამოყენებით. სიდიდეები არ არის კორექტული მრავლობითი ჩანაცვლებების შემთხვევაში.

მაგალითად 8468-8474 საიტი. შიმპანზეს და გორილას უახლოესი ნათესაურობის პიპოთემას ომ-ის მხოლოდ სამი მონაკვეთი (ამ სურათზე ნაჩვენები არც ერთი არ არის) ადასტურებს.

2.9 ბ სურათზე გამოსახული ფილოგენია, შიმპანზით და ადამიანით (უახლოესი ნათესავებით), და გორილათი, (როგორც ამ წყვილის დობილი) ახლო მონათესავე ჯგუფით, არის რვა საფეხურით (ევოლუციური ცვლილებებით) მოკლე, ვიდრე ხე, რომელიც აცალკევებს ერთმანეთისგან ადამიანს და შიმპანზეს. მოლეკულური მონაცემები ამ მოსაზრებას ადასტურებს. ამგვარმა ფილოგენეტიკურმა კვლევებმა ტაქსონომებს მაიმუნების და ადამიანის კლასიფიკაციის გადახედვა და შეცვლა აიძულა (სურ. 2.9 ბ), როგორც ეს მე-3 თავშია განხილული.

### ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზის შეფასება

როგორ შევაფასოთ ფილოგენეტიკური დასკვნების სისწორე? მონაცემების კონკრეტული სიმრავლიდან მიღებული ფილოგენეტიკური ხის შეფასება დროებით აღიარებული ფილოგენეტიკური პიპოთეზა (ისევე როგორც ნებისმიერი მეცნიერული მტკიცებულება). დამატებითი მონაცემები პიპოთეზის შეცვლას, უარყოფას ან დადასტურებას იწვევს. ფილოგენეტიკური პიპოთეზის დადასტურების



(ა) გიბონი



(ბ) ორანგუტანგი



(გ) გორილა



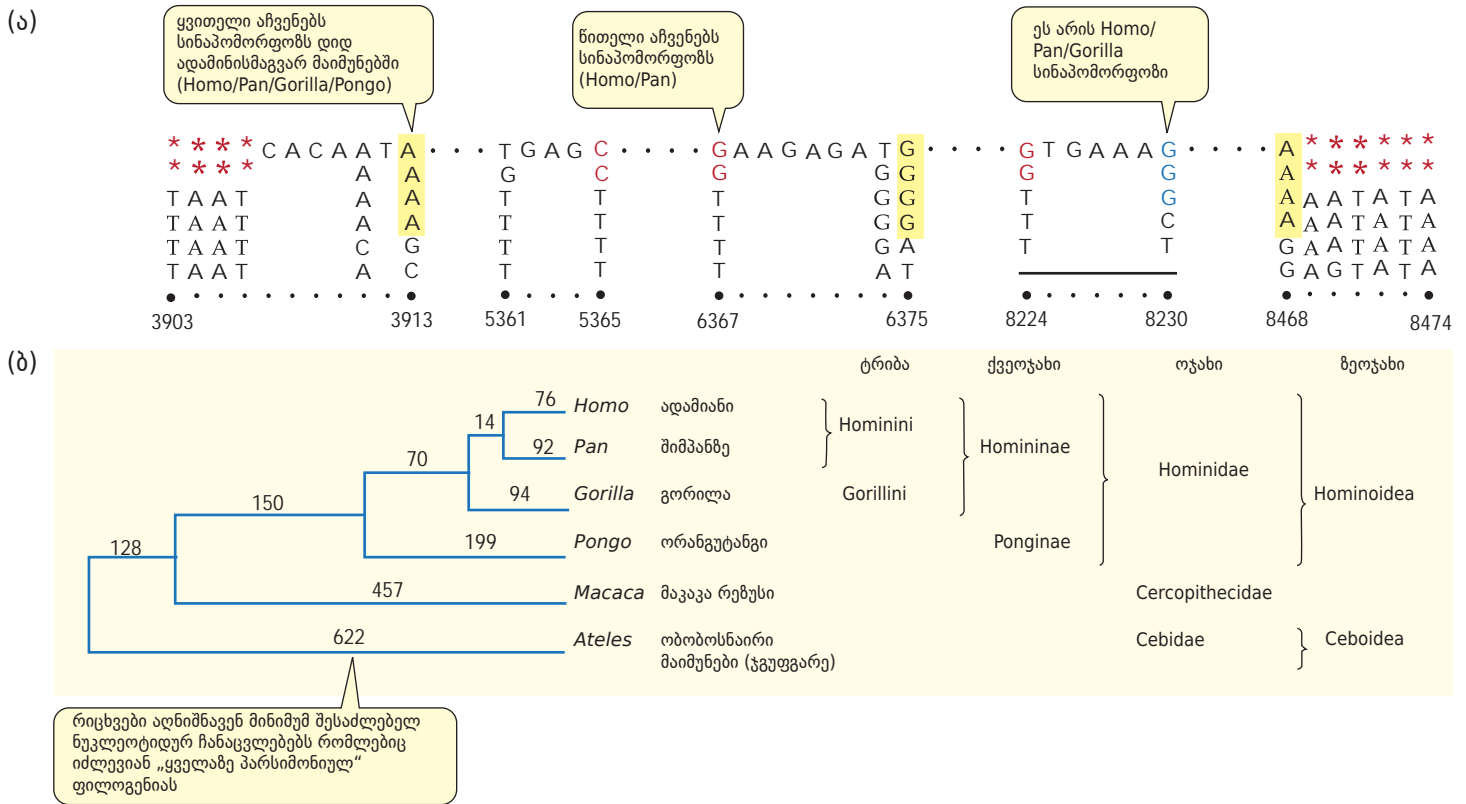
(დ) შიმპანზე



სურ. 2.8. პრიმატების ზეოჯახის Hominoidea-ს წევრები. (ა) თეთრხელბა გიბონი *Hylobates lar*, ოჯახი Hylobatidae. (ბ) ორანგუტანგი *Pongo pygmaeus*. (გ) გორილა *Gorilla gorilla*. (დ) ჩვეულებრივი შიმპანზე *Pan troglodytes*. დანარჩენი ორი Hominoidea-ს სახეობა *Pan paniscus* (ჯუჯა-შიმპანზე) და *Homo sapiens* (ადამიანი) ნაჩვენები არ არის (Photos: ა © Steve Bloom/Alamy Images; ბ © Shaun Cunningham/Alamy Images; გ, დ Gerry Ellis/DigitalVision)

მთავარი მეთოდი დამოუკიდებელ მონაცემებთან მისი შესაბამისობის შემოწმებაა. მაგალითად, მორფოლოგიური ნიშნები და **დნმ**-ის თანამიმდევრობების შესწავლა ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ვითარდება და მაშასადამე, დამოუკიდებელ ფილოგენეტიკურ ინფორმაციას გვანდის (იხ. ქვემოთ და მე-19 თავი). მონაცემების ეს ორი კატეგორია, რამდენიმე გამონაკლისის გარდა, ფილოგენეზის სწორ შეფასებას იძლევა (Patterson et al. 1993). მაგალითად, ხერხემლიანების მაღალი რანგის ტაქსონებს შორის **დნმ**-ის თანამიმდევრობის ანალიზზე დაფუძნებული ფილოგენეტიკური კავშირები რამდენიმე გამონაკლისის გარდა იგივეა, რასაც მორფოლოგიური ნიშნები იძლევა (სურ. 2.10).

ფილოგენეტიკური მეთოდების შემოწმება აბსოლუტურად უცნობი ფილოგენეზებისთვის გამოყენების გზითაც შეგვიძლია. ბევრი მკვლევარი ევოლუციის კომპიუტერულ მოდელირებას იყენებს და კომპიუტერის მიერ შექმნილი ევოლუციური შტოების გაშლას და ნიშნების შეცვლას ევოლუციური პროცესის სხვადასხვა მოდელზე დაყრდნობით აკვირდება (მაგალითად, ნიშნები სხვადასხვა საშუალო ტემპით კანონზომიერების გარეშე შეიძლება შეიცვალოს ან საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი ორი სახეობიდან ერთ-ერთი უფრო სწრაფად შეიძლება განვითარდეს). ამგვარი კვლევის შედეგად დგინდება, შეუძლია თუ არა სხვადასხვა ფილოგენეტიკურ მეთოდებს წარმოსახვითი გენეალოგიური ტოტების საბოლოო ნიშნების გამოყენება და განშტოების ზუსტი ისტორიის გადმოცემა. სკეპტიკოსებისთვის ყველაზე დამაჯერებელია ისეთი კვლევები, სადაც ფილოგენეტიკური მეთოდები რეალური ორგანიზმებისგან შემდგარ ექსპერიმენტულ პოპულაციაზე გამოყენება, რომელიც ხელოვნურად დაყვეს განცალკევებულ ევოლუციურ შტოებად (ამით ხელოვნურ განშტოებებს ანუ **კვანძებს** ქმნიან) და მათ განვითარების საშუალება მისცეს. დევიდ ჰილისმა და მისმა თანამშრომლებმა (1992; Cunningham et al. 1998) ასეთი კვლევა ჩაატარეს. მათ T7 ბაქტერიოფაგის გენეალოგიური ტოტები დაყვეს და მათზე მუტაციით იმოქმედეს, რის შედეგადაც **დნმ**-ში განსხვავებები სწრაფად დაგროვდა. ეს მოვლენა დაახლოებით 300 თაობის განმავლობაში გაგრძელდა. ამის შემდეგ მკვლევარებმა თანამიმდევრობის განსხვავებებისთვის 8 გენეალოგიური ტოტი (სურ. 2.11) აღნუსხეს და მონაცემების ფილოგენეტიკური ანალიზი ჩაატარეს. მიღებული პოპულაციებისთვის დუპლიკაციის 135135 ხე არსებობს (რომელზეც თითოეული გენეალოგიური შტო ორ ტოტად იყოფა), თუმცა მეცნიერებმა ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად ერთი რეალური ხე გამოავლინეს.



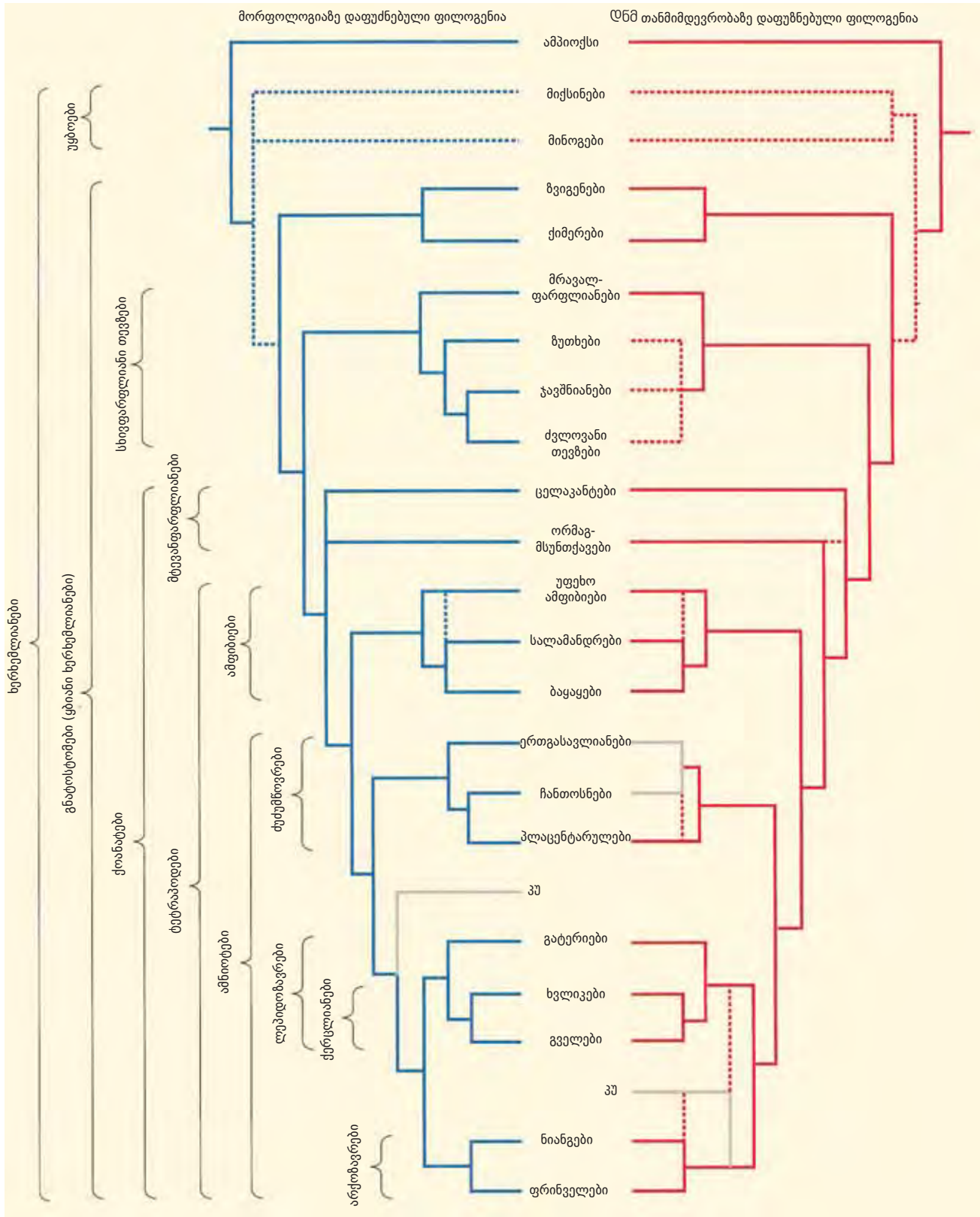
სურ. 2.9. პრიმატებს შორის yH-გლობინის ფსევდოგენზე დაფუძნებული ფილოგენეტიკური კავშირების მტკიცებულება. (ა) თანამიმდევრობების მონაკვეთები ექვს პრიმატში. უმაღლესი მაიმუნი *Macaca* და უმაღლესი მაიმუნი *Ateles* ერთმანეთთან უფრო შორეული ნათესაური კავშირის მქონე გარეგვეთებია, ვიდრე Hominioidea-სთან. თანამიმდევრობები იმათ გარდა, რომლებიც სურათზეა ნაჩვენები, იდენტურია. 3913, 6375 და 8468 საიტები დანარჩენი ოთხი გვარის სინაპომორფოზების მაგალითებია, ხოლო 8320 პოზიცია აჩვენებს *Gorilla*-ს, *Pan*-ის და *Homo*-ს სინაპომორფოზობას. *Pan*-ის და *Homo*-ს სინაპომორფოზები 5365, 6367 და 8224 პოზიციებზე აბოტოვან ფუძეთა წყვილების ჩანაცვლებას მოიცავს, ხოლო 3903-3906 და 8469-8474 პოზიციებზე (წითელი ვარსკვლავები) დელეცია ხდება. აუტოპომორფები (არასაერთო შეძენილი ფორმები) გვაქვს პოზიციებზე 3911 და 3931 (*Macaca*), 8230 (*Pongo*), 6374 (*Gorilla*), 5361 (*Pan*) და 6374 (*Homo*). (ბ) ყველაზე პარსიმონიული ფილოგენები yH-globinის თანამიმდევრობას ეფუძნება და გარე ჯგუფად *Ateles*-ს იყენებს. ცვლილებების მინიმალური რაოდენობა თითოეულ ტოტემა აღნიშნული. *Homo-Pan-Gorilla* ჯგუფის დამყოფი ხე 65 საფეხურით გრძელია, ხოლო *Homo*-ს და *Pan*-ის დამყოფი ხე 8 საფეხურით წაგრძელებულია. სურათზე გამოსახულია ადამიანისა და მაიმუნების რამდენიმე კლასიფიკაციიდან ერთ-ერთი (Delson et al. 2000) (ა) after Goodman et al. 1989, ბ) after Shoshani et al. 1996).

### მოლეკულური საათი

თუ ევოლუცია მხოლოდ დივერგენტულია (ანუ ჰომოპლაზია არ არსებობს) და ყველა ევოლუციური შტო ერთი და იგივე მუდმივი სიჩქარით ვითარდება, მაშინ ორ სახეობას შორის განსხვავებების რაოდენობა სწორხაზოვანი ინდექსი იქნება იმ დროის, რომლის შემდეგ ისინი დივერგირდნენ საერთო წინაპრიდან (სურ. 2.12). ამ შემთხვევაში ფილოგენიზის ანუ განშტოების ფარდობითი წესრიგის განსაზღვრა ტაქსონების წყვილებს შორის განსხვავების ხარისხის დახმარებით შეგვეძლება (როგორც ეს 2.4 ა სურათზეა ნაჩვენები).

მოლეკულურ-ფილოგენეტიკური კვლევის ისტორიის ადრეულ პერიოდში მიღებული მონაცემები მეცნიერებს აუწყებდა, რომ **დნმ**-ს თანამიმდევრობები მართლაც შეიძლება თანაბარი სიჩქარით განვითარდეს და დაითიშოს (რაც ნამდვილად არ არის სიმართლე მორფოლოგიური ნიშნებისთვის). ეს კონცეფცია იმეორებს მოლეკულური საათის კონცეფციას (Zuckerland and Pauling 1965). მოლეკულურ ევოლუციურ საათს ფილოგენიზის შეფასების უმარტივესი მეთოდის მოწოდება შეუძლია. მისი დახმარებით ტაქსონების დაყოფის შემდეგ გასული აბსოლუტური დროის შეფასებაც შესაძლებელია, ოღონდ უნდა განისაზღვროს, რამდენად სწრაფად „მუშაობს“ საათი (არ დაგვიწყდეთ, რომ აქამდე აღწერილი ფილოგენეტიკური ხეები ტაქსონების განშტოებებს ასახავს და ამიტომ ტაქსონების დივერგენციის ფარდობით დროს გვიჩვენებს და არა აბსოლუტურ დროს).

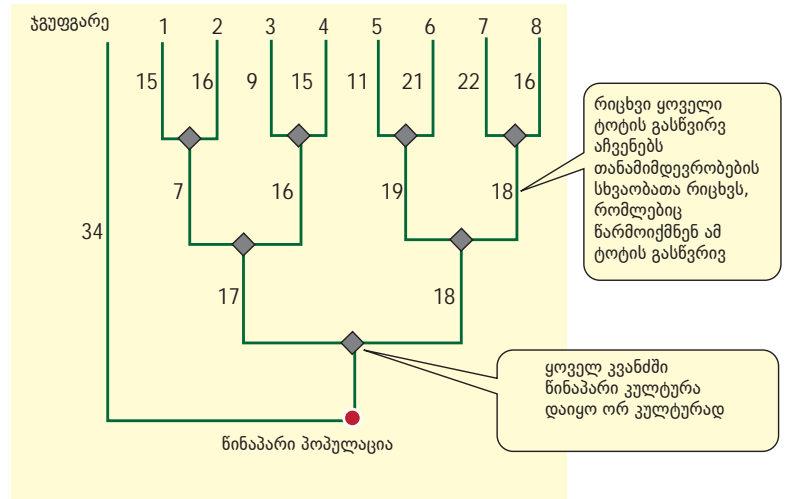
მოლეკულური ევოლუციის ტემპის გამოთვლისთვის საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი სახეობების აბოტოვან ფუძეთა წყვილებს შორის განსხვავებების რაოდენობას დავიანგარიშებთ, რისთვისაც განსხვავებას



**სურ. 2.10.** ხერხემლიანების ძირითადი ჯგუფების ნათესაური კავშირი მორფოლოგიური ნიშნების (მარცხნივ) და ღმმ-ის ანალიზის (მარჯვნივ) საფუძველზე. ინფორმაციის ეს ორი წყარო ფილოგენეზის მსგავს შეფასებას გვაძლევს. მოლეკულური მონაცემები მორფოლოგიური მონაცემებისგან (ნაცრისფერი ტოტები) განსხვავებით ფილოგენეზის პოზიციებში მხოლოდ ერთ განსაზღვრულ ცვლილებას (კუსთვის) და ერთ შესაძლო ცვლილებას (ერთგასავლიანების და ჩანთოსნების კავშირისთვის) მოითხოვს. გაურკვეველი ნათესაური კავშირები, რომლებიც ხეებს განასხვავებენ, და ღმმ-ის თანმიმდევრობის მონაცემებიდან მიღებული ალტერნატიული შესაძლო ნათესაური კავშირები, დაშტრიხული ხაზებით არის აღნიშნული (After Meyer and Zardoya 2003.)



**სურ. 2.11.** პილისის და სხვების მიერ გამოკვლეული T7 ბაქტერიოფაგის ხელოვნური პოპულაციის რეალური ფილოგენეზი. ფილოგენეზის შეფასება ექსპერიმენტის მიზნულს პოპულაციათა შორის ღწმ-ის განსხვავებებზე დაფუძნებული და ჭეშმარიტი ფილოგენეზისგან არ განსხვავდება (After Hillis et al. 1992)

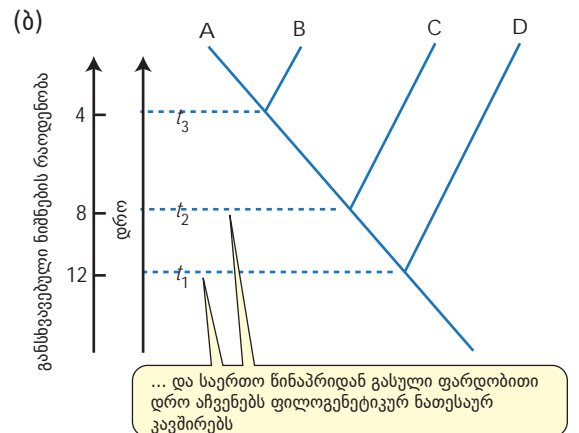
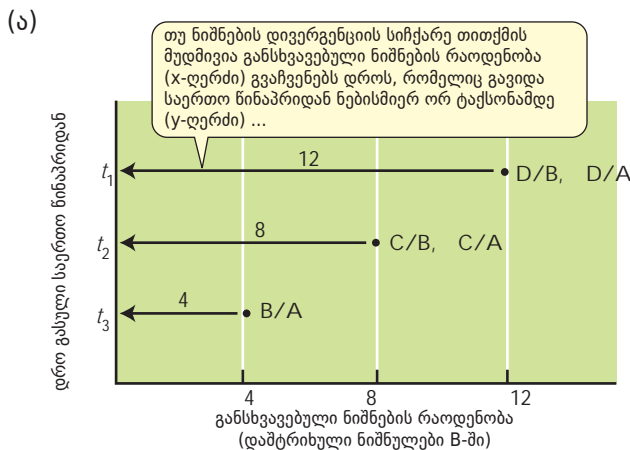


დადგენილ ფილოგენეზზე გამოვსახავთ, სადაც ყველა ცვლილებას ადგილი ექნება (როგორც 2.4 და 2.7 სურათებზე). მაგალითად, 2.9ბ სურათზე ნაჩვენებია *Homo*-სა და *Pan*-თან მის საერთო წინაპარს შორის (6374 საიტზე) 76 ცვლილება, საერთო წინაპარსა და *Gorilla*-ს განშტოებას შორის 14 ცვლილება (5365 საიტზე), ასევე საერთო წინაპარსა და *Pongo*-ს განშტოებას შორის 70 ცვლილება (8230 საიტზე). Hominoid-ები უმდაბლეს მაიმუნებამდე მიმყვან ევოლუციურ შტოს გამოეყვნენ და ამიტომ *Homo*-მდე მიმავალ ევოლუციურ შტოში ნუკლეოტიდური წყვილის  $76+14+70+150=310$  ცვლილება მოხდა.

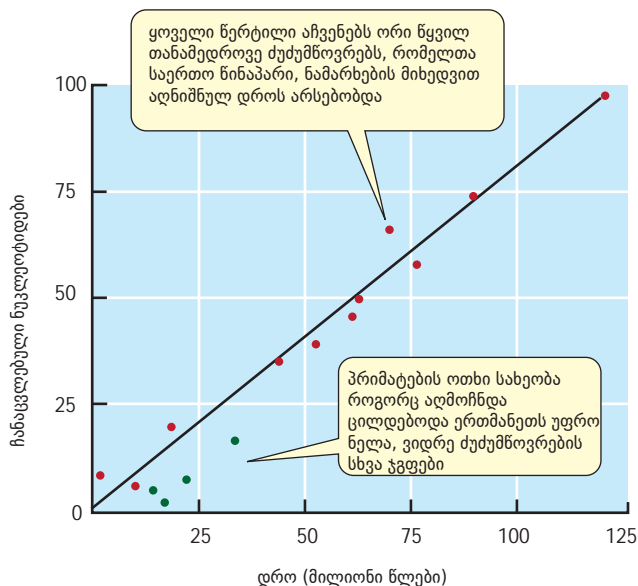
**სურ. 2.12 (ა)** თუ დივერგენცია დაახლოებით თანაბარი სიჩქარით მიმდინარეობს, მაშინ გენეალოგიური შტოების დაყოფის ფარდობით დროს ტაქსონებს შორის განსხვავებების (ან მსგავსებების) გამოთვლის შემდეგ მივიღებთ და ტაქსონების ფილოგენეზის შეფასებასაც შევძლებთ. (ბ) პიპოთეტურ ფილოგენეზში ევოლუცია თითქმის თანაბარი სიჩქარით მიმდინარეობს და ამიტომ ფილოგენეზის შეფასება ტაქსონებს შორის განსხვავებებიდან შეიძლება. თითოეული შტოიხი თვისების ახალი ფორმის ევოლუციას ასახავს

თუ თვისების დივერგენციის ტემპი მიახლოებით თანაბარია, მაშინ ნიშნთა განსხვავებების ( $x$  ღერძი) რაოდენობა ნებისმიერი ორი ტაქსონის საერთო წინაპრის შემდეგ გასულ დროს გვაუწყებს საერთო წინაპრისგან წარმოშობის ფარდობითი დრო ფილოგენეტიკურ კავშირებს გვაუწყებს ნებისმიერ ევოლუციურ შტოში ფუძე წყვილის ჩანაცვლების საშუალო სიჩქარეგამოითვლება, თუ დივერგენციის აბსოლუტური დრო ვიცით. მაგალითად, Cercopithecoidae-ს მაიმუნების უძველესი ნამარხი ნაშთები 25 მილიონი წლით თარიღდება და ეს დრო მაკაკა რემუს-სა და hominoid-ის დივერგენციის მინიმალური დროა. მილიონ წელზე ნუკლეოტიდური წყვილების ჩანაცვლების რაოდენობა მაკაკა რემუსის ევოლუციური შტოსთვის არის  $457/10000$  ანუ  $1,83 \times 10^{-3}$  წელიწადში. საერთო წინაპრისგან *Homo*-მდე ჩანაცვლების საშუალო სიჩქარეა  $310/10000/25 = 1,24 \times 10^{-3}$  მილიონ წელიწადში. თითოეულ ევოლუციურ შტოში ჩანაცვლების საშუალო სიჩქარეა  $r = (457+310)/2 = 383,5/1000/25$  მილიონი წელიწადი ანუ  $1,534 \times 10^{-3}$  მილიონი წელიწადში.

რაიმე ტაქსონის დივერგენციის დროის შესახებ განამარხებული ნაშთიდან (ნამარხებიდან) მიღებული ინფორმაცია მოლეკულური საათის დაკალიბრებისთვის ანუ მისი სვლის სიჩქარის განსაზღვრისთვის და კარგი ნამარხების არქონე ტაქსონების დივერგენციის დროის დადგენისთვის შეგვიძლია გამოვიყენოთ. მაგალითად, ორი პრიმატი სახეობის yh-გლობინის ფსევდოგენში თანმიმდევრობების განსხვავებული ნუკლეოტიდური წყვილების პროპორციული რაოდენობაა 0,0256. მოლეკულური საათია  $D=2rt$ , სადაც  $D$  არის







სურ. 2.13. ფუძე ნუკლეოტიდური წყვილის ჩანაცვლებების დივერგენციიდან გასულ დროზე დამოკიდებულის გრაფიკი მოლეკულური ევოლუციის სიჩქარის მიახლოებით თანაბრობაზე მიუთითებს. თითოეული წერტილი თანამედროვე ძუძუმწოვარი სახეობების წყვილს აღნიშნავს, რომლის საერთო წინაპრის ცხოვრების დრო x ღერძზე აღნიშნული. მონაცემები ნამარხებს ეფუძნება. y ღერძზე გამოსახულია ორი სახეობის შიდა ცილის ამინომჟავური თანმიმდევრობების განსხვავებებზე დაყრდნობით მიღებული ფუძე ნუკლეოტიდური წყვილის ჩანაცვლებების რაოდენობა. ოთხი მწკნანე წრე პრიმატი სახეობების ნუკლეოტიდურ წყვილებს აღნიშნავს (After Langloey and Fitch 1974).

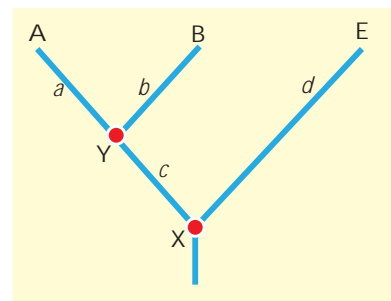
ფუძე წყვილების პროპორცია, რომელიც სხვადასხვაა ორ თანმიმდევრობაში,  $r$  - დივერგენციის სიჩქარე მილიონ წელიწადში (ფუძე) - ნუკლეოტიდურ წყვილზე და  $t$  - სახეობების საერთო წინაპრის შემდეგ გასული დრო, ხოლო  $D$  ფაქტორი ორ განცალკევებულ ევოლუციურ შტოს აღნიშნავს. თუ  $D=0,0256$  და  $r=0,001534$ , როგორც ეს 2.9 სურათის მონაცემებიდან მივიღეთ, მაშინ  $t=D/2r=8,3$  ანუ საერთო წინაპრისგან ორი სახეობის წარმოშობის დრო 8,3 მილიონი წელიწადია.

ჩარლზ ლანგლიმ და უოლტერ ფიჩმა (1974) ერთ-ერთმა პირველებმა შეამოწმეს მოლეკულური საათის ჰიპოთეზა ნამარხებიდან მიღებული მონაცემების დახმარებით. მათ შიდა ცილის ამინომჟავური თანმიმდევრობებიდან ძუძუმწოვრების სახეობათა **ღმნ**-ში ფუძე ნუკლეოტიდების სხვაობა გამოთვალეს (ამ მეთოდს მე-8 თავში განვიხილავთ). მეცნიერებმა მოლეკულური განსხვავებების რაოდენობასა და დივერგენციის შემდეგ გასულ დროს შორის ძლიერი, მაგრამ არაზუსტი თანაფარდობა აღმოაჩინეს (სურ. 2.13). მათი „საათის“ გამოყენება ფილოგენეზის მიახლოებითი შეფასებისთვის შეიძლება, თუმცა ზუსტი შეფასებისთვის ის არ გამოდგება.

მიუხედავად მემოტიქმულისა, **ღმნ**-ის თანმიმდევრობების დივერგენციის სიჩქარე ყოველთვის თანაბარი არ არის (Mindell and Thacker 1996; Smith and Peterson 2002). თანმიმდევრობების ევოლუციის მოლეკულურ საათთან შესაბამისობის შემოწმება დივერგენციის დროის ცოდნის გარეშე შეიძლება და ამისთვის რამდენიმე მეთოდი არსებობს. ერთი ამგვარი მეთოდია **ფარდობითი სიჩქარის ტესტი** (Wilson et al. 1977). ჩვენ ვიცით, რომ საერთო წინაპრის ცხოვრებიდან (ანუ ფილოგენეტიკური ხის ნებისმიერი განტოტვის წერტილიდან) ამ წინაპრისგან წარმოშობილ ნებისმიერ ცოცხალ სახეობამდე გასული დრო ერთი და იგივეა. აქედან გამომდინარე, თუ ევოლუციური შტოები თანაბარი სიჩქარით განცალკევდა, მაშინ ერთი შთამომავალი სახეობიდან მეორემდე ფილოგენეტიკური ხის ყველა ტრაექტორიის გასწვრივ მომხდარი ცვლილებების რაოდენობა (ხასდახან მას გენეტიკურ დისტანციას ეძახიან) მიახლოებით თანაბარია (სურ. 2.14). ჰომინოიდის მაგალითში (იხ. სურ. 2.9ბ) მაკაკა-რემუსსა და სხვა ჰომინოიდებს შორის განსხვავებების რაოდენობა 806-დან (ორგანგუტანგისთვის) 767-მდე (ადამიანისთვის) მერყეობს. ეს რიცხვები დიდად განსხვავებული არ არის და დივერგენციის თანაბარ სიჩქარეზე მიუთითებს, თუმცა ადამიანის გენეალოგიური შტოს დივერგენცია მოგვიანებით შენელებულია.

სხვადასხვა ორგანიზმების **ღმნ**-ის თანმიმდევრობებიდან მიღებულ მონაცემებზე ფარდობითი სიჩქარის ტესტის გამოყენება ადასტურებს, რომ თანმიმდევრობის ევოლუციის სიჩქარე ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ტაქსონებში საკმაოდ ერთგვაროვანია. შორეული ნათესაური კავშირის მქონე ტაქსონებს კი ევოლუციის განსხვავებული სიჩქარეები ახასიათებთ (Li 1997). მაგალითად, მღრღნელებში ნუკლეოტიდთა თანმიმდევრობების ევოლუციის სიჩქარე პრიმატებთან შედარებით ორჯერ ან სამჯერ მეტია.

ტაქსონებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენისთვის მოლეკულური საათის დაშვება აუცილებელი არ არის, ამიტომ მოლეკულური საათი ფილოგენეტიკური ანალიზისას იშვიათად გამოიყენება. მოლეკულური საათი დივერგენციის მიახლოებითი თარიღების დადგენისთვის არის გამოსადეგი და ამის მაგალითებს მოგვიანებით შევხვდებით.



სურ. 2.14. ფარდობითი სიჩქარის ტესტი მოლეკულური დივერგენციის სიჩქარის თანაბრობის შემოწმებისთვის. თანმიმდევრობები აღებულია A და B თანამედროვე სახეობებიდან და E გარეგეგური სახეობიდან. Y და X ამომწყდარი წინაპარი სახეობებია. პატარა და დახრილი სიმბოლოები თითოეული განშტოების გასწვრივ თვისების განსხვავებების რაოდენობას ასახავს. A-სა და E-ს შორის გენეტიკური მანძილია  $D_{AE}=a+c+d$ . იგივე მანძილი B-სა და E-ს შორის არის  $DBE=b+c+d$ . თუ ნუკლეოტიდური ჩანაცვლების სიჩქარე თანაბარია, მაშინ  $a=b$  და  $D_{AE}=D_{BE}$ . თუ სიჩქარე მთლიან ხეზე თანაბარია, მაშინ იმ სახეობების, რომლებთანაც საერთო წინაპრად X სახეობა ჰქონდათ, ნებისმიერ ნუკლეოტიდურ წყვილს შორის მანძილი სხვა წყვილებს შორის მანძილის ტოლია.

**გენეზის სი**

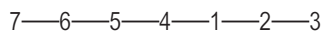
ჩვენ აქამდე სახეობების ფილოგენეტიკური ხის დადგენას ვსწავლობდით. იგივე წესების გამოყენებით გენის **ღმმ**-ის ცვალებად თანამიმდევრობებს (**ჰაპლოტიპებს**) შორის ისტორიული კავშირების დადგენაც შეგვიძლია. გენების ფილოგენეზს ხშირად **გენების ხე ან გენების გენეალოგია** ეწოდება და ის ერთი ან მეტი სახეობიდან აღებულ, განსხვავებულ ჰაპლოტიპებს მოიცავს.

**ღმმ**-ის ერთი თანამიმდევრობა (ჰაპლოტიპი) მუტაციის შედეგად სხვა თანამიმდევრობას წარმოშობს. მუტაციის უმარტივესი ფორმა ერთ საიტზე ფუძე ნუკლეოტიდთა წყვილის მეორეთი ჩანაცვლებაა. განვიხილოთ ჰაპლოტიპების ჰიპოთეტური თანამიმდევრობა, რომელიც ამგვარად ჩამოყალიბდა. ჩვენს ჰიპოთეზაში შვიდი ჰაპლოტიპია და ისინი ნუკლეოტიდური წყვილის მუტაციების შედეგად ყალიბდებიან:

| ჰაპლოტიპი | საიტები |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |
|-----------|---------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|
|           | 1       | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
| 1         | A       | T | A | C | T | A | T | A | T | G  | T  | T  | C  | C  | C  |
| 2         | A       | T | A | C | T | A | C | A | T | G  | T  | T  | C  | C  | C  |
| 3         | A       | T | A | C | T | A | C | A | C | G  | T  | T  | G  | C  | C  |
| 4         | A       | T | A | C | T | A | C | A | C | G  | T  | T  | A  | C  | C  |
| 5         | A       | T | A | C | T | A | C | A | C | G  | T  | T  | A  | C  | T  |
| 6         | A       | T | A | C | T | C | C | A | C | G  | T  | T  | A  | C  | T  |
| 7         | A       | T | G | C | T | C | C | A | C | G  | T  | T  | A  | C  | T  |

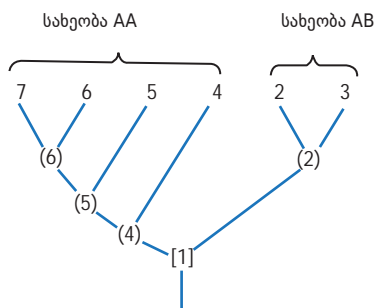
მაშასადამე, მესამე ჰაპლოტიპი, მეშვიდე პოზიციაზე C-ს T-ით (ან პირიქით) ჩანაცვლების შედეგად, მეორე ჰაპლოტიპისგან იქმნება. ახალი ჰაპლოტიპი (3) პოპულაციის განსხვავებული ინდივიდების გენის მრავალი ასლიდან ერთ-ერთის შეცვლის შედეგად წარმოიქმნება, ამიტომ წინაპარი (მეორე ჰაპლოტიპი) გარკვეული დროის მანძილზე არსებობას განაგრძობს.

დავუშვათ, ორგანიზმთა სინჯში შვიდივე ჰაპლოტიპი გვხვდება. მათი მუსტად განლაგება **გენეზის უფესვო ხეზე** შესაძლებელია, თუ მივიჩნევთ, რომ ყველაზე ნაკლებად განსხვავებულ თანამიმდევრობებს წინაპარსა და მემკვიდრეს შორის ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირი ახასიათებს ანუ ყველაზე ახლო კავშირის მქონე ჰაპლოტიპები მუტაციების უმცირესი შესაძლო რაოდენობით არის დაკავშირებული. პირველი ჰაპლოტიპი მეორე და მეოთხე ჰაპლოტიპებს შორის განლაგდება, რადგან პირველი ჰაპლოტიპის ნებისმიერ სხვა ჰაპლოტიპთან დაკავშირებისთვის მუტაციების მეტი რაოდენობაა საჭირო. ამ მეთოდით ყველაზე პარსიმონიულ უფესვო ხეს მივაკვლევთ, რომელიც ნამდვილ ხეს ნაკლებად გავს:



ამ მომენტში ხეს „უფესვი არ გააჩნია“, რაც ნიშნავს, რომ ევოლუციის მიმართულება არ ვიცით ანუ საერთო წინაპართან ყველაზე ახლოს მდებარე თანამიმდევრობა უცნობია. დავუშვათ, ჩვენ მხოლოდ 2-7 ჰაპლოტიპებს ვპოულობთ, მაგრამ ვიცით, რომ პირველი ჰაპლოტიპი არსებობს ან წარსულში არსებობდა, ვინაიდან ის ორი მუტაციით (მე-9 და მე-13 პოზიციებზე) განსხვავებული მეორე და მეოთხე ჰაპლოტიპების დამაკავშირებელი საფეხურია. მეოთხე ჰაპლოტიპის პირდაპირ მეორესგან (ან პირიქით) წარმოშობა ნაკლებად სავარაუდოა, რადგან ერთი და იგივე კონკრეტულ გენში ორი იდენტური მუტაციის ინდექსის შესაძლებლობა ნულის ტოლია. აქედან გამომდინარე, პირველი ჰაპლოტიპი შუალედური ან წინაპარია.

როგორ დავადგინოთ ევოლუციის მიმართულება? დავუშვათ, მეოთხე, მეხუთე, მეექვსე და მეშვიდე ჰაპლოტიპები A სახეობაში გვხვდება, ხოლო მეორე და მესამე ჰაპლოტიპები ახლო ნათესაური კავშირის მქონე B სახეობაში შეინიშნება. უფესვო ხიდან უკვე ვიცით, რომ მეორე და მესამე ჰაპლოტიპებს შორის ახლო ნათესაური კავშირია და ასევე 4-7 ჰაპლოტიპებს შორის. ჩვენ პარსიმონიის პრინციპიდან გამომდინარე შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ორი სახეობის საერთო წინაპარს ჰაპლოტიპი (მაგალითად, პირველი) ჰქონდა, რომელმაც ორ სახეობაში ჰაპლოტიპების ორ ჯგუფს დაულო საფუძველი. ამგვარი მემკვიდრეობითი მიმდევრობა ხის ფესვის მოძებნის საშუალებას გვაძლევს:



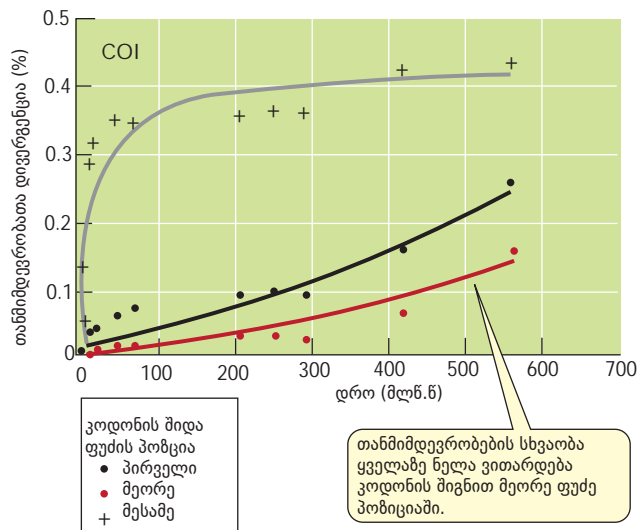
ვინაიდან პირველი ჰაპლოტიპი წინაპარია, ჰაპლოტიპების ევოლუციური თანმიმდევრობა პირველ სახეობაში არის 4→5→6→7, ხოლო მეორე სახეობაში – 2→3. პირველი ჰაპლოტიპის რომელიმე ან ორივე სახეობაში აღმოჩენისას, დასკვნა არ იცვლება.

### ფილოგენეტიკური ანალიზის სირთულეები

ტაქსონებს შორის ნათესაური კავშირების დადგენა პრაქტიკაში საკმაოდ რთულია. ჩვენ რამდენიმე სირთულეს ვახსენებთ, თუმცა მათი დაძლევისთვის შემუშავებულ მეთოდებს ამ წიგნში არ შევხვებით. მიუხედავად ამისა, ფილოგენეტიკური ანალიზის გამართულად ევოლუციური პროცესების გააზრება აუცილებელია, რადგან ასეთ შემთხვევებს ხშირად წავაწყდებით. ფილოგენეტიკურ ანალიზს შემდეგი ძირითადი სირთულეები ახასიათებს:

1. ნიშანთა შეჯამება რთულია. ფილოგენეტიკური ანალიზისთვის საჭირო მონაცემების შეგროვება პრობლემატური საკითხია. მაგალითად, ანატომიური ნიშნები სისტემატიკაში მნიშვნელოვანია და გადაშენებული ორგანიზმებისთვის, ჩვეულებრივ, მხოლოდ ამგვარი მონაცემებია ხელმისაწვდომი. გადაწყვეტა, აქვთ თუ არა ორგანიზმებს ნიშნების საერთო ფორმა, ხშირად ანატომიური დეტალების დაწვრილებით შესწავლას მოითხოვს და ეს არ არის იოლი ან ტრივიალური ამოცანა. კიდევ ერთი პრობლემა არის დამოუკიდებელი ნიშნების რაოდენობის დადგენა. დავეუშვათ, ერთ ძუძუმწოვარს თითოეულ ყბაზე ორი წინა კბილი, ერთი უკბი, სამი მცირე პრემოლარი და ოთხი მოლარი აქვს, ხოლო მეორე ძუძუმწოვარს (ჭიანჭველჭამიას) კბილები საერთოდ არ გააჩნია. როგორ გავიგოთ ეს ერთ ნიშანში სხვაობას აღნიშნავს (ერთ-ერთ ძუძუმწოვარს კბილები საერთოდ არ აქვს), ოთხში (მეორე ძუძუმწოვარს ოთხი სახის კბილი აქვს), თუ ათში? მსგავს პრობლემებს განწყლებით **ღმმ**-ს თანმიმდევრობის მონაცემებში, თუ ცვლილება რამდენიმე ადგილზე ერთდროულად ხდება და ფუნქცია ნარჩუნდება. მაგალითად, რიბოსომული რნმ-ის მოლეკულის სტრუქტურა მოკლე თანმიმდევრობებს შეიცავს, რომელთა ფუნქციები უნდა დაწყვილდეს, რათა „ღეროები“ შეიქმნას. აქედან გამომდინარე, თანმიმდევრობებში მომხდარი ცვლილებები დამოუკიდებელი არ არის.
2. ჰომოპლაზია ძალზე გავრცელებულია. მონაცემთა სიმრავლემ ამ მიზეზის გამო განსხვავებული და თანაბარი ან თითქმის თანაბარი პარსიმონიის რამდენიმე ფილოგენეტიკური შეფასება შეიძლება მოგვცეს. რომელიმე ფილოგენეტიკურ შეფასებაზე დაყრდნობა მართებული არ არის, თუ სხვა ფილოგენეტიკური ჰიპოთეზები მხოლოდ რამდენიმე დამატებით ევოლუციურ ცვლილებებზე მიუთითებს. პრობლემის დაძლევისთვის მეცნიერმა დამატებითი მონაცემები უნდა გამოიყენოს.
3. ევოლუციის პროცესი ადრინდელი ევოლუციური ისტორიის კვალს ზოგჯერ შლის. თუ გამოვლევული ტაქსონი დიდი ხნის წინ განცალკევდა ან სწრაფად განვითარდა, მისი ბევრი თვისება ძალიან განსხვავებული იქნება და ჰომოლოგიური თვისებების აღმოჩენა გართულდება. მაგალითად, კბილები ბევრ ძუძუმწოვარში ნათესაური კავშირების განსაზღვრისთვის გამოიყენება, მაგრამ უკბილო ჭიანჭველჭამიების ნათესაური კავშირებზე ბევრს ვერაფერს შეგვატყობინებს. ზოგჯერ **ღმმ**-ის თანმიმდევრობაში რამდენიმე ჩანაცვლება ერთ ადგილზე ხდება და ადრეული სინაპომორფების კვალი ქრება. რაიმე ადგილზე A-დან C-ზე მომხდარი მუტაცია საერთო შეძენილ თვისებას მხოლოდ მანამდე გვაძლევს, ვიდრე ამ ადგილზე სხვა ცვლილებები მოხდება. თუ შთამომავალ ტაქსონში C შეიცვალა G-ით ან ისე A-ს დაუბრუნდა, საერთო წინაპრის კვალი წაიშლება. უფრო მეტიც, დროთა განმავლობაში სხვადასხვა გენეალოგიურ ტოტებში ერთი და იგივე ჩანაცვლება პარალელურად ხდება. მაშასადამე, კონვერგენტული ევოლუცია და თანმიმდევრობათა ჩანაცვლებები ტაქსონებს შორის თანმიმდევრობის დივერგენციის ოდენობას ათანაბრებს და ვიღებთ მდგომარეობას, რომელსაც სწრაფად განვითარებადი თანმიმდევრობები უფრო სწრაფად აღწევენ, ვიდრე ნელა განვითარებადი (სურ. 2.15). სწორედ ამ მიზეზის გამო, **ღმმ**-ის სწრაფად განვითარებადი თანმიმდევრობები შედარებით ახლო წარსულში დათითული ტაქსონების ფილოგენეტიკური ანალიზისთვის სასარგებლოა (სურ.

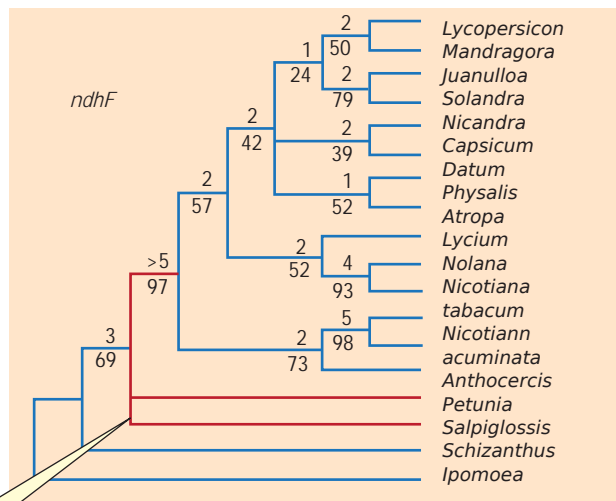
**სურ. 2.15.** ხერხემლიანთა სახეობების წყვილების მიტოქონდრიული COI გენის დნმ-ს თანმიმდევრობებში განსხვავებული ფუძე წყვილების პროპორციული რაოდენობა. მისი დამოკიდებულების გრაფიკი ყველაზე თანამდროვე საერთო წინაპრის ცხოვრებიდან გასულ დროზე. თანმიმდევრობის განსხვავება ყველაზე სწრაფად მეორე ფუძის პოზიციებზე ყალიბდება, ხოლო ყველაზე ნელა - კოდონებში მეორე ფუძის პოზიციებზე. მესამე ფუძის პოზიციებზე არსებული დივერგენცია საერთო წინაპრის შემდეგ თავდაპირველად სწრაფად ვითარდება, ხოლო მერე სიჩქარე თანაბრდება, რადგან ერთი და იგივე ადგილზე რამდენიმე ჩანაცვლება ხდება. აქედან გამომდინარე, პოზიციები 75 მილიონ წელზე გვიან განცალკევებულ ტაქსონებზე ფილოგენეტიკურ ინფორმაციას არ შეიცავს. ამგვარი ანალიზისთვის გამოყენებული სახეობებია ორი კობრისებრი თევზი, ერთი ბაყაყი, ერთი ფრინველი, ერთი ჩანთოსანი, ორი მღრღნელი, ორი სელაპი, ორი ვეშაპი და Homo (After Mindell and Thacker 1996.)



- 2.16), ხოლო ნელა განვითარებადი თანმიმდევრობები შორეულ წარსულში დათიშული ტაქსონების ნათესაური კავშირების დადგენისთვის გამოდგება.
4. ზოგიერთი ევოლუციური შტო ძალიან სწრაფად ცალკევდება და თითოეული მონოფილეტური ჯგუფის წინაპრები განსხვავებული სინაპომორფების ჩამოყალიბებას ვერ ახერხებენ (სურ. 2.17). როცა მრავალი ევოლუციური შტო დივერგენციის ამგვარ „აფეთქებას“ განიცდის, რაც დროის მცირე პერიოდში ხდება, მას **ეპოლუციურ რადიაციას ანუ ადაპტიურ რადიაციას** უწოდებენ, რადგან ევოლუციური შტოები ხშირად განსხვავებულად ადაპტირდებიან. მაგალითად, მგალობელი ფრინველების მრავალი ოჯახი დროის მცირე პერიოდში გახდა მრავალფეროვანი და ამიტომ მათი ნათესაური კავშირები კარგად არ არის შესწავლილი.
  5. მუსტად დადგენილი გენების ხე ზოგჯერ სახეობათა არამუსტ ფილოგენეზს გვატყობინებს. ეს მოსაზრება საკმაოდ მრავლისმეტყველია და მნიშვნელოვანი შედეგებიც ახლავს თან (იხ. მე-11 და მე-16 თავები). დაფუძნებით, ორი წარმატებული დათიშვის შედეგად წარმოიქმნა ჯერ A სახეობა, შემდეგ B და C სახეობები. **ესლა ვთქვათ, რომ A, B და C სახეობებს წინაპარი სახეობის გენის (რომელსაც ჩვენ ვსწავლობთ), ორი განსხვავებული შტოები აქვთ (პოლიმორფულია).** თუ პირველი შტოები A სახეობაში შემთხვევით **ფიქსირდება** (ანუ გენების დრეიფის შედეგად ამ სახეობაში მეორე შტოები იკარგება. ამ მოვლენის მიზეზს მე-10 თავში გავიგებთ), და მეორე შტოები B-სა და C-ს საერთო წინაპარში არის ფიქსირებული, მაშინ გენების ხე სახეობათა ფილოგენეზს ასახავს (სურ. 2.18 ა). თუ დათიშულ სახეობებში შტოების ამგვარი განლაგება არ გვაქვს და B-სა და C-ს საერთო წინაპარი ასევე პოლიმორფულია (ანუ გენების ევოლუციური შტოების **არასრული განლაგება გვაქვს**), მაშინ შტოები შემთხვევით ფიქსირდება და ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს ერთი და იგივე შტოები მემკვიდრეობით არ გადაეცემათ (სურ. 2.18 ბ, გ). მაშასადამე, ამ შტოებებზე დაფუძნებული ფილოგენეზი სახეობებს შორის ნათესაურ კავშირებს სწორად არ ასახავს. 2.19 სურათზე მოყვანილია რეალური მაგალითი, რომელზეც ციხილდას თევზების ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ყველა სახეობა მიტოქონდრიული **დნმ**-ის შტოების გენების ხის რამდენიმე ადგილზე გვხვდება და მტკიცდება, რომ ყველა სახეობას სხვა სახეობების საერთო წინაპრისგან რამდენიმე გენი მემკვიდრეობით გადაეცა.

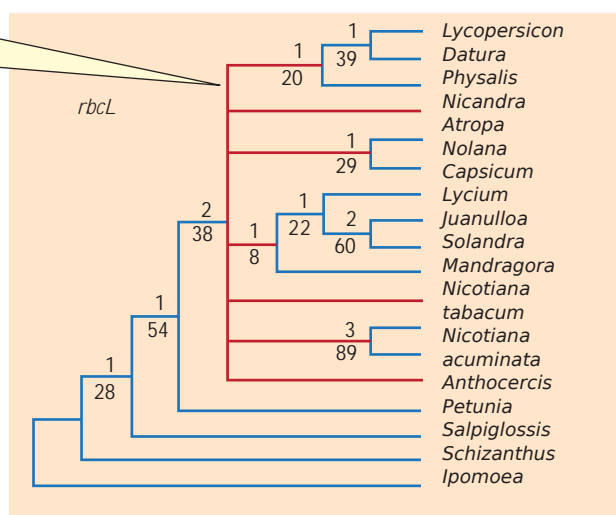


**სურ. 2.16.** თანმიმდევრობის ევოლუციის სიჩქარის მიხედვით განსხვავებული გენები ფილოგენეტიკური ანალიზისთვის ერთნაირად გამოსადეგი არ არის. *ndhF* და *rbcL* ქლოროპლასტულ გენებზე დაფუძნებული შეფასებები *Solanacea*-ს ოჯახის რამდენიმე გვარისთვის არის ნაჩვენები. ეს გვარებია *Lycopersicon*, წიწაკა (*Capsicum*) და თამბაქო (*Nicotiana*). *ndhF* გენი *rbcL* გენზე სწრაფად გადის ევოლუციას, პოლიტომიები (ტოტის ერთი და იგივე წერტილიდან გამოსული რამდენიმე განშტოება) გვაუწყებს, რომ *rbcL* გენი უძლურებით ახალგაზრდა გვარებს შორის ნათესაურ კავშირებს ვერ გვატყობინებს. მიუხედავად ამისა, სწრაფად განვითარებადი გენებისგან განსხვავებით, *rbcL* გენი *Salpiglossis*, *Petunia* და დობილი ჯგუფის *Petunia*-ს უფრო ძველი დივერგენციის შესახებ ინფორმაციას შეიცავს (After Olmstead and Sweere 1994).

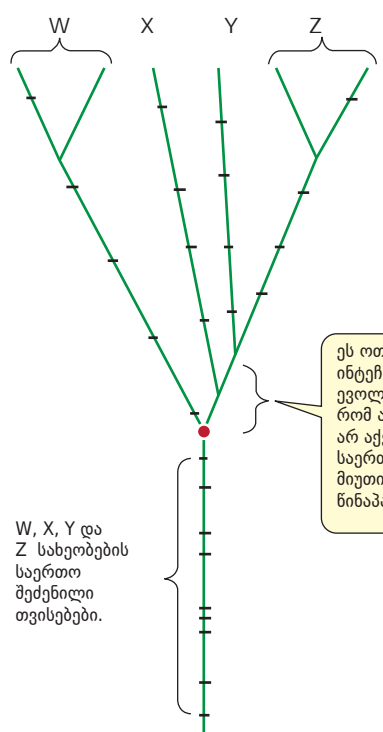


ევოლუციურად უფრო სწრაფად განვითარებადი გენი იძლევა უფრო მეტ ზუსტ მონაცემებს ნათესაურ კავშირზე ახალგაზრდა ტაქსონებს შორის

პოლიტომიები აღნიშნავენ ნათესაურ კავშირს, რომლისთვისაც არ არსებობს საკმარისი ინფორმაცია დატოტვის თანმიმდევრობის განსაზღვრისთვის.



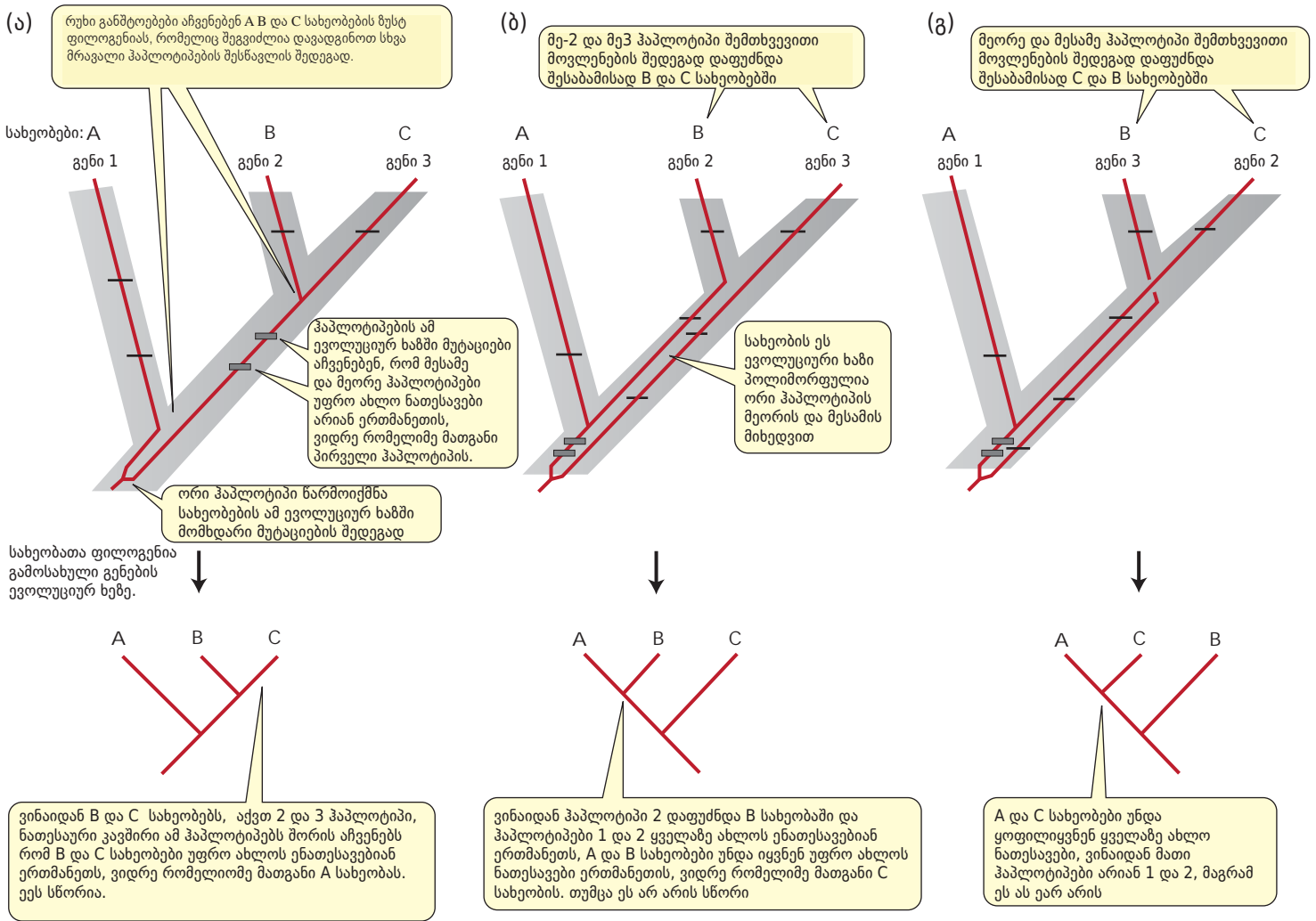
უფრო ნელა ევოლირებადი გენი იძლევა უკეთეს ინფორმაციას უფრო ადრე მომხდარ დივერგენციაზე.



ეს ოთხი ტაქსონი დროის მცირე ინტერვალისწინაობაში განიცდიდა ევოლუციის ისე სწრაფად, რომ არც ერთ ორ მათგანს არ აქვს საერთო მეძენილი საერთო თვისებები, რომლებიც მიუთითებენ მათსაერთო წინაპარზე.

W, X, Y და Z სახეობების საერთო მეძენილი თვისებები.

**სურ. 2.17.** სწრაფი ევოლუციური რადიაცია. W, X, Y და Z ტაქსონებს შორის ნათესაური კავშირების განსაზღვრა შეუძლებელია, რადგან მათ განიცადეს დივერგენცია დროის იმდენად მცირე ინტერვალის განმავლობაში, რომ ამ ტაქსონების საერთო წინაპრის დადგენა შეუძლებელია, რადგან მათ ძალიან ცოტა, ან საერთოდ არ გააჩნიათ შეძენილი ნიშნები, რომელთა დახმარებით დავადგენდით საერთო წინაპარს.

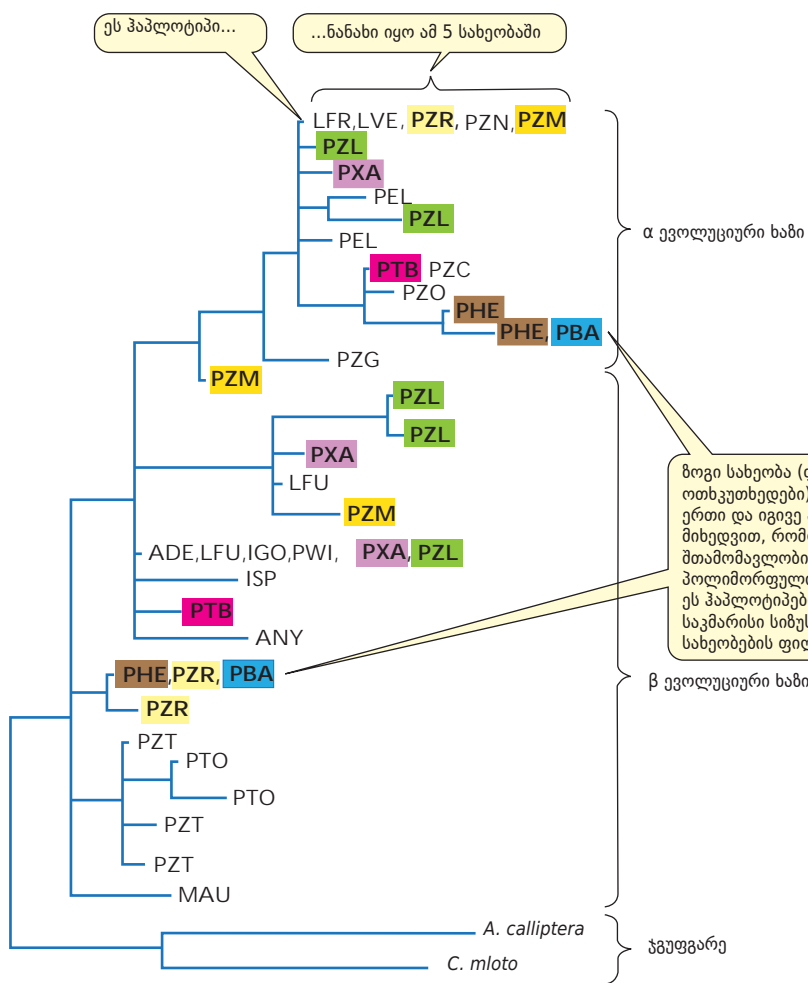


**სურ. 2.18.** გენების ხე (წითელი ხაზი) სახეობების, (რომლებიცგანაც გამოყოფილია გენები (გარე მართკუთხედი)), ფილოგენებს შეიძლება ან ასახავდეს ან არა. A, B და C სახეობები ორი თანმიმდევრული განშტოების შედეგად წარმოიშვნენ. (ა) ნამდვილი ფილოგენები, რომელიც სხვა მონაცემებიდან შეგვიძლია დავადგინოთ. მეორე და მესამე ჰაპლოტიპი მონოფილეტურ ჯგუფს ქმნის და ეს მოვლენა ასახულია ორი საერთო ფუძე წყვილის ჩანაცვლებით (სქელი შტრიხებით), ხოლო გენების ხის მიერ შემოთავაზებული ფილოგენები სახეობათა ნამდვილ ფილოგენებს შეესატყვისება. წვრილი შტრიხები სხვა მუტაციებს ასახავს, რომლებიც სამ ჰაპლოტიპს განასხვავებენ. (ბ) პირველი და მეორე ჰაპლოტიპი მონოფილეტურ ჯგუფს ქმნის A და B სახეობების ახლო ნათესაურ კავშირზე მცდარად მიუთითებს. შეცდომის მიზეზი ის არის, რომ B და C სახეობების საერთო წინაპარი პოლიმორფული იყო გენების (2 და 3) -ის ორი გენეალოგიური შტოსთვის. B და C ახლო მონათესავე სახეობებში ფიქსირებული გენის გენეალოგიური შტოები ახლო მონათესავე გენეალოგიური შტოები არ არის. (გ) B და C სახეობების საერთო წინაპარი გენის მეორე და მესამე გენეალოგიური შტოების მიხედვით კვლავ პოლიმორფულია, თუმცა გენები სურათის (ბ) ნაწილის საპირისპიროდ არის ფიქსირებული. გენების ხე მცდარად მიუთითებს, რომ ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირი A და C სახეობებს აქვთ (After Meddison 1995).

### ჰიბრიდიზაცია და გენის ჰორიზონტალური გადატანა

მცენარეთა მრავალი სახეობა და ცხოველების რამდენიმე სახეობა ორ წინაპარ სახეობას შორის **ჰიბრიდიზაციის** (შეჯვარების) შედეგად წარმოიშვა (იხ. მე-16 თავი). ამ შემთხვევაში ფილოგენების ნაწილი ხდება **ბადისაბრი**, მკვეთრი განშტოებები აღარ გვაქვს და ჰიბრიდული პოპულაციის ზოგიერთი გენი ორი სხვა სახეობის გენეალოგიური შტოს გენებთან ყველაზე ახლო ნათესაურ კავშირში აღმოჩნდება (სურ. 2.20). აქედან გამომდინარე, სახეობათა სხვადასხვა გენებზე დაფუძნებული ფილოგენებები განსხვავებული (**არაკონგრუენტული**) იქნება. არაკონგრუენტულობა ჰიბრიდიზაციის შედეგად მომხდარი ევოლუციის ანუ **ბადისებრი ევოლუციის** მტკიცებულებაა, თუმცა ის სხვა მიზეზითაც შეიძლება განვითარდეს.

ჰიბრიდიზაციისგან განსხვავებით, რომელსაც შეუძლია გენომის უმეტესი ნაწილი მოიცვას, **გენის**



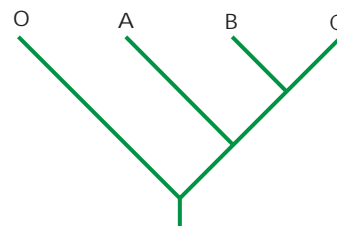
სურ. 2.19. აღმოსავლეთ აფრიკის მალაგის ტბიდან თევზი ციხილიდების 32 სახეობიდან აღებული მიტოქონდრიული ჰაპლოტიპების გენეალოგია (გენების ხე). თითოეული განშტოება ჰაპლოტიპია, რომელიც ერთ ან მეტ სახეობაში გვხვდება. ერთი და იგივე ჰაპლოტიპის მქონე განსხვავებული სახეობები სამი ასოსგან შემდგარი აკრონიმით არიან აღნიშნულნი. შეფერადებული დასათაურების მქონე სახეობები α და β გენეალოგიურ შტოებში არსებული ჰაპლოტიპებისთვის პოლიმორფულებია, რაც ნიშნავს, რომ მათი საერთო წინაპრებიც პოლიმორფულებია. ბევრ სახეობას ერთი ან მეტი საერთო ჰაპლოტიპი აქვს ანუ ისინი არც თუ ისე შორეულ წარსულში წარმოიშვნენ. რა თქმა უნდა, გენების ხე სახეობების წარმოშობის ანუ განშტოების მიმდევრობას არ ასახავს (After Moran and Kornfield 1993)

ზოგი სახეობა (ფერადი ოთხკუთხედები) პოლიმორფულია ერთი და იგივე ჰაპლოტიპების მიხედვით, რომლებიც ალბათ შთამომავლობით მიიღეს საერთო პოლიმორფული წინაპრისგან. ეს ჰაპლოტიპები არ აჩვენებენ საკმარისი სიზუსტით ამ სახეობების ფილოგენიას.

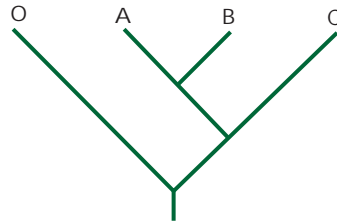
**ჰორიზონტალური (ან გვერდითი) გადატანა** ერთი სახეობის მხოლოდ რამდენიმე გენის სხვა სახეობების გენომში გადატანაა. (ეს მოვლენა განსხვავდება გენების ნორმალური ვერტიკალური გადატანისგან - მშობლებიდან შთამომავლობაზე) მაგალითად, კონკრეტული „ვირუსული გენი“ მხოლოდ კატების ახლო ნათესაური კავშირების მქონე ჯგუფში და ძველი მსოფლიოს მაიმუნებში გვხვდება. ეს გენი შეცლომით მიანიშნებს, რომ კატები მაიმუნებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან, ვიდრე სხვა კატებთან. ეს მონაცემები სხვა გენების მიერ ნაჩვენებ ფილოგენებთან არაკონგრუენტულია (სურ. 2.21). გენი მაიმუნებიდან კატებს ვირუსის მეშვეობით შეიძლება გადაეცეს. გენის გვერდითი გადატანა ბაქტერიების ევოლუციაში უმნიშვნელოვანესი მოვლენაა, რადგან ამ დროს გენები შორეული ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს შორის ფაგით, მკვდარი უჯრედებიდან გამოყოფილი დეპროტეინიზირებული **DNA**-ის და კონიუგაციის შედეგად გადადის (Ochman et al. 2000). ფილოგენეტიკური არაკონგრუენტულობა და რამდენიმე სხვა ფაქტი ამტკიცებს, რომ გენების ჰორიზონტალური გადაცემა ბაქტერიებს ანტიბიოტიკების მიმართ რეზისტენტულობას სძენს, რის შედეგადაც ისინი მასპინძელი სახეობების ინფიცირებას და ავადმყოფობის გამომწვევას ახერხებენ. გარდა ამისა, ასეთი ბაქტერიები ექსტრემალურ გარემოს, მაგალითად მცხუნვარე ზაფხულს, კარგად ეგუებიან.

სურ. 2.20. ჰორიზონტალური და ბადისებრი ევოლუცია. (ა, ბ) A, B, C სახეობებისთვის და ო გარეგანულისთვის დადგენილი ფილოგენეტიკური ორი განსხვავებული გენის თანმიმდევრობებს ეფუძნება. (ბ) შეუთავსებლობა მიუთითებს, რომ B სახეობა A და C სახეობების ჰორიზონტალური გადაცემის შედეგად წარმოიშვა და ახალი ტაქსონის ისტორია ბადისებრი ევოლუციით საუკეთესოდ გამოისახება (After Sang and Zhong 2000.)

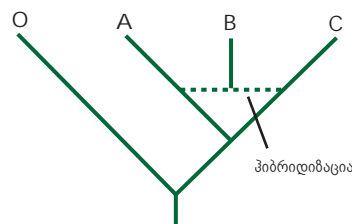
(ა) 1 გენის თანმიმდევრობებზე დაფუძნებული ფილოგენია



(ბ) 2 გენის თანმიმდევრობებზე დაფუძნებული ფილოგენია

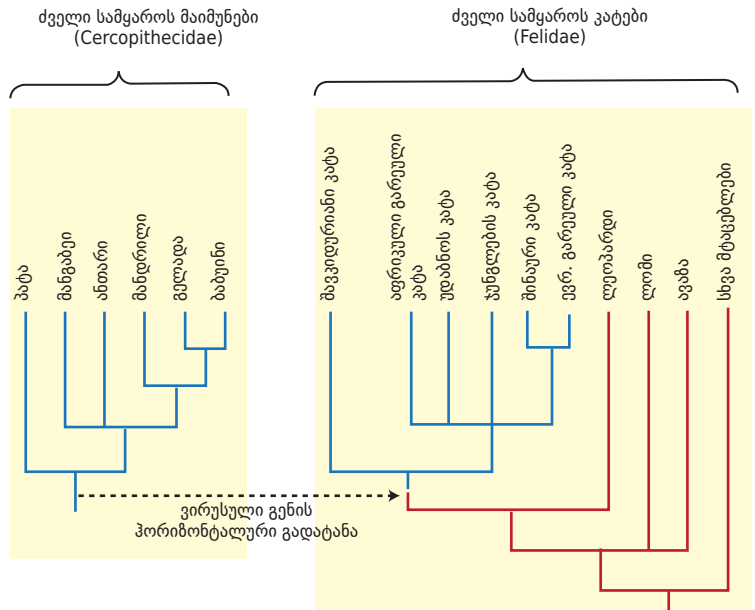


(გ) ბადისებრი ფილოგენია



სურ. 2.21. უმარტივესი მაიმუნების და კატების (*Felidae*)

ფილოგენეტიკური მაიმუნების და კატების ერთ ჯგუფს (ლურჯი განშტოებები) მსგავსი თანამიმდევრობის ვირუსული გენი აქვს, რაც მაიმუნების წინაპრიდან კატების წინაპარზე გენის ჰორიზონტალური გადაცემით აიხსნება (After Li and Graur 1991)



**რეზიუმე**

1. ფილოგენეტიკური საერთო წინაპრისგან სახეობების ან სხვა ტაქსონების წარმოშობის ისტორიაა. ფილოგენეტიკური ფილოგენეტიკური ხით შეიძლება გამოისახოს, სადაც განშტოების თითოეული წერტილი წინაპარი სახეობის ორ ევოლუციურ შტოდ დაყოფას ასახავს. ახლო ნათესაური კავშირების მქონე სახეობებს შედარებით თანამედროვე საერთო წინაპარი ჰყავთ. კონკრეტული საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი სახეობების ჯგუფს მონოფილეთური ჯგუფი ეწოდება. ფილოგენეტიკური ხე მონოფილეთური ჯგუფების სიმრავლეს ასახავს. ფილოგენეტიკური ხეები ტაქსონების ნიშან-თვისებებიდან დგინდება, ევოლუციურ კავშირებს ასახავს და ევოლუციის მრავალი ასპექტის ანალიზის საფუძველს ქმნის.
2. ორგანიზმთა მსგავსება ფილოგენეტიკური კავშირების საუკეთესო საზომი არ არის. ორი სახეობის მსგავსების მიზეზი შეიძლება იყოს ნიშნების წინაპრული ფორმების შენარჩუნება (მაშინ როდესაც მესამე სახეობა განსხვავებული გახდა), ვინაიდან მათ დამოუკიდებლად განავითარეს მსგავსი ნიშნები (ჰომოპლამია), ან ვინაიდან აქვთ საერთო ნიშნები, რომლებიც გაჩნდა მათ საერთო წინაპარში. მხოლოდ უნიკალური საერთო შეძენილი ნიშანი წარმოადგენს ფილოგენეტიკური ნათესაური კავშირის მტკიცებულებას. ასე რომ მონოფილეთური ჯგუფისთვის დამახასიათებელია უნიკალური შეძენილი ნიშნების ფორმები, რომლებიც საერთოა ჯგუფის წევრებისთვის.
3. ფილოგენეტიკური კავშირები გენეალოგიური შტოების ევოლუციის განსხვავებული სიჩქარის და ჰომოპლამიის შედეგად ბუნდოვანი ხდება. ასეთ პირობებში ფილოგენეზის გამოთვლის რამდენიმე მეთოდი გამოიყენება. მეცნიერები ყველაზე ხშირად მაქსიმალური პარსიმონიის მეთოდს იყენებენ. ამ მეთოდის თანახმად, ფილოგენეზი საუკეთესოდ აისახება ხეზე, რომელიც სახეობათა განსხვავებულობის ახსნისთვის ევოლუციური ცვლილებების უმცირესი რაოდენობის დაშვებას საჭიროებს. სხვა მეთოდები ზოგჯერ უფრო საიმედოა.
4. ფილოგენეტიკური ხე ევოლუციურ კავშირებს ასახავს და მეცნიერულ ჰიპოთეზას წარმოადგენს. ჰიპოთეზის სისწორე მტკიცდება, როდესაც ახალი მონაცემები, მაგალითად განსხვავებული ნიშნები, ადასტურებს მის სისწორეს. ტაქსონებს შორის ფილოგენეტიკურ კავშირებში ბევრი რამ კვლავ გაურკვეველია, თუმცა კარგად დამტკიცებული ფილოგენეტიკური არსებობს.
5. ფილოგენეტიკური ანალიზისას მორფოლოგიური და მოლეკულური მონაცემები გამოიყენება. **დნმ**-ის ევოლუციის სიჩქარე ზოგიერთ შემთხვევაში თანაბარია („მოლეკულური საათი“ იქმნება) და თანამიმდევრობების დათიშვა სხვადასხვა შტოებში მიმდინარეობს მკვეთრად მუდმივი სიჩქარით. ასეთ პირობებში მსგავსების ხარისხი ფილოგენეტიკურ კავშირს ასახავს. თანამიმდევრობის ევოლუციის აბსოლუტური სიჩქარის დაკალიბრება შესაძლებელია, როდესაც ზოგიერთი გენეალოგიური შტოს ნამარხებია შემორჩენილი. აბსოლუტური სიჩქარე, თავის მხრივ, ზოგიერთი ევოლუციური მოვლენის, მაგალითად სხვა ტაქსონების წარმოშობის აბსოლუტური დროის გამოთვლისთვის შეგვიძლია გამოვიყენოთ.



6. ევოლუციური პროცესები ზოგჯერ ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენას ართულებს. მაგალითად, ნიშნების საერთო შექნილი ფორმები შემდგომი ევოლუციის შედეგად ქრება და ამ მოვლენის მაგალითია **ღმნ**-ის თანმიმდევრობის ერთ და იგივე ადგილზე ნუკლეოტიდური წყვილების ჩანაცვლებები. თუ რამდენიმე გენეალოგიური შტო საერთო წინაპრისგან მოკლე დროში იღებს სათავეს, მათი ნათესაური კავშირის დადგენა რთულდება, ვინაიდან არ არის საკმარისი დრო, რომ დათიშვის წარმატებულ მოვლენებს შორის შექნილი ნიშნები განვითარდნენ. სხვადასხვა სახეობების გენების (**ღმნ**-ის თანმიმდევრობების) მუსტად გამოთვლილი ფილოგენეტიკური თავად სახეობების ფილოგენეტიკისგან შეიძლება განსხვავდებოდეს. სირთულეები დამატებითი მონაცემების მიღებისას, ჩვეულებრივ, გადალახვადია.
7. ფილოგენეტიკა მხოლოდ განუთავსებს სტრუქტურის ჩვენებით არ უნდა შემოიფარგლოს, როდესაც ზოგიერთი სახეობა სხვადასხვა წინაპარი სახეობების ჰიბრიდიზაციის შედეგად იღებს სათავეს ან ევოლუციურ შტოებს შორის ზოგიერთი გენის ჰორიზონტალური (გვერდითი) გადაცემა ხდება. მსგავსი მოვლენების არსებობაზე სხვადასხვა გენების მიერ სხვადასხვა ფილოგენეტიკის ჩვენება მიუთითებს.

### ტერმინები და ცნებები

|                                 |                               |
|---------------------------------|-------------------------------|
| წინაპრული („პრიმიტიული“) ნიშანი | შიდაჯგუფური (ჯგუფშიდა)        |
| აუტოპომორფია                    | მოლეკულური საათი              |
| თვისება                         | მონოფილეთური ჯგუფი (მონოფილია |
| თვისების ფორმა (მდგომარეობა)    | კვანძი                        |
| საერთო წინაპარი                 | ჯგუფგარე (გარეჯგუფური)        |
| კონვერგენტული ევოლუცია          | პარსიმონია (მაქსიმალური       |
| (კონვერგენცია)                  | ეკონომიურობა ან მაქსიმალური   |
| შექნილი (წარმოებული             | პარსიმონია)                   |
| „ხელსაყრელი“ თვისება            | ფილოგენეტიკური ხე             |
| დივერგენცია (დივერგენტული       | ფილოგენეტიკა                  |
| ევოლუცია)                       | ბადისებრი ევოლუცია            |
| ევოლუციური რევერსია (შებრუნება) | დობილი ჯგუფი (ყველაზე ახლო    |
| გენების ხე (გენების გენეალოგია) | ნათესაური)                    |
| ჰაპლოტიპი                       | ჩანაცვლება (ფუძე ნუკლეოტიდური |
| მაღალი რანგის ტაქსონი           | წყვილის ან ამინო მჟავის)      |
| ჰომოლოგია (ჰომოლოგიური)         | სიმპომორფია                   |
| ჰომოპლაზია (ჰომოპლაზიური)       | ტაქსონი (ტაქსონები)           |
| ჰორიზონტალური (ლატერალური -     | ტაქსონომიური კატეგორია        |
| გვერდითი) გენების გადატანა      |                               |

### დამატებითი საკითხავი

მოლეკულური მონაცემების მომხმარებელი ფილოგენეტიკური მეთოდების შესავალი კურსი მოცემულია B.G. Hall: "Phylogenetic tree made easy: A how-to manual for molecular biologists" (second edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004) წიგნში შესულია დ. სვოფორდის მიერ შექმნილი და ფართოდ გამოყენებადი ხის აგების პროგრამა PAUP\* ფილოგენეტიკური ანალიზის დანერგვით განხილვისთვის იხილეთ ამ დარგის ერთ-ერთი წამყვანი მეცნიერის წიგნი. J. Felsenstein: "Inferring phylogenies" (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004).

მონაცემებზე დაყრდნობით ფილოგენეტიკის შეფასების და ტაქსონებს შორის ცვალებადი თვისებების ევოლუციური ისტორიის დადგენის კომპიუტერული პროგრამების პაკეტი W.P. Maddison and D.R. Maddison "MacClade, version 3.0" (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1992). პროგრამებს თან ერთვის სახელმძღვანელო და მასში განხილულია ფილოგენეტიკური ანალიზის წესები, მეთოდები და

გამოყენება.

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

- დავეშვათ, ცნობილია, რომ უამრავ ნიშანზე დაყრდნობით პირველი, მეორე და მესამე სახეობები ერთმანეთთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან, ვიდრე მეოთხე სახეობასთან (გარეჯგუფთან). გენის ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობაში, ნუკლეოტიდის 10 საიტია, რომელიც ოთხ სახეობებში განსხვავდება. ნუკლეოტიდურ ფუძეთა განლაგება ამ ადგილებზე არის:  
(პირველი სახეობა) GCTGATGAGT; (მეორე სახეობა) ATCATGAGT;  
(მესამე სახეობა) GTTGCAACGT; (მეოთხე სახეობა) GTCAATGACA  
ამ ტაქსონების ფილოგენეზი პირველი, მეორე და მესამე სახეობის სამ შესაძლო ფილოგენეზში ცვლილებების გამოსახვის საშუალებით გამოთვალეთ და შემდეგ დაადგინეთ, რომელიც ხე საჭიროებს უმცირესი რაოდენობის ევოლუციურ ცვლილებას.
- დამტკიცებულია, რომ სახეობებში **56S**-ს თანამიმდევრობების განსხვავებები ადაპტაციური არ არის. სახეობებს შორის სხვა განსხვავებები, როგორც **56S**-ში, ასევე მორფოლოგიაში, ადაპტაციურია (როგორც მე-12 და მე-19 თავებში ვიხილავთ). განსხვავებულია თუ არა ადაპტაციური და არაადაპტაციური ცვლილებების შედეგად ფილოგენეტიკური დასკვნების გამოტანის შესაძლებლობა? არსებობს თუ არა მეთოდი, რომლითაც თვისების ადაპტაციური ფუნქციის ცოდნით ტაქსონებს შორის ნათესაური კავშირების შესახებ ინფორმაციის მიღების შესაძლებლობას გავიგებთ?
- ზოგჯერ ორი განსხვავებული გენი სახეობათა ჯგუფებს შორის განსხვავებულ ფილოგენეტიკურ კავშირებზე მიუთითებს. რა არის ამ მოვლენის მიზეზები? თუ სახეობათა ფომირების ერთადერთი რეალური ისტორია არსებობს, რა უნდა გავაკეთოთ, რათა გავიგოთ, თუ რომელი გენი გვაძლევს სწორ ინფორმაციას? შესაძლოა თუ არა ორივე ფილოგენეტიკური ხე სწორი იყოს, როდესაც სახეობათა დივერგენციის ერთადერთი ისტორია არსებობს?
- ახსენით რატომ არის სასარგებლო დნმ-ს სწრაფად განვითარებადი თანამიმდევრობები ტაქსონებს შორის ნათესაური კავშირების განსაზღვრისთვის, როდესაც ეს ტაქსონები შედარებით თანამედროვე საერთო წინაპრისგან იღებენ საფუძველს. ასევე ახსენით რატომ გამოდგება ნელა განვითარებადი თანამიმდევრობები მხოლოდ შედარებით შორეული საერთო წინაპრის მქონე ტაქსონებს შორის ნათესაური კავშირის დადგენისთვის.
- მეოთხე ამოცანაში მოყვანილი წესის გათვალისწინებით წარმოიდგინეთ, რომ თქვენ რამდენიმე სახეობიდან აღებული კონკრეტული გენის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობა უნდა განსაზღვროთ. როგორ მიხვდებით, რომ გენი ცხოველებს შორის ნათესაური კავშირების დადგენისთვის საჭირო სიჩქარით განვითარდა?
- დავეშვათ, მეხუთე ამოცანაში ნახსენები გენის ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობა ზოგიერთ ევოლუციურ შტოში (მაგალითად, ადამიანებსა და ცხენებში) ბევრად სწრაფად განვითარდა. მოახდენს თუ არა ეს ფაქტი შეფასებას ფილოგენეზის გამოთვლაზე? როგორ? არსებობს თუ არა მეთოდი, რომლის საშუალებით გენეალოგიურ შტოებს შორის თანამიმდევრობის ევოლუციის სიჩქარეების სხვაობას დაამტკიცებთ?
- რა უნდა გააკეთოს ბიოლოგმა, როდესაც მიხვდება, რომ ერთი და იგივე მონაცემების სხვადასხვა მეთოდით (ვთქვათ მაქსიმალური პარსიმონიის ან მაქსიმალური მსგავსების მეთოდებით) ანალიზის შედეგად გარკვეულ ტაქსონებს შორის ნათესაური კავშირების სხვადასხვაგვარ შეფასებას ვიღებთ? რა უნდა გააკეთოს ბიოლოგმა, თუ სხვადასხვა ანალიტიკური მეთოდები ერთი და იგივე შეფასებას გვაძლევს, მაგრამ შეფასება იცვლება იმის და მიხედვით, ორი განსხვავებული გენიდან რომლის თანამიმდევრობებია სეკენირებული (წაკითხული)? (თქვენი პასუხი არ უნდა იყოს დამოკიდებული იმის ცოდნაზე, თუ როგორ მუშაობს მაქსიმალური მსგავსება)
- რეალურად წარმოიქმნება თუ არა წინა ამოცანაში ნახსენები სირთულეები? აირჩიეთ თქვენთვის საინტერესო ორგანიზმთა ჯგუფი, მონახეთ ამ ჯგუფის თანამედროვე ფილოგენეტიკური კვლევა და დააკვირდით, გვხვდება თუ არა მასში მსგავსი პრობლემები. თქვენ შეგიძლიათ გამოიყენოთ საკვანძო სიტყვები, როგორიცაა „ფილოგენია“ ან „ტაქსონის დასახელება - ირემი“ ინტერნეტში მასალის მოძიების დროს.

# ეკოლუციის ფორმები

# 3

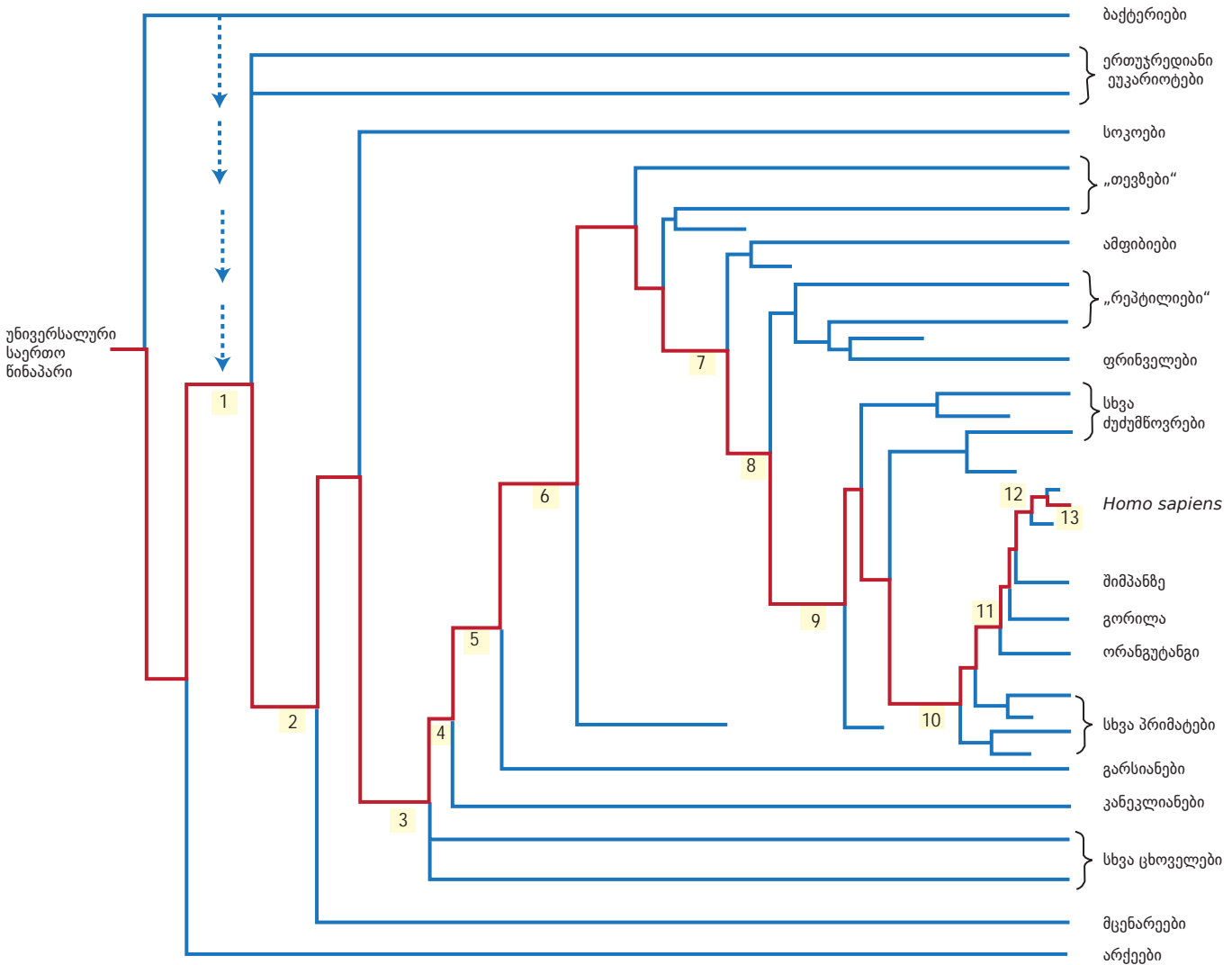
სისტემატიკოსები ორგანიზმთა კლასიფიცირებისთვის მათ ტაქსონომიურ ნიშნებს ერთმანეთს უდარებენ. ამგვარი შედარებები ჩვენთვის კარგად ცნობილი ეკოლუციის საფუძველია. მათი გაერთიანება წინა თავში აღწერილი ფილოგენეტიკური ანალიზის მეთოდებით ორგანიზმთა ჯგუფების ეკოლუციის ისტორიის დადგენის აუცილებელი საფუძველია. ასეთი ისტორიები თავისთავადაც ძალიან საინტერესოა. ფრინველების, მცენარეების ან სოკოების ფილოგენეტიკური კავშირები ანციფრებს ამ ორგანიზმებით დაინტერესებულ მკვლევარს, ხოლო ადამიანთა, 2 მილიარდი წლის წინ არსებული, წინაპრების (იხ. სურ. 3.1) მოზიებამ შეუძლებელია ადამიანის წარმოსახვა არ გააცოცხლოს.

ფილოგენეზი მხოლოდ ტაქსონთა განშტოებებს შორის კავშირების ერთობლიობა არ არის. მისი დახმარებით ორგანიზმთა ნიშან-თვისებების ცვლილებების ისტორიას სარწმუნოდ ვადგენთ და ეს მაშინ, როდესაც ორგანიზმთა ნამარხი ნაშთები ზოგჯერ საერთოდ არ არის შემორჩენილი. ფილოგენეზი ნიშან-თვისებათა ეკოლუციის ისტორიის დადგენის ერთადერთი გზაა. ნიშან-თვისებები შეიძლება იყოს ორგანიზმში ფუძეთა თანმიმდევრობა, მეტაბოლური ჯაჭვები ან უბრალოდ ქცევის ხასიათი. ფილოგენეტიკური და სისტემატიკური კვლევების დახმარებით შეიძლება გენების, გენომების, ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური ნიშან-თვისებების წარსულში მომხდარი ცვლილებები ავხსნათ.



**სხვადასხვა ადაპტაციები მშრალ გარემოსთან.** კალიფორნიის უდაბნოში გავრცელებულ მცენარეებს მშრალ გარემოსთან ადაპტაციის შედეგად ჩამოყალიბდათ სქელი „ხორციანი“ უფოთლო ყლორტები, რომელშიც ისინი იმარაგებენ წყალს, პატარა ფოთლები და ეკლები, რითაც სინათლის არეკვლის გზით ტემპერატურას ამცირებენ. გარდა ამისა, ამგვარი მცენარეები ფესვებს დიდ ფართობზე და ღრმად იდგამენ, რათა იშვიათად მოსული წვიმის წყალი შეინახონ. მათ ხანმოკლე სეზონური ყვავილობა ახასიათებთ. თითოეული ზემოთ ჩამოთვლილი ადაპტაცია შორეული ნათესაური კავშირის მქონე მრავალ მცენარეში დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა (Photo © J.A. Kraulis/Masterfile.)

მისი მეშვეობით ინდივიდუალურ განვითარებასა და მორფოლოგიას, სიცოცხლის ისტორიას და ქცევის ხასიათს, ასევე სახეობების გეოგრაფიულ გავრცელებას, საცხოვრებელ ადგილებს და გარემოსთან ეკოლოგიურ ურთიერთქმედებას აღვწერთ. 3.1 სურათზე ნაჩვენებია თანამიმდევრობა, რომლითაც ჩვენმა შორეულმა წინაპრებმა მნიშვნელოვანი ნიშანები, როგორცაა ჩონჩხი, ამნიონი, შუა ყურის ძვლები,



1. ეუკარიოტების წარმოშობა: სიმბიონტური ბაქტერია მიტოქონდრიად გარდაიქმნა
2. მრავალუჯრედიანობა ყალიბდება; უჯრედები და ქსოვილები დიფერენცირდება
3. ცხოველები: შინაგანი საჭმლისმომნელებელი ღრუ; კუნთები
4. დევტეროსტომები: ემბრიონული ბლასტოპორი ანუსად ყალიბდება
5. ქორდიანები: ზურგის სიმი; ზურგის ტვინი
6. ხერხემლიანები: ძვლოვანი ჩონჩხი
7. ტეტრაპოდები: კიდურები
8. ამნიოტები: ამნიოტური კვერცხი; წყლის მომარაგების უნარი
9. ძუძუმწოვრები: ყბის ერთადერთი სახსარი; შუა ყურის ძვალები; სარძევე ჯირკვლები
10. პრიმატები: ბინოკულარული მხედველობა; ხეებზე ცხოვრება
11. ფეხსახსრიანი მაიმუნები: კულის დაკარგვა
12. ჰომინიდებში ყალიბდება ორი ფეხით ლოკომოცია
13. ჰომო საპიენს- ი დედამიწაზე აფრიკიდან ვრცელდება

**სურ. 3.1.** ყველა ცოცხალი არსების უნივერსალური წინაპრიდან *Homo sapiens*-ამდე მიმავალი ევოლუციის გზა. ზოგიერთი ძირითადი მოვლენა ფილოგენეტიკურ ხეზე გამოსახული ნიშან-თვისების ცვლილების სახით არის ნაჩვენები. ამგვარი ევოლუციური ისტორიები ხშირად გასაოცარი.



სტერეოტიპული მხედველობა და ზეამართული გადაადგილება, შეიძინეს. ორგანიზმთა მრავალ სახეობაში მომხდარი ამგვარი ცვლილებების აღწერის შემდეგ მეცნიერებმა საერთო სურათი ანუ ეპოლუსციის ფორმები აღმოაჩინეს.

ვინაიდან ორგანიზმები მეტად მრავალფეროვანი არიან, ამიტომ ფიზიკისგან განსხვავებით, ბიოლოგიაში ძალიან მცირე რაოდენობით „უნივერსალური“ კანონი გვაქვს (Mayr 2004). მიუხედავად ამისა, გავრცელებული ევოლუციური ცვლილებების ფორმების განზოგადება შესაძლებელია. მეცნიერების ერთ-ერთი უმთავრესი ამოცანა არის ამგვარი ზოგადი მტკიცებულებების ჩამოყალიბება. გარდა ამისა, ევოლუციური ბიოლოგია უპირატესად ცვლილებების ზოგადი ფორმების განმარტებას ცდილობს. მაგალითად, ჩვენ ვიცით, რომ სხვადასხვა ორგანიზმებში გენომის ზომა ანუ ღწმ-ს რაოდენობა, განსხვავებულია. გენომის ზომის ცვლილების პროცესის ახსნა უფრო საინტერესო გახდება, თუ გავიგებთ, რომ მრავალ მონოფილეთურ ტაქსონში გენომის ზომა ევოლუციური დროის განმავლობაში გაიზარდა.

ფილოგენეტიკური და შედარებითი კვლევები ევოლუციის თითქმის ყველა ასპექტს ეხება და ევოლუციური პროცესების გაგებაში გვეხმარება (Futuyma 2004). წინის ამ თავში აღწერილია ევოლუციის ყველაზე მნიშვნელოვანი ფორმები, რომლებიც ხანგრძლივი სისტემატიკური და ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად გამოიკვეთნენ. აქცენტი გადატანილია ორგანიზმის მორფოლოგიურ და სხვაგვარ თავისებურებებზე. მომდევნო თავებში განვიხილავთ სხვა საკითხებს, როგორცაა გენომების და სახეობათა ქცევის ევოლუცია, აგრეთვე არსებულ ფილოგენეტიკურ მოსაზრებებს შევხებით.

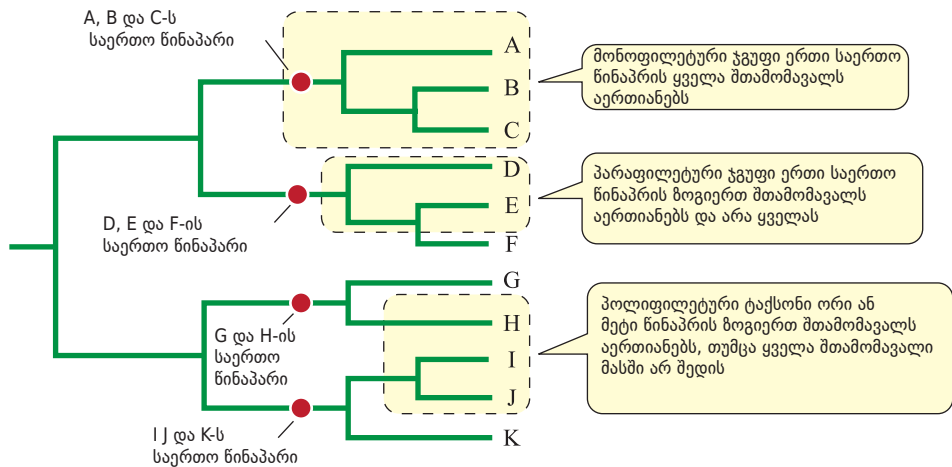
### ეპოლუსციური ისტორია და კლასიფიკაცია

საერთო წინაპრისგან, ცვლილებათა შედეგად, სახეობათა წარმოშობის დარვინის ჰიპოთეზა ორგანიზმთა კლასიფიკაციის მეცნიერული საფუძველია, რადგან ის სახეობათა მსგავსებას რეალური ევოლუციური ისტორიის შედეგად ხსნის. მრავალი სისტემატიკოსის აზრით, კლასიფიკაცია ევოლუციას უნდა ასახავდეს. ევოლუციის გრძელი ისტორიის და ბიოლოგიური მრავალფეროვნების განხილვისას კლასიფიკაციის გამოყენება აუცილებელია, რადგან აუცილებლად მოგვიწევს ტაქსონების სახელწოდებების ხსენება, როგორცაა Chordata, Vertebrata, Mammalia, Homo და ა.შ.

ევოლუციის ორი ძირითადი თვისებაა გენეალოგიური (ევოლუციური) შტოს დაყოფა ორ ან მეტ შთამომავალ შტოდ, რასაც კლადოგენეზი (ბერძნული სიტყვიდან *Clados*, რაც „განშტოებას“ ნიშნავს) ეწოდება და შთამომავლებში სხვადასხვა თვისებების ევოლუციური ცვლილება ანუ ანაგენეზი (ბერძნული სიტყვიდან *ana*, რაც „მემოთვევ“ მიმართულ ცვლილებას ნიშნავს). ზოგიერთი ევოლუციური ცვლილება, მაგალითად ფრინველის ფრთის ევოლუცია დინოზავრის წინა კიდურიდან, განსაკუთრებით აღსანიშნავია და ადაპტაციისთვის მნიშვნელოვანი. უამრავი ტრადიციული კლასიფიკაცია კლადოგენეზს და ანაგენეზს ერთდროულად მიმართავს. მაგალითად, ფრინველები სხვა ამნიოტი ხერხემლიანებისგან განსხვავებულ კლასში (*Aves*) შედის, ვინაიდან მათ ფრთები და ფრენისთვის საჭირო სხვა ადაპტაციური თვისებები აქვთ, ხოლო ადამიანები სხვა პრიმატებისგან განსხვავებულ ოჯახში (*Hominodidae*) შედიან, ვინაიდან ჩვენ ზეამართულად დავდვართ, მოზრდილი ტვინი გვაქვს და ეგოცენტრულობა გვახასიათებს. ზემოთქმულის მიუხედავად, კლასიფიკაციაში ერთდროულად კლადოგენეზის და ანაგენეზის გამოყენება რთულია. მაგალითად, 2.9 ბ სურათზე გამოსახული ჰომინიდის ფილოგენეზიდან აშკარად ჩანს, რომ ადამიანები ადამიანის მაგვარი მაიმუნებისგან განსხვავებულ ოჯახში უნდა შევიდნენ, რადგან ადამიანის ტვინის ზომა და სხვა თვისებები განსხვავებულია. ამავე დროს ასეთი კლასიფიკაცია ჩქმალავს იმ ფაქტს, რომ ადამიანებს შიმპანზეებთან უფრო ახლო ნათესაური კავშირი აქვთ, ვიდრე გორილებს.

ფილოგენეტიკურ კავშირებზე დაყრდნობით ტაქსონი (სახელწოდების მქონე ორგანიზმთა ჯგუფი) შეიძლება იყოს მონოფილეთური, პოლიფილეთური და პარაფილეთური (სურ. 3.2). მონოფილეთური ტაქსონი, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ერთი საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი ყველა ორგანიზმის სიმრავლეა. მაგალითად, მონოფილეთური ჯგუფებია ფრინველები (*Aves*), ხოჭოები (*Coleoptera*) და ყვავილოვანი მცენარეები (*Angiospermae*). პოლიფილეთური ტაქსონი ნათესაური კავშირის არმქონე გენეალოგიურ შტოებს მოიცავს, რომელთაც სხვა ტაქსონში შესულ სახეობებთან უფრო ახლო ნათესაური კავშირი აქვთ. თანამედროვე ტაქსონომები პოლიფილეთურ ტაქსონებს არაზუსტ კლასიფიკაციად თვლიან. მაგალითად, თევზების და ვეშაპების შემცველი ტაქსონი პოლიფილეთური იქნება, რადგან ვეშაპების წინაპარი (უძველესი ტეტრაპოდი, უძველესი ძუძუმწოვარი) თევზების წინაპარი არ არის (იხ. სურ. 2.6). პარაფილეთური ტაქსონი იგივე მონოფილეთურია, ოღონდ საერთო წინაპრის ზოგიერთი შთამომავალი სხვა ტაქსონში შედის. პარაფილეთურ ტაქსონში სხვა ტაქსონებში შემავალი სახეობები არ შედის, რითაც განსხვავებულ ადაპტაციურ თვისებებს ხაზი ესმევა. მაგალითად, *Pongidae*-ს ტრადიციული ოჯახი აერთიანებს ორგანგუტანგს, გორილას და შიმპანზეს. ეს ოჯახი პარაფილეთურია, ვინაიდან ადამიანები, ანუ შიმპანზეებთან ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირის მქონე არსებები, *Pongidae*-ს ოჯახში არ შედიან და მეცნიერები მათ *Hominidae*-ს ოჯახს მიაკუთვნებენ. თუ ფრინველები ფრენისთვის შექმნილი ადაპტაციური თვისებებით *Aves* კლასში შედიან, ხოლო დინოზავრები და ნიანგები *Reptilia* კლასს მიეკუთვნებიან, მაშინ „რეპტილია“ პარაფილეთურია. ზოგჯერ ტრადიციული ჯგუფების

**სურ. 3.2.** მონოფილეთური, პარაფილეთური და პოლიფილეთური ჯგუფები. სისტემატიკოსების უმეტესობა უპირატესობას მონოფილეთურ ჯგუფებს ანიჭებს, ხოლო პარაფილეთურ და პოლიფილეთურ ჯგუფებს თანამედროვე ტაქსონომიისთვის შეუფერებლად მიიჩნევენ.



დასახელება ჯობია ბრჭყალებში ჩავსვათ, რათა არ დაგავიწყდეს, რომ სახელწოდება თანამედროვე, ფორმალურ კლასიფიკაციაში არ გამოიყენება.

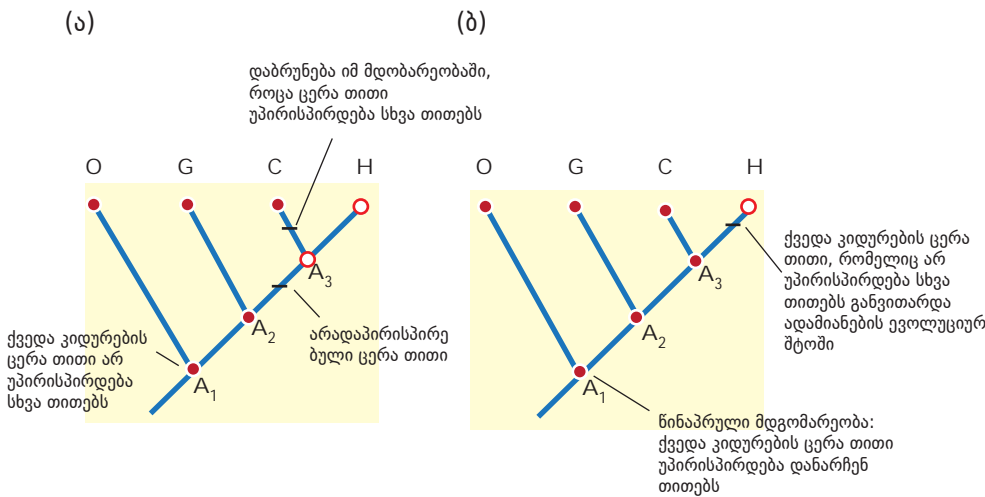
სისტემატიკოსები სულ უფრო მეტად იზიარებენ უილიან ჰენიგის კლასიფიკაციის ფილოსოფიას, რომლის თანახმად, ყველა ტაქსონი მონოფილეთური უნდა იყოს და აქედან გამომდინარე, საერთო წინაპრისგან წარმოშობას ასახავდეს. ჰენიგის და მისი მიმდევრების აზრით, პარაფილეთური ტაქსონები, როგორცაა „Pongidae“ და „Reptilia“, უნდა გაქრეს. ჰენიგის სისტემატიკოსებზე დიდი ზეგავლენა აქვს, ვინაიდან ევოლუციური ისტორიის განშტოებების რეალური სტრუქტურის აღმოჩენის მეთოდს გვთავაზობს (იხ. სურ. 2.4) და ამავე დროს კლასიფიკაციის კრიტერიუმების შესახებ საკუთარი მოსაზრება აქვს. ჰენიგის მეთოდი და მოსაზრება ერთობლივად კლადისტიკის შემადგენელი ნაწილია. კლადისტიკური მეთოდებით აგებულ განშტოებების დიაგრამებს ზოგჯერ კლადოგრამები ეწოდება, ხოლო მონოფილეთურ ჯგუფებს კლადებს უწოდებენ.

ფილოგენეზის ზუსტად გამოთვლის შემთხვევაშიც კი კლასიფიკაციის ზოგიერთი ასპექტი რთულია. მაგალითად, მეცნიერები ხშირად მიდიან დასკვნამდე, რომ სახეობების გადაშენებულმა ჯგუფმა (მას წინაპარი ჰბუფი შეგვიძლია ვწოდოთ, მაგალითად, გავისენოთ ძუძუმწოვრის მგავარი რეპტილიები, Therapsida) ადრეულ ევოლუციურ დროში განსხვავებული შედენილი თვისებების მქონე სხვა ჯგუფს (მას მემპრიდრე ჰბუფი ეწოდება, მაგალითისთვის შეგვიძლია გავისენოთ Mammalia) დაულო სათავე. წინაპარი ჯგუფის ნებისმიერი სახელწოდება, რომელიც მემკვიდრე ჯგუფის სახელწოდებას გამოიცხავს, პარაფილეთურ ტაქსონზე მიანიშნებს და აქედან გამომდინარე, კლასიფიკაცია დამაკმაყოფილებელი არ არის. კიდევ ერთი მაგალითია დინოზავრების რიგი Theropoda. ეს რიგი წინაპარი ჯგუფია, რომლიდანაც მემკვიდრე ჯგუფი, კერძოდ ფრინველები, ჩამოყალიბდა (იხ. სურ. 4.9).

მონოფილეთური ჯგუფის წევრების რამდენიმე ტაქსონად დაყოფის ან ერთ ტაქსონში გაერთიანების გადაწყვეტილება საკმაოდ პირობითია. მაგალითად, 2.9 სურათზე ნაჩვენებ ფილოგენეზის დახმარებით, მონოფილეთური ოჯახები ორანგუტანგის ერთ ოჯახში (Pongidae) შეყვანით, ხოლო გორილას, შიმპანზეს და ადამიანის სხვა ოჯახში (Hominidae) გაერთიანებით შეგვიძლია შევქმნათ. იგივე მიზანს ყველა შემთხვევაში ჩამოთვლილი სახეობის ერთ ოჯახში (Hominidae) გაერთიანების შედეგად მივალწვეთ. ეს უკანასკნელი კლასიფიკაცია (სურ. 2.9 ბ) ფართოდ გამოიყენება. ადამიანების და ადამიანების მგავარი მაიმუნების ერთი ოჯახის ქვეოჯახი Homininae შეიცავს აფრიკულ მაიმუნებს და ადამიანებს, ხოლო Hominini-ს ტრიბა *Homo sapiens* და ადამიანის მონათესავე გადაშენებული სახეობების კლადას აღნიშნავს. ზოგიერთი ავტორი შიმპანზეს და ბონობოს-ჯუჯა შიმპანზეს (გვარი *Pan*) Hominini-ს ტრიბაში აერთიანებს.

### ნიშნების ეპოლუციის ისტორიის დადგენა

ფილოგენეტიკური ინფორმაციის უმთავრესი დანიშნულება საინტერესო ნიშან-თვისებების ევოლუციური ცვლილებების ისტორიის აღდგენაა. ამ ისტორიის აღსადგენად ფილოგენეზზე ნიშნების ფორმები „გამოისახება“ და პარსიმონიის მეთოდის გამოყენებით თითოეულ საერთო წინაპარში ნიშნების ფორმა დგინდება (იხ. მეორე თავი). ჩვენ წინაპრებს ნიშნების იმ ფორმებს ვანიჭებთ, რომლებიც უმცირესი რაოდენობის ჰომოპლაზიური ევოლუციური ცვლილებების დაშვებას საჭიროებენ. ამ მეთოდის გამოყენებით ნიშნების ცვლილებების დროს ვიგებთ და ისტორიის აღდგენას ვახერხებთ.



სურ. 3.3. Hominoidea-ს ნიშნების

(დაპირისპირებული და არადაპირისპირებული თითების) შეცვლის ორი შესაძლო ისტორია (O - ორანგუტანგი, G - გორილა, C - შიმპანზე, H - ადამიანი). (ა) თუ არადაპირისპირებული თითები (ღია წრეებით აღნიშნული) ჰიპოთეტურად  $A_3$ -ს ანუ შიმპანზეს და ადამიანის საერთო წინაპარს აქვს, მაშინ ფორმის ორი ცვლილება (შტრებიებით აღნიშნული) უნდა დაეშვათ. (ბ) თუ დაპირისპირებული თითები ჰიპოთეტურად  $A_3$ -ს აქვს, მაშინ მხოლოდ ერთი ცვლილების დაშვებაა საჭირო. მაშასადამე, ადამიანები დაპირისპირებული თითების მქონე წინაპრისგან წარმოიშვნენ.

მაგალითად, ადამიანების ფეხის ცერა თითი არ არის დაპირისპირებული სხვა თითებთან, ხოლო ორგანგუტანგს, გორილას და შიმპანზეს ფეხის პირველი თითები დაპირისპირებულია სხვა თითებთან (როგორც ჩვენი ხელის დიდი თითები). 3.3 სურათზე გამოსახულია ორი შესაძლო ევოლუციური ისტორია. საერთო წინაპრები აღნიშნულია  $A_1$ ,  $A_2$  და  $A_3$  სიმბოლოებით და დალაგებულია არსებობის დროის მიხედვით. თუ  $A_1$  და  $A_2$  წინაპრებს დაპირისპირებული თითები ჰქონდათ, ხოლო შიმპანზესა და ადამიანის საერთო  $A_3$  წინაპარს არადაპირისპირებული თითები გააჩნდა, მაშინ ჩვენ შეგვიძლია ორი ევოლუციური ცვლილების არსებობა ვივარაუდოთ, და გამოვა, რომ შიმპანზე წინაპრის მდგომარეობაში დაბრუნდა. თუ  $A_3$  წინაპარს  $A_1$ -ის და  $A_2$ -ის ანალოგიურად დაპირისპირებული თითები ჰქონდა, მაშინ ჩვენ მხოლოდ ერთი ევოლუციური ცვლილებით შემოვიფარგლებით. ეს ცვლილება ადამიანის გენეალოგიურ შტოში არადაპირისპირებულ თითებზე გადასვლაა. ამგვარი ჰიპოთეზა ყველაზე პარსიმონიულია და შეგვიძლია დავადგინოთ, რომ ადამიანისა და შიმპანზეს საერთო წინაპარს დაპირისპირებული თითები ჰქონდა.

ზემოთ მოყვანილი მაგალითი მეტისმეტად გამარტივებულია და მხოლოდ ნიშნის ევოლუციის დადგენის ლოგიკის საჩვენებლად გამოვიყენეთ. უფრო საინტერესო და რთული შემთხვევები კონვერგენტულ ევოლუციას მოიცავს. მაგალითად, გველებსა და უფეხო ამფიბიებს (მიწაში ბინადარი ჭიისებრი სხეულის ფორმის ამფიბიები) კიდურები არ აქვთ. 2.10 სურათზე გამოსახული ხერხემლიანების ფილოგენეზიდან ჩანს, რომ ისინი ოთხფეხა წინაპრებისგან წარმოიშვნენ და ეს ნიშანი დამოუკიდებლად ჩამოუყალიბდათ.

ამნიგნში ფილოგენეტიკური ხეებიდან მიღებული ევოლუციური დასკვნების მრავალმაგალითს შეგვხვდებით. ევოლუციურ დასკვნებს მოლეკულური ევოლუციის კვლევაში ფუნდამენტური ფუნქცია აქვს (როგორც მე-19 თავში გამოჩნდება). მათი გამოყენებით ამინომჟავური თანამიმდევრობების და წინაპარი ცილების ფუნქციების დადგენა ხდებოდა, რომელთა სინთეზი შემდგომში მოახდინეს. მოლეკულური ბიოლოგიის სპეციალისტებმა ნილს ედიმ და მისმა კოლეგებმა (1994) ასეთი ექსპერიმენტი L1 რეტროტრანსპოზონზე ჩაატარეს. ძუძუმწოვრების გენომები ამ გენეტიკური ელემენტის ვირუსის მაგვარ მრავალ ასლს შეიცავს, რომელთაც საკუთარი თავის კოპირება და ასლების გენომში ჩაშენება შეუძლიათ (რეტროტრანსპოზონებს და სხვა მობილურ გენეტიკურ ელემენტებს დაწვრილებით მე-8 თავში შევისწავლით). L1 რეტროტრანსპოზონი უკუტრანსკრიპტაზა ფერმენტს აკოდირებს რომლის მეშვეობით ხდება მისი რნმ-ს ტრანსკრიპტების გადაწერა ღრმ-ის ასლში, ხოლო შემდეგ ასეთი ღრმ გენომში თავსდება. დუბლირება L1-ში მდებარე პრომოტორის ფარგლებში მიმდინარეობს, რომელიც A სიმბოლოთი აღინიშნება, თუმცა თავგებში L1-ის ზოგიერთ ასლს ინაქტივირებული პრომოტორი აქვს და ის F სიმბოლოთი გამოისახება. F პრომოტორის დაახლოებით 200 ფუძე წყვილისგან შემდგარი თანმიმდევრობა ასლებში განსხვავებულია და მისი ინაქტივაციის მიზეზი საგარაუდოდ 6 მილიონი წლის განმავლობაში მომხდარი სხვადასხვა მუტაციებია.

ედიმ და თანავტორებმა ფუნქციონალური წინაპრული პრომოტორის „აღდგენა“ სცადეს, რომლისგანაც ინაქტივირებული F თანმიმდევრობები ჩამოყალიბდა. მათ 30 განსხვავებული F თანმიმდევრობის ფილოგენეტიკური ანალიზის და პარსიმონიის წესის გამოყენებით წინაპარი თანმიმდევრობის საუკეთესო შეფასება გააკეთეს. შემდეგ მეცნიერებმა ამ თანმიმდევრობის სინთეზი მოახდინეს და „სტრუქტურულ გენს“ დაუკავშირეს, რომლის ცილის დადგენა შესაძლებელია, თუ პრომოტორი გენის ინფორმაციის გადაწერის საშუალებას იძლევა. ამის შემდეგ რეკომბინირებული გენები თავის ქსოვილოვანი კულტურის უჯრედებში შეიყვანეს. ექსპერიმენტი უაღრესად წარმატებული გამოდგა - სინთეზირებული პრომოტორის მქონე გენების მიერ სინთეზირებული ცილის რაოდენობა, ბუნებრივად აქტიური A პრომოტორის მქონე საკონტროლო გენების მიერ სინთეზირებული ცილის რაოდენობას გაუტოლდა. ექსპერიმენტმა დაადასტურა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად, ინაქტივირებული L1 ასლები ფუნქციონალური თანამიმდევრობიდან განვითარდა.



## ჩანართი 3A      ევოლუციის მტკიცებულება

სისტემატიკოსები ორგანიზმთა კლასიფიკაციებისთვის მათ ტაქსონომიურ ნიშნებს ერთმანეთს უდარებენ. შედარებით ადრეულ პერიოდში მოღვაწე სისტემატიკოსებმა „სახეობათა წარმოშობის“ გამოქვეყნებამდე დიდი რაოდენობით ინფორმაციას მოუყარეს თავი. ამ მონაცემებმა აზრი საერთო წინაპრისგან სახეობათა წარმოშობის დარჯინის თეორიის ჩამოყალიბების შემდეგ შეიძინა. დარჯინმა მარჯვედ გამოიყენა ეს ინფორმაცია. სწორედ ასეთ მონაცემებზე დაყრდნობით ამტკიცებდა, რომ ევოლუცია მართლაც მიმდინარეობდა. დარჯინის შემდეგ შედარებითი ინფორმაცია კვლავ გაიზარდა და დღესდღეობით მონაცემებს არა მხოლოდ მორფოლოგიის და ემბრიოლოგიის ტრადიციული დარგებიდან მოიცავს, არამედ უკრედელო ბიოლოგიიდან, ბიოქიმიიდან და მოლეკულური ბიოლოგიიდან.

ყველა მიღებული ინფორმაცია დარჯინის ჰიპოთეზას შეესაბამება, რომლის თანახმად, ცოცხალი ორგანიზმები საერთო წინაპრისგან წარმოიშვნენ. ურიცხვი ბიოლოგიური კვლევის შემდეგ ზებუნებრივი არსების მიერ სახეობათა შექმნის ჰიპოთეზა არ დასტურდება, თუ ამ არსებებს რაღაც უცნაური განზრახვა არ ქონდა, რათა ორგანიზმები ისე გამოიყურებოდნენ, თითქოს ისინი განვითარების შედეგად ჩამოყალიბდნენ. სისტემატიკოსების მიერ შეგროვებული შედარებითი მონაცემებიდან ევოლუციის ისტორიული რეალურობის დამადასტურებელი რამდენიმე ფორმა იკვეთება და ამ ფორმებს აზრი მხოლოდ ევოლუციის შემთხვევაში აქვს.

1. *სიცოცხლის იერარქიული ორგანიზაცია.*

სახეობების კლასიფიკაციის მცდელობები ლინეიმდეც არსებობდა, თუმცა ადრეული სისტემები უბრალოდ არ მუშაობდა. მაგალითად, ერთი მეცნიერი სახეობების კლასიფიკაციას ხუთნაწილიან კატეგორიებად ცდილობდა, თუმცა ორგანიზმები ხუთ ჯგუფში ვერ მოთავსდნენ. სამაგიეროდ ლინეს მიერ აღწერილი სახეობები იერარქიულ სისტემაში „ბუნებრივად“ განაწილდნენ. განსწავლვად დაყოფის და დივერგენციის ისტორიული პროცესი იერარქიულად დალაგებად ობიექტებს გვაძლევს, თუმცა იგივე რამდენიმე სხვა პროცესის შედეგადაც ხდება. ამ პრინციპის გამოყენება შეიძლება ლინეისტიკაში ენების მიმართ. ენების იერარქიებად დალაგება შესაძლებელია, ხოლო ქიმიური ელემენტები და მინერალები ამგვარ კლასიფიკაციას არ ექვემდებარება.

2. *ჰომოლოგია.* ფუნქციების განსხვავებების მიუხედავად სტრუქტურის მსგავსება გამომდინარეობს ჰიპოთეზიდან, რომ ორგანიზმთა ნიშნები მათი წინაპრების ნიშნებისგან განსხვავებულია. ეს ჰიპოთეზა გონივრული გეგმის ჰიპოთეზას ძნელად შეესაბამება. გეგმა არ საჭიროებს ერთი და იგივე ძვლოვანი ელემენტები შედიოდნენ პრიმატების ხელების, თხუწელას წინა კიდურების, ფრინველების, ღამურების და პტეროზავრების ფრთების ან კიდევ ვეშაპების და პინგვინების ფარფლების შემადგენლობაში (იხ. სურ. 3.4). ადრე არსებული სტრუქტურების და არა გეგმის ცვლილება განმარტავს, თუ რატომ არის ფუტკრების და კრაზანების ნესტარი კვერცხსადების მოდიფიკაცია და რატომ აქვთ ნესტარი მხოლოდ მდედრებს. ყველა ცილა „მარცხნივ“

მბრუნავი (L) ამინომჟავებისგან შედგება, თუმცა „მარჯვნივ“ (D) ოპტიკური იზომერები ისევე იმუშავებს, თუ ცილები მხოლოდ „მარჯვნივ“ ამინომჟავებისგან იქნება აგებული. მიუხედავად ამისა, რადგან ყველა ცოცხალი არსების წინაპრმა L ამინომჟავები შეითვისეს, მათი შთამომავლებიც ასევე არიან აგებულნი. D ამინომჟავების ხელოვნური შემოტანა ისეთივე არაპროდუქტიულია, როგორც მაგალითად დიდ ბრიტანეთში მანქანის მარჯვენა მხარეზე ტარება და აშშ-ში მარცხნივ. უნივერსალურ გენეტიკურ კოდს (იხ. მე-8 თავი) საერთო წინაპრისგან მომდინარეობის შემთხვევაში აქვს აზრი.

3. *ემბრიოლოგიური მსგავსებები.* ჰომოლოგიური ნიშნები განვითარების განმავლობაში შექმნილი თვისებებია, მაგრამ მათი საჭიროება აღარ იარსებებს, თუ ორგანიზმის განვითარება წინაპრის ონტოგენეზის მოდიფიკაცია არ არის. მაგალითად, ჭიანჭველაჭამიას ემბრიონის ყბებში პირველადი კბილების ნერვი განვითარებას იწყებს და შემდეგ ქრება. ხმელეთზე მცხოვრები ზოგიერთი ბაყაყი და სალამანდრა ლარვულ სტადიას წყალში გადის, და წყლის ცხოველისთვის ტიპური თვისებები გააჩნია, მაგრამ მტამორფოზის შემდეგ ხმელეთზე ცხოვრებისთვის მზად არის. განვითარების ადრეულ ეტაპზე ადამიანის ემბრიონს, თევზის ემბრიონის სალამანჩე ნაპრალის მაგვარი, ლაყურის ჯიბე ეტყობა.

4. *ატავისტური ნიშნები.* ორგანიზმთა ადაპტაციის უნარი კრეაციონისტებისთვის შემოქმედის ბრძნული სიკეთის დასტურია, თუმცა იგივეს ვერ ვიტყვით თითქმის ყველა სახეობაში შემორჩენილ ნიშნებზე, რომელიც ამ სახეობის შორეულ

მოყვანილი მაგალითი ფილოგენეტიკური ანალიზის შესაძლებლობას მიუთითებს, ალადგინოს წარსული.

### **სისტემატიკიდან დადგენილი ევოლუციური ცვლილების რამდენიმე სტრუქტურა**

ევოლუციის ყველაზე მნიშვნელოვანი და მიღებული სტრუქტურები თუ წესები უკანასკნელი საუკუნის განმავლობაში და მანამდე ჩატარებულ სისტემატიკურ კვლევებს ეფუძნება. ცოცხალ ორგანიზმთა სისტემატიკური კვლევების დიდი რაოდენობა ევოლუციის რეალურობას ამტკიცებს (ჩანართი A). წიგნის მოცემულ თავში ჩვენ ევოლუციის ზოგიერთ სტრუქტურას აღვწერთ და მაგალითებს შედარებითი მორფოლოგიის ტრადიციიდან მოვიყვანთ. ევოლუციის მრავალი წესის ილუსტრაცია ბიოქიმიურ ან მოლეკულურ დონეზე შეიძლება, რასაც მომდევნო პარაგრაფებში კვლავ დავუბრუნდებით.

### **ორგანიზმთა თვისებების უმეტესობა მანამდე არსებული თვისებების სახეცვლილი ფორმაა**

ევოლუციის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი წესის თანახმად, *ორგანიზმთა თვისებები თითქმის ყოველთვის წინაპრული თვისებებიდან ყალიბდება.* ნიშნები არაფრისგან არ ჩნდება. ფრინველების, ღამურების და



## ჩანართი 3A (გაბრძელება)

წინაპრში გარკვეულ ფუნქციას ასრულებდა, მაგრამ ამჟამად სახეობისთვის არავითარი მნიშვნელობა არ აქვს. გამოქვაბულის თევზებს და იქ ბინადარ სხვა ცხოველებს ატროფირებული თვალები დევენერაციის ყველა ეტაპზე აქვთ. უფრო ხოჭოებს განუვითარებელი ფრთები მინც აქვთ და ზოგიერთ სახეობაში ამგვარი ფრთები ისეა განლაგებული, რომ საჭიროების შემთხვევაშიც კი ვერ გაიშლება. დარვინი წიგნში „ადამიანის წარმოშობა“ ადამიანის ატავისტურ ნიშნებს აღწერს. ესენია აპენდიქსი, კულუსი, ასევე განუვითარებელი კუნთები, რომელთა საშუალებით ზოგიერთი ადამიანი ყურებს ან თავის კანს ამოძრავებს, და უკანა დიდი ძირითადი, ანუ სიბრძნის კბილი, რომელიც ძალიან ბევრ ადამიანს საერთოდ არ ამოსდის. მოლეკულურ დონეზე ეუკარიოტების ყველა გენი შეიცავს დნმ-ს უფუნქციო თანმიმდევრობებს, მათ შორის ფსევდოგენებს: ანუ ყრუ, არაგადაწერად თანმიმდევრობებს, რომლებიც წინაპარ ფუნქციონალურ გენებს გარკვეულწილად გვანან (იხ. მე-19 თავი).

5. კონვერგენცია. არსებობს უამრავი მაგალითი, როდესაც ფუნქციონალურად მსგავსი ნიშნების აგებულება განსხვავდება. ამის მაგალითია ხერხემლიანების და თავფეხა მოლუსკების თვალები (იხ. სურ. 3.5). განსხვავებების არსებობა მოსალოდნელია, როდესაც განსხვავებულ წინაპრებში ნიშნები განსხვავებულია და თანამედროვე სტრუქტურები მათი მოდიფიკაციის შედეგია. სამაგიეროდ ეს მოსაზრება არ ეთანხმება შეხედულებას, რომ ყოვლისშემძლე შემოქმედმა, ვისაც ოპტიმალური გემის შედგენა უნდა შეეძლოს, ამგვარი სტრუქტურები

შექმნა. ევოლუციური ისტორია ლოგიკურად ხსნის ისეთ შემთხვევებს, როდესაც სხვადასხვა ორგანიზმები ერთი და იგივე ფუნქციის შესრულებისთვის სხვადასხვა სტრუქტურებს იყენებენ. მაგალითად, ვაზი კედლებზე ცოცვისთვის სხვადასხვა სტრუქტურებს იყენებს (იხ. სურ. 3.10).

6. სუბოპტიმალური გეგმა. ევოლუციური ისტორიის „შემთხვევითობები“ უამრავ ისეთ თვისებას ხსნის, რომლის შექმნას ჭკვიანი ინჟინერი ნამდვილად არ მოინდომებდა. მაგალითად, საჭმლის და ჰაერის მოძრაობის ტრაექტორია ხმელეთზე მცხოვრები ხერხემლიანების, მათ შორის ადამიანის საყლაპავ მილში იკვთება და ამიტომ საჭმლით დახრჩობის რისკი ყოველთვის არსებობს. ადამიანის თვალს „ბრმა ხალი“ მხედველობის ხაზიდან მარჯვნივ ან მარცხნივ 450-ზე აქვს. ეს მოვლენა ბადურის უჭრედების აქსონების ასურდული განლაგებით არის გამოწვეული. აქსონები თვალში პირდაპირ შედიან და შემდეგ მხედველობის ნერვად ერთიანდებიან, რომელიც ბადურას ყოფს და შემდეგ უკან თავის ტვინისკენ მიემართება.

7. გეოგრაფიული გავრცელება. სისტემატიკური კვლევები სახეობების და მაღალი რანგის ტაქსონების გეოგრაფიულ გავრცელებასაც მოიცავს. ბიოგეოგრაფიულ წოდებულ ამ დარგს მე-6 თავში შევისწავლით. ამ შემთხვევაში საკმარისია ითქვას, რომ უამრავი ტაქსონის გავრცელებას ლოგიკა არ გააჩნია, თუ ისინი საერთო წინაპრებისგან არ წარმოიშვნენ. მაგალითად, ბევრი ტაქსონი, მათ შორის ჩანთოსნები, სამხრეთ კონტინენტებზეა გავრცელებული. ამ ფაქტის მიზეზი ის შეიძლება იყოს, რომ ტაქსონებს

საერთო წინაპრები ჰყავთ და ისინი საერთო სამხრეთ მატერიკზე იყვნენ გავრცელებულნი, ვიდრე მეზობლურ ერაში ეს მატერიკი ფრაგმენტებად არ დაიყო.

8. შუალედური ფორმები. თანმიმდევრული მცირე ცვლილებების შედეგად სახეობათა წარმოშობის ევოლუციის ჰიპოთეზა უამრავ შემთხვევას პროგნოზირებს, როდესაც სახეობების და მაღალი რანგის ტაქსონების თვისებები სხვადასხვა დონით განსხვავდება. მაგალითად, ფრინველების თანამედროვე სახეობებს შორის ნისკარტების გრადაცია არსებობს. გველების ზოგიერთ სახეობას მენჯის სარტყელი აქვს, ხოლო სხვებმა ამგვარი სარტყელი დაკარგეს. მოლეკულურ დონეზე დნმ-ს თანმიმდევრობების განსხვავება ახლო ნათესაური კავშირების მქონე სახეობებში თითქმის არ არსებობს, ხოლო შორეული ნათესაური კავშირების მქონე ტაქსონებში სულ უფრო თვალშისაცემია.

ზემოთ ჩამოთვლილი მტკიცებულებებიდან თითოეულისთვის 100-ობით და 1000-ობით მაგალითი არსებობს, რომელიც ცოცხალი სახეობების კვლევებიდან შეგვიძლია მოვიყვანოთ. ნამარხების არარსებობის შემთხვევაშიც კი მტკიცებულებებს მეცნიერები ცოცხალი სახეობებიდან იღებენ და ამგვარი ინფორმაცია ევოლუციის ისტორიული რეალობის ჩვენებისთვის უფრო სასარგებლოა. ყველა ორგანიზმი საერთო წინაპრისგან განვითარდა ცვლილებების შედეგად. ჩვენ დარწმუნებული ვართ, რომ შეგვიძლია ვიყოთ დარწმუნებულნი, რომ ყველანი სიცოცხლის ერთი, საწყისი ფორმისგან წარმოვსდებით.

პეტროდაქტილების ფრთები, სახეშეცვლილი წინა კიდეები (სურ. 3.4). ფრთები მხრებიდან არ გაიზარდა (როგორც ანგელოზებში), ვინაიდან ამ ცხოველების წინაპრებს არ გააჩნდათ მხრის ისეთი სტრუქტურა, რომელიც ფრენისთვის შეიძლება შეცვლილიყო. მეოთხე თავში ვნახავთ, რომ ძუძუმწოვრების შუა ყურის ძვლები რეპტილიების ყბის ძვლებისგან განვითარდა. მე-19 თავში ცილების მაგალითებს შევხვდებით, რომლებიც წინაპარი ცილის სახეშეცვლილი ფორმებია და ახალი ფუნქციები არ გააჩნიათ. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ნათესაური კავშირის მქონე ორგანიზმებს ჰომოლოგიური ნიშნები აქვთ, ეს ნიშნები მემკვიდრეობითია და საერთო წინაპრის ექვივალენტური ორგანოდან ყალიბდება. ჰომოლოგიურ ნიშნებს მსგავსი გენეტიკური და ევოლუციური საფუძვლები აქვს, თუმცა სახეობებში ამგვარი საფუძვლები არსებითად სახეშეცვლილია (იხ. მე-20 თავი).


ნიშანი (მაგალითად, „თითი“) მოცემულ სახეობაში შეიძლება ჰომოლოგიური იყოს, მაგრამ მოცემული ნიშნის ფორმა (მაგალითად, თითების რაოდენობა) ასეთი არ გახლავთ. ხუთთითიანი ფორმა ადამიანებსა და ნიანგებში ჰომოლოგიურია, მაგრამ ზღვის ღორებსა და მარტორქებში სამთითიანი ფორმა ჰომოლოგიური არ არის, ვინაიდან ეს ფორმა ცხოველებში ხუთთითიანი წინაპრებიდან დამოუკიდებლად განვითარდა.

ნიშანი (ან ნიშნის ფორმა) ორ სახეობაში ჰომოლოგიურია, თუ ის საერთო წინაპრისგან არის შექმნილი, თუმცა ჰომოლოგიის დადგენა ანუ ორი სახეობის თვისებების ჰომოლოგიურობის განსაზღვრა რთულია. ანატომიური თვისებების ჰომოლოგიის ჰიპოთეზის შემოტანის ყველაზე გავრცელებული კრიტერიუმი სხეულის სხვა ნაწილებისადმი სტრუქტურების განლაგება და ურთიერთგანლაგებაა, რომლებისგან ეს ნიშანი შესდგება.

**სურ. 3.4.** ზოგიერთი ხერხემლიანი ტეტრაპოდის წინა კიდურის ჩონჩხი. ადრეული ამფიბიებისგან განსხვავებით ძვლები იკარგება ან ერთმანეთს ერწყმის, ასევე მომას და ფორმას იცვლის. ცურვისთვის საჭირო ცვლილებები იხტიოზაგრებში და დელფინებში ხდება, ხოლო ფრენისთვის საჭირო ცვლილებები ფრინველებში, ღამურებში და პტეროზაგრებში შეინიშნება. ყველა ნაჩვენები ძვალი ორგანიზმებს შორის ჰომოლოგიურია, გარდა პტეროზაგრის და თხუნელას სესამოილური ძვლებისა. სესამოილურ ძვლებს განვითარების განსხვავებული საფუძველი აქვს, კერძოდ ისინი კიდურის ჩონჩხის დანარჩენი ნაწილისგან განვითარდნენ (After Futuyma 1995)

**წინაპრული მდგომარეობა**

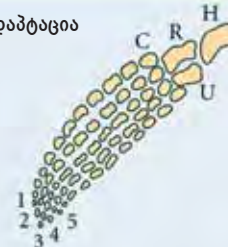
H მხრის ძვალი  
 U იდაყვის ძვალი  
 R წინა მხრის ძვალი (სხივი)  
 C მაჯის ძვლები  
 M მეტაკარპალური ძვლები  
 S სესამოიდი ( ხრტილოვანი ძვლები)  
 1-5 თითები



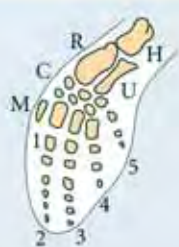
ადრეული ამფიბია

---

**ცურვასთან ადაპტაცია**




იხტიოზავრი (გადაშენდა)  
 (დამატებითი სეგმენტები თითებში, რომლებიც ჩართულია ფარფლში)



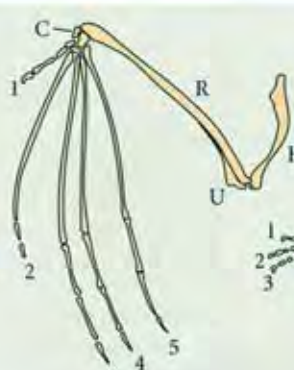
დელფინი  
 (ფარფლის კონვერგენცია იხტიოზავრის ფარფლთან)

---


**ადაპტაცია ფრენასთან**



ფრინველები  
 (თითები დაიკარგნენ და თითების ძვლები შეერწყმნენ ერთმანეთს)

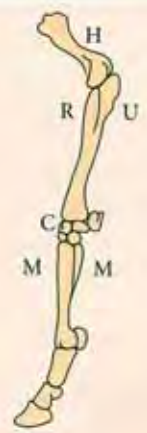


ღამურა  
 (თითების გრძელ ძვლებზე დამაგრებულია საფრენი აპკი)




პტეროდაქტილი  
 მეოთხე თითზე დამაგრებულია საფრენი აპკი

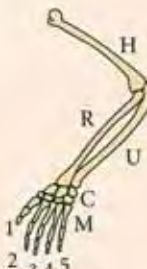
---



ცხენი  
 (ოთხი თითის რედუქცია მოხდა, დანარჩენი ძვლები შეერწყმნენ ერთმანეთს)



თხუნელა  
 თითების მკვრივი ფართე ძვლები და კლავიკულები ადაპტირებულია თხრასთან



ადამიანი  
 წინა კიდურის ცერა თითი დაპირისპირებულია სხვა თითებთან, თითები მოქმედობს ადაპტირებულია საგნების დაჭერასთან

ფორმის ან ფუნქციის შესაბამისობა ჰომოლოგიის კრიტერიუმები არ არის (გაიხსენეთ არწივის და თხუნელას წინა კიდეები). ჰომოლოგიური ჰიპოთეზების შემოთავაზებისთვის ხშირად მნიშვნელოვანია ემბრიოლოგიური კვლევები. მაგალითად, ფრინველების და ნიანგების უკანა კიდეების სტრუქტურული მსგავსება ემბრიონში უფრო აშკარაა, ვიდრე მოზრდილ ორგანიზმში, ვინაიდან ფრინველების ძვლები განვითარებასთან ერთად ერთიანდება. მიუხედავად მემოთქმულისა, სახეობებში თვისების ჰომოლოგიურობის მთავარი მტკიცებულება სახეზეა, თუ ფილოგენეტიკურ ხეზე (რომლებიც სხვა ნიშნების საფუძველზე აიგო) მისი გავრცელება საერთო წინაპრისგან მემკვიდრეობითობის უწყვეტობაზე მიუთითებს.

**ჰომოლაზია ჩვეულებრივი მოვლენაა**

მეორე თავში აღვნიშნეთ, რომ ჰომოპლაზია ანუ სხვადასხვა ტაქსონებში ნიშნების ან ნიშნების ფორმის დამოუკიდებელი ევოლუცია კონვერგენტულ ევოლუციას და ევოლუციურ მობრუნებას მოიცავს. ბევრი აგტორი კონვერგენტულ ევოლუციას პარალელური ევოლუციისგან განასხვავებს. კონვერგენტული ევოლუციის (კონვერგენციის) გარეგნულად მსგავსი თვისებები განვითარების სხვადასხვა გზებით ყალიბდება (Lauder 1981). კონვერგენტული ევოლუციის მაგალითია ხერხემლიანების და თავფეხიანი მოლუსკების თვალები (მაგალითად, რვაფეხების და კალმარების) (სურ. 3.5). ორივე მათგანს ლინზა და ბადურა გააჩნია, მაგრამ უამრავი განსხვავება ცხადყოფს, რომ ისინი დამოუკიდებლად განვითარდნენ. მაგალითად, ბადურის უკრედების აქსონი თავფეხა მოლუსკებში უკრედების ფუძიდან წარმოიშვა, ხოლო ხერხემლიანებში - უკრედის აპიკალური ნაწილიდან. ულვაშფეხიანი კიბოსნაირების სისტემატიკის და ანატომიის აღიარებულმა მცოდნემ - ჩარლზ დარვინმა აღწერა, თუ როგორ წარმოიშვა ულვაშფეხიანების ორ გვარში ექვსფირფიტიანი გარსი რვა ფირფიტისგან ორი სხვადასხვა გზით. *Chthamalus* გვარში რვა ფირფიტიდან ორი ვერ განვითარდა, ხოლო *Balanus* გვარში ორი ფირფიტა მესამეს შეუერთდა (სურ. 3.6; იხ. აგრეთვე სურ. 4.17).

პარალელური ევოლუცია დამოუკიდებლად განვითარებულ მსგავს მოდიფიკაციებს მოიცავს (ამგვარი ევოლუცია უმეტესად ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ორგანიზმებში ხდება, ვინაიდან მათში განვითარების სასტარტო მექანიზმები მსგავსია). პარალელური ევოლუციის საუკეთესო მაგალითია კიბოსნაირების კვების აპარატის ჩამოყალიბება, რომელსაც მაქსილოპედი ეწოდება. კიბოსნაირების რამდენიმე გენეალოგიურ შტოში მაქსილოპედების ერთიდან სამ წყვილამდე ცხოველის პირის აპარატის მქონე თავის სეგმენტიდან კი არ ვითარდება, არამედ მკერდის ყველაზე წინა სეგმენტიდან, სადაც წინაპარში კიდეები იყო განვითარებული. მაიკლ ავეროფმა და ნიჰამ პატელმა (1997) ორი „დომინანტური“ მარეგულირებელი გენის (*Hox* გენების, რომლებთანაც დაწვრილებით 21 თავში გაგეცნობით) გამოვლენის განსხვავებები შეისწავლეს (ამ საკითხს დეტალურად 21-ე თავში ჩაველრძავდებით). მათ მიერ შესწავლილ ორ გენს *Ultrabithorax* (*Ubx*) და *Abdominal A* (*abdA*) ეწოდება და განსაზღვრავენ როგორ ვითარდება ფესხასხრიანებში, მათ შორის მწერებსა და კიბოსნაირებში, ყოველი სეგმენტი. ამ ორი გენის მოქმედება თავის სეგმენტებში (სადაც პირის აპარატია) არ ვლინდება, თუმცა ვლინდება მკერდის სეგმენტებში (სადაც ფეხებია).

ავეროფმა და პატელმა აღმოაჩინეს, რომ კიბოსნაირების ფეხების მაქსილოპედებად ევოლუციური გარდაქმნა მკერდის სეგმენტში *Ubx*-ის და *abdA*-ის გამოვლენის დაკარგვას შეესაბამება. მაგალითად, ნიჩაბფეხიან კიბოსნაირში *Mesocyclops* და პერაკარიდ *Mysidium*-ში, რომლებიც შორეული ნათესაური კავშირის

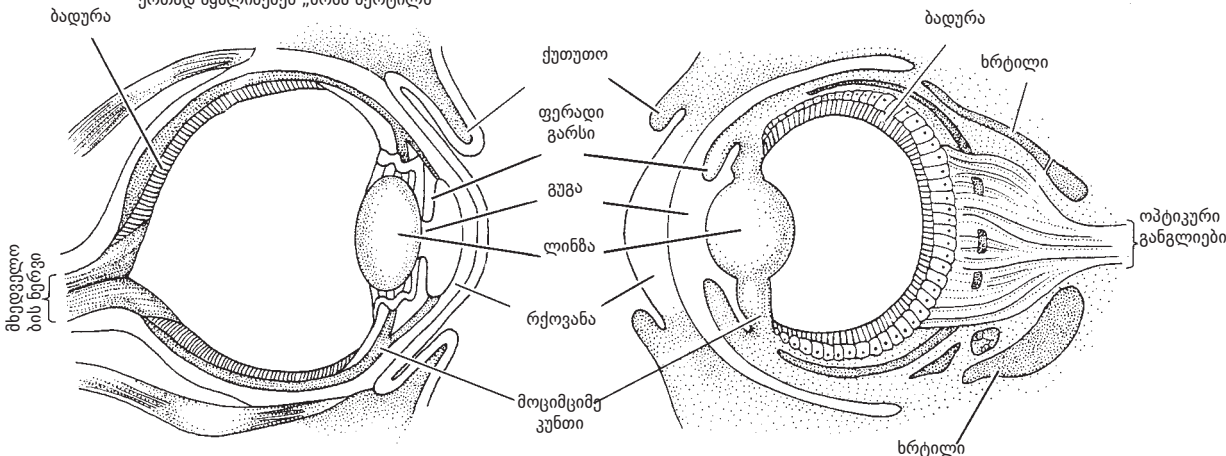
**სურ. 3.5.** (ა) ხერხემლიანების და (ბ) თავფეხიანი მოლუსკების თვალი კონვერგენტული ევოლუციის მაგალითია. მსგავსებების გარდა განსხვავებებიც არსებობს. მაგალითად, ხერხემლიანის თვალში მხედველობის ნერვი ბადურას კვეთს, ხოლო თავფეხიან მოლუსკის თვალში ასე არ არის. ხერხემლიანებში ბადურის უკრედების აქსონები (ნერვული ბოჭკოები) ბადურის მთელ მუდამპირს გასდევს და მხედველობის ნერვში გაერთიანების შედეგად „ბრმა ხალს“ ქმნის. თავფეხიან მოლუსკებში ბადურის უკრედების აქსონები პირდაპირ ოპტიკურ განვლიაში შედიან (From Brusca and Brusca 1990)

(ა) ხერხემლიანის თვალი

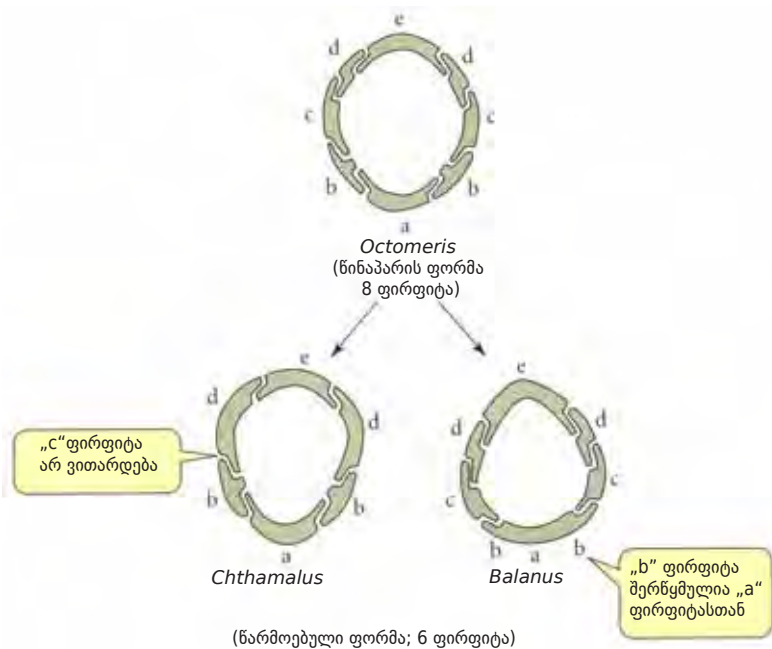
(ბ) რვაფეხას თვალი

ხერხემლიანებში ბადურის უკრედების აქსონები (ნერვული ბოჭკოები) გაივლიან ბადურაში და შედიან მხედველობის ნერვის შემადგენლობაში, ერთად აყალიბებენ „ბრმა ნერტილს“

თავფეხიანებში აქსონი ბადურას უკრედების ფუძიდან გამოდის და შედის ოპტიკურ განვლიაში





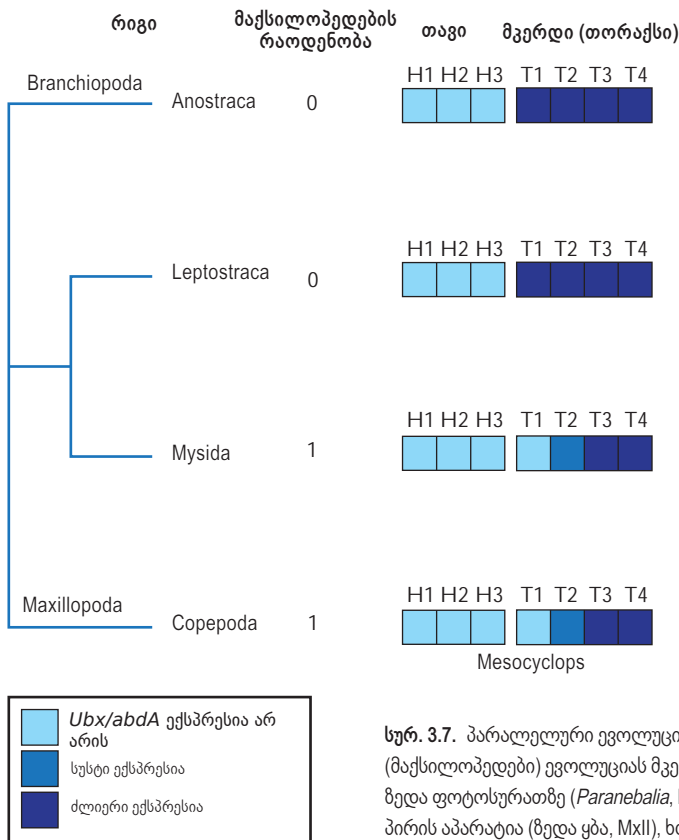


**სურ. 3.6.** დარვინის მაგალითი, თუ როგორ შემცირდა ულვაშფეხიანის გარსის ფირფიტების რაოდენობა რვიდან ექვსამდე ორ შთამომავალ *Chthamalus* და *Balanus* გვარში ორი სხვადასხვა გზით. სურათზე ნაჩვენებია გარსის განივი განაკვეთი

მქონე რიგებს მიეკუთვნებიან, ეს ორი გენი მკერდის პირველი სეგმენტში არ ვლინდება და ის მაქსილოპედებს ივითარებს (სურ. 3.7). ასეთი ევოლუციური გარდაქმნის გენეტიკური და ევოლუციური საფუძველი ორივე ჯგუფში ერთი და იგივეა და კიბოსნაირების სხვა გენეალოგიურ შტოებშიც შეინიშნება.

ევოლუციური მობრუნება თვისების „განვითარებულ“ ან შექმნილი ფორმიდან „პრიმიტიულ“, წინაპარ ფორმაზე დაბრუნებაა. მაგალითად, თითქმის ყველა ბაყაყს ქვედა ყბაზე კბილები არ აქვს, თუმცა მათ წინაპრებს კბილები ჰქონდათ. ბაყაყების ერთ-ერთ გვარში *Amphignathodon* ქვედა ყბის კბილები „ხელახლა ჩამოყალიბდა“ (Noble 1931). *Amphignathodon*-ის ახლო წინაპარს კბილები არ აქვს, ამიტომ ამ გვარში კბილების არსებობა ადრეულ მდგომარეობაში ჰომოპლაზიური დაბრუნებაა.

ჰომოპლაზიური თვისებები ხშირად (მაგრამ არა ყოველთვის) სხვადასხვა გენეალოგიური შტოების მიერ მსგავს გარემო პირობებთან ადაპტაციებია. სხვადასხვა ჯგუფების რომელიმე ჰომოპლაზიურ თვისებასა და ამ ორგანიზმების გარემოს ან ნიშის თვისებებს შორის კავშირი, თვისების ადაპტაციური აუცილებლობის საუკეთესო მტკიცებულებაა. მაგალითად, ყვავილების ნექტრით მკვებაგი ფრინველების სულ მცირე ექვს გენეალოგიურ შტოში გრძელი, ვიწრო ნისკარტი დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა. ფრინველი ასეთი ნისკარტის დახმარებით ნექტარს გრძელი, მილის ფორმის ყვავილებიდან



*Ubx/abdA* ექსპრესია არ არის  
 სუსტი ექსპრესია  
 ძლიერი ექსპრესია

**სურ. 3.7.** პარალელური ევოლუცია. კიბოსნაირების მკერდის კიდურებიდან კვებისთვის საჭირო სტრუქტურების (მაქსილოპედები) ევოლუციას მკერდის სეგმენტებში *Ubx* და *abdA* გენების შემცირება ან დაკარგვა ახლავს თან. ზედა ფოტოსურათზე (*Paranebalia*, Leptostraca-ს რიგი) ნაჩვენებია წინაპრული მდგომარეობა. თავის  $H_3$  სეგმენტზე პირის აპარატი (ზედა ყბა, MxII), ხოლო კიდურები (თითოეულ კიდურზე En და Ex განშტოებები) მკერდის T1 და T2 სეგმენტებზე გვხვდება. *Mysidium*-ის (Mysida-ს რიგი) მკერდის T3 სეგმენტზე ნორმალური კიდურია (ყვითელი ფერის En განშტოება), ხოლო T2-სა და T1-ზე არსებული დანამატები En განშტოების (მწვანე და წითელი ფერი) ზედა ყბის მაგვარ მოდიფიკაციაზე მიუთითებს. ნიშაბუჯიან კიბო *Mesocyclops*-ში (სურათი ნაჩვენებია არ არის) გენის გამოსახულების და მორფოლოგიის მსგავს ცვლილებას აქვს ადგილი (After Averoff and Patel 1997).



იღებს (სურ. 3.8).

მიმიკრია მდგომარეობაა, როდესაც ერთი სახეობის ნიშნები სხვა სახეობის ნიშნებს მოგვაგონებს. ის არის კონვერგენტული ევოლუციის განსაკუთრებით საინტერესო მაგალითი. მიმიკრიის ორი ყველაზე გავრცელებული ფორმაა ბეიტის მიმიკრია და მიუღწერის მიმიკრია. ბეიტის და მიუღწერი მე-19 საუკუნეში მოღვაწე ნატურალისტები გახლავთ, ვინც ეს მოვლენები პირველბა ალწერეს. ორივე სახეობის მიმიკრია მტაცებლებისგან თავის დაცვისთვის არის განკუთვნილი. ბეიტის მიმიკრიის მქონე ცხოველი საკვებად ვარგისი ან უწყინარია, თუმცა ცუდი გემოს ან შხამიან ცხოველს (*მოდელს*) ემსგავსება. მაგალითად, ბევრ უწყინარ ბუმს კრამანის მსგავსი შავი და ყვითელი შეფერილობა აქვს, ხოლო ზოგიერთი საკვებად ვარგისი პეპელა შხამიან სახეობებს ემსგავსება (იხ. სურ. 18.23). მტაცებლები არასასიამოვნო გამოცდილების შედეგად მოდელისგან თავის არიდებას სწავლობენ და მიმიკრიის მქონე სახეობებსაც ერიდებიან.

მიუღწერის მიმიკრიისას ორ ან მეტ უგემურ და შხამიან სახეობას მსგავსი ნიშნები აქვს და მტაცებელი, რომელიც უსიამოვნო გამოცდილებას ერთ-ერთი სახეობის ნიშნებთან აიგივეს, მეორე სახეობასაც ერიდება. „მიმიკრიული რგოლები“ უამრავი მაგალითი არსებობს და მათ შორისაა შორეული ნათესაური კავშირის მქონე უგემური პეპლების (მიუღწერის მიმიკრია), ასევე საკვებად ვარგისი პეპლების და ჩრჩილების (ბეიტის მიმიკრია) რამდენიმე სახეობა (იხ. სურ. 18.24), რომელთაც ერთი და იგივე შეფერილობა აქვთ. მიმიკრიის ევოლუციას მრავალი სირთულე ახლავს თან და ბეიტის და მიუღწერის უკიდურეს მიმიკრიებს შორის მრავალი შუალედური მდგომარეობა (მალეტი და ჯორონი, 1999). მიმიკრიის კვლევა ევოლუციური პროცესების გააზრებაში ძალიან გვეხმარება და ამ საკითხს წიგნის რამდენიმე თავში კვლავ დავუბრუნდებით.

ნიშნების ევოლუციის სიჩქარე განსხვავებულია

სხვადასხვა ნიშნები განსხვავებული სიჩქარით განიცდიან ევოლუციას და ეს ფაქტი განსხვავებული ნიშნების მქონე ნებისმიერ ორ სახეობაზე დაკვირვების შედეგად დასტურდება. ზოგიერთი ნიშანი, რომელთაც კონსერვატიული ნიშნები ეწოდებათ, წინაპრის შთამომავლობაში დიდი ხნის განმავლობაში ნარჩუნდება ან ოდნავ იცვლება. მაგალითად, ადამიანებს დღემდე აქვთ ჯერ კიდევ ადრეულ ამფიბიებში ჩამოყალიბებული ხუთთითიანი კიდური (იხ. სურ. 3.4). ყველა ამფიბიას და რეპტილიას აორტის ორი რკალი აქვს, ხოლო ყველა

(ა)



(ბ)



(ბ)



(დ)



სურ. 3.8. ფინველების ოთხ ჯგუფში მსგავსი ფორმის ნისკარტი დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა და ყვავილის ნექტრით კვებისთვის საჭირო ადაპტაციაა. (ა) სამხრეთამერიკული მეთაფლია ტანაგრა, *Thraupidae*-ს ოჯახი (*Cyanerpes caruleus*). (ბ) ჰავაიური მეთაფლია ტანაგრა *liwi vestitaria coccinea*, *Fringillidae*-ს ოჯახი. ეს სახეობა ადაპტაციური რადიაციის კარგად შესწავლილი მაგალითია. (გ) კოლიბრი, *Trochilidae*-ს ოჯახი. იისფერი კოლიბრი კოსტა რიკიდან (*Campylopterus hemileucurus*). (დ) მენექტრე, *Nectariniidae*-ს ოჯახი. წითელმკვრიანი მენექტრე (*Nectarinia pylchella*) აფრიკის დიდი ტბების რეგიონში ცხოვრობს (ა, photo © fotolincs/Alamy Images; ბ, photo Resource Hawaii/Alamy Images; გ, Anthony Mercieca/Photo Researchers Inc.; დ Photo Resource Hawaii/Alamy Images.)

ქუძუმწოვარს ერთადერთი მარცხენა რკალი გააჩნია. სხეულის ზომა სწრაფად იცვლება. ქუძუმწოვრების რიგებში ცვლილების სიჩქარე ზოგჯერ ასჭერადია. როგორც წინა თავში ვიხილეთ, ომნ-ს თანმიმდევრობების ევოლუციის სიჩქარე გენებში, გენების სეგმენტებში და ამინომჟავათა მაკოდირებელ ტრიპლეტში (კოდონებში) განსხვავებულია.

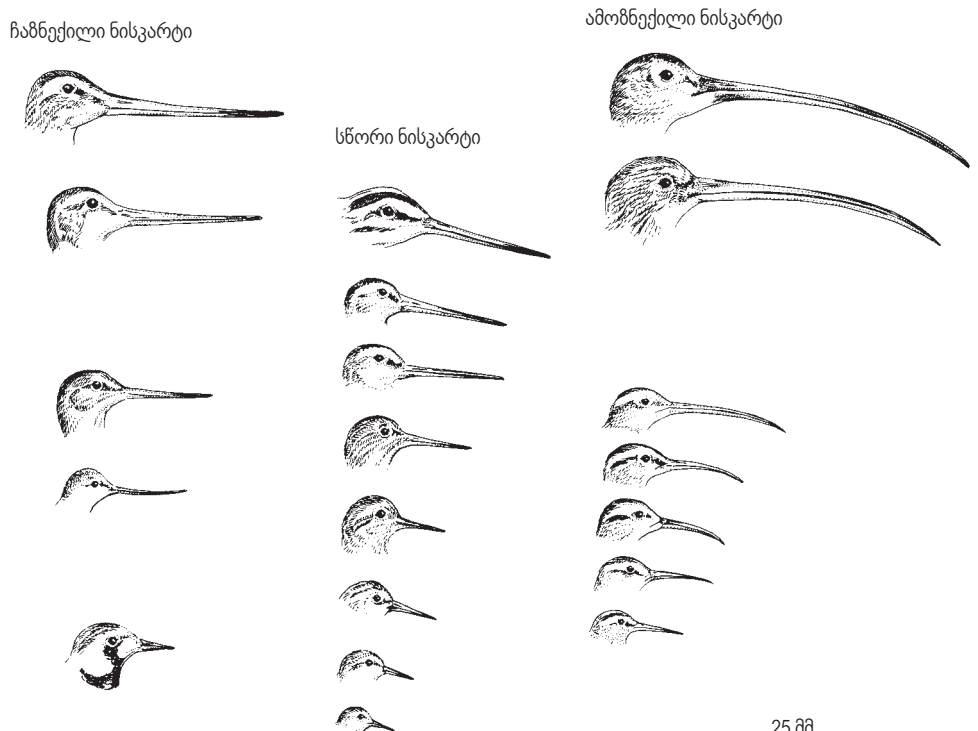
გენეალოგიურ შტოში სხვადასხვა ნიშნების განსხვავებული სიჩქარით ევოლუციას მოზაიკური ეპოქა ეწოდება. ეს მოვლენა ევოლუციის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი თვისებაა, ვინაიდან ადასტურებს, რომ სახეობა ერთიანად კი არ ვითარდება, არამედ ნაწილ-ნაწილ და ბევრი ნიშნის ევოლუცია კვაზიდამოუკიდებელია (მიუხედავად ამისა, მნიშვნელოვანი გამონაკლისებიც არსებობს. მაგალითად, ერთად ფუნქციონირებადი თვისებები ერთდროულად შეიძლება განვითარდეს). ეს წესი ევოლუციური მექანიზმების თეორიის სისწორეს ადასტურებს, რომლის მეშვეობით ჩვენ ევოლუციას ვანალიზებთ არა მთლიანი ორგანიზმიდან გამომდინარე, არამედ ინდივიდუალური თვისებების ცვლილებიდან, (ან ინდივიდუალური გენების ცვლილებებიდან, რომლებიც ამ თვისებას განაპირობებენ), გამომდინარე.

მოზაიკური ევოლუცია ერთი ცოცხალი სახეობის სხვაზე „განვითარებულად“ მიჩნევის საშუალებას არ გვაძლევს. ამფიბიების გენეალოგიური შტო, რომელმაც დასაბამი მისცა ბაყაყებს, ქუძუმწოვრების განვითარებისკენ მომავალი ევოლუციური შტოსგან იქამდე გამოეყო, სანამ მოხდა ქუძუმწოვრების გვარის დივერსიფიკაცია. ასე რომ დატოტვის განაწილების მიხედვით ბაყაყები უფრო ადრეულ შტოს წარმოადგენენ, ვიდრე ძროხები და ადამიანები. ამ თვალსაზრისით ბაყაყი უფრო პრიმიტიულ არსებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ, მაგრამ თუ მას პალეოზოოლოგ ხანაში მცხოვრებ ამფიბებს შევადარებთ, მაშინ ბაყაყს როგორც „პრიმიტიული“ (მაგალითად, ქვედა ყბის რამდენიმე ძვალი, უკანა ფეხის ხუთი თითი), ასევე განვითარებული (მაგალითად, ქვედა ყბაზე კბილების არ არსებობს) ნიშნები აქვს. უფრო მეტიც, ბაყაყის სახეობებს შორის ურიცხვი განსხვავება არსებობს და თან არც თუ ისე ძველი. მაგალითად, ერთი გვარი, თავკომბალის სტადიის გარეშე ვითარდება, ხოლო მეორე გვარი პირდაპირ ახალგაზრდა ბაყაყს ბადებს. ადამიანებს „პრიმიტიული“ (ხელის და ფეხის ხუთი თითი, კბილები ქვედა ყბაზე) და „განვითარებული“ (მაგალითად, ქვედა ყბის ერთი ძვალი) ნიშნები აგრეთვე აქვთ.

**ევოლუცია ხშირად გრადუალურია (თანდათანობით)**

დარვინის თანახმად, ევოლუცია მცირე, თანმიმდევრული ცვლილებებით ხდება (ბრაძუალიზმი) და არა დიდი „ნახტომებით“ (ეპოქალური ნახტომები). ევოლუციის გრადუალიზმის შესახებ კამათი დღესაც მიმდინარეობს (იხ. 21-ე თავი). შორეულ წარსულში დივერგირებული (გამოცალკევებული) მაღალი რანგის

**სურ. 3.9.** ნისკარტის ფორმის და სიგრძის ცვალებადობა მექვიშია ფრინველებში (Scolopacidae). ნისკარტის სიგრძე 18მმ-დან (ცენტრალური სვეტის ქვედა ბოლო) 166მმ-მდე (მარჯვენა სვეტის ზედა ბოლო) მერყეობს. ყურადღება მიაქციეთ, რომ სახეზეა როგორც სიგრძის, ასევე სიმრუდის გრადაცია. ამ სახეობებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირები მუსტად დადგენილი არ არის, თუმცა ცვალებადობა მიუთითებს, თუ როგორ განვითარდა სხვადასხვა სახის ნისკარტი მცირე ცვლილებების შედეგად (After Hayman et al. 1986).



ტაქსონების უმეტესობა (მაგალითად, ცხოველთა ტიპები, მწერებისა და ძუძუმწოვრების რიგები) ძალიან განსხვავდება და შუალედური ფორმებიც არ მოეპოვებათ არც თანამედროვე სახეობებს შორის, და არც ნამარხებში. თუმცა, ნამარხები (განამარხებული ნაშთები) ბოგიერთი მაღალი რანგის ტაქსონის ევოლუციის შუალედურ ფორმებს გვიჩვენებს და ეს საკითხი მე-4 თავშია განხილული.

ცოცხალ სახეობებში გრადაცია გავრცელებული მოვლენაა და გრადუალური ევოლუციის ჰიპოთეზა ამით დასტურდება. მაგალითად, მექვიშია ფრინველების ნისკარტის ფორმა და სიგრძე ძალიან განსხვავებულია, თუმცა ყველაზე უკიდურეს ფორმებსაც კი შუალედური ფორმები აკავშირებს (სურ. 3.9. კიდევ ერთი მაგალითი ნაჩვენებია 3.21 სურათზე).

**ორგანოს ფორმის ცვლილებას ხშირად თან ერთვის ფუნქციის ცვლილება**

ტაქსონებში ჰომოლოგიური ორგანოს განსხვავებულობის ერთ-ერთი მიზეზი ფორმის ცვლილებასთან ერთად ფუნქციის ცვლილებაა. მაგალითად, კრაზანის ან ფუტკრის ნესტარი კვერცხსადების მოდიფიკაციაა, რომლის გამოყენებით Hymenoptera-ს სხვა წარმომადგენლები კვერცხებს მცენარეებში ან ფესსასხრიანებში დებენ (სწორედ ამიტომ აქვთ ნესტარი მხოლოდ დედალ ფუტკრებსა და კრაზანებს). მცენარეთა მრავალ ჯგუფში, სადაც კედლებზე ცოცვის თვისება დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა, სტრუქტურები ცოცვის ორგანობად იქცა და მათ შორისაა ფესვები, ფოთლები, თანაფოთოლაკები და ყვავილელები (სურ. 3.10)

სახეობათა მსგავსება ონტოგენეზის განმავლობაში იცვლება

სახეობათა ემბრიონები ხშირად უფრო გვანან ერთმანეთს, ვიდრე მოზრდილები. კარლ ერნსტ ფონ ბაერმა 1828 წელს შენიშნა, რომ უფრო მრავლისმომცველი ტაქსონისთვის დამახასიათებელი (როგორიცაა ქვეტიპი Vertebrata) საერთო ნიშნები ონტოგენეზში (განვითარებისას) დაბალი რანგის ტაქსონების კონკრეტულ ნიშნებზე ადრე ჩნდება. ამ განზოგადებას ფონ ბაერის პანონი ეწოდება და მისი ყველაზე ცნობილი მაგალითია მრავალი ტეტრაპოდი ხერხემლიანის ემბრიონების მსგავსება. ემბრიონებს ლაყუჩის ხვრელი, ქორდა, სეგმენტაცია და კიდურის, ბალიშის მაგვარი, ჩანასახი უვითარდებათ იქამდე, სანამ მათი კლასის ან რიგის ტიპური ნიშნები გამოვლინდება (სურ. 3.11).

Passifloraceae (პასიფლორას) შემთხვევაში ფოთლის საფარი მოდიფიცირებულია ულვაშად

Bignoniaceae-ს შემთხვევაში სამწიფიანი ფოთლის ტერმინალური ფოთოლაკი მოდიფიცირებულია ულვაშებად და მისამაგრებელ სტრუქტურად



Ranunculaceae-ს შემთხვევაში ფოთლები მოდიფიცირებულია ულვაშებად

Rubiaceae-ს შემთხვევაში თანაყვავილული მოდიფიცირებულია კაუჭებად

სურ. 3.10. მცენარეთა სხვადასხვა ჯგუფების კედლებზე ცოცვისთვის მოდიფიცირებული სტრუქტურები ადასტურებს, რომ სტრუქტურათა ცვლილება ახალი ფუნქციების შესრულებისთვის შეიძლება მოხდეს და სხვადასხვა ჯგუფებში ერთი ფუნქციონალური დასასრულისკენ რამდენიმე ევოლუციური ტრაექტორია მიემართება (After Hutchinson 1969)



დარვინის ენთუზიასტმა მხარდამჭერმა, გერმანელმა ბიოლოგმა ერნსტ ჰეკელმა ამგვარი სტრუქტურის ინტერპრეტაცია მოახდინა და აღნიშნა: „ონტოგენეზი იმეორებს ფილოგენეზს“. ეს ნიშნავს, რომ ინდივიდუალური ორგანიზმის განვითარება მისი წინაპრების ევოლუციურ ისტორიას იმეორებს. ჰეკელმა ივარაუდა, რომ, ემბრიოლოგიური კვლევების შედეგად სახეობების ფილოგენეტიკური ისტორიის შესწავლა და ორგანიზმებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენა შესაძლებელია. მე-19 საუკუნის მიწურულს აშკარა გახდა, რომ ჰეკელის სენტენცია (რასაც „ბიოგენეტიკური კანონი“ ეწოდება) რეალობას იშვიათად შეესაბამება (Gould 1977). ძუძუმწოვრების და „რეპტილიების“ ემბრიონების ლაყუნის ხვრელს და აორტის რკალებს მოზრდილი თევზებისთვის დამახასიათებელი ფორმა არ გააჩნია. უფრო მეტიც, სხვადასხვა ნიშანი სხვადასხვა სიჩქარით ვითარდება, სიჩქარე განსხვავებულია წინაპრებსა და შთამომავლებში, და ემბრიონებსა თუ ზრდასრულის სტადიაზე მყოფ არსებებს კონკრეტული ეტაპისთვის დამახასიათებელი ადაპტაცია ახასიათებთ. აქედან გამომდინარე, ბიოგენეტიკური კანონი ფილოგენეტიკურ ისტორიას ვერ შეაფასებს. ზემოთქმულის მიუხედავად, დარვინმა ემბრიონების მსგავსებებიდან ევოლუციის ძალიან საინტერესო მტკიცებულებები მიიღო და ეს ფაქტი დღესაც ნათელს ჰფენს ევოლუციის განმავლობაში ნიშნების გარდაქმნის ზოგიერთ ასპექტს.

**განვითარება მორფოლოგიური ევოლუციის ზოგი საერთო თვისების საფუძველია**

რამდენიმე ათწლეულის წინ, კლასიფიკაცია და ფილოგენეტიკური კვლევები უპირატესად მორფოლოგიურ ნიშნებს და ემბრიონული განვითარების პერიოდში მათი ცვლილების ანალიზს ეყრდნობოდა. სისტემატიკოსებმა და შედარებითმა მორფოლოგებმა ევოლუციის მრავალი გავრცელებული სქემა აღწერეს. დღეს მეცნიერები აქტიურად იკვლევენ ამგვარი ევოლუციური ცვლილებების გენეტიკურ და ევოლუციურ საფუძვლებს (იხ. მე-20 თავი). ევოლუციის გავრცელებული სქემებია ინდივიდუალიზაცია, ჰეტეროქრონიზმი, ალომეტრია, ჰეტეროტოპია და სირთულის ცვალებადობა (Rensch 1959; Muller 1990; Raff 1996; Wagner 1996).

**ინდივიდუალიზაცია.** მრავალი ორგანიზმის სხეული მოდულუმბისგან ანუ განსხვავებული გენეტიკური სპეციფიკაციის მქონე ცალკეული ერთეულებისგან, ევოლუციური სტრუქტურისგან, მათი ადგილმდებარეობისგან და სხვა მოდულებთან ურთიერთქმედებისგან შედგება (Raff 1996). ზოგიერთ მოდულს (მაგალითად, მცენარეების ფოთლებს, თევზების კბილებს) განმასხვავებელი იდენტობა არ გააჩნია და ერთი თვისების ასპექტრად შეგვიძლია ჩავთვალოთ. მსგავს სტრუქტურებს სპირალურ კომპლემენტარულ ენოლეტა, თუ ისინი სხეულის ღერძის გასწვრივ არიან განლაგებულნი, ხოლო თუ განლაგება სხვაგვარია, მაშინ ასეთი თვისებები კომონიშური. მნიშვნელოვანი ევოლუციური მოვლენა ასეთი ერთეულების საშუალებით განმასხვავებელი იდენტობის შექმნა, რასაც ინდივიდუალიზაცია ეწოდება (Wagner 1996; Muller and Wagner 1996). ინდივიდუალიზაცია მოზაიკური ევოლუციის მნიშვნელოვანი საფუძველია. მაგალითად, რეპტილიების უმეტესობის კბილები ერთგვაროვანია, მაგრამ მათი ინდივიდუალიზაცია ხდება (დიფერენციაცია მჭრელ კბილებად, ეშვებად, პრემოლარებად და მოლარებად) ძუძუმწოვრების ევოლუციის მსვლელობისას. მოგვიანებით კბილებს განმასხვავებელი იდენტობა კბილებიანი ვეშაპების ევოლუციის პერიოდში იკარგება (სურ. 3.12).

სურ. 3.11. მიკროგრაფებზე ნაჩვენებია რამდენიმე ხერხემლიანის ემბრიონებს შორის მსგავსებები და განსხვავებები განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე. თითოეული ემბრიონი განვითარებას მსგავსი საბაზისო სტრუქტურებიდან იწყებს, თუმცა მსგავსი სტრუქტურები სხვადასხვა სტადიების და ზომის ემბრიონებში ვლინდება. ემბრიონების განვითარებასთან ერთად მსგავსება სულ უფრო ნაკლებია (Adapted from Richardson et al. 1998; photo courtesy of M. Richardson.)



აღამიანი      ოპოსუმი      წინილა      სალამანდრა (აქსოლოტლი)

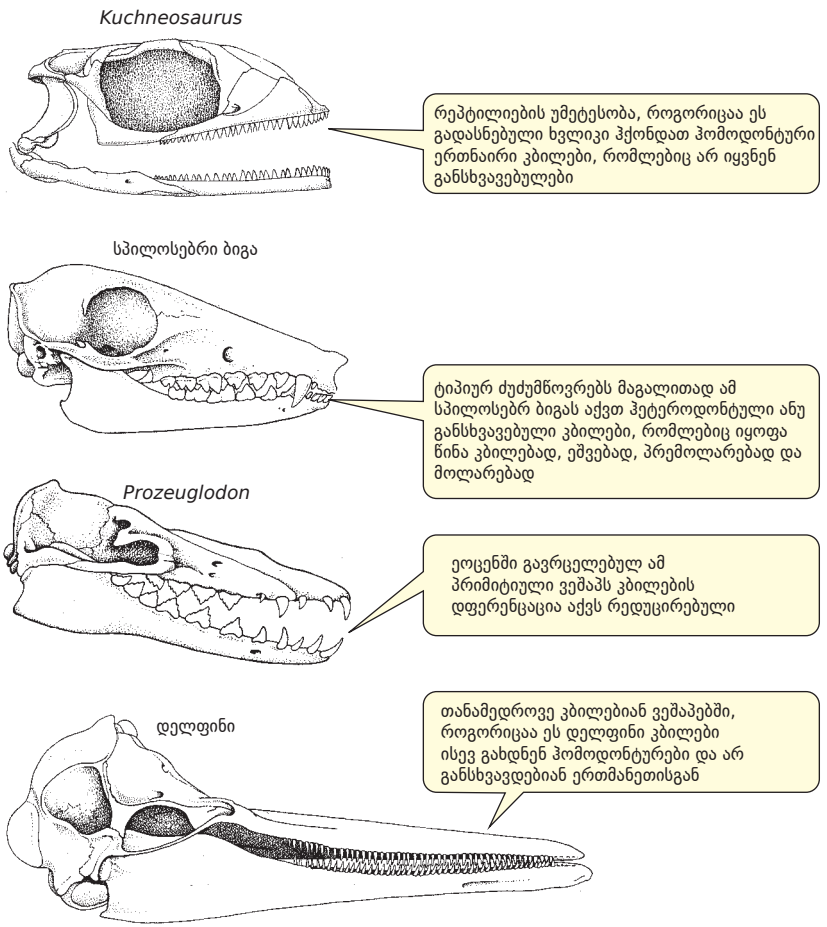
**ჰეტეროქრონიზმი.** ჰეტეროქრონიზმი (Gould 1977; McKinney and McNamara 1991) განვითარების მოვლენების დაწყების დროს ან სიჩქარის ევოლუციური ცვლილებებია. მრავალი ფენოტიპური ცვლილება სწორედ დროის ცვლილებას ეფუძნება, თუმცა სხვა ევოლუციურ მექანიზმებსაც შეუძლია ამგვარი ცვლილების გამოწვევა (Raff 1996).

შედარებით გლობალური ჰეტეროქრონიზმი მრავალ ნიშნებზე ერთდროულად აისახება, ამის მაგალითია სომატური ნიშნების (გონადების და რეპროდუქციული სტრუქტურებისგან განსხვავებული ნიშნები) განვითარების დროის შეუსაბამობა გონადების მომწიფების დროსთან (რეპროდუქციის დაწყებასთან). მაგალითად, მექსიკური

სალამანდრა აქსოლოტლი, რომელიც სალამანდრების უმეტესობისგან განსხვავებით მეტამორფოზს არ გადის და გამრავლებას ლარვის სტადიაზე იწყებს (სურ. 3.13). ინდივიდის ევოლუციას, რომელიც „ბავშვურ“ თვისებებს ინარჩუნებს გამრავლების პერიოდისთვის პედომორფიზმი ეწოდება. (ბერძნულიდან *paedos* - „ბავშვი“ და *morphos* „ფორმა“). სამაგიეროდ, გვიანი მომწიფების ევოლუციისას ინდივიდი უფრო დიდ ზომას აღწევს გამრავლების პერიოდისთვის, რაც ასოცირებულია „გვიწერ-მოზრდილის“ თვისებების განვითარებასთან. მსგავს ევოლუციურ ცვლილებას პერამორფიზმი ეწოდება. მაგალითად, აღამიანის ტვინის



სურ. 3.12. რეპტილების და ძუძუმწოვრების კბილები ინდივიდუალიზაციის შედეგად დაკარგვის მაგალითია. რეპტილების უმეტესობის კბილები ერთგვარია. კბილების ინდივიდუალიზაცია ძუძუმწოვრების ევოლუციის განმავლობაში ხდება. კბილის განსხვავებული იდენტობა კბილებიანი ვეშაპების ევოლუციისას იკარგება (ა after Romer, 1966; ბ-დ after Vaughan 1986)



დიდი ზომა ზრდის პერიოდის ხანგრძლივობასთან არის დაკავშირებული (McNamara 1997).

ალომეტრია. ალომეტრიული ზრდა ანუ ალომეტრია ონტოგენეზის განმავლობაში ორგანიზმის სხვადასხვა ნაწილების ან ზომების ზრდის განსხვავებულ სიჩქარეს ნიშნავს. მაგალითად, ადამიანის ზრდისას თავი სხეულზე ნელა იზრდება, ხოლო კიდურების ზრდის სიჩქარე შედარებით მაღალია. ინდივიდუალური თვისებების ალომეტრიული ზრდის სიჩქარის ცვლილება ანუ „ადგილობრივი“ ჰეტეროქრონიზმი ევოლუციაში ძალიან მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. მაგალითად, მრავალი ევოლუციური ცვლილება ადგილობრივი ჰეტეროქრონიზმის შედეგად ერთი ან მეტი თვისების ფორმის ცვლილებაა. სხეულის ნაწილების სიგრძეში ზრდის გაზრდილი სიჩქარე ღამურის ფრთის ზომამა „პასუხისმგებელი“, რომელიც სხვა ძუძუმწოვრების წინა კიდურებისგან მკვეთრად განსხვავდება (იხ. სურ. 3.4). ქვედა ყბის ზრდის სიჩქარის ცვლილება სარგანის და Hemirhamphidae-ის ფორმას განაპირობებს (სურ. 3.14).

ალომეტრიულ ზრდას შემდეგი განტოლება აღწერს:

$$y = bxa$$

სადაც y და x ორი განზომილებაა, მაგალითად კბილის სიმაღლე და სიგანე ან თავის და სხეულის ზომა (კვლევის უმეტესობაში x სხეულის ზომის განზომილებაა, მაგალითად წონის, ვინაიდან ბევრი სტრუქტურა მთლიანი ზომის მიმართ არაპროპორციულად იცვლება). a ალომეტრიული კოეფიციენტი და ზრდის ფარდობით სიჩქარეებს ასახავს. თუ a = 1, ზრდა იზომეტრიულია ანუ ორი განზომილება ან სტრუქტურა ერთი და იგივე სიჩქარით იზრდება და ფორმა არ იცვლება. თუ y მაჩვენებელი x-ზე სწრაფად იზრდება, ისევე როგორც ადამიანის კიდური სხეულის ზომასთან ან წონასთან შედარებით, მაშინ

a > 1 (ალომეტრია დადებითია). თუ y შედარებით ნელა იზრდება, როგორც მაგალითად ადამიანის თავის ზომა, მაშინ a < 1 (ალომეტრია უარყოფითია) (სურ. 3.15). y-ისა და x-ის მრუდწირული დამოკიდებულება ლოგარითმებში გადაყვანისას შედარებით წრფივ სახეს იღებს და წრფის განტოლებას გვაძლევს, კერძოდ

$$\log y = \log b + a \log x$$

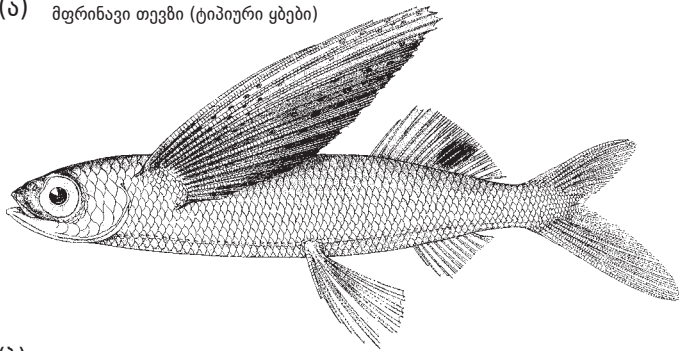
დავუშვათ, წინაპარ ფორმაში x სხეულის ზომაა, ხოლო y რაიმე თვისების ზომაა, რომელიც განვითარებას

სურ. 3.13. პედომორფოზი სალამანდრებში. (ა-ბ) ვეფხვისებრი ამბისტომა (*Ambystoma tigrinum*), ისევე როგორც სალამანდრების უმეტესობა, მეტამორფოზს (ა) წყლის ლარვიდან ბ) ხმელეთის მოზრდილ არსებამდე გადის. (დ) მოზრდილ მექსიკურ აქსოლოტლს (*Ambystoma mexicanum*) ლაყრები და კუდის ფარფლები აქვს და მისი ხმელეთზე მცხოვრები ნათესავის ლარვას მოგვაგონებს. მექსიკური აქსოლოტლი სიცოცხლის განმავლობაში წყალში ცხოვრობს (ა, photo by Twan Leenders; ბ, photo © Painet, Inc.; გ, photo by Henk Wallays.)

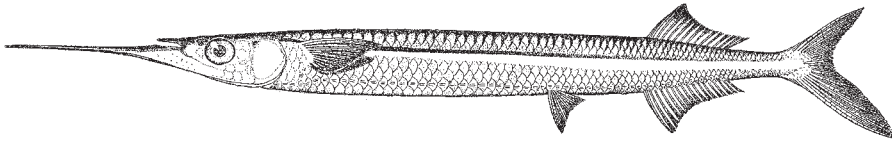
(ა) (ბ) (გ)



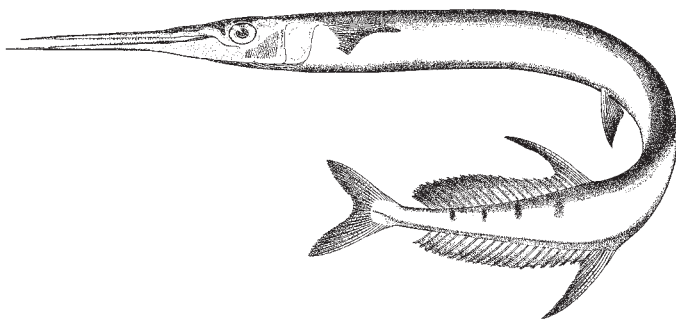
(ა) მფრინავი თევზი (ტიპიური ყებები)



(ბ) ჰემირამფიდაე (ნახევარყბა თევზი) (ქვედა ყბა წაგრძელებულია)

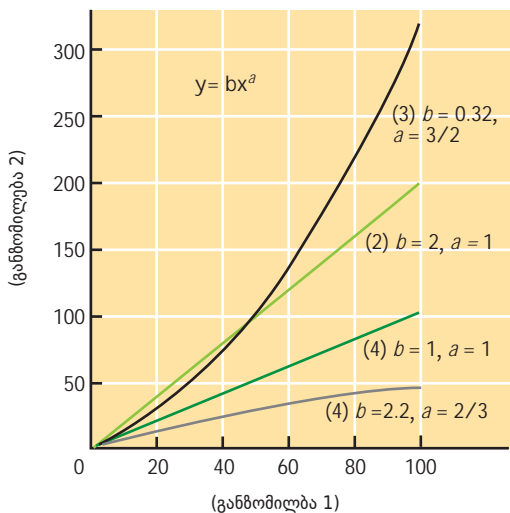


(გ) ნემსა თევზი (ორივე ყბა წაგრძელებულია)

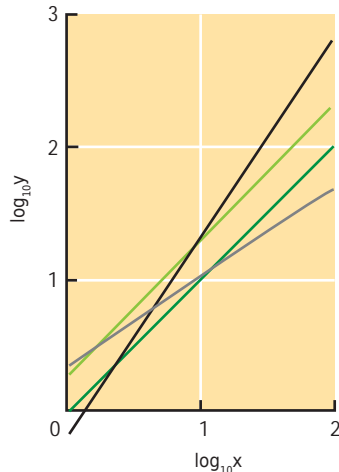


**სურ. 3.15.** სხეულის  $y$  და  $x$  განზომილებას შორის დამოკიდებულებების ჰიპოთეტური მრუდები სხვადასხვა ალომეტრიულ ზრდას გვიჩვენებს. გამოყენებულია  $y = bx^a$  განტოლება. (ა) არითმეტიკული გრაფიკები. პირველი და მეორე მრუდი იზომეტრულ ზრდას ( $a=1$ ) ასახავს, სადაც  $y$   $x$ -ის მუდმივი (ბ) ჯერადია. მესამე და მეოთხე მრუდები შესაბამისად დადებით ( $a>1$ ) და უარყოფით ( $a<1$ ) ალომეტრიას ასახავს. (ბ) იგივე მრუდების ლოგარითმულ გრაფიკებს წრფივი ფორმა აქვს. დახრა  $a$  კოეფიციენტზეა დამოკიდებული. პირველი და მეორე მრუდების დახრა 1-ის ტოლია.

(ა) არითმეტიკული მასშტაბში



(ბ) ლოგარითმულ მასშტაბში



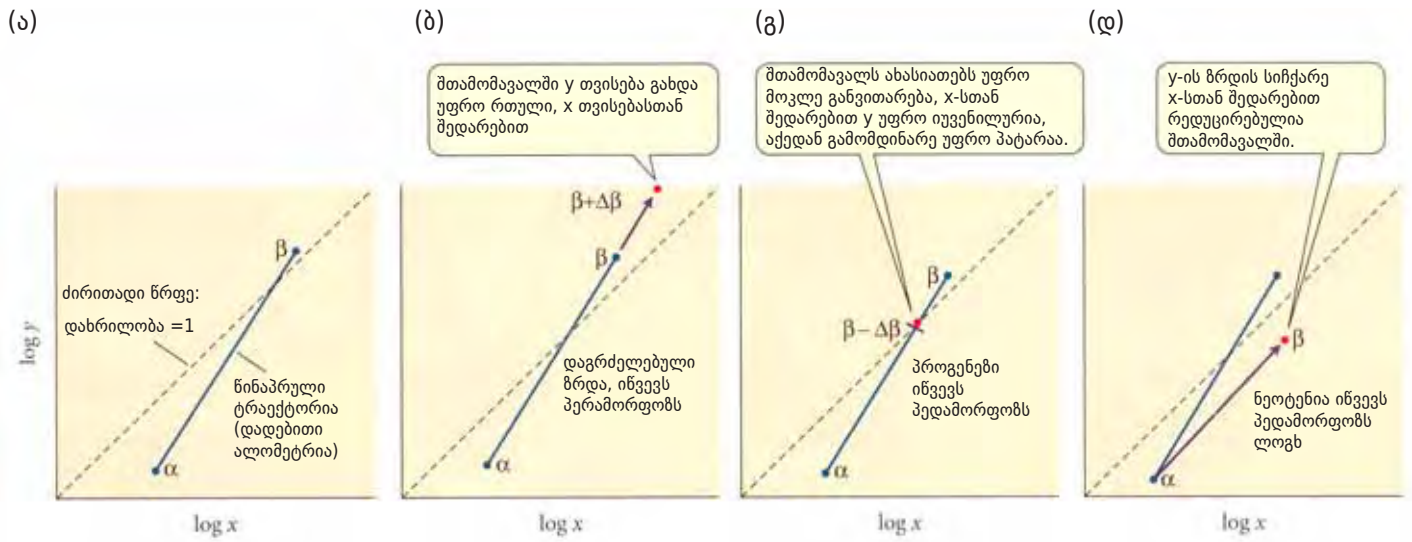
**სურ. 3.14.** თევზების ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ოჯახების ქვედა და ზედა ყბების სიგრძის ალომეტრიული განსხვავებები. (ა) მფრინავი თევზი, (ბ) Hemirhamphidae (გ) სარგანი. ფორმის განსხვავებულობის მიზეზი სხეულთან შედარებით ყბის ზრდის სიჩქარის ცვლილება შეიძლება იყოს (from Jordan and Evermann, 1973).

$\alpha$  ასაკში (დასაწყისი) იწყებს და  $\beta$  ასაკში ასრულებს (დასასრული) (Alberch et al. 1979). პედომორფოზი და პერამორფოზი განვითარების სიჩქარის ან  $\beta$  თუ  $\beta$  ასაკში განვითარების ხანგრძლივობის ევოლუციური ცვლილებით შეიძლება იყოს გამოწვეული (სურ. 3.16). განვითარების გახანგრძლივების შემთხვევაში პერამორფოზს აქვს ადგილი (ცვლილება  $\beta$ -დან  $\beta+\Delta\beta$ -ზე; სურ. 3.16ბ). მაგალითად, გადაშენებული ირლანდიური ხარირემის (*Megaceros giganteus*) გიგანტური რქების ზომა სხეულის მასასთან შედარებით უფრო დიდია, ვიდრე ნებისმიერი სხვა ირემის შემთხვევაში. ეს არის პერამორფული ნიშანი, რომელიც ცხოველის ხანგრძლივ განვითარებასთან არის დაკავშირებული (სურ. 3.17). პედომორფოზს ადრეულ ასაკში ( $\beta-\Delta\beta$ ) ზრდის შეწყვეტა (პედომორფოზის ამ ფორმას პროგრამირებული ეწოდება) ან  $y$  თვისების ზრდის ტემპის შემცირება (ამგვარ ევოლუციურ პროცესს ნეოტენიზმ ეწოდება) იწვევს. მექსიკური აქსოლოტლი (იხ. სურ. 3.13ბ) სალამანდრას ნეოტენიური სახეობაა და მისი სხეულის ზომა მეტამორფოზის მქონე მონათესავე სახეობების სხეულის ზომას აღწევს, ხოლო *Thorius* გვარის პანანინა სალამანდრა პროგენურია ანუ სალამანდრების უფრო დიდი ზომის სახეობების იუვენული ფორმების ბევრი თვისება გააჩნია, თითქოს ამ ნიშნების განვითარება შეჩერდა. (სურ. 3.18).

**ჰეტეროტოპია.** ჰეტეროტოპია ორგანიზმში ფენოტიპური ნიშნის გამოხატვის ადგილის ევოლუციური ცვლილებაა. გენის პროდუქტების განაწილების კვლევა სახეობებში გენის გამოვლენის (ექსპრესიის) ადგილების ჰეტეროტოპული განსხვავებები დაადასტურა. მაგალითად, ზღვის სიღრმეში მცხოვრები კალმარების ზოგიერთ სახეობას სხეულზე სინათლის გამომასხივებელი ბაქტერიების მასპინძელი ორგანოები აქვს. ამ ორგანოებში სინათლე გარდატყდება მცირე ლინზების მეშვეობით, რომლებიც იგივე ორ ცილას მოიცავენ, რომლებსაც მოიცავს ჩვეულებრივი კალმარის თვალის ლინზა (Raff 1996).

სახეობებს შორის ჰეტეროტიპული სხვაობა მცენარეებში ძალიან გავრცელებულია. მაგალითად, მცენარეების უმეტესობის მთავარი მათოტოსინთეზირებელი ორგანო ფოთოლია, თუმცა ფოტოსინთეზი კაქტუსებსა და მშრალ გარემოში მცხოვრებ სხვა ბევრ მცენარეში ცლორტის ზედაპირულ





უკრედებში მიმდინარეობს. ლიანას ბევრ არამონათესავე სახეობას ფესვი მიწისზედა ყლორტის გასწვრივ ეზრდება (სურ. 3.19). ზოგიერთი ლიანისთვის ეს ფესვი სამაგრის როლს ასრულებს, ხოლო სხვებში ის მევიდან ქვევით მიწაში იზრდება.

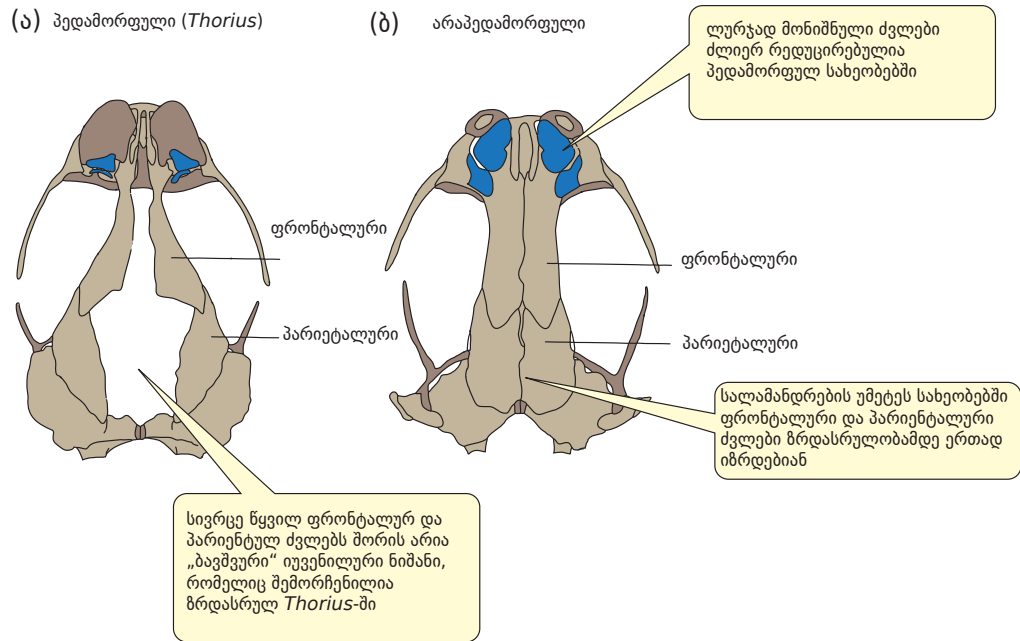
ხერხემლიანების ძვლები ჰეტეროტიპიის მრავალ მაგალითს გვაძლევს. მაგალითად, ბევრი ფილოგენეტიკურად ახალი ძვალი სმსამოიძს ქმნის - ძვლებს, რომლებიც ვითარდებიან მცესებში ან სხვა შემავრთებელ ქსოვილებში და ზეწოლას უძლებენ, სიმტკიცეს მატებენ ამ ორგანოებს. (Muller 1990). ბევრ დინოზავრს მცესები გაძვლებული ჰქონდა კულის ნაწილში, ხოლო გიგანტურ პანდას (*Ailuropoda melano leuca*) „დიდი თითი“ აქვს, რომელიც ერთი სესამოილია (იხ. სურ. 21.8).



სურ. 3.17. ალომეტრიის და პერამორფოზის საუკეთესო ცნობილი მაგალითია გადაშენებული „იროლანდიური ხარირემი“ (*Megaceros giganteus*). მისი რქები მის სხეულის მასასთან შედარებით დიდია, ვიდრე სხვა ნებისმიერი ირემის შემთხვევაში. (From Millais 1897)

სურ. 3.16. პეტეროქრონიის ზოგიერთი ფორმის გრაფიკული გამოსახულება. სურათზე ნაჩვენებია სტრუქტურების ან  $x$  და  $y$  განზომილებების ალომეტრული მრდის ლოგარითმული გრაფიკები.  $x$  ღერძი სხეულის ზომას აღნიშნავს, ხოლო  $y$  ღერძი თვისებაა, მაგალითად კიღურის სიგრძე. დამტრისული წრფის სიმრუდეა 1 და ის ათვლისთვის არის გამოსახული. (ა) ლურჯი ხაზი წინაპრის ონტოგენეზური ცვლილებაა  $\alpha$  საკიდან  $\beta$  ასაკამდე. მრდა დადებითად ალომეტრულია (დახრილობა  $> 1$ ). (ბ) მრდის უფრო ხანგრძლივი პერიოდი (მრდა  $\beta + \Delta\beta$  ასაკამდე გრძელდება; მენამული ისარი) პერამორფოზს იწვევს და შთამომავლობას გაზრდილი  $y$  სტრუქტურა აქვს. (გ) აღრულ ასაკში ( $\beta - \Delta\beta$ ) მრდის შეწყვეტა პედომორფოზის გარკვეულ ფორმას იწვევს, რომელსაც პროგენები ეწოდება. (დ)  $y$ -ის  $x$ -ისადმი მრდის სიჩქარის შემცირება, მრდის ხანგრძლივობის ცვლილების გარეშე, პედომორფოზის კიდევ ერთ ფორმას იწვევს, რომელსაც ნეოტენია ეწოდება.

**სურ. 3.18.** პროგენეტიკური ჯუჯა სალამანდრა *Thorius*-ის და მონათესავე არაპროგენეტიკური *Pseudoeurycea*-ს თავის ქალების შედარება. მოზრდილი *Thorius*-ის თავის ქალას რამდენიმე იუვენილური თვისება აქვს (After Hanken 1984)



სირთულის მატება და შემცირება. უძველეს ორგანიზმებს ძალიან მცირე რაოდენობის გენი უნდა ჰქონოდათ და მარტივი ფორმის უნდა ყოფილიყვნენ. ფილოგენეტიკური და პალეონტოლოგიური კვლევები ადასტურებს, რომ სიცოცხლის ისტორიის განმავლობაში ორგანიზმთა სირთულემ იმატა და ამის მაგალითია ეუკარიოტების, მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების და მოგვიანებით მცენარეებისა და ცხოველების რთული ქსოვილების ჩამოყალიბება (21-ე თავი). ჩვენთვის ევოლუცია სირთულის მატებასთან ასოცირდება, ამიტომ შეიძლება გაგვივივრდეს, რომ კლადების ერთ-ერთი გავრცელებული თვისება მორფოლოგიის გამარტივება ანუ სტრუქტურების შემცირება და დაკარგვაა. მაგალითად, პირველად ყვავილს ურიცხვი ჯამის ფოთოლაკი, გვირგვინის ფურცელი, მტვრიანა და ბუტკო მოეუოვებოდა, თუმცა დროთა განმავლობაში ყვავილოვანი მცენარეების ბევრ გენეალოგიურ შტოში ზემოთ ჩამოთვლილი ელემენტების რაოდენობა მცირდება და ბევრ კლადში ყვავილის ფოთლები და/ან ჯამის ფოთლაკები საერთოდ აღარ გვხვდება. ტეტრაპოდი ხერხემლიანების თითების რაოდენობაც მრავალგზის არის შემცირებული (გაისხენეთ ცხენის ერთი თითი), ხოლო გამრდილი მხოლოდ ერთხელაა (გადაშენებულ იხტიოზავრებში). მტევანფარფლიან თევზებს თავის ქალის მეტი ძვალი აქვთ, ვიდრე მათ აწინოტ შთამომავლებს (სურ. 3.20). ბევრი ასეთი ცვლილება ფუნქციონალურ უნარებს ამაღლებს.



ფესვები      ღეროები

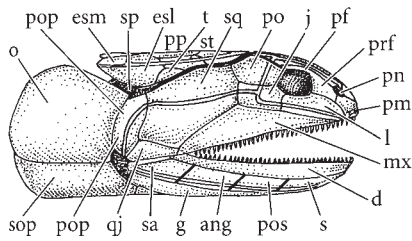
**ფილოგენეტიკური ანალიზი ეპოლუსიის მიმართულებას ასახავს**

ტერმინი ეპოლუსიის მიმართულება ერთ ან რამდენიმე გენეალოგიურ შტოში თვისების თანმიმდევრულ და ერთი მიმართულებით ცვლილებას ნიშნავს. მაგალითად, *Zygothrica* გვარის ბუმის ფილოგენეტიკური ანალიზი მიუთითებს, რომ ევოლუცია მამრ ბუმებში უფრო ფართო თავისკენ არის მიმართული (სურ. 3.21) და ამგვარი ევოლუციური ცვლილება ბუმების სამ სხვა კლადშიც მოხდა. ბევრ ყვავილოვან მცენარეში ევოლუციის მიმართულება ქრომოსომების და ლნმ-ის მცირედან დიდი რაოდენობისკენ, ყვავილების ნაწილების დიდიდან მცირე რაოდენობისკენ, ყვავილების განცალკევებული ნაწილებიდან შერწყმულისკენ,

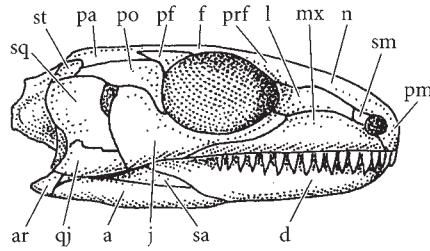
**სურ. 3.19.** *Philodendron* გვარის მცენარეები, როგორცაა იამაიკური მცოცავი მცენარე, ლიანებია. ლიანები *Philodendron*-ის გარდა სხვა გვარებსაც შეიცავს, ხოლო მისი გარეგანი ფესვები მიწისზედა ყლორტებიდან იზრდება. (Photo © photolibary.com)



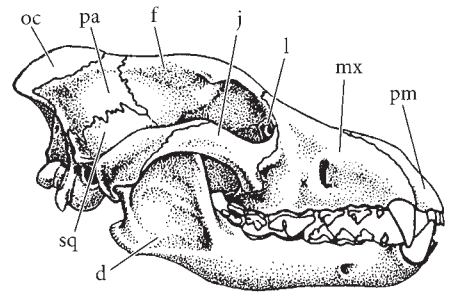
(ა) *Eusthenopteron* მტევანფარფლიანი თევზი



(ბ) *Milleretta* (ადრეული ამნიოტი)



(გ) *Canis* (თამანედროვე ძუძუმწოვარი)



ყვავილის რადიალური სიმეტრიიდან ორმხრივისკენ ცხოველების მიერ დამტვერვიდან ქართი დამტვერვისკენ და გახევებული სტრუქტურებიდან ნაბი სტრუქტურებისკენ მიმდინარეობს. ევოლუციის მიმართულების სახეობებს და მიზეზებს 21-ე თავში შევისწავლით.

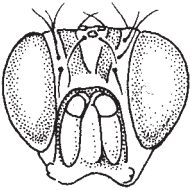
სურ. 3.20. ევოლუციის განმავლობაში სტრუქტურების შემცირების და დაკარგვის მაგალითი. ძველ დროში მცხოვრებ თევზებში (როგორცაა დევნურ ხანაში მცხოვრები *Eusthenopteron*) თავის ქალის ძვლების რაოდენობა უფრო მეტია, ვიდრე ადრეულ ამნიოტებში, რომლებიც მათგან წარმოიშვნენ (როგორცაა პერმიული *Milleretta*). გვიანი პერიოდის ამნიოტებში შედიან პლაცენტარული ძუძუმწოვრები, მათ შორის შინაური ძაღლი (*Canis*), რომლის თავის ქალაში მცირე რაოდენობით ელემენტია. განსაკუთრებით აღსანიშნავია ქვედა ყბის ძვლების რაოდენობის შემცირება (After Romer 1966).

**პეპრი კლად ადაპტაციურ რადიაციას აჩვენებს**

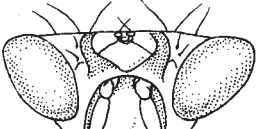
როგორც წინა თავში ვნახეთ, ევოლუციური რადიაცია არის ნათესაური კავშირის მქონე მრავალ გენეალოგიურ შტოში და შედარებით მცირე დროში მომხდარი დივერგენციული ევოლუცია. უმეტეს შემთხვევაში გენეალოგიური შტოები მოდიფიცირდებიან, რომ სიცოცხლის სხვადასხვა სტილს მოერგონ, და ამიტომ ევოლუციურ რადიაციას ადაპტაციური რადიაცია შეგვიძლია ვწოდოთ (Schluter 2000). ევოლუციური რადიაციის მონაწილეების თვისებები, ჩვეულებრივ, მხოლოდ

სურ. 3.21. *Zygothrica*-ს განსხვავებული (დისპარული) ქვეჯგუფის წარმომადგენელი მამრი ბუზების თავების წინხედი. მიაქციეთ ყურადღება სახეობებს შორის და *პროდისპარულში*, *დისპარულში* და *ექსტრემარტულში* (ძალიან გამოხატული) თავის და თვალის ფორმის გრადაციას. გრადაციები ფილოგენეტიკურ სერიებს ქმნიან, ვინაოდან ფართომდე, რამაც მორფოლოგიურ თვისებებზე დაყრდნობით ჩატარებული ფილოგენეტიკური ანალიზი მიუთითებს (After Grimaldi 1987).

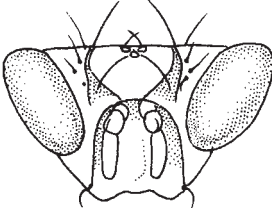
antedispar



dimidiata

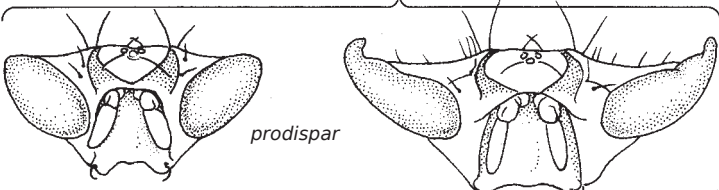


dissimulata

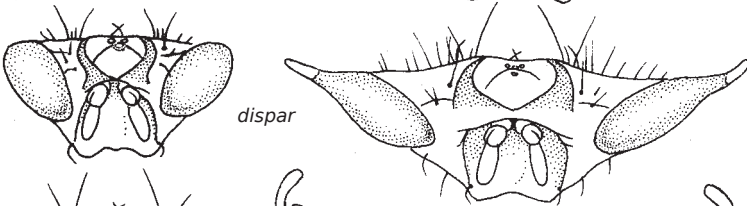


სახეობის ფარგლებში ცვლილება

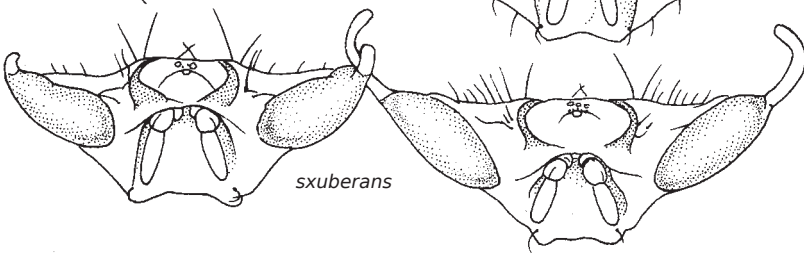
prodispar



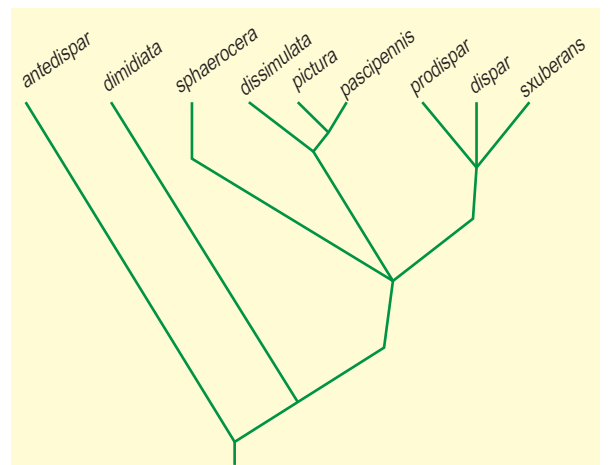
dispar



sxuberans

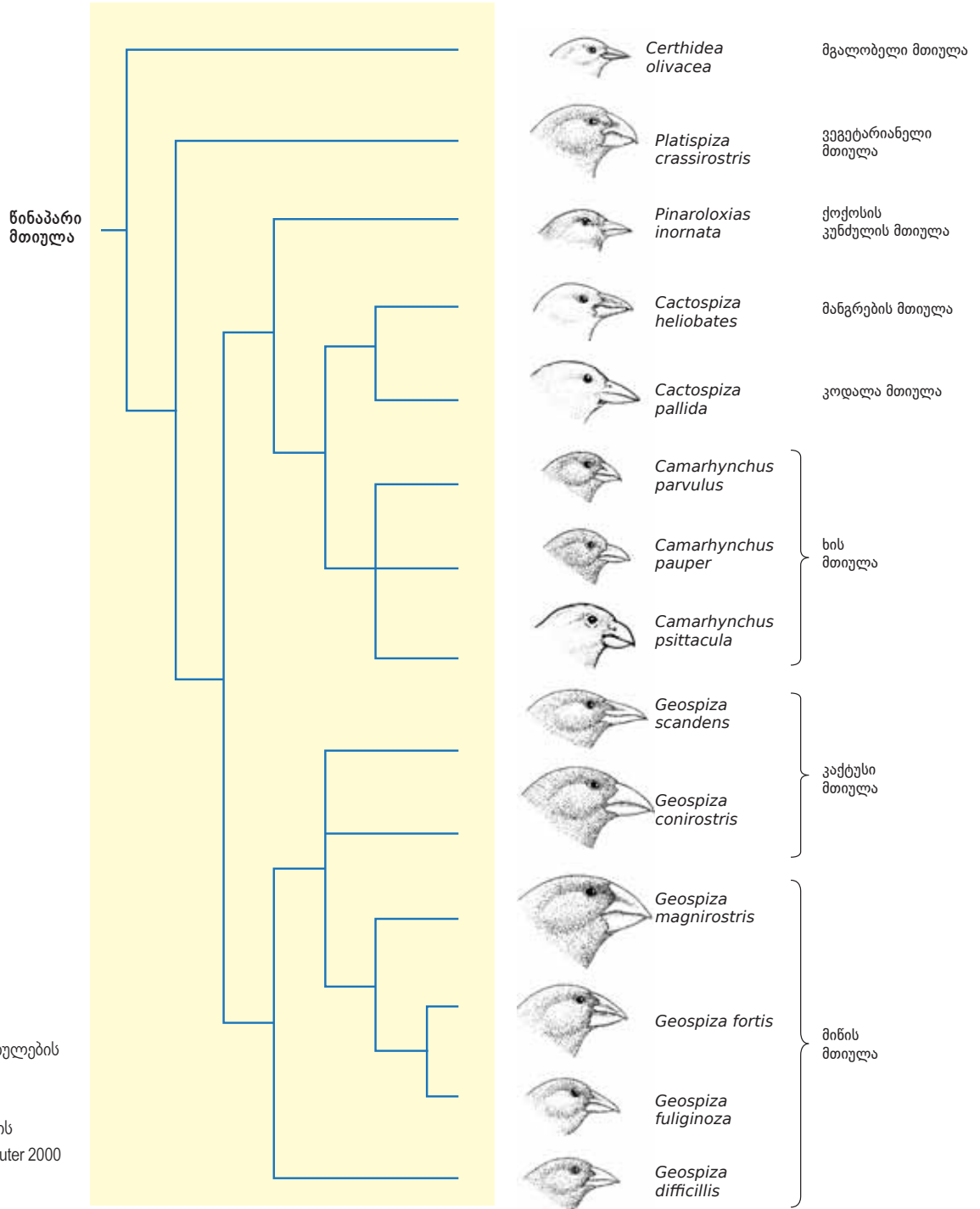


ვინრო თავის ფორმა *Zygothrica* სახეობებში ფართე



ერთი მიმართულებით არ იცვლება. ევოლუციური რადიაცია, მყარი, განსაზღვრული მიმართულების ევოლუციისგან განსხვავებით, ხანგრძლივადიანი ევოლუციის ყველაზე გავრცელებული სქემაა.

მეცნიერებმარამდენიმე ადაპტაციური რადიაცია კარგად გამოიკვლიეს და ამ კვლევების ციტირება მრავალ ევოლუციურ ნაშრომში ხდება. ყველაზე ცნობილი მაგალითია დარვინის მიერ აღწერილი გალაპაგოსის არქიპელაგზე მოზინადრე მთიულების ადაპტაციური რადიაცია. მთიულები საერთო წინაპრისგან იღებენ სათავეს, რომელიც არქიპელაგზე სამხრეთ ამერიკიდან გადავიდა. თანამედროვე მთიულები ნისკარტის მორფოლოგიით განსხვავდებიან, რომელიც წარმოადგენს ადაპტაციას კვების რაციონის მიმართ. *Geospiza*-ს სხვადასხვა სახეობები სხვადასხვა ზომის და სიმყარის მარცვლებით იკვებებიან. სხვა გვარი, მაგალითად *Camarhynchus*, მერქნიდან მწერებს მოიპოვებს, *Certhidea* ყვავილების ნექტრითა და მწერებით იკვებება, ხოლო *Cactospiza* კაქტუსის ეკლებს იყენებს და მისი დახმარებით მწერები ხის ქერქიდან ამოყავს (სურ. 3.22).



სურ. 3.22. გალაპაგოსის და ქოქოსის კუნძულებზე მცხოვრები დარვინის მთიულების ადაპტაციური რადიაცია. სახეობათა ნისკარტები კვების რაციონისთვის არის ადაპტირებული (After Schluter 2000 and Burns et al. 2000)

(ა) *Argyroxiphium sandwicense*



(ბ) *Wilkesia hobbdi*



(გ) *Dubautia menziesii*

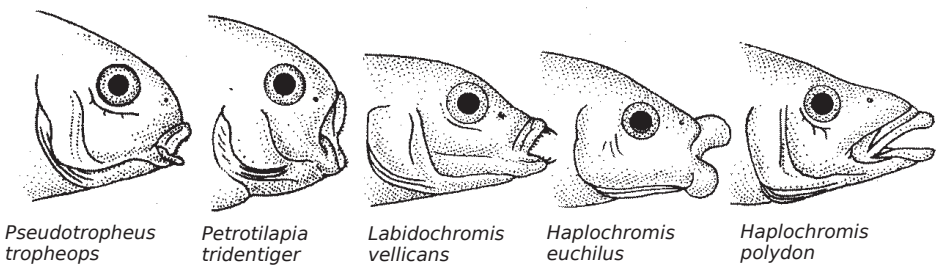


ჰავაის კუნძულებზე არც თუ ისე ბევრი სახეობის მცენარე და ცხოველი ცხოვრობს, მაგრამ ბევრი მათგანი ადაპტაციურ რადაციას ავლენს. მაგალითად, ჰავაის კუნძულზე 800-ზე მეტი სახეობის დროზოფილას ბუზი ბინადრობს. მათი მორფოლოგია და სქესობრივი ცხოვრება ბევრად უფრო მრავალფეროვანია, ვიდრე მსოფლიოში მობინადრე დროზოფილის ყველა სხვა სახეობის თვისებები (Carson and Kaneshiro 1976). ბევრ სახეობას უცნაური პირის აპარატი, კიდეები და ულვაშები აქვს, რაც დაწყვილების უჩვეულო ფორმებით არის განპირობებული. მცენარეებში უნდა ვახსენოთ ჰავაიური ოჯახი Asteraceae წარმომადგენლები და მისი მონათესავე სამი ახლო ნათესავი გვარის მცენარე, მგესუმზირის ოჯახიდან. ეს მცენარეები ლავის კლდეებიდან დაწყებული ტენიანი ტყეებით დამთავრებული საცხოვრებელ ადგილებს იკავებენ და ბუჩქის, ხის და მცოცავი ხეიას ფორმა აქვთ (სურ. 3.23). განსხვავებების მიუხედავად, მცენარეები შეჯვარების შედეგად ნაყოფიერ ჰიბრიდებს ქმნიან (Carlquist et al. 2003).

აღმოსავლეთი აფრიკის დიდ ტბებში მცხოვრები ციხილიდა თევზები ადაპტაციური რადაციის შთამბეჭდავი მაგალითია (Kornfield and Smith 2000). ტბა ვიქტორიაში 200-ზე მეტი სახეობა ბინადრობს, ტანგანიკას ტბებში სულ მცირე 140 სახეობა გვხვდება, მალავის ტბაში 500-ზე მეტი, შეიძლება ათასამდე სახეობაა. თითოეულ ტბაში მცხოვრები სახეობების შეფერილობა, სხეულის ფორმა, ასევე კბილების და ყბების ფორმები ძალიან განსხვავებულია (სურ. 3.24) და ასევე მრავალფეროვანია მათი კვების რაციონი. სხვადასხვა სახეობები მწერებით, დედრითით, წყალქვეშა კლდეზე მიმაგრებული წყალმცენარეებით, ფიტოპლანქტონით, ზოოპლანქტონით, მოლუსკებით, პატარა თევზებით და მოზრდილი თევზებით იკვებებიან. ზოგიერთი სახეობა სხვა თევზების ქერცლით იკვებება, ხოლო ერთ-ერთს იმდენად ცუდი ხასიათი აქვს, რომ სხვა თევზებს თვალს კორტნის. ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ზოგიერთი სახეობის კბილები უფრო განსხვავებულია, ვიდრე თევზების ოჯახებს შორის. თითოეულ ტბაში მცხოვრები სახეობები მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნიან და მათი დივერსიფიკაცია სწრაფად ხდება.

სურ. 3.23. სხვადასხვა ფორმის ჰავაიური ვერცხლის მცენარეები. (ა) *Argyroxiphium sandwicense* რომეტიული მცენარეა, რომელსაც ყლორტი ყვავილობის პერიოდის გარდა სხვა დროს არ გააჩნია. (ბ) *Wilkesia hobbdi ylortiani* რომეტიული მცენარეა. (გ) *Dubautia menziesii* პატარა ბუჩქია (ა, photo by Elizabeth N. Orians; ბ, photo by Gerald D. Carr; გ, photo by Noble Procter/ Photo Researchers Inc.)

სურ. 3.24. აფრიკის დიდ ტბებში მცხოვრები ციხილიდების სხვადასხვა თავის ფორმა. მორფოლოგიური განსხვავება კვების რაციონით და კვების ნირით არის გამოწვეული (After Fryer and Iles 1972).



*Pseudotropheus tropheops*      *Petrotilapia tridentiger*      *Labidochromis vellicans*      *Haplochromis euchilus*      *Haplochromis polydon*



### რეზიუმე

1. ორგანიზმთა ყველაზე ტრადიციული კლასიფიკაცია განშტოებებს (ფილოგენეზს) და ფენოტიპურ მრავალფეროვნებას ასახავს. თანამედროვე სისტემატიკოსები „კლადისტიკურ შეხედულებას“ იზიარებენ, რომლის თანახმად, კლასიფიკაციამ ფილოგენეტიკური კავშირები ნათლად უნდა ასახოს და ყველა მაღალი რანგის ტაქსონი მონოფილეთური უნდა იყოს.
2. ფილოგენეტიკური ანალიზი სიცოცხლის განშტოებების ისტორიას აღწერს. მას სხვა დანიშნულებებიც აქვს. ამათგან მნიშვნელოვანია საინტერესო თვისებების ევოლუციის ისტორიის დადგენა, რომელიც ხორციელდება თვისების ფორმის ცვლილების ფილოგენეზზე დაყრდნობით შესრულებული პარსიმონიული (ეკონომიური) „კარტირებით“, ის კი თავის მხვრივ სხვა მონაცემებს ეფუძნება. ამგვარი სისტემატიკური კვლევები ნიშნების ევოლუციის ზოგად სქემებსა და წესებს გვამცნობს.
3. ახალი ნიშნები ყოველთვის ადრე არსებული ნიშნებიდან ვითარდება.
4. ევოლუციაში გავრცელებული ჰომოპლაზია ხშირად გამოწვეულია სხვადასხვა გენეალოგიურ შტოებში მომხდარი მსგავსი ადაპტაციებით. ჰომოპლაზია მოიცავს კონვერგენტულ ევოლუციას, პარალელურ ევოლუციას და ევოლუციურ რევერსიას (მობრუნებას).
5. სხვადასხვა ნიშნები უმეტესად ნაწილ-ნაწილ და სხვადასხვა სიჩქარით ვითარდება. კონსერვატიული ნიშნები დიდი ხნის განმავლობაში ნარჩუნდება ან ოდნავ იცვლება. სხვა ნიშნები სწრაფად ვითარდება და ერთი გენეალოგიური შტოს ფარგლებშიც კი ძალიან განსხვავებულია. ამ მოვლენას მობაიკური ევოლუცია ეწოდება.
6. სხვაობა ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს შორის გრადუალურად ყალიბდება. ეს მოსაზრება მეტწილად სწორია, თუმცა გამონაკლისებიც არსებობს.
7. სტრუქტურის ცვლილება ხშირად თვისების ფუნქციის ცვლილებასთან არის დაკავშირებული. ზოგჯერ სხვადასხვა სტრუქტურები იცვლება და სხვადასხვა გენეალოგიურ შტოებში მსგავს ფუნქციებს ასრულებს.
8. მორფოლოგიური ნიშნების ევოლუცია მათ განვითარებაში მომხდარ ცვლილებებს მოიცავს. მსგავსი ევოლუციური ცვლილებებია განმეორებადი სტრუქტურების ინდივიდუალიზაცია, განვითარებასთან დაკავშირებული მოვლენების დროის (ჰეტეროქრონია) ან ადგილის (ჰეტეროტოპია) შეცვლა, ასევე სტრუქტურული სირთულის მატება და შემცირება. ჰეტეროქრონია ნიშნების ფორმის შეცვლას იწვევს და ხშირად ამის მიზეზი ალომეტრიული ზრდაა.
9. ნიშნების ევოლუციის მიმართულების დადგენა ფილოგენეტიკური ანალიზით არის შესაძლებელი. ევოლუციის მიმართულება ერთ ან რამდენიმე განსხვავებულ გენეალოგიურ შტოში იკვეთება.
10. ადაპტაციური რადიაციისას ნათესაური კავშირის მქონე მრავალი გენეალოგიური შტო შედარებით მცირე დროში წარმოიქმნება და სხვადასხვა მიმართულებით ვითარდება, რაც გავრცელების არეალზე და სიცოცხლის ნირზე დამოკიდებული.

### ტერმინები და ცნებები

|   |  |
|---|--|
| ადაპტაციური რადიაცია ჰომოლოგია (ჰომოლოგიური თვისებები)  | კონვერგენცია (კონვერგენტული პარაფილეთური |
| ალომეტრია ჰომოპლაზია                                    | ევოლუცია)                                |
| ანაგენები ინდივიდუალიზაცია                              | წამყვანი ჯგუფი ევოლუციის სტრუქტურა       |
| კლადა მონოფილეთური                                      | ევოლუციური მობრუნება პერამორფოზი         |
| კლადისტიკა მობაიკური ევოლუცია                           | ევოლუციის მიმართულება                    |
| კლადოგენები ნეოტენია                                    | პოლიფილეთური                             |
| კლადოგრამა პედამორფოზი                                  | ჰეტეროქრონია პროგენები                   |
| კონსერვატიული ნიშნები პარალელიზმი (პარალელური ევოლუცია) | ჰეტეროტოპია წინაპარი ჯგუფი               |

### დამატებითი საკითხავი

ნიგნების და სხვა წყაროების უმეტესობა მოცემულ პარაგრაფში განხილული მრავალი საკითხის მხოლოდ ნაწილს ეხება. ევოლუციის სტრუქტურების ნათელი და ისტორიულად მნიშვნელოვანი განხილვა



მოცემულია შემდეგ ნაშრომში. Bernhard Rensch: "Evolution above the species level" (Columbia University Press, New York, 1959). თუმცა ამ ნაშრომში ფილოგენეტიკური ჩარჩო გამოყენებული არ არის.

ფართო პერსპექტივა ევოლუციის და ეკოლოგიის შესწავლაში ფილოგენეტიკის გამოყენების მოცემულია შემდეგ ნაშრომებში: D.R. Brooks and D.A. McLennan in The nature of diversity: An evolutionary voyage of discovery (University of Chicago Press, 1959), და მოკლედ D.J. Futuyma, "The fruit of the tree of life: Insights into evolution and ecology" (pp. 25-39 in *Assembling the tree of life*, J. Cracraft and M.J. Donoghue, eds. Oxford University Press, New York, 2004).

მორფოლოგიური ევოლუციის ინტერპრეტაციის ადრეული ისტორია მოთხრობილია შემდეგ ნაშრომში: Stephen Jay Gould: "Ontogeny and phylogeny" (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1977). შედარებით თანამედროვე შეხედულებებისთვის იხ. M.L. McKinney and K.J. McNamara: "Heterochrony: The evolution of ontogeny" (Plenum, New York, 1991) and by R.A. Raff: "The shape of life: Genes, development, and the evolution of animal form" (University of Chicago Press, 1996). ჰომოლოგიის ბუნებას ეხება სტატია: G. P. Wagner: "The biological homology concept" (Annual Review of Ecology and Systematics 20; 51-69, 1989).

### ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. მეორე თავის პირველ ამოცანაში პირველი, მეორე და მესამე სახეობების ფილოგენები დნმ-ს შემდეგ თანამიმდევრობებზე დაყრდნობით უნდა გამოგეთვალიათ: 1) GCTGATGAGT; 2) ATCAATGAGT; 3) GTTGCAACGT; 4) GTCAATGACA
2. მეოთხე სახეობა გარეგნულად. დავეუვათ, სახეობები პრიმატებია და განსხვავებულად წყვილდებიან - პირველი და მეორე სახეობა მონოგამიურია, ხოლო მესამე და მეოთხე სახეობა პოლიგამიურია. აგრეთვე ვიცით, რომ მეხუთე სახეობა, რომელიც პოლიგამიურია, 1-4 სახეობებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე ეს სახეობები ერთმანეთთან. ფილოგენეტიკური ისტორიის მაქსიმალურად დადგენის შემდეგ აღწერეთ, როგორია დაწყვილების სისტემის ევოლუციის სავარაუდო ისტორია.
3. ნამარხების არარსებობის პირობებში, როგორ შეუძლია ფილოგენეტიკურმა ანალიზმა გვაჩვენოს, განსხვავდება თუ არა დივერსიფიკაციის (სახეობების რაოდენობის გაზრდის) სიჩქარე ევოლუციურ გენეალოგიურ შტოებში?
4. როგორ განსაზღვრავთ ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად 3.14 სურათზე გამოსახული თევზების სამ მონათესავე ოჯახში ყბის რომელი ფორმა წინაპრული და რომელია შეძენილი? რა ინფორმაცია დაგჭირდებათ?
5. გადაშენებული ირლანდიური ხარირემის რქები (სურ. 3.17) ძალიან დიდია და ამიტომ ზოგიერთი პალეონტოლოგი თვლის, რომ ამ სახეობის გადაშენების მიზეზი სწორედ მოუხერხებელი რქები გახდა, რაც ცხოველს მტაცებლისგან თავის დაღწევას უშლიდა. ბიოლოგები ვარაუდებს გამოთქვამენ, თუ რატომ ჩამოუყალიბდა ხარირემს ასეთი რქები. ზოგიერთმა მეცნიერმა გამოთქვა ვარაუდი, რომ მამრი ხარირემი დიდი რქების საშუალებით სხვა მამრებს იგერიებდა და მდედრებს ეუფლებოდა. სტივენ ჯი გულდმა (1974) ამ სახეობებში რქის ზომასა და სხეულის ზომას შორის ალომეტრული კავშირი გამოთვალა და დაადგინა, რომ რქების ზომა მუსტად ისეთი იყო, როგორიც ცხოველის სხეულის ზომას შეეფერებოდა. თუ რქის ზომა სხეულის ზომის მრდასთან კავშირშია, არის თუ არა საჭირო ადაპტაციური უპირატესობა დავეუვათ და ამით ავსხნათ რქის სიდიდე? ნიშნავს თუ არა ასეთი კავშირი, რომ ბუნებრივმა გადარჩევამ რქების მრდას ხელი ვერ შეუშალა და ამან გამოიწვია სახეობის გადაშენება?
6. წინა მაგალითი ეხება კითხვებს ევოლუციური პროცესის თაობაზე, რომლებიც ჩნდება, როცა ავლწერთ ევოლუციურ სქემებს. მოიფიქრეთ შეკითხვები, რომლებსაც აჩენენ შემდეგი ევოლუციური სქემები: ა) სხვადასხვა სტრუქტურების მოდიფიკაცია მსგავსი ადაპტაციური ფუნქციების შესაძენად (მაგალითად, სურ. 3.10); ბ) ევოლუცია გარკვეული მიმართულებით ვითარდება (მაგალითად, სურ. 3.21) და გ) ევოლუციურ მობრუნებას აქვს ადგილი (მაგალითად, *Amphignathodon* ბაყაყის ქვედა ყბის კბილები).
7. ადამიანის გენომის ანალიზმა ევოლუციურ, ფილოგენეტიკურ თეორიაზე დაფუძნებული მრავალი შეხედულება დაბადა. გადაიკითხეთ რამდენიმე ასეთი ანალიზი (International Human Genome Sequencing Consortium, 2001; Venter et al. 2001) ან მასთან დაკავშირებული კომენტარი და ფილოგენეტიკური ანალიზის დახმარებით ადამიანის გენომის შესახებ გაჩენილი 5 შეკითხვა მოიყვანეთ.
8. მოცემული თავის დასაწყისში აღვნიშნეთ, რომ ფილოგენეტიკური ინფორმაცია ევოლუციის სქემების აღწერის საფუძველია, თუმცა ზოგიერთი სქემა ფილოგენეტიკური ხეების დახმარების გარეშე მოვიყვანეთ. განიხილეთ შემდეგი მაგალითები და იმსჯელეთ რა ფილოგენეტიკური ფაქტები ან დასკვნები გამოგროვებთ: ა) ბაყაყის ევოლუციის ადრეულ ეტაპზე ქვედა ყბის ძვლები გაქრა და შემდეგ *Amphignathodon* გვარში კვლავ გამოჩნდა; ბ) ხუთთითიანობა ადამიანებსა და ნიანგებში ჰომოლოგიურია; გ) კრამანის ნესტარი კვერცხსადების მოდიფიკაციაა, თუმცა მისი სტრუქტურა და

ფუნქცია განსხვავებულია; დ) კბილების ინდივიდუალიზაცია ძუძუმწოვრების ევოლუციისას მოხდა, თუმცა ვეშაპებში ევოლუციური მობრუნება შეინიშნება; ე) პედომორფოზი სალამანდრებში შექენილი (და არა მემკვიდრეობითი) მდგომარეობაა.

# ევოლუცია ნამარხებში

# 4

სოცხალი ორგანიზმების გამოკვლევის მეშვეობით ევოლუციის ისტორიის მხოლოდ გარკვეული ნაწილის დადგენაა შესაძლებელი, თუმცა ისტორიული ფაქტების დადგენაა მხოლოდ განამარხებული სახეობების (ნამარხების) შემსწავლელ პალეონტოლოგებს ძალუძთ. მაგალითად, ჩვენ შეიძლება თანამედროვე სხვადასხვა პრიმატების ანატომიური აგებულების მსგავსებას და განსხვავებას დაგაკვირდეთ, გავზომოთ და ჩავწეროთ მიღებული მონაცემები. ამ მონაცემებზე დაყრდნობით შესაძლებელია ადამიანის ევოლუციურ შტოში მომხდარი ცვლილებების განსაზღვრა, თუმცა მხოლოდ განამარხებული ფორმების (ნამარხების) კვლევის შედეგად დავადგინთ ევოლუციური ისტორიის დეტალებს. ევოლუციის განმავლობაში ადამიანის ევოლუციური შტო ადამიანისმაგვარ მაიმუნებს გამოეყო.

ნამარხები გვიყვება უამრავი არსების გადაშენების შესახებ, რომელთა თანამედროვე შთამომავლობა დღეს აღარ არსებობს. ნამარხებიდან ვიგებთ გადაშენების თუ დივერსიფიკაციის (გამრავალფეროვნების) დიდებული ეპიზოდების შესახებ. შეგვიძლია დავადგინოთ ორგანიზმების თუ კონტინენტების გადაადგილების დეტალები. ამ მოვლენით აიხნება ორგანიზმების თანამედროვე გავრცელება. ევოლუციური მოვლენების აბსოლუტური დროის შკალას დადგენა და გარემო პირობების აღწერა, რომელშიც ევოლუცია მიმდინარეობდა, მხოლოდ ნამარხების საშუალებით არის შესაძლებელი.



პლიოცენის პერიოდში მცხოვრები ჰომინინის — *Australopithecus afarensis*-ის ჩონჩხის ნაშთები. უძველესი ადამიანის ამ ეგზემპლარს „ლუსი“ ქვია და მისი განამახებული ჩონჩხი უჩვეულოდ სრულია. ამგვარი ნამარხების კვლევის საშუალებით მეცნიერები ადამიანის ევოლუციური შტოს ევოლუციური ისტორიას აღწერენ (Photo © The Natural History Museum, London).

ნამარხები ევოლუციურ შტოებში ფენოტიპურ გარდაქმნებს და დროთა განმავლობაში ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ცვლილებას ადასტურებს. ამ თავში პირველ საკითხს ანუ ფენოტიპურ გარდაქმნებს შევხებით.

## რამდენიმე გეოლოგიური პრინციპი

### ქანავის და კლდეების ფორმირება

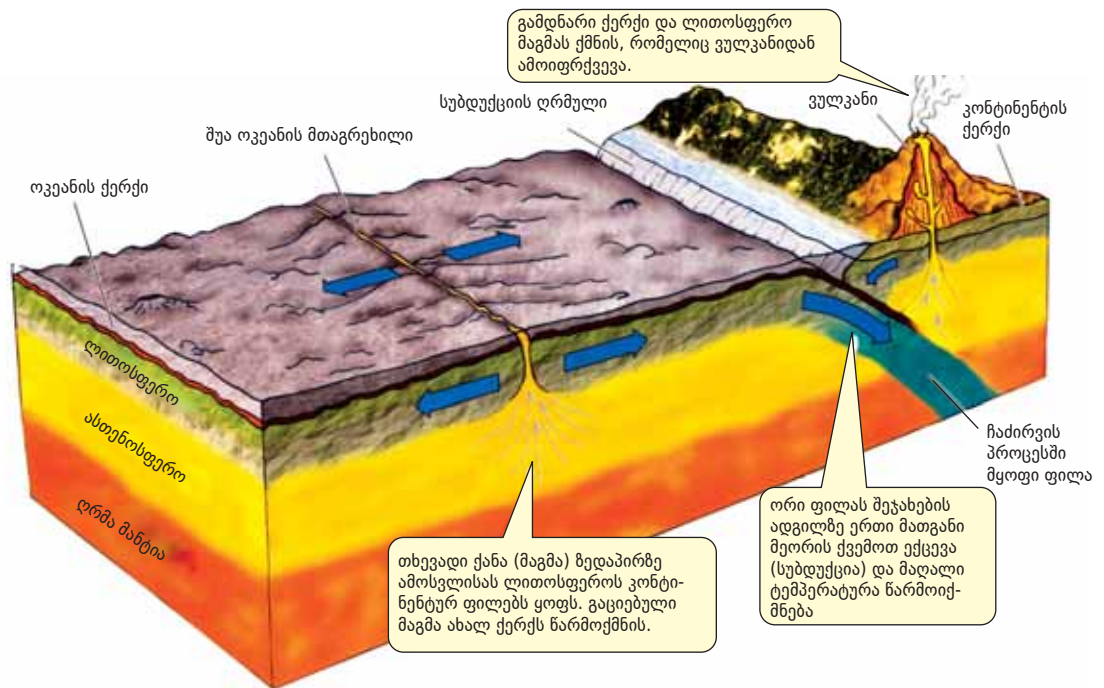
დედამიწის ზედაპირზე განლაგებული კლდეების და მთების ქანები დედამიწის სიღრმიდან ამონთხეული თხევადი მასიდან (მაგმიდან) ჩნდება. ამონთხევა ხშირად ვულკანური ამოფრქვევის შედეგია, თუმცა მთის ქანების უმეტესობა წარმოიქმნება შუა ოკეანის მთაგრეხილზე დედამიწის ქერქის ახალი ფორმების სახით (იხ. სურ. 4.1). ასეთი გზით შექმნილ მთის ქანებს **ცეცხლოვან-მაგმური** ეწოდება. **დანალექი** ქანები დანალექების გადაადგილების, ან გამყარების შედეგად ჩნდება, დანალექი კი, ძველი მთის ქანების დაშლის ან წყლის მინერალების დალექვის შედეგად ყალიბდება. მაღალი ტემპერატურის და წნევის პირობებში ცეცხლოვან-მაგმური და დანალექი ქანები იცვლება და **მეტამორფული** ქანები ჩნდება.

ნამარხების უმეტესობა დანალექ ქანებშია შემორჩენილი, ცეცხლოვან-მაგმურ ქანებში ნამარხები არავის აღმოუჩენია, ხოლო მეტამორფულ ქანებში ნამარხები იმდენად არის შეცვლილი, რომ მათი ამოცნობა შეუძლებელია. ზოგიერთი ნამარხი განსხვავებულ პირობებში გვხვდება. მაგალითად, რამდენიმე მწერი ქარავში აღმოაჩინეს, ხოლო მამონტები მყინვარებში იყვნენ გაყინულნი.

### დედამიწის ფილების ტექტონიკა

კონტინენტების გადაადგილების იდეა პირველად 1915 წელს ალფრედ ვეგენერმა წამოაყენა, თუმცა გეოლოგები ამ იდეის სისწორეში მხოლოდ 60-იან წლებში დარწმუნდნენ, როდესაც კონტინენტების გადაადგილების თეორიული მექანიზმების გამოვლენა მოხერხდა. **დედამიწის ფილების ტექტონიკის** თეორიამ გეოლოგიაში რევოლუცია მოახდინა.

ლითოსფერო — დედამიწის სქელი, მყარი ზედა ფენა, რომელიც ქმნის კონტინენტებს და ოკეანის ქვეშა ქერქს — შედგება რვა ძირითადი და რამდენიმე დამხმარე ფილისგან. ფილები ლითოსფეროს ქვემოთ მდებარე, მკვრივი და პლასტიური ასთენოსფეროს გასწვრივ მოძრაობს. დედამიწის ბირთვიდან მომდინარე სიმხურვალე ასთენოსფეროში კონვექციის უკრედებს აჩენს. ზოგიერთ რეგიონში, როგორცაა მთაგრეხილი, რომელიც ატლანტიკის ოკეანის ფსკერს განივად კვეთს, ასთენოსფეროდან ამოფრქვეული მაგმა ზედაპირზე ამოდის, ცივდება, ძველ ფილებს გვერდზე წევს და ახალ ქერქს ქმნის (სურ. 4.1). ფილების მოძრაობის სიჩქარე წელიწადში 5-10 სანტიმეტრია. ზოგჯერ ორი ფილის მიახლოვებისას ერთ-ერთის კიდე მეორე ფილის ქვეშ ექცევა (ამ მოვლენას სუბდუქცია ეწოდება) და ასთენოსფეროს უერთდება. ამგვარი შეჯახებები მთების წარმოქმნის ძირითადი მიზეზია. როდესაც ფილა ასთენოსფეროდან მაგმის ამოსვლის „ცხელი წერტილის“



**სურ. 4.1.** ფილების ტექტონური პროცესები. შუა ოკეანის მთაგრეხილის ზედაპირზე ამოსული მაგმა ახალ ლითოსფეროს ქმნის და არსებულ ფილებს გვერდებზე წევს. როდესაც ლითოსფეროს მოძრავი ფილები ერთმანეთს ეჯახებიან, ერთი მათგანის კიდე მეორის ქვეშ მოექცევა და სუბდუქციის ღრმული იქმნება, რაც ხშირად მიწისძვრებს და მთების გაჩენას იწვევს. სუბდუქციის შედეგად გამოყოფილი სითბო ლითოსფეროს ადნობს და ვულკანური აქტიურობა მატულობს.



გარშემო მოძრაობს, შეიძლება ვულკანი გაჩნდეს ან სულაც კონტინენტი დანაწევრდეს. დასავლეთი აფრიკის დიდი ტბები ასეთ რიფულ ვაკეზეა განლაგებული, ხოლო ჰავაის კუნძულები ვულკანთა ჯაჭვია, რომელიც წყნარი ოკეანის ფილას ცხელი წერტილის მაღლა მოძრაობის შედეგად გაჩნდა (იხ. მე-6 თავი).

**გეოლოგიური დრო**

ასტრონომები ამტკიცებენ, რომ სამყარო „დიდი აფეთქების“ შედეგად 14 მილიარდი წლის წინ შეიქმნა (1 მილიარდი = 1,000 მილიონს) და ამ მოვლენის შემდეგ ცენტრალური წერტილიდან ფართოვდება. დედამიწა და მზის სისტემის დანარჩენი ნაწილი დაახლოებით 4,6 მილიარდი წლისაა, ხოლო დედამიწაზე მდებარე უძველესი ქანები დაახლოებით 3,8 მილიარდი წლით თარიღდება. ცოცხალი ორგანიზმები დაახლოებით 3,5 მილიარდი წელია არსებობენ, ხოლო ცხოველთა არსებობის დამადასტურებელი უძველესი ნიმუში 800 მილიონი (0,8 მილიარდი) წლისაა (იხ. მე-5 თავი).

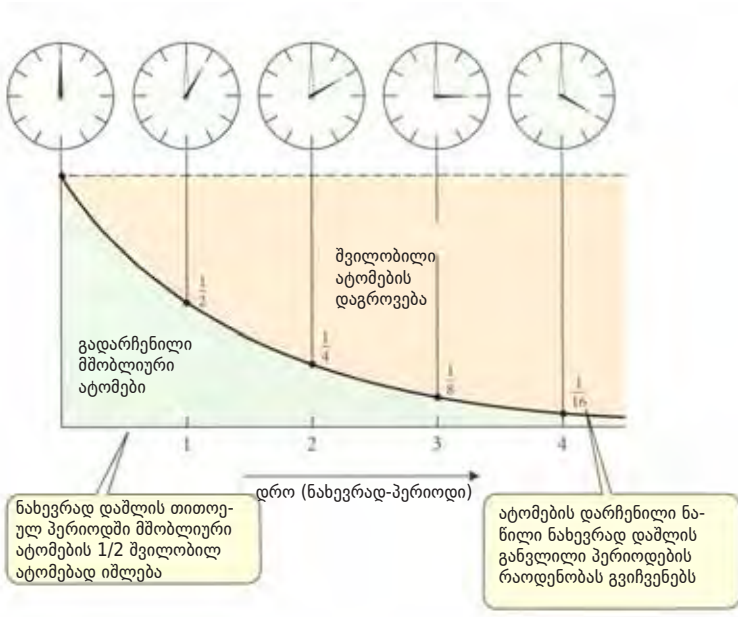
ჩვენთვის ასეთი თარიღების აღქმა საკმაოდ რთულია. თუ დედამიწის ისტორიას ერთ წელიწადით წარმოვადგენთ, მაშინ პირველი სიცოცხლე მარტის მიწურულს ჩნდება, პირველი ზღვის ცხოველი ოქტომბრის მიწურულს იწყებს არსებობას, დინოზავრების გადაშენება და ძუძუმწოვრების დივერსიფიკაცია 26 დეკემბრით თარიღდება, ადამიანის და შიმპანზეს ევოლუციური შტოების განცალკევება 13 დეკემბრის შუალაშემდე 13 საათით ადრე იწყება, ხოლო იესო ქრისტე შუალაშემდე 13 წამით ადრე იბადება.

გეოლოგიური მოვლენების „აბსოლუტური“ თარიღის დადგენა რადიომეტრული დათარიღების გზით ხდება. რადიომეტრული მეთოდი ცეცხლოვან-მაგმური ქანის შემადგენელი მინერალების გარკვეული რადიოაქტიური ელემენტების დაშლის სიჩქარის გამოვლენას გულისხმობს. საწყისი რადიოაქტიური ატომების სტაბილურ საბოლოო ატომებად დაშლა (მაგალითად,  $U^{235}$  ურანიდან  $Pb^{207}$  ტყვიამდე), თანაბარი სიჩქარით ხდება. ყველა ელემენტს ნახევრად დაშლის პერიოდი გააჩნია. მაგალითად,  $U^{235}$ -ის ნახევრად დაშლის პერიოდია 0,7 მილიარდი წელი, ანუ ამ პერიოდის განმავლობაში თავდაპირველად არსებული  $U^{235}$  ატომების ნახევარი  $Pb^{207}$ -ად იშლება. აქედან გამომდინარე, ქანის საწყისი ატომების საბოლოო ატომებთან შეფარდება ქანის ასაკს გვაძლევს (სურ. 4.2). რადიომეტრულ დათარიღებას მხოლოდ ცეცხლოვან-მაგმური ქანები ექვემდებარება, ამიტომ ნამარხების შემცველი დანალექი ქანების დათარიღებისთვის ასეთი ქანები ძველ და ახალ მაგმურ ფორმაციებს შორის უნდა მოვაქციოთ.

რადიოაქტიურობის აღმოჩენამდე კარგა ხნით ადრე და დარგინამდე კი, გეოლოგებმა დანალექი ქანების ფარდობითი ასაკის ცნება შემოიღეს (ადრე ან გვიან), რომელიც ეფუძნება პრინციპს, რომ ახალი დანალექი ქანები ძველი დანალექი ქანების ზემოთ მდებარეობს. სხვადასხვა დროს დალექილ ფენებს შრეები — სტრატა ეწოდება. სხვადასხვა შრეს სხვადასხვა ნიშნები აქვს და ისინი ხშირად შეიცავენ სახვადასხვა ნამარხ სახეობებს, რომლებიც დროის მცირე მონაკვეთში ცხოვრობდნენ და იმ დროის მანიშნებლები არიან, რომლებშიც არსებობდნენ. გეოლოგები ამგვარი ფაქტების დახმარებით სხვადასხვა ადგილზე მდებარე ერთი ასაკის შრეებს ერთმანეთს ადარებენ. უამრავ ადგილზე დალექვა უწყვეტად არ ხდება და დანალექი ქანები ეროზიას განიცდის. აქედან გამომდინარე, მხოლოდ ერთი არეალიდან მიღებული ინფორმაცია წყვეტილია, ანუ არათანმიმდევრულია. ზოგადად, რაც უფრო დიდია გეოლოგიური ასაკი, მით უფრო ცუდად არის წარმოდგენილი ნამარხები, რადგან ეროზია და მეტამორფიზმი საკმაოდ მძლავრია.

**გეოლოგიური დროის შკალა**

გეოლოგიური დროის შკალაზე ერების და პერიოდების უმეტესობის (ცხრილი 4.1) დასათარება და სისტემატიკა დარგინამდე მცხოვრებ გეოლოგებს ეკუთვნით. ისინი ევოლუციის იდეას საერთოდ არ იცნობდნენ. გეოლოგიურ ერებს და პერიოდებს ნამარხი ტაქსონების საშუალებით განასხვავებენ. ერების და პერიოდების საზღვრებს დიდწილად ფაუნის ცვლილების საშუალებით ადგენენ. ფაუნის ცვლილება უმეტესად მასიური გადაშენების შედეგად ხდება. საზღვრების გაჩენის აბსოლუტური დრო მიახლოებითაა და ინფორმაციის დაგროვებასთან ერთად გადახედვას ექვემდებარება. მაგალითად, ფანეროზოული დრო (როდესაც პირველი განსხვავებული ცხოველები გაჩნდნენ) სამ ერაღ იყოფა, ხოლო თითოეული ერა სამ პერიოდად არის დაყოფილი. ჩვენ ამ ტერმინებთან ერთად ეპოქასაც ვიყენებთ. ეპოქებად კაინოზოური პერიოდი იყოფა. ევოლუციის შემსწავლელ სტუდენტს უნდა ახსოვდეს ერების და პერიოდების თანმიმდევრობა და რამდენიმე ძირითადი თარიღი. ძირითად თარიღებს შორისაა პალეოზოური ერის კამბრიული პერიოდის (542 მილიონი წელი), მეზოზოური ერის, ტრასული პერიოდის, (251 მილიონი წელი), კაინოზოური ერის (მესამეული პერიოდის, 65,5 მილიონი წელი) და პლეისტოცენის ეპოქის (1,8 მილიონი წელი) დასაწყისია.



სურ. 4.2. რადიომეტრული დათარიღება. საწყისი ატომების დაშლა და ახალი ატომების დაგროვება თანაბარი ტემპით ხდება. ნახევრად დაშლის თითოეულ პერიოდში, რაც ყველა ელემენტისთვის სპეციფიკურია, მშობლიური რადიოაქტიური ატომების ნახევარი შვილობილ ატომებად იხილნება. ამ ორი ელემენტის ფარდობითი რაოდენობა ნახევრად დაშლის განვლილი პერიოდების რაოდენობას გვიჩვენებს (After Eicher, 1976).

**ცხრილი 4.1. გეოლოგიური დროის შკალა**

| ერა            | პერიოდი (შემოკლებებით) | ეპოქა       | მილიონი წელი ანმყოდან  | ძირითადი მოვლენები   |
|----------------|------------------------|-------------|------------------------|--|
| პაინოზოოური    | მეოთხეული (Q)          | ჰოლოცენი    | 0,01                   | კონტინენტების თანამედროვე განლაგება; განმეორებითი გამყინვარება და ზღვის დონის დაწევა; გეოგრაფიული გავრცელების ცვლილება; დიდი ზომის ძუძუ-მწოვრების და ფრინველების გადაშენება; ევოლუცია <i>Homo erectus</i> -იდან <i>Homo sapiens</i> -ამდე, სოფლის მეურნეობის და ცივილიზაციის განვითარება                           |
|                |                        | პლეისტოცენი | 1,8                    |  |
|                | მესამეული (T)          | პლიოცენი    | 5,3                    |  |
|                |                        | მიოცენი     | 23,0                   |  |
|                |                        | ოლიგოცენი   | 33,9                   |  |
|                |                        | ეოცენი      | 55,8                   |  |
| პალეოცენი      | 65,5                   |             |                        |  |
| მეზოზოოური     | ცარცული (K)            |             | 145                    | კონტინენტების უმეტესობა განცალკევდა; დინოზავრების გავრცელება გრძელდება; ფარულთესლიანების, ძუძუ-მწოვრების და ფრინველების მრავალფეროვნება მატულობს; პერიოდის მიწურულს ადგილი აქვს უკანასკნელი ამონიიდების და დინოზავრების მასიურ გადაშენებას   |
|                | იურული (J)             |             | 200                    | კონტინენტები ცალკევდება; დინოზავრები და სხვა „რეპტილიები“ ერთმანეთს გამოეყვნენ; უძველესი ფრინველები; არქაული ძუძუ-მწოვრები; „შიშველთესლოვანები“ დომინირებენ; ფარულთესლოვანების ევოლუცია; ამონიიდების რადიაცია; „მეზოზოური ერის ზღვის რეგულაცია“  |
|                | ტრიასული (Tr)          |             | 251                    | კონტინენტები განცალკევებას იწყებს; ზღვის სამყაროს მრავალფეროვნება მატულობს; „შიშველთესლოვანების“ დომინირება იწყება; „რეპტილიების“, მათ შორის დინოზავრების დივერსიფიკაცია; პირველი ძუძუ-მწოვრები  |
| პალეოზოოური    | პერმული (P)            |             | 299                    | კონტინენტების სუპერკონტინენტ პანგეად ჩამოყალიბება; ზღვის დაბალი დონე; „განვითარებული“ თევზების რაოდენობის მატება; მწერების სხვადასხვა რიგები; ამფიბიების დაქვეითება; „რეპტილიების“, მათ შორის ძუძუ-მწოვრების მაგვარი ფორმების, დივერსიფიკაცია; პერიოდის მიწურულს მასიური გადაშენება, განსაკუთრებით ზღვის სამყაროში |
|                | ქვანახშირის (C)        |             | 359                    | გონდვანასა და მცირე ჩრდილოეთი კონტინენტების ფორმირება; ადრეული ჭურჭლოვანი მცენარეების, განსაკუთრებით lycopsid-ების, sphenopsid-ების და გვიმრების, ვრცელი ტყეები; ფრთიანი მწერების ადრეული რიგები; მრავალფეროვანი ამფიბიები; პირველი რეპტილიები.  |
|                | დევონური (D)           |             | 416                    | ძვლოვანი თევზების დივერსიფიკაცია; ტრილობიტების დივერსიფიკაცია; ამონიიდების, ამფიბიების, მწერების, გვიმრების, თესლოვანი მცენარეების წარმოშობა; პერიოდის მიწურულს მასიური გადაშენება   |
|                | სილურული (S)           |             | 444                    | უყბოების დივერსიფიკაცია; ყბიანი თევზების წარმოშობა; ხმელეთის ჭურჭლოვანი ადრეული მცენარეები, ფეხსახსრიანები, მწერები.   |
|                | ორდოვიკული (O)         |             | 488                    | კანეკლიანების, უხერხემლოების სხვა ტიპების და ხერხემლიანი უყბოების დივერსიფიკაცია   |
|                | კემბრიული (Є)          |             | 542                    | ზღვის ცხოველების დივერსიფიკაცია. ცხოველების ტიპების და მრავალი კლასების წარმოშობა დროის მცირე პერიოდის განმავლობაში; უადრესი ხერხემლიანი უყბოები; სხვადასხვა წყალმცენარეები.   |
| პროტეოროზოოური |                        |             | 2500                   | უადრესი ეუკარიოტები (1900-1700 მილიონი წელი); ეუკარიოტთა სამეფოების წარმოშობა; ცხოველთა კვალის ნამარხები (1000 მილიონი წელი); მრავალუჯრედიანი ცხოველები, მათ შორის Cnidaria (მუსხავები), Annelida (რგოლოვანი ჭიები), Arthropoda (ფეხსახსრიანები)   |
| არმაული        |                        |             | ქვედა ზღვარი არ გვაქვს | სიცოცხლის წარმოშობა; უძველესი ნამარხი 3500 მილიონი წლით თარიღდება; პროკარიოტების (ბაქტერიების) დივერსიფიკაცია; ფოტოსინთეზი წარმოშობს ჟანგბადს, რომელიც ჟანგბადით ღარიბ ატმოსფეროს ამდიდრებს; აერთებული სუნთქვის ევოლუცია   |

(International Commission on Stratigraphy, 2004)

## ნამარხები

გარკვეული ადგილიდან აღებული ნამარხების მცირე ნაწილი ევოლუციის დეტალურ ისტორიას გვატყობინებს. ორგანიზმთა ზოგიერთმა კვებმა, მაგალითად მყარი ნიჟარების მქონე მრავალრიცხოვანმა პლანქტონურმა ერთუჯრედიანებმა, საკმაოდ კარგი ნამარხები დატოვა. მიუხედავად ამისა, ნამარხი, როგორც წესი, ძალიან არასრულია (Jablonski et al. 1986). ამ ფაქტიდან გამომდინარე, მრავალი სახეობის და მაღალი დონის ტაქსონის წარმოშობა ზუსტად დადგენილი არ არის. წარმოშობის დადგენის შანსი ძალიან დაბალია და ჩვენ გარკვეული ინფორმაციის შემცველი ნამარხებითაც კი ვმარჯობდით უნდა ვიყოთ.

სრულყოფილი ნამარხების იშვიათობის მიზეზი რამდენიმეა: 1) სახეობათა დიდი ნაწილი იშვიათად განამარხდება, ვინაიდან საკვებად ვარგისია, მყარი ნაწილები არ გააჩნია ან ტენიან ტყის მაგვარ გარემოში ცხოვრობს, სადაც ლბობა სწრაფად მიმდინარეობს; 2) დანალექი ქანების ფორმირება ზოგადად ძალიან ეპიზოდურია, ამიტომ ისინი ამ რეგიონში მცხოვრებში სახეობების მხოლოდ მცირე ნაწილს შეიცავენ; 3) ნამარხების აღმოჩენისთვის დანალექი თავდაპირველად მყარ ქანად უნდა იქცეს და შემდეგ ამ ქანმა მილიონობით წელი ეროზიის, მეტამორფოზის და ძვრის გარეშე უნდა გაძლოს. გარდა ამისა, ქანა პალეონტოლოგებისთვის ხელისაწვდომი უნდა იყოს; 4) ჩვენთვის საინტერესო ევოლუციური ცვლილებები შეიძლება არ იყოს მომხდარი ისეთ ადგილებზე, რომელსაც საჭირო ასაკის შრეები გააჩნია. სახეობები, რომლებმაც ახალი ნიშნები სხვაგან შეიძინეს ამ ადგილებში უკვე სრულიად ჩამოყალიბებულები გვხვდებიან, ვინაიდან ამ არეალში მიგრაციის შედეგად მოხვდნენ. ამიტომ ჩვენთვის საინტერესო ნიშნის ევოლუციის დადგენა შეუძლებელი ხდება.

დაახლოებით 250000 შემორჩენილი განამარხებული სახეობა წარსულში მცხოვრები სახეობების 1%-ია. ნამარხი, როგორც წესი, ძალიან არასრულყოფილია, ვინაიდან 1) მთელი მსოფლიოს ფარგლებში დროის ბევრი პერიოდი წარმოდგენილია მხოლოდ რამდენიმე დანალექ ფორმაციაში 2) მრავალი ევოლუციური შტო დროის ძალიან დიდი შუალედების გამოტოვებით არის წარმოდგენილი; 3) დიდი ზომის ორგანიზმების ბევრი გადაშენებული სახეობის მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე ნიმუში გვაქვს და 4) მეცნიერები ახალ ნამარხ ტაქსონებს მუდმივად პოულობენ, ამიტომ ცხადია, რომ ბევრი ფორმა კვლავ აღმოსაჩენია.

ნამარხებთან დაკავშირებული ორი ძირითადი შეკითხვა არსებობს: 1) გვაძლევს თუ არა ნამარხი ევოლუციური ცვლილების მტკიცებულებას – ანუ მოდიფიცირებული შთამომავლობის არსებობის მტკიცებულებას. 2) არის თუ არა ევოლუსია გრადუალური, როგორც ამას დარვინი ამტკიცებდა. პირველ შეკითხვას თამამად შეგვიძლია დადებითად ვუპასუხოთ, ხოლო რაც შეეხება მეორე შეკითხვას — ნამარხები ხშირად გვანჯღღის ეტაპობრივი ცვლილების მაგალითებს, მაგრამ ჩვენ ვერ გამოვრიცხავთ შესაძლებლობას, რომ ზოგიერთი ნიშანი უეცარი, წყვეტილი ცვლილებების შედეგად ჩამოყალიბდა.

## ეპოლუსტური ცვლილება სახეობებში

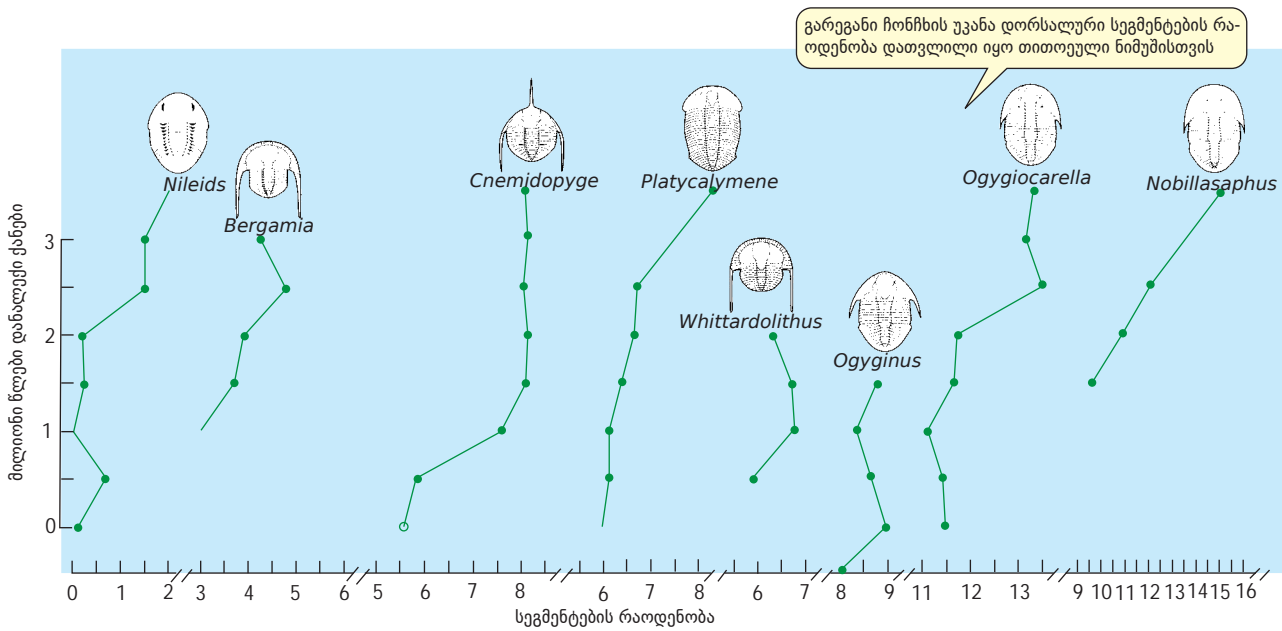
დანალექ ქანებში დეტალური, უწყვეტი ინფორმაცია მხოლოდ მცირე გეოლოგიური დროისთვის არის ხელმისაწვდომი. ზოგიერთი ინფორმაცია ერთ ევოლუციურ შტოში ან ერთ სახეობაში მომხდარი ცვლილების ისტორიას ესება. უმეტეს შემთხვევაში ნიშნები გრადუალურად იცვლება (Levinton, 2001). მაგალითად, ორდოვიკული ტრილობიტის რვავე ევოლუციურ შტოში გარეგანი ჩონჩხის უკანა დორსალური სექციის სეგმენტების რაოდენობა თანდათანობით მატულობდა (სურ. 4.3; Sheldon 1987).

მაიკლ ბელმა და მისმა კოლეგებმა შეისწავლეს (1985) *Gasterosteus doryssus samekala* თევზის მიოცენის პერიოდის განამარხებული ნაშთები სტრატიდან, რომლის ფორმირება 111000 წლის განმავლობაში მიმდინარეობდა. მათ ნიმუშები დაახლოებით 5000 წლით ერთმანეთისგან დაშორებული შრეებიდან აიღეს. შესწავლილი ნიშნებიდან სამი მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებლად და გრადუალურად იცვლებოდა (სურ. 4.4ა). ორი ნიშანი კი დროის მოკლე ინტერვალში მკვეთრად შეიცვალა. ამის მიზეზი ადგილობრივი პოპულაციის გადაშენება და სხვა პოპულაციის იმიგრაცია გახდა (ნაწილობრივ განსხვავებული სახეობის), რომელსაც ეს ნიშნები განსხვავებული გააჩნდა (სურ. 4.4ბ). ადამიანის თვალსაზრისით ნიმუშების დაცილება 5000 წლით საკმაოდ დიდია, მაგრამ გეოლოგიური დროის შკალაზე ეს რიცხვი ჩვეულებრივია.

## მაღალი რანგის ტაქსონების წარმოშობა

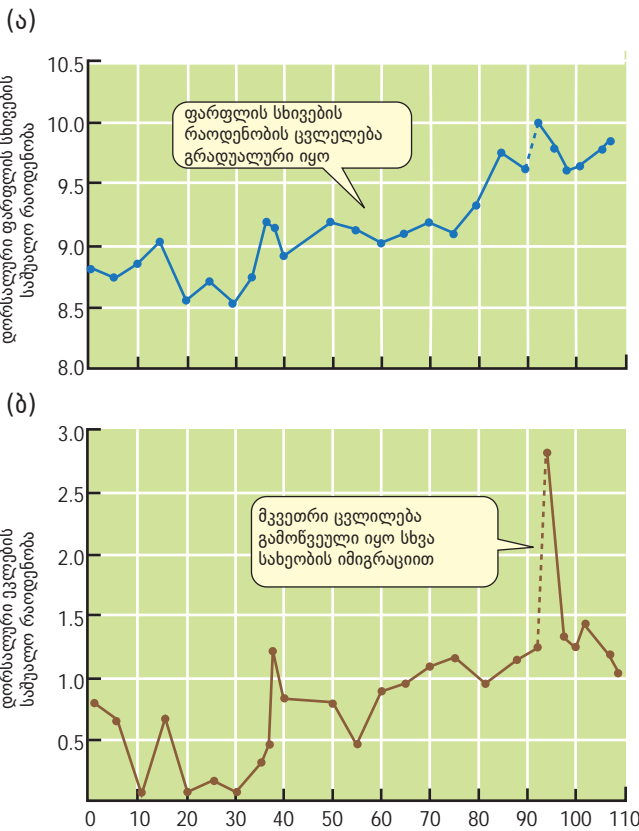
ჩვენ წინასწარ ამ ნაწილში მაკროევოლუციური ცვლილების რამდენიმე მაგალითს განვიხილავთ — მაღალი რანგის ტაქსონების წარმოშობას გეოლოგიური დროის ხანგრძლივი პერიოდების განმავლობაში. მოყვანილი მაგალითები რამდენიმე მნიშვნელოვან პრინციპს ასახავს, როგორებიცაა ჰომოლოგია, აგებულების და ფუნქციის ცვლილება და მოზაიკური ევოლუსია, რომელიც მე-2 თავში განვიხილეთ. უფრო მეტიც, ეს მაგალითები ადასტურებს ანტიევოლუციონისტების შეხედულების მცდარობას, რომ ნამარხებს მაკროევოლუციის ასახვა არ შეუძლია. ბიოლოგიური განათლების მქონე ნებისმიერ ადამიანს უნდა შეეძლოს ამ მაგალითების დაკავშირება მაკროევოლუციურ ცვლილებებთან.

ზოგჯერ ტაქსონების სერია გვაჩვენებს მრავალი ნიშნის ცვლილებას დროის განმავლობაში, ხოლო სხვა შემთხვევაში ერთი ან რამდენიმე შუალედური ფორმა გვაქვს. ასეთ დროს ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ



სურ. 4.3. სეგმენტების საშუალო რაოდენობის ცვლილება ტრილობიტების რვა ევოლუციურ შტოში. არათანაბარი, მაგრამ ძირითადად გრადუალური ცვლილებები დაფიქსირებულია ყველა ევოლუციური შტოსთვის (After Sheldon 1987)

შუალედური ნამარხი ტაქსონი წარმოადგენს ტაქსონის წარმოშობის გარდაშვალ ეტაპს. ამგვარი ნამარხის აღმოჩენამდე კი, მისი ძირითადი თვისებების პროგნოზი, დაფუძნებული ნიშნების მეგკვიდრეობითი და შექცნილი ფორმების ფილოგენეტიკურ გააზრებაზე, შესაძლებელი იყო. მაგალითად, ე.ო. უილსონს, ფ.მ. კარპენტერს და ვ.ლ. ბრაუნს ეკუთვნით ჰიპოთეზა, თუ როგორი უნდა იყოს ჭიანჭველების წინაპრის ნიშნები. ეს ჰიპოთეზა თანამედროვე ჭიანჭველების პრიმიტიული სახეობების და მათი მონათესავე კრამანების ოჯახების შედარებას ეფუძნება. ჰიპოთეზის გამოქვეყნებიდან რამდენიმე წლის შემდეგ, ცარცული პერიოდის ჭიანჭველების ნამარხი ქარვაში აღმოაჩინეს. ნამარხის მორფოლოგია პროგნოზირებულ აგებულებას თითქმის დაემთხვა (სურ. 4.5).



**აფიზიპიუმის წარმოშობა.** Sarcopterygii ანუ მტევანფარფლიანი თევზები ადრეულ დევონურ პერიოდში, დაახლოებით 408 მილიონის წლის წინ გაჩნდნენ. მათ შორის იყვნენ ორმაგმსუნთქავი თევზები და ცელაკანტები, (რამდენიმე სახეობა დღემდე არის შემორჩენილი), და ასევე, გადაშენებული რიპიდისტიები (სურ. 4.6ა-გ). რიპიდისტიები კუდის ფარფლები და წყვილი, კუნთიანი ფარფლები ქონდათ. ფარფლების ჩონჩხი რამდენიმე მოზრდილი ძვლისგან შედგებოდა (სურ. 4.6ა). თავის ქალა შედგებოდა ორი მოძრავი ერთეულისგან და გვერდითი ხაზის

სურ. 4.4. სამეკალა თევზის (*Gasterosteus doryssus*) ნამარხებში ნიშნების საშუალო მნიშვნელობების ცვლილებები. შესწავლილი ხუთი ნიშნიდან სამი, მათ შორის ზურგის ფარფლის სხივის ძვლების რაოდენობა (ა) დამოუკიდებლად, ეტაპობრივად იცვლება; (ბ) ხერხემლის მალბის რაოდენობა ორიდან ერთ-ერთი ნიშანია, რომელიც აცვლენ მკვეთრი ცვლილებას. მნიშვნელობები მოცემულია 5000 წლის ინტერვალისთვის 110000 წლის სტრატაში (After Bell et al. 1985; photo courtesy of M.Bell)

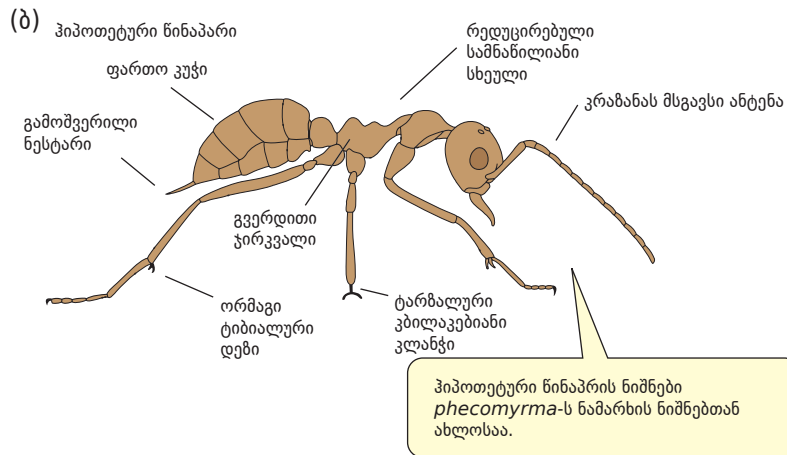




(ა) *Sphecomyrma freyi*



**სურ. 4.5.** ნამარხებს ევოლუციური ჰიპოთეზის დადასტურება შეუძლია. (ა) ქარვაში შემონახულია *Sphecomyrma freyi* შუა ცარცული პერიოდის ჭიანჭველა, რომელიც წარმოადგენს გარდამავალ ეტაპს თანამედროვე ჭიანჭველებსა და კრაზანებს შორის. ჭიანჭველები როგორც ჩანს კრაზანებისგან წარმოიშვნენ. (ბ) თვისებები, რომლებიც სავარაუდოდ ჭიანჭველას წინაპრს უნდა ჰქონოდა, *Sphecomyrma*-ს თვისებებს შეესაბამება (ა courtesy of E.O. Wilson; ბ After Wilson et al. 1967)



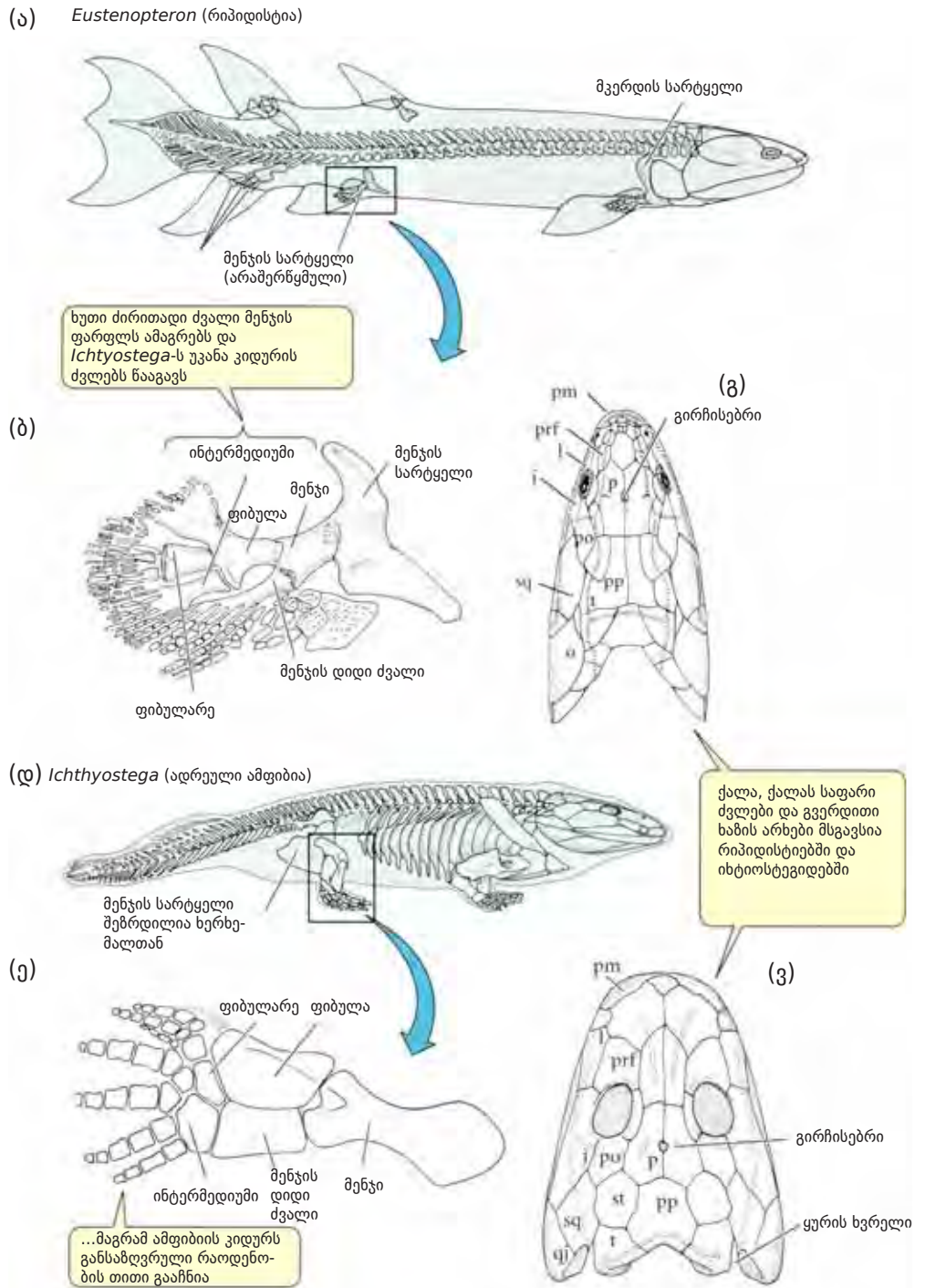
არხების მქონე დერმალური ძვლებით იყო გარსშემორტყმული (სურ. 4.6გ). კბილები განლაგებული იყო თავის ქალას რამდენიმე ძვალზე და ასევე ქვედა ყბის რამდენიმე ძვალზე. ამის გარდა მათ განსხვავებული შინაგანი აგებულება გააჩნდათ. რიპიდისტებს ლაყჩიები და ფილტვები ერთდროულად ჰქონდათ.

პირველი სრულყოფილი ამფიბიები ნაპოვნია გრენლანდიაში. ისინი გვიანი პერიოდის დევონში გამოჩნდნენ. მათ იხტიოსტეგა ეწოდებოდა (*Ichtiostega*; სურ. 4.6 დ-ფ). მათი ნიშნები, კერძოდ კუდის ფარფლი, ქალას საფარი ძვლები, გვერდითი ხაზის არხები და კბილების აგებულება რიპიდისტიებს გავს. ძირითადი განსხვავება ის არის, რომ პირველ ამფიბიებს მკერდის და მენჯის უფრო ფართე სარტყელი (შეადარეთ 4.6ა და 4.6დ სურათები) და კარგად განვითარებული ოთხი კიდური გააჩნდათ. ამ სახეობების პროქსიმალური (სხეულის ცენტრთან უფრო ახლოს განლაგებული) კიდურების ძვლები რიპიდისტიების ფარფლის ძვლების ჰომოლოგიური და მსგავსი ფორმის იყო, მაგრამ ამ სახეობებს ჩამოყალიბებული თითები ჰქონდათ (შეადარეთ 4.6ბ და 4.6ე სურათები). იხტიოსტეგიდები წყალში ცხოვრობდნენ. გვიანი პერიოდის ოთხფეხა ხერხემლიანებისაგან განსხვავებით, რომელთაც ხუთი ან ნაკლები თითი გააჩნდათ, მათი თითების რაოდენობა ცვლადი და უფრო დიდი იყო (Clack, 2000ა). დღევანდის ნანახია ხმელეთთან უფრო დაკავშირებული ფორმა, რომელიც აერთიანებს იხტიოსტეგიდებს და გვიან ამფიბიებს. ის უკეთ ადაპტირებულია ხმელეთზე გადაადგილებასთან, ვინაიდან გააჩნდა ხუთთითიანი კიდურები. ის აღწერილია 13 მილიონი წლით უფრო ახალგაზრდა დანალექი ქანებიდან (Clack, 2002ბ). იხტიოსტეგიდები მაღალი რანგის ტაქსონების (ამ შემთხვევაში ამფიბიების და მეტიც, ოთხფეხიანი ხერხემლიანების ანუ ტეტრაპოდების) წარმოშობის ძალიან კარგი მაგალითია. გადასვლა რიპიდისტიებიდან იხტიოსტეგიდებზე მოზაიკური ევოლუციით (კიდურები თავის ქალაზე და კბილებზე სწრაფად ვითარდება) და ასევე ინდივიდუალური თვისებების გრადუალური ცვლილებით აღინიშნება (კიდურების შუალედური ფორმა, მტევანფარფლიანი თევზების ფარფლებსა და გვიანი ამფიბიების კიდურებს შორის).

**ფრინველების წარმოშობა.** ფრინველების წარმოშობის შემსწავლელი ყველა მეცნიერი თანხმდება, რომ ფრინველები დინოზავრებია. არც თუ ისე დიდი ხნის წინ ფრინველები, რომლებიც დღემდე იყვნენ გაერთიანებული *Aves* კლასში, განირჩეოდნენ ბუმბულის თვისებების მიხედვით. მაგრამ იმის გამო, რომ ჩინეთში ბოლო დროს მრავალი არაჩვეულებრივი ნამარხი აღმოაჩინეს, სხვაობა ფრინველებსა და დინოზავრებს შორის პირობითი გახდა (Chiappe and Dyke, 2002; Xu et al. 2003).

პირველი და ალბათ ყველაზე ცნობილი შუალედური ფორმა გერმანიაში, გვიანი იურული პერიოდის ქანებშია აღმოჩენილი. ეს არის არქეოპტერიქსი *Archaeopteryx* (სურ. 4.7ბ). ამ სახეობას, თანამედროვე ფრინველის ჩონჩხის მრავალი მოდიფიკაციიდან, რომლებიც ფრენის უნარს განსაზღვრავენ, მხოლოდ რამდენიმე მოდიფიკაცია ახასიათებს (სურ. 4.8 ა,ბ). არქეოპტერიქსი უფრო წააგავს პატარა ზომის მხეცფეხა (theropod) დინოზავრს (სურ. 4.8გ), რომელსაც ფრენისთვის საჭირო ბუმბულები აქვს. თუმცა, ცოტა ხნის წინ ჩინეთში აღმოაჩინეს თერთოლი დინოზავრების ნამარხები, რომელთაგან ზოგიერთს სხეული პატარა ბუმბულებით ჰქონდა დაფარული (*Sinosauropteryx*), ზოგიერთს კიდურებზე და კუდზე გრძელი, ფართო ბუმბულები (საფრენი?) ჰქონდა (*Caudipteryx*), და ერთ-ერთი გასათვარი ოთხფრთიანი დინოზავრი (*Microaptor gui*), რომელსაც საფრენი ბუმბული ოთხივე კიდურზე ჰქონდა (სურ. 4.7ა). *Archaeopteryx*-ის და სხვა *Aves*-ების განმასხვავებელი სინაპომორფოზი აღარ არის ბუმბული. ამის ადგილი დაპირისპირებულმა უკანა თითმა დაიკავა. თანამედ-

სურ. 4.6. *Eusthenopteron*, მტევანფარფლიანი (Rhipidistia) თევზების ჯგუფის წევრია, რომელთაგან ტეტრაპოდები წარმოიშვნენ. (ა) ჩონჩხი და აღდგენილი გარეგნობა. (ბ) მენჯის ფარფლის და მენჯის სარტყელის ჩონჩხი. (გ) ჩონჩხის მურგბედი. წერტილებსგან შემდგარი ხაზები გვერდით ხაზთან ასოცირებული არხებია. (დ-ვ) დევონური პერიოდის ლაბირინთოლონტი ამფიბია *Ichthyostega*. თუმცა ამფიბიის კიდურები და მენჯის სარტყელი (ე) კარგად არის განვითარებული, ბევრი ნიშანი, განსაკუთრებით ქალას ნიშნები (ვ) რიპიდისტი თევზების ნიშნებს წააგავს. ამფიბიის ღრუნის წინა ნაწილი უფრო გრძელია, ხოლო რიპიდისტიების ლაყუჩის საფარი ძვლების უმეტესობა ამფიბიებს არ გააჩნიათ. სხვა მხრივ თავის ქალები ძალიან მსგავსია. დასათაურებული ძვლებია: j — ყვრიმალის; l — საცრემლე; o — ოპერკულუმი (ლაყუჩების საფარი ძვლები); p — პარიეტალური; pm — პრემექსილა po — პოსტარბიტალური, pp — პოსტპარიეტალური; prf — შუბლისწინა; qj — ყვრიმალის კვადრატული; sq — სქემოზალური (ქერცლოვანი); st — საფეთქლისზედა; t — ფირფიტოვანი (ბრტყელი) ძვალი [(ა,ბ) After Andrews and Welstoll, 1970; (გ) after Moy-Thomas adn Miles 1971; (დ) after Jarvik 1955; (ე) after Coates and Clack 1990; (ვ) after Jarvik 1980]]

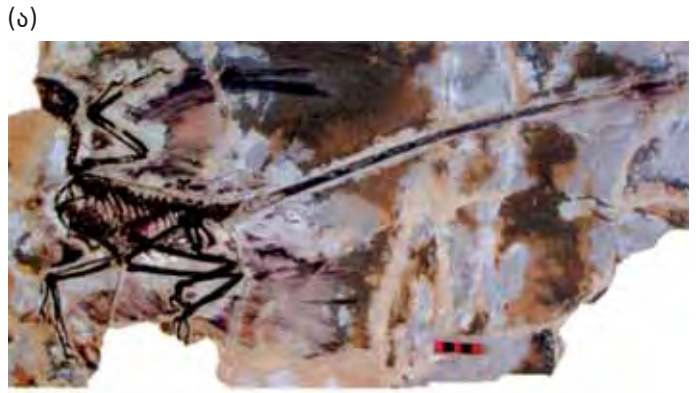


როგე ფრინველების მოგვიერთი ნიშანი, მაგალითად კიდურის ღრუიანი (ცარიელი ღრუს მქონე) ძვლები, თეროპოდებში (პირველი 4.9 სურათზე), არქეოპტერიქსამდე კარგა ხნით ადრე განვითარდა, ხოლო სხვა თვისებები, მაგალითად კუდის შემრდილი ძვლები, მოგვიანებით განვითარდა. კიდევ უფრო გვიან Aves — ის ერთ ქვეჯგუფში განვითარდა ისეთი ნიშნები, როგორიცაა: მკერდის ტროპი, კბილების უქონლობა, წინა კიდურებზე კლანჭების უქონლობა. ეს თვისებები დამახასიათებელია თანამედროვე ფრინველებისთვის. ჩვენ დარწმუნებულნი არ ვართ, რომ თეროპოდების ცარიელი ღრუს მქონე ძვლებს ან *Sinosauropteryx*-ის სხეულის ბუმბულებს (შეიძლება ბუმბულები საიზოლაციო საშუალებას წარმოადგენდნენ), ადაპტაციური ფუნქცია გააჩნდა. მიუხედავად ამისა, მოგვიერთი ამგვარი ნიშანის მოლიფიცირებული ფორმა ფრენისთვის ხელსაყრელი გახდა (ცარიელი ღრუს მქონე ძვლები სხეულის წონას ამსუბუქებს, ხოლო ბუმბულები ფრთებად



იქცევა). ეს ნიშნები ფუნქციის ევოლუციური ცვლილების და „პრეადაპტაციის“ ანუ ისეთი თვისების შექმნის მაგალითია, რომელიც მოგვიანებით სასარგებლო ხდება (იხ. მე-11 თავი).

**ქუჩუმნოვრების წარმოშობა.** უძველესი ამნიოტებიდან ძუძუმწოვრების წარმოშობა მაღალი რანგის ტაქსონის ევოლუციის ერთ-ერთი ყველაზე კარგად დოკუმენტირებული მაგალითია (Kemp 1982; Sidor and Hopson 1998). თუმცა თანამედროვე ძუძუმწოვრების ზოგიერთი თვისება, მაგალითად ბალანი და სარძევე ჯირკვლები, ნამარხებში არ გვხვდება, მაგრამ განმარხებული ჩონჩხის ნიშნები ძუძუმწოვრებისთვის არის დამახასიათებელი. რეპტილიების ქვედა ყბა რამდენიმე ძვლისგან შედგება, ხოლო ძუძუმწოვრებს მხოლოდ ერთი ყბის ძვალი აქვთ. ყბის პირველადი შესახსრება (უძველესი ძუძუმწოვრების გარდა), ყბის ძვალსა და სქუამოზალურ ძვლებს შორისაა და არა არტიკულარსა (შესახსრებული ძვალი) და კვადრატულ ძვალს შორის, როგორც ეს სხვა ტეტრაპოდებში ხდება. უძველეს ამნიოტებს შუა ყურში ერთი ძვალი აქვთ (უმანგი), ხოლო ძუძუმწოვრებში

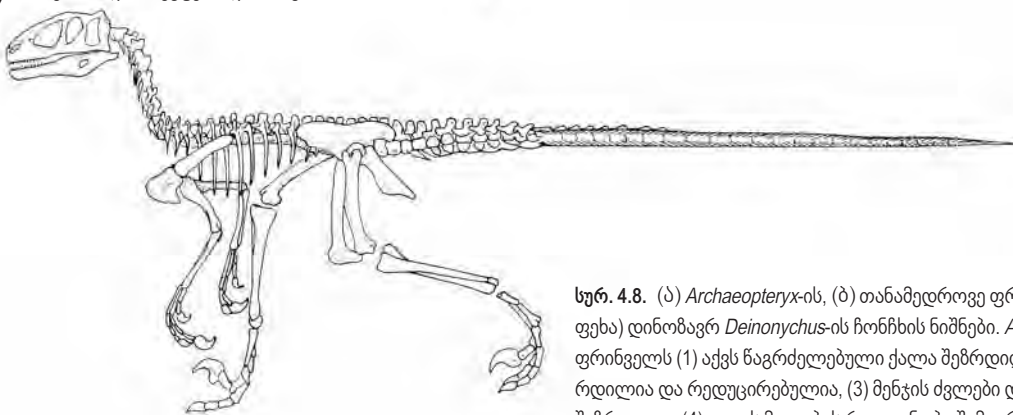


(ა) *Archeopteryx*

(ბ) მტრედი

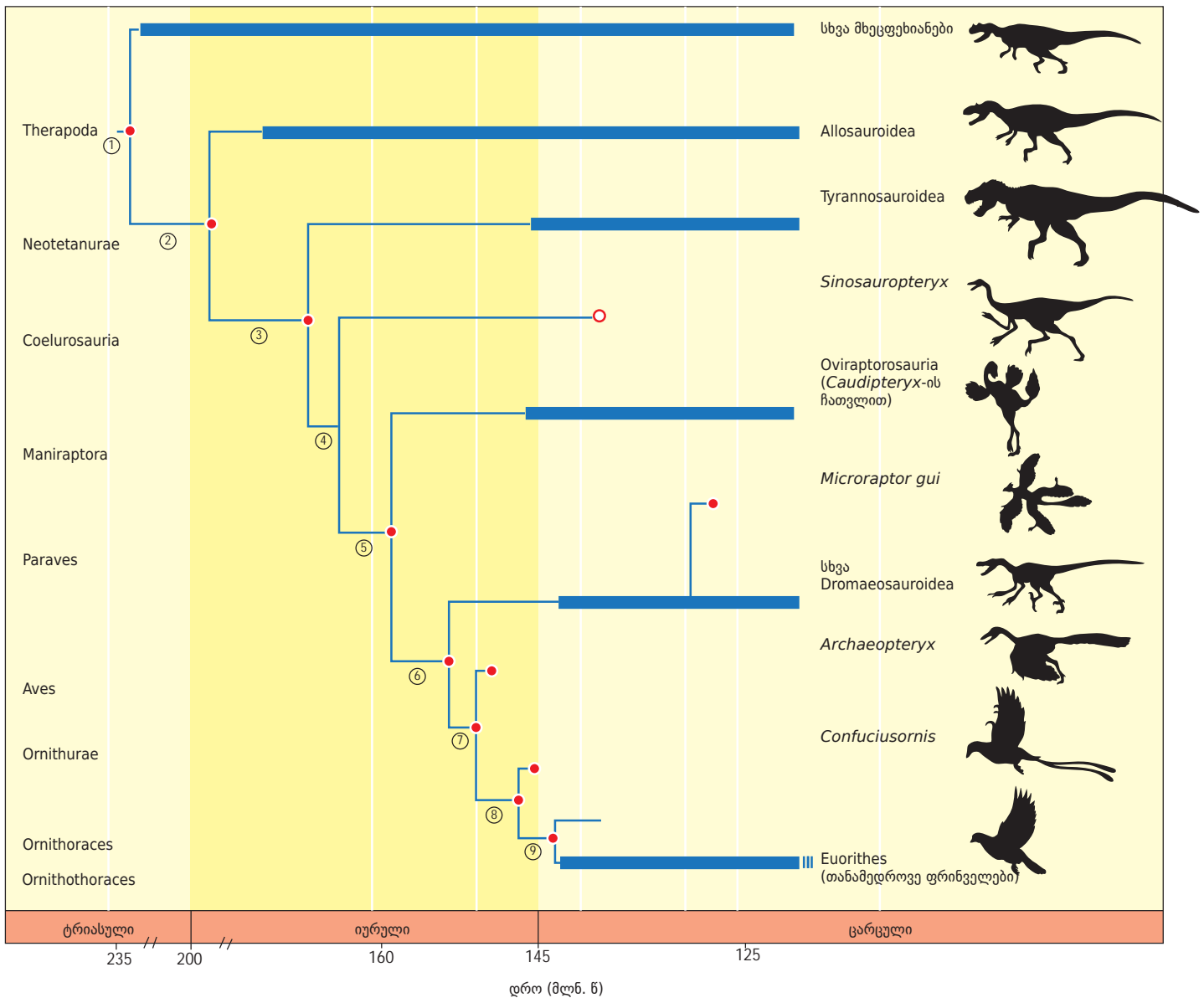


(გ) თეროპოდი (მხეცფეხა) დინოზავრი



სურ. 4.7. ბუმბულიანი დინოზავრებიდან ფრინველებამდე. (ა) *Microaptor gui* ადრეული ცარცული პერიოდის ბუმბულიანი დინოზავრია (დაახლოებით 140 მილიონი წლის წინ). სურათზე ნაჩვენებია ჩინეთში აღმოჩენილი ნამარხი, რამაც წინაპარი დინოზავრებიდან ფრინველებამდე ევოლუციის ცოდნას დიდი ინფორმაცია შემატა. ყურადღება მიაქციეთ, რომ წინა და უკანა კიდურებზე დინოზავრს გრძელი ბუმბულები აქვს. (ბ) *Archaeopteryx lithographica*-ს კარგად შემონახული ნიმუში. ეს სახეობა ადრეული ფრინველია და მას ფრთის ბუმბულები და ასევე ბუმბულებიანი გრძელი კუდი აქვს. ნამარხი გერმანიაშია აღმოჩენილი. (ა from X.Xu et al. 2003; ბ photo © Tom Stack/Painet, Inc.)

სურ. 4.8. (ა) *Archaeopteryx*-ის, (ბ) თანამედროვე ფრინველის (მტრედის) და (გ) თეროპოდი (მხეცფეხა) დინოზავრ *Deinonychus*-ის ჩონჩხის ნიშნები. *Archaeopteryx*-თან შედარებით თანამედროვე ფრინველს (1) აქვს წაგრძელებული ქალა შემრდილი ძვლებით (2) წინა კიდურის სამი თითი შემრდილია და რედუცირებულია, (3) მენჯის ძვლები და რამდენიმე მალა ერთ სტრუქტურად არის შემრდილი, (4) კულის მალეების რაოდენობა შემცირებულია და რამდენიმე მათგანი შემრდილია, (5) ტროპიანი მკერდის ძვალი ძალიან გაზრდილია და (6) ჰორიზონტალური პროცესები გულმკერდს ამაგრებს. თეროპოდ დინოზავრებს და *Archaeopteryx*-ებს ბევრი საერთო ნიშანი აქვთ და მათ შორის ყველაზე თვალსაჩინოა კიდურის სტრუქტურა (ა,ბ after Colbert 1980; გ after Ostrom 1976).



**სურ. 4.9.** თეროპოდი დინოზავრების ზოგიერთი ჯგუფის ფილოგენეზი ავლენს *Archaeopteryx*-სა და გვიანი პერიოდის ფრინველებს შორის შიშველი ნათესაურ კავშირებს. ამავე დროს ის ზოგიერთი შეძენილი ნიშნის წარმოშობაზე მიუთითებს (ნიშნები აღნიშნულია რიცხვებით და წარმეტყველებული კვადრების სახელებით). (1) ცარიელი ღრუს მქონე გრძელი ძვლები, სამოთხიანი წინა კიდური, ზემოთ აწეული პირველი თითი (Theropoda); (2) მაჯის ნამგლისებრი ფორმის ძვლები (Neotetanurae); (3) წაგრძელებული მკერდის ძვალი (Coelurosauria); (4) ცელუროზავრის *Sinosauroptryx*-ის პატარა, მფარავი ბუმბულები (ღია წრე); (5) ზოგიერთი Maniraptora-ს ფრთის ბუმბულები; (6) Paraves-ის ქვედა კიდურის ნამგლის ფორმის კვანჭი. ამ ჯგუფში შედის ოთხფრთიანი დროშაზავრი *M. gui*; (7) ფრინველების, მათ შორის *Archaeopteryx*-ის დაპირისპირებული უკანა (პირველი) თითი; (8) შედარებით განვითარებული ფრინველების Ornithurae მოკლე კუდი და კუდის შეზრდილი მალეები; (9) „ნამდვილ“ Euornithes ფრინველებში ტროპი და კბილების და თითების ბრჭყალების დაკარგვა. მსხვილი ხაზები მრავალრიცხოვანი ნამარხის არსებობაზე მიუთითებს (After Sereno 1998; Chiappe and Dyke 2002; Prum 2003).

სამი ძვალია (გრძელმი, ჩაქუჩი და უზანგი). ძუძუმწოვრების კბილები დიფერენცირებულია. მათ აქვთ მჭრელები, ეშვები და მრავალბორცვიანი ძირითადი კბილები, ხოლო ტეტრაპოდების უმეტესობას ერთგვაროვანი, კონუსური კბილები აქვს. ძუძუმწოვრებს რეპტილიებისგან განასხვავებს მოზრდილი ქალა, თვალის ფოსოს უკან დიდი სივრცე (საფეთქლის ნაპრალი) და მეორადი სასა, რომელიც გამოყოფს სასუნთქ გზებს პირის ღრუსგან.

ქვანახშირის ერაში, ამნიოტების წარმოშობიდან მცირე ხნის შემდეგ, მათ დასაბამი მისცეს სინაპსიდების გაჩენას. სინაპსიდების ჯგუფს თვალის ფოსოს უკან სიცარიელე (საფეთქლის ნაპრალი) ახასიათებს, რაც სავარაუდოდ ყბის გადიდებული კუნთების გაშლისთვის იყო განკუთვნილი (სურ. 4.10ა). საფეთქლის ნაპრალი გვიანი პერიოდის სინაპსიდებში პროგრესულად გაიზარდა (სურ. 4.10ბ-დ).

Therapsida რიგის პერმული პერიოდის სინაპსიდებს (სურ. 4.10ბ) დიდი ზომის ეშვები ჰქონდათ, ხოლო სასის ცენტრი შეღრმავებული იყო, ანუ სასუნთქი გზა პირის ღრუსგან ნაწილობრივ იყო განცალკევებული. ეს სახეობა უკანა კიდურებს უფრო ვერტიკალურად დგამდა და ამ თვალსაზრისით ძუძუმწოვარს უფრო წააგავდა, ვიდრე რეპტილას.

ცინოლონტი თერაპსიდები გვიანი პერმული პერიოდიდან გვიან ტრიასულ პერიოდამდე ცხოვრობდნენ. ისინი ძუძუმწოვრისკენ მიმავალი ევოლუციის რამდენიმე საფე-



ხურს წარმოადგენენ. ამ სახეობის ქალას უკანა ნაწილი შებრტყელებული გახლდათ, რაც მას ძალს ამსგავსებდა (სურ. 4.10გ,დ). ყბის ძვალი ქვედა ყბის სხვა ძვლებთან შედარებით მოზრდილი იყო, დიდ ძირითად კბილებს რამდენიმე ბორცვი ჰქონდა, ხოლო ძვლების რიგი მეორად სასაც ქმნიდა, რომელიც ზოგიერთ ცინოლონტში არასრული გახლდათ. კვადრატული ძვალი უფრო პატარა ზომის იყო და სქუამოზალური ძვალის ჩაღრმავებაში იყო განლაგებული.

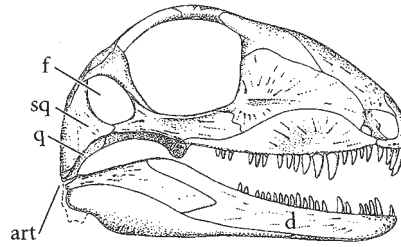
შუა და გვიანი ტრიასული პერიოდის უფრო განვითარებული ცინოლონტის (სურ. 4.10ე) ძირითად კბილებს არა მხოლოდ ბირცვების წრფივი მიმდევრობა გააჩნდა, არამედ შიდა მხარეებზეც ჰქონდა წვეტები. სწორედ ასე დაიწყო ძუძუმწოვრების, რთული წვეტების მქონე, ძირითადი კბილების ისტორია. ამგვარი კბილები სხვადასხვა ევოლუციურ შტოებში სხვადასხვა საჭმლის ღეჭვისთვის არის მოდიფიცირებული. ქვედა ყბას ქალასთან არა მხოლოდ ძვლებური არტიკულარული/კვადრატული შესახსრება გააჩნდა, არამედ შესახსრება ყბის ძვალსა და სქუამოზალურ ძვალს შორისაც არსებობდა. სწორედ ეს ნიშანი ქმნის წინაპარ მდგომარეობასა და ძუძუმწოვრებს შორის გადასვლის კრიტიკულ საფეხურს.

გვიან ტრიასულ და ადრეულ იურულ პერიოდში მცხოვრები *Morganucodon*-ის (სურ. 4.10ვ) კბილები ძუძუმწოვრისთვის ტიპურია. ამ სახეობას როგორც სუსტი კვადრატულ/არტიკულარული შესახსრება ასევე სრულად განვითარებული ძუძუმწოვრებისთვის დამახასიათებელი შესახსრება ყბის ძვალსა და სქუამოზალურ ძვალს შორის გააჩნდა. არტიკულარული და კვადრატული ძვლები ყურის რეგიონში იყო ჩაძირული და უზანგთან ერთად თანამედროვე ძუძუმწოვრის მდგომარეობას უახლოვდება, რადგან ძუძუმწოვრებში სწორედ ეს ძვლები ბგერას შიდა ყურს გადასცემს.

ადრეულ იურულ პერიოდში მცხოვრები *Hadrocodium*-ის ახლახან აღმოჩენილი ნამარხი *Morganucodon*-დან თანამედროვე ძუძუმწოვარზე გადასვლის ერთ-ერთი უკანასკნელი საფეხურია (Luo et al. 2001). ეს ცხოველი პატარა ზომისაა და *Morganucodon*-ს ძალიან წააგავს, თუმცა არტიკულარული და კვადრატული ძვლები ყბის სახსრი-

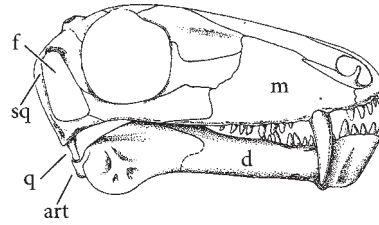
**სურ. 4.10** თავის ქალას შუა ხედი, ადრეული სინაპსიდებიდან ძუძუმწოვრებამდე მიმდინარე ევოლუციის ზოგიერთ ეტაპზე. (ა) პელიკოზაური *Haptodus*. ყურადღება მიაქციეთ: საფეთქლის ნაპრალებს (f), ქვედა ყბის რამდენიმე ძვალს, კონუსურ კბილებს და ყბის არტიკულარულ/კვადრატულ (art/q) შეერთებას. (ბ) ადრეული თერაპსიდი *Biamrosuchus*. ყურადღება მიაქციეთ გაზრდილ საფეთქლის ნაპრალებს. (გ) ადრეული ცინოლონტი *Procynosuchus*. საფეთქლის ნაპრალი სიგრძეს ქმნის, თავის ქალის ვერტიკალურად ორიენტირებულ მხარსა და ლატერალურ რკალს შორის, რომელსაც ქმნიან ყვრიმალის (j) და სქუამოზალური ძვლები (sq). ყურადღება მიაქციეთ გადიდებულ ყბის ძვალს. (დ) გვიანი პერიოდის ცინოლონტი *Thrinaxodon*. უკანა კბილებს რამდენიმე ბორცვი აქვს, მედა და ქვედა ეშვები დიდი ზომისაა, ხოლო ყბის ძვალი ვერტიკალურად არის ნაგრძელებული და მასზე საღეჭი კუნთებია მიმაგრებული. (ე) განვითარების მხვრივ უფრო სრულყოფილი ცინოლონტი *Probainognathus*. ძირითად კბილებს რამდენიმე ბორცვი აქვს, ხოლო ქვედა ყბა სქუამოზალურ ძვალთან შეერთებულია, ყბის ძვლის (d) უკან მდებარე არტიკულარის (art) და სურანგულარის (sa) მეშვეობით. ვ) *Morganucodon* თითქმის ძუძუმწოვარია. ყურადღება მიაქციეთ მრავალბორცვიან ძირითად კბილებს (კბილის შინაგანი წვეტის ჩათვლით) და ქვედა ყბის ორმაგ შეერთებას, მათ შორის ყბის ძვლის გამსხვილების (condyle) (dc) შეერთებას (შესახსრებას) სქუამოზალურ (sq) ძვალთან (After Futuyma 1995; based on Carroll 1998 and various sources).

(ა) სინაფსიდა (*Haptodus*)



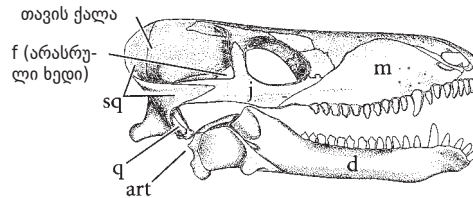
სინაპსიდებს დიდი საღეჭი კუნთები, ქვედა ყბის რამდენიმე ძვალი და ერთნეკტიანი კბილები ჰქონდათ

(ბ) თერაფსიდა (*Biamrosuchus*)



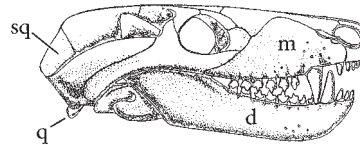
თერაფსიდას რიგის სინაპსიდებს დიდი ეშვები, მედა ყბის დიდი ძვლები და ნაგრძელებული თავის ქალა ჰქონდათ

(გ) ადრეული ცინოლონტი (*Procynosuchus*)



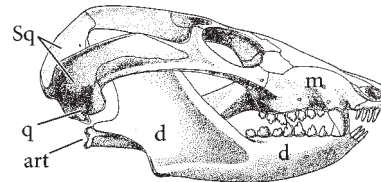
ცინოლონტი თერაპსიდების თავის ქალას გვერდითი ნაწილი ვერტიკალური იყო, ხოლო მის ლატერალურად მდებარეობდა საფეთქლის დიდი ნაპრალი

(დ) ცინოლონტი (*Thrinaxodon*)



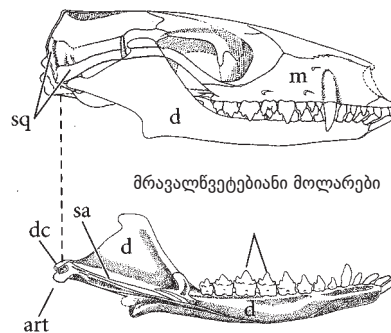
ცინოლონტის ყბის ძვალი გაიზარდა და ძირითად კბილებს რამდენიმე ბორცვი გაუჩნდა

(ე) განვითარებული ცინოლონტი (*Probainognathus*)



აგებულების მხვრივ უფრო სრულყოფილ ცინოლონტებს რთული სტრუქტურის წვეტიანი კბილები ჰქონდათ, რის საშუალებითაც საჭმელს უკეთესად ღეჭავდნენ, ხოლო ყბის ძვალი სქუამოზალურ ძვალთან იყო შესახსრებული

(ვ) *Morganucodon*



*Morganucodon*-ი თითქმის ჩამოყალიბებული ძუძუმწოვარია იყო და ძუძუმწოვრისთვის დამახასიათებელი კბილები და ქვედა ყბა გააჩნდა. ქვედა ყბა თითქმის მთლიანი ყბის ძვლისგან შედგებოდა. ყბა ქალასთან ორმაგად იყო შესახსრებული

დან სრულად არის განცალკევებული და შუა ყურში მდებარეობს. ქვედა ყბა მთლიანი ყბის ძვლისგან შედგება. ეს ჯგუფი ფილოგენეტიკურად ნამდვილი ძუძუმწოვრების ახლო მონათესავე (დობილი) ჯგუფია, ხოლო ნამდვილი ძუძუმწოვარი პირველად გვიან იურულში, დაახლოებით 45 მილიონი წლის შემდეგ გვხვდება.

ნამარხები მოწმობს, რომ ძუძუმწოვრების ნიშნების უმეტესობა (მაგალითად, სიარულის ტიპი, კბილების დიფერენციაცია, ყბის კუნთებთან ასოცირებული ქალას ცვლილებები, მეორადი სასა, შუა ყურის ძვლების ელემენტების შემცირება), გრადუალურად ჩამოყალიბდა. ევოლუცია მოზაიკური იყო. სხვადასხვა ნიშნები, სხვადასხვა სიჩქარით „უმჯობესდებოდა“. ძუძუმწოვრებში ახალი ძვლები არ გან ვითარებულა, მათი ყველა ძვალი „რეპტილიების“ წინაპარი ჯგუფის ძვლების შეცვლილი ვარიანტია. ამავე დროს ისინი ამფიბიების ან მტევანფარფლიანი თევზების ძვლების მოდიფიკაციაა. ზოგიერთი სტრუქტურის ფორმის ძირითადი ცვლილებება ასოცირებულია ფუნქციის ცვლილებასთან. არტიკულარული და კვადრატული ძვლები ამის ყველაზე ნათელი მაგალითია. ეს ძვლები ძუძუმწოვრების გარდა ყველა სხვა ტეტრაპოდებში ყბის შეერთებისთვის არის განკუთვნილი, თუმცა ძუძუმწოვრებში ბგერის გადამცემი შუა ყურის ძვლების ფუნქცია შეიძინეს. ვინაიდან ძუძუმწოვრების ევოლუცია სინაპსიდებისგან (რომელიც დაახლოებით 130 მილიონი წლის განმავლობაში მიმდინარეობდა) გრადუალური იყო, არ არსებობს ძუძუმწოვრების ამოცნობისთვის დადგენილი კრიტერიუმი. განსაზღვრება „ძუძუმწოვარი“ პირობითია.

**ვეშაპისნაირების წარმოშობა.** ვეშაპი და დელფინი ტრადიციულად ვეშაპისნაირების რიგს მიეკუთვნება და სათავეს ხმელეთზე მცხოვრები წინაპრებისგან იღებს. მოლეკულური ფილოგენეტიკური ანალიზის თანახმად, თანამედროვე ძუძუმწოვრებს შორის მათი ყველაზე ახლო ნათესავი ჰიპოპოტამია (Gatesy et al. 1999). მაშასადამე, ვეშაპისნაირები წყვილჩლიქოსნების რიგში შედიან. ეს რიგი წყვილჩლიქოსან ძუძუმწოვრებს, მათ შორის აქლემს, ღორს, ანტილოპასა და მსხვილფეხა საქონლის მაგვარ მცოხნელებს აერთიანებს.

თანამედროვე ვეშაპისნაირები ადრეული ძუძუმწოვრებისგან ძალიან განსხვავდებიან, თუმცა წყალში ცხოვრების უნარი მათგან მოსდევთ. ყველა ვეშაპისნაირს აქვს საერთო ნიშნები; ეს არის ყურის მფარავი უნიკალური ფორმის დაფის ძვალი, ცხვირის ხვრელი, რომელიც თავის ქალის მედა ნაწილზე მდებარეობს, ბალიშისმაგვარ ფარფლებში მოქცეული ნაკლებად ელასტიური იდაყვი, მაჭა და თითის ძვლები, რუდიმენტური მენჯი (ზოგჯერ შეერთებულია უკანა კიდურების რუდიმენტებთან), რომელიც არ არის შეერთებული ხერხემალთან. ვეშაპისნაირებს ხმელეთზე მცხოვრები ძუძუმწოვრებისგან განსხვავებით შემრდილი გავის მალეები (ქვევით უკან) არ გააჩნიათ. კბილებიან ვეშაპებს ქვედა ყბაში (მანდიბულაში) დიდი ზომის ღრუ (ფორამენი) აქვთ, სადაც ხმის გადამცემი ცხიმის ბალიშია განლაგებული.

ფილიპ გინგერიჩმა, ჯ.გ.მ. ტიუისენმა და მათმა კოლეგებმა არც თუ ისე დიდი ხნის წინ პაკისტანში ეოცენის დროის ნამარხები აღმოაჩინეს, რამაც ვეშაპისნაირების ევოლუციურ ისტორიას დაახლოებით 50-35 მილიონი წლის ფარგლებში ნათელი მოჰფინა (სურ. 4.11) (Gingerich et al. 2001; Thewissen and Bajpai 2001; Thewissen and Williams 2002). ყველაზე ძველი ნამარხი *Pakicetus* (53-48 მილიონი წელი) ხმელეთზე (ან ნახევრად წყალში) მცხოვრები ცხოველი იყო და ვეშაპისნაირებისთვის დამახასიათებელი დაფის ძვალი გააჩნდა. შედარებით ახალგაზრდა *Ambulocetus* (48-47 მილიონი წელი) ადაპტირებული იყო ნაპირთან ახლოს, წყალმეჩხერ ადგილებზე ცხოვრებისთვის. მას მოკლე უკანა კიდურები, ფართე ტერფები, მცირე ზომის ჩლიქების მქონე და ერთმანეთისგან განცალკევებული თითები ჰქონდა. ქვედა ყბის ფორამენი პეკიცეტიდებთან შედარებით ფართე იყო და ევოლუციის განმავლობაში მისი ზომა კიდევ უფრო გაიზარდა. *Ambulocetus* იყო მტაცებელი. ჰქონდა გრძელი ყბები, კბილების წვეტები მეტ-ნაკლებად რედუცირებული იყო. პროტოცეტიდებში (მაგალითად, *Rodhocetus*, 49-39 მილიონი წელი) გავის მალეები ნაკლებად იყო შემრდილი. კბილის ფორმა უფრო მარტივი, ხოლო ცხვირის ხვრელი თავის ქალას პირის ნაწილიდან ზურგის მხარესკენ კიდევ უფრო გადაწეული იყო. პროტოცეტიდებს ჰქონდათ წყვილჩლიქოსნებისთვის დამახასიათებელი კოჭის ძვალი და თითის წვერებზე პატარა ჩლიქები, მაგრამ ზოგიერთი წყლის პროტოცეტიდის მენჯი და უკანა კიდურები ძალიან პატარა და სუსტი იყო, და ხმელეთზე ვერ გაუძლებდა ცხოველის წონას. წყალში ცხოვრებასთან სრულად ადაპტირებული იყო გვარი *Dorudon*-ის ბაზილოზავრი (დაახლოებით 35 მილიონი წელი). ბაზილოზავრის კბილები კიდევ უფრო მარტივი, ნესტოები კიდევ უფრო გადაწეული იყო ზურგის უკანა ნაწილისკენ, წინა კიდურები ფარფლებს წაგავდა, ხოლო მაჭა და იდაყვი სრულიად მოუქნელი იყო. ამ ცხოველის მენჯი და უკანა კიდურები საერთოდ არ ფუნქციონირებდა. მცირე მენჯი ხერხემლისგან განცალკევებული, ხოლო უკანა კიდურები და ტერფები სხეულის შედაპირიდან ოდნავ იყო მოცილებული. ბაზილოზავრებს სავარაუდოდ ჰორიზონტალური კუდის ფარფლიც გააჩნდათ და ეს სახეობა თანამედროვე ვეშაპისნაირებისგან დიდად არ განსხვავდებოდა.

### ჰომინინების ნამარხები

სხვაობა დნმ-ს თანმიმდევრობებში მიუთითებს, რომ შიმპანზეს და ადამიანის ევოლუციური შტოები 5-6 მილიონი წლის წინ განცალკევდა (იხ. მე-2 თავი). შიმპანზეს ნამარხები დღემდე აღმოჩენილი არ არის. ჰომინინების ნამარხები კი ცნობილია გვიანი მიოცენის პერიოდიდან. ისინი 6-7 მილიონი წლით თარიღდება (ტერმინი ჰომინინი

(ა) *Elomeryx*



*Elomeryx* ჰიპოპტამის მაგვარი წყვილჩლიქოსანი ვეშაპისნაირების სავარაუდო წინაპარი.

(ბ) *Ambulocetus*



*Ambulocetus* წყალმეხერ ადგილებში ცხოვრობდა და კიდურებს ცურვისთვის იყენებდა. ამ ცხოველს ფეხის თითებზე პატარა ზომის ჩლიქები აქვს და წყვილჩლიქოსნებს მოგვაგონებს.

(გ) *Rodhocetus*



*Rodhocetus* ასევე უკანა კიდურების დახმარებით ცურავდა. მენჯი სუსტი იყო და ცხოველის წონას ხმელეთზე ვერ უძლევდა.

(დ) *Dorudon*



მენჯი და უკანა კიდურები

*Dorudon* წყალში მცხოვრები ცხოველი იყო და კუდს გადაადგილებისთვის იყენებდა. მენჯი ხერხემლისგან განცალკევებული იყო და უკანა კიდური ოდნავ მოჩანდა.

(ე) *Phocoena*

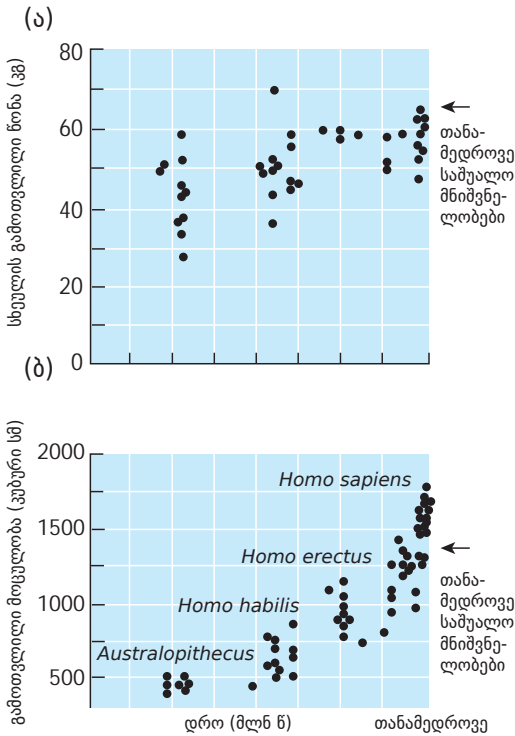


თანამედროვე ვეშაპს უკანა კიდურის ძვლების რუდიმენტი არ გააჩნია.

სურ. 4.11. ვეშაპისნაირების წინაპრების, (ხმელეთზე მცხოვრები წყვილჩლიქოსანი ცხოველები), ევოლუციის სტადიების რეკონსტრუქცია. (ა) ოლიგოცენის პერიოდის, ჰიპოპტამის მაგვარი წყვილჩლიქოსანი *Elomeryx* სავარაუდო წინაპარი ჯგუფია, რომლისგანაც ვეშაპისნაირები წარმოიქმნენ. (ბ) ამფიბიის მაგვარი *Ambulocetus*. (გ) შუა ეოცენის პერიოდში მცხოვრებ პროტოცეტიდ *Rodhocetus* ჰქონდა წყვილჩლიქოსნებისთვის დამახასიათებელი კოჭის ძვლები, მაგრამ ამავე დროს გააჩნდა ვეშაპისნაირებისთვის დამახასიათებელი ნიშან-თვისებებიც (დ) *Dorudon*, გავრცელებული ეოცენის შუა პერიოდიდან გვიან პერიოდად. ჰქონდა თანამედროვე ვეშაპისნაირებისთვის უმეტესობა, თუმცა მისი არაფუნქციონალური მენჯი და უკანა კიდურები შედარებით უფრო ფართე იყო. (ე) თანამედროვე, კბილებიანი დელფინი *Phocoena phocoena* — ზღვის ღორი. ნესტოები ქმნიან ვეშაპებისთვის დამახასიათებელ სასუნთქ არხს და თავის ზედა ნაწილიდან დაკილებულად, ზურგის მხარეს არიან განლაგებულნი, რაც თავის ქალას განსაკუთრებულ ფორმას აძლევს (ა-დ after Gingerich 2003 and de Muizon 2001; ე art by Nancy Haver)

მინინები იხმარება იმ ჰომინიდებისთვის, რომლებიც შიმპანზების ახლო მონათესავე (დობილი) ჯგუფია). ჰომინინების ნამარხები მრავალი ნიშნის, მათ შორის ქალას მოცულობის და ტვინის ზომის, განვითარების ერთ, ზოგად მიმართულებაზე მიანიშნებს (სურ. 4.12). ამგვარი ნამარხები იმის უეჭველ მტკიცებას წარმოადგენს, რომ თანამედროვე ადამიანები წინაპრებისგან შუალედური ეტაპების გავლით ჩამოყალიბდნენ. ადამიანის წინაპრების ანატომია კი ადამიანის მაგვარი მაიმუნების ანატომიას გავდა. აქედან გამომდინარე, ადამიანის ევოლუცია საკმაოდ კარგად არის დოკუმენტირებული. ამის მიუხედავად, ჰომინინების განსხვავებული სახეობების და გვარების რაოდენობის შესახებ უთანხმოება მაინც არსებობს (e.g., Wood and Collard 1999). ამის მიზეზი ნამარხების სიმცირე და დროსა და სივრცეში დაშორებაა, რის გამოც თავად სახეობებში არსებული განსხვავებების და სახეობებს შორის არსებული განსხვავების შედარება რთულია. უფრო მეტიც, სხვადასხვა ჰომინინებს შორის სხვაობა რაოდენობრივია (სხვაობა ნათესაობის ხარისხში), და ხშირად საკმაოდ მცირეა, ამიტომ რთულია გარკვევა, იყენენ თუ არა კონკრეტული ადრეული პოპულაციები სხვა უფრო გვიანი პოპულაციების წინაპრები, თუ განსახილველი წინაპარი ევოლუციური შტოს გვერდითი ნათესავეები. მაშასადამე, მაშინაც, როცა ევოლუციის საერთო მიმართულება ნათელია, სპეციფიკური ნათესაური კავშირები ჰომინინების ტაქსონებს შორის შეიძლება გაუგებარი დარჩეს (ჰომინინების ნამარხების შესახებ იხილეთ Ciochon and Fleagle 1993, Strait et al. 1997; Begun 2004).





სურ. 4.12. ჰომინიდების ნამარხების (ა) სხეულების წონა და (ბ) ტვინის მოცულობა. ტვინის მოცულობა ეტაპობრივად იზრდებოდა, თუმცა სხეულის ზომა 2 მილიონი წლის განმავლობაში დიდად არ გაიზარდა. ისრები თანამედროვე საშუალო მნიშვნელობებს აღნიშნავს (After Jones et al. 1992).

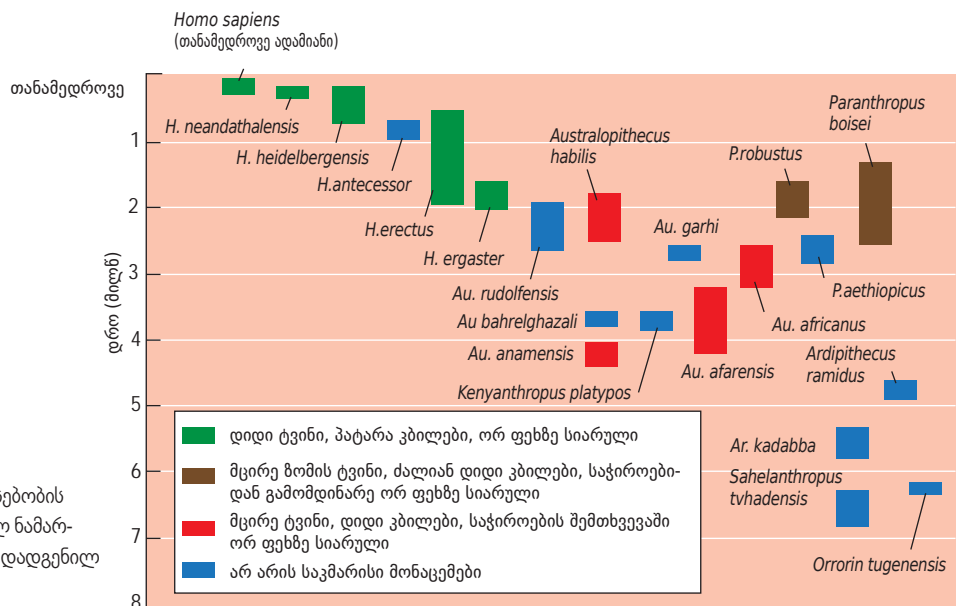
უძველესი ჰომინიდები აფრიკაშია აღმოჩენილი. უძველესი განამარხებული ქალა დასავლეთ აფრიკაში, ჩაღშია ნაპოვნი (Brunet et al. 2002). ეს ნამარხი, სახელად *Sahelanthropus thcadnsis*, გვიანი მიოცენის პერიოდს მიეკუთვნება და 6-7 მილიონი წლით თარიღდება. *Sahelanthropus thcadnsis* მცირე ზომის ტვინი გააჩნდა და აშკარად ყველაზე პრიმიტიული ჰომინიდაა, თუმცა შეძენილი ნიშნებიც ჰქონდა, მაგალითად მცირე ზომის ეშვები და უფრო ბრტყელი სახე, რითაც უფრო გვიანი პერიოდის ჰომინიდებს მოგვაგონებს. ეს ნიმუში ნამდვილად ორ ფეხზე მოსიარულე ჰომინინია.

უფრო გვიანი პერიოდის ჰომინიდები მეცნიერებმა ეხლახანს აღწერეს და მათ შორისაა *Orrorin tugenensis* (6 მილიონი წელი), *Ardipithecus kadabba* (5,2-5,8 მილიონი წელი), *Ardipithecus ramidus* (4,4 მილიონი წელი) და *Australopithecus anamensis* (4,2-3,9 მილიონი წელი). მათი განამარხებული ნაშთებიდან შემორჩენილია ქალას ფრაგმენტები, ყბები, კბილები, წინა და უკანა კიდურების ძვლები. აგრეთვე უნდა ვახსენოთ 3,5 მილიონი წლის ქალა სახელად *Kenyanthropus platyops*. ყველაზე სრული და დიდი ინფორმაციის შემცველი ნამარხი დაახლოებით 3,5 მილიონი წლისაა და მას *Australopithecus afarensis* (იხ. ფოტოსურათი ამ თავის დასაწყისში) ეწოდება.

ზემოთ ჩამოთვლილი ნიმუშები ადამიანის და შიმპანზეს საერთო წინაპრისგან დიდად არ განსხვავდებოდა. ამავე ბევრი „პრიმიტიული“ და წინაპრული ნიშნების არსებობა მიუთითებს. მათი სახე ჩამოგრძელებული იყო (*platyops*-ში ნაკლებად), ეშვები მოზრდილი, წინა კიდურები უკანა კიდურებზე გრძელი, ტვინი მცირე ზომის (დაახლოებით 400სმ<sup>3</sup>), ხოლო ხელის და ფეხის თითების ძვლები მოლუნული ჰქონდათ (რაც ხეებზე ძრომიალის უნარზე მიუთითებს). ამავე დროს მენჯის და უკანა კიდურის სტრუქტურა მიანიშნებს, რომ *Anamensis* და *afarensis* ორ ფეხზე მოსიარულე ჰომინინი იყო. მეცნიერებმა ტანზანიის მახლობლად, *afarensis*-ის საცხოვრებელ ადგილზე, ვულკანური ფერფლისგან შექმნილ ქანაზე ფეხის ნაკვალევაც აღმოაჩინეს.

გვიან პლიოცენსა და ადრეულ პლეისტოცენში მცხოვრები *afarensis*-იდან მოყოლებული, ჰომინიდების სახეობების რაოდენობა და მათ შორის ნათესაური კავშირები დადგენილი არ არის (სურ. 4.13). მეცნიერთა უმეტესობა თანხმდება, რომ ამ პერიოდის ჰომინინი სახეობები ძალიან მრავალფეროვანი იყო. „ძლიერი“ ავსტრალოპითეკების (*Parthropus*) ევოლუციურ შტოს (რომელშიც სამი სახეობა განიხრჩევა), დიდი ზომის მოლარები და პრემოლარები და უხეში საკვების ღეჭვისთვის საჭირო სხვა ნიშნები ჰქონდა. ისინი სავარაუდოდ ბოლქვებით და მცენარეების სხვა უხეში ნაწილებით იკვებებოდნენ. ძლიერი ავსტრალოპითეკები შესაძლოა ქვის იარაღებსაც ამზადებდნენ, რომელთაგან უძველესი 2,6-2,3 მილიონი წლით თარიღდება. მიუხედავად ამისა, ავსტრალოპითეკები გადაშენდნენ და თანამედროვე ადამიანის წარმოშობაში წვლილი არ შეუტანიათ. ავსტრალოპითეკების ნაკლებად ძლიერი ფორმა იყო *Australopithecus africanus*, რომელიც სავარაუდოდ *A.afarensis*-ისგან წარმოიშვა და უფრო დიდი ზომის თავის ქალა (დაახლოებით 450სმ<sup>3</sup>) და შესაბამისად დიდი ტვინი ჰქონდა (სურ. 4.14ბ,გ). *Africanus*-ის ზოგიერთი შეძენილი ნიშანი ძლიერი ავსტრალოპითეკების თვისებებს მოგვაგონებს, ამიტომ ის თანამედროვე ადამიანების პირდაპირი წინაპრების ევოლუციურ შტოში შესაძლოა არ იყო.

*Homo*-ს გვარის უძველესი ნამარხები 1,9-1,5 მილიონი წლისაა (გვიანი პლიოცენი და ადრეული პლე-



სურ. 4.13. ჰომინიდების დასათაურებული ტაქსონების არსებობის მიახლოებითი ვადები. დროის მონაკვეთი დათარიღებულ ნამარხებს ან რამდენიმე ნიმუშიდან ცნობილი ტაქსონებისთვის დადგენილ თარიღებს ეფუძნება (After Wood 2002).



ისტოციანი). მათ თავდაპირველად *Homo habilis* ეწოდათ, თუმცა ზოგიერთი ავტორი გამოყოფს სამ სახეობას *H.habilis*, *H.ergaster* და *H.rudolfensis*, მათ შორის არსებული განსხვავებების გამო. *Homo habilis*, ხელახლა აღმოჩენილი დაკარგული რგოლია (ამ სიტყვის ფართო გაგებით) (სურ. 4.14დ). ის უფრო *Australopithecus*-ს მიეკუთვნება (Wood and Collard 1999). უძველესი ნიმუშები ძალიან გავს *Australopithecus africanus*-ს, ხოლო შედარებით ახალი ნიმუშები *Homo erectus*-ის გვიანდელ ფორმას შეესაბამება. *Homo habilis* თანამედროვე ადამიანებს მოგვაგონებს, ვინაიდან მისი ქალა შედარებით დიდი (610-დან 800სმ<sup>3</sup>-მდე), სახე ბრტყელი, ხოლო კბილები უფრო მოკლე იყო. სკილელები მიიმუნის კიდურების მსგავსი აგებულების ჰქონდა, ანუ ამ სახეობას ხეებზე ძრომიალი შეეძლო, მაგრამ კიდურების და ტერფების აგებულება ადასტურებს, რომ ამ სახეობის ორ ფეხზე მოძრაობის ტიპი უფრო ჰგავდა ადამიანის მოძრაობას, ვიდრე ავსტრალოპითეკის. *Homo habilis* ქვის იარაღების დამზადებითაც არის ცნობილი (ოლდუვანის კულტურა) მის სადგომებში ნაპოვნი ცხოველების ძვლები დამუშავებულია იმის მსგავსად, როგორც ამ ძვლებს მოგვიანებით ადამიანი ამუშავებდა (Potts 1988).

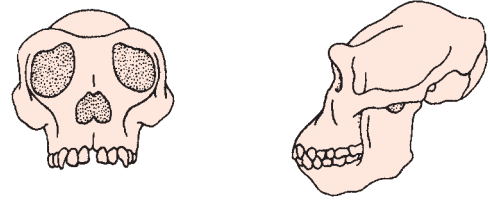
უფრო გვიანი პერიოდის ჰომინინის ნამარხები 1,6 მილიონი-200000 წლით თარიღდება და მათ *Homo erectus* უწოდეს. მეცნიერთა უმეტესობა თვლის, რომ *habilis*, *erectus* და *sapiens* ერთი ევოლუციური გენეალოგიური შტოა. შუა პლეისტოცენში მცხოვრები *erectus*-ის ქალას და პოსტკრანიალური ნაწილის ანატომია, თანამედროვე ადამიანისას ძალიან გავს. როგორც ჩანს, ასევე მსგავსი იყო მისი ქცევა. ქალა მომრგვალებული, ადრეულ ფორმებთან შედარებით სახე წინ ნაკლებად გამოწეული, კბილები პატარა ზომის, ხოლო ქალას ფართობი დაახლოებით 1000სმ<sup>2</sup>-ს შეადგენდა და დროთა განმავლობაში კიდევ უფრო იზრდებოდა (სურ. 4.14ე). დაახლოებით 1 მილიონი წლის წინ *Erectus* აფრიკიდან აზიაში, ხოლო შემდეგ ჩინეთის და იაგას კუნძულების მიმართულებით გავრცელდა. *erectus*-ის სახელი გაიგივებულია ქვის იარაღების დამზადებასთან. ამ კულტურას აშელური ეწოდება. ამ კულტურის იარაღები უფრო მრავალფეროვანი და დახვეწილია, ვიდრე *H.habilis*-ის ოლდუვანის კულტურის იარაღები. როგორც ჩანს, ადამიანმა ცეცხლის გამოყენება დაახლოებით მილიონნახევარი წლის წინ დაიწყო.

*Homo erectus*-ი იყოფა ფორმებად, რომლებმაც ზოგადად „არქაული *Homo sapiens*“-ი ეწოდება. ის იწყება 400-300 ათასი წლის წინ. *Sapiens*-ის ისტორიის განმავლობაში, ქალას საშუალო მოცულობა 1175სმ<sup>2</sup>-იდან, როგორც ის იყო დაახლოებით 200 ათასი წლის წინ, თანამედროვე საშუალო მნიშვნელობამდე 1400სმ<sup>2</sup>-ს გაიზარდა. შუა პლეისტოცენში მცხოვრები „არქაული საპიენსი“, უფრო გვიანი პლეისტოცენის საპიენსისგან, რომელიც ანატომიური თვისებების მხრივ თანამედროვე საპიენსს ჰგავდა, ნაკლებად განსხვავდებოდა. არქაული *homo sapiens*-ის საუკეთესოდ ცნობილი პოპულაციებია ევროპული და სამხრეთ-დასავლეთ აზიური ნეანდერტალელები, რომელთაც ზოგიერთი მეცნიერი *Homo neanderthalensis* სახეობას უწოდებს. ნეანდერტალელს მკვრივი ძვლები, სქელი ქალა და წინ წამოწეული ნარბები გააჩნდა (სურ. 4.14გ). წიგნებში ხშირად ვხვდებით მოხრილი, ადამიანის მსგავსი ცხოველის გამოსახულებას. პოპულარული მოსაზრება, რომ ნეანდერტალელი მოხრილი დადიოდა, მცდარია. ის ზეამართული დადიოდა, მისი ტვინი კი ჩვენზე დიდი იყო (დაახლოებით 1500სმ<sup>3</sup>). ამავე დროს ნეანდერტალელი ქვის სხვადასხვა იარაღებს საკმაოდ მოხერხებულად იყენებდა (მუსტერული კულტურა) და მიცვალებულის რიტუალურ დამარხვასაც პირველმა მიმართა. ეს სახეობა 120-30 ათასი წლის წინ ცხოვრობდა.

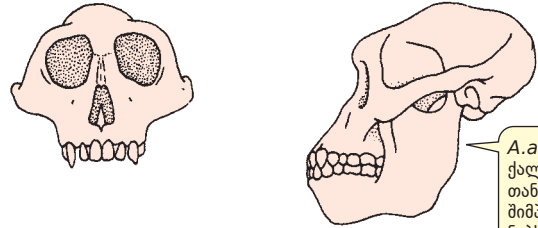
„უფრო სრულყოფილი *sapiens*“-ი თანამედროვე ადამიანისგან ანატომიურად თითქმის არ განსხვავდებოდა. პირველად ის აფრიკაში (დაახლოებით 170 ათასი წლის წინ) გვხვდება. შუა აღმოსავლეთში თანამედროვე ადამიანები და ნეანდერტალელები, ნე-

სურ. 4.14. შიმპანზეს და ჰომინინის ზოგიერთი ნამარხის ქალას წინა და გვერდითი ხედები. (ა) შიმპანზე *Pan troglodytes*. ყურადღება მიაქციეთ დიდ ეშვებს, დაბალ შუბლს, წინ წამოწეულ სახეს და ნარბის ლივგაკის მსგავს ფორმას. (ბ) *Australopithecus afarensis* თვისებების მსგავსება შიმპანზეს თვისებებთან აშკარაა. (გ) *Australopithecus africanus*-ს უფრო პატარა ეშვები და მაღალი შუბლი აქვს. (დ) *Homo habilis*. სახე ნაკლებად არის წინ წამოწეული, ხოლო ქალა მომრგვალებულია. ყურადღება მიაქციეთ სახის ვერტიკალურობას და მომრგვალებულ შუბლს. (ე) *Homo (sapiens) neanderthalensis*. ქალას უკანა ნაწილი *H.erectus*-ზე მომრგვალებულია, ხოლო ქალას მოცულობა მეტია [(ა,ბ) after Jones et al. 1992; გ-ე) after Howell 1978].

(ა) შიმპანზე

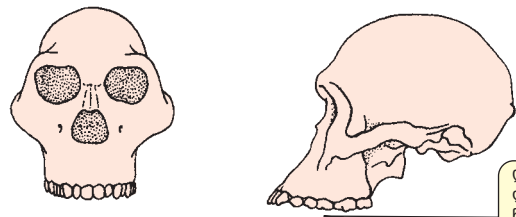


(ბ) *Australopithecus afarensis* (3,5 მილ.წ)



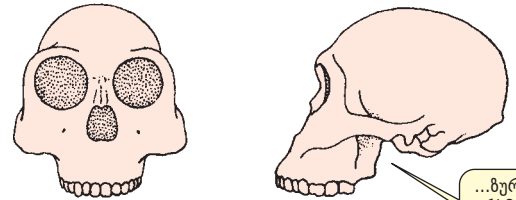
*A. afarensis*-ის ქალას ნიშნები თანამედროვე შიმპანზეს ნიშნებს წაავსებს

(გ) *Australopithecus africanus* (3,0-2,5 მილ.წ)



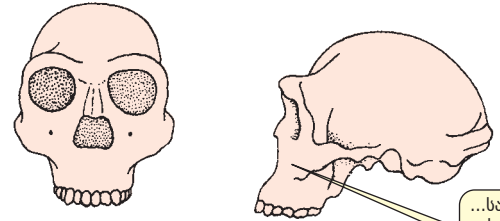
დროთა განმავლობაში ჰომინინებს ეშვები დაუპატარავდათ...

(დ) *Homo habilis* (1,9-1,5 მილ.წ)



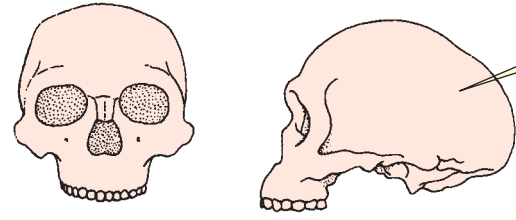
...ზურგის ტვინის არხმა წინ გადაინაცვლა...

(ე) *Homo erectus* (1,6-0,2 მილ.წ)



...სახე ვერტიკალური გახდა (ყბა ნაკლებად არის წინ წამოწეული)...

(ვ) *Homo sapiens neanderthalensis* (120 -30 ათ.წ)



...ქალას მოცულობა გაიზარდა.

ანდერტალელის არსებობის უმეტესი ნაწილის განმავლობაში, ერთად ცხოვრობდნენ, ხოლო დაახლოებით 40000 წლის წინ ადამიანებმა სრულად ჩაანაცვლეს ნეანდერტალელები ევროპის ფარგლებში. როგორც მე-6 თავში გამოჩნდება, არსებობს მტკიცებულება, რომ თანამედროვე *sapiens*-მა არქაული *sapiens*-ი (ნეანდერტალელის ჩათვლით) ისე შეცვალა, რომ მათ შორის შეჯვარებას ადგილი არ ჰქონდა, ანუ ეს ევოლუციური შტოები განსხვავებული ბიოლოგიური სახეობებია. 12000 წლის წინ, და ცოტა უფრო ადრეც, თანამედროვე ადამიანები ჩრდილო-აღმოსავლეთი აზიიდან ბერინგის ხმელეთის ხიდის მეშვეობით ჩრდილოეთი ამერიკის ჩრდილო-დასავლეთ ნაწილში გავრცელდნენ და მალე მთელი ამერიკა დაიკავეს.

„ზედა პალეოლითის“ კულტურა დაახლოებით 40 ათასი წლის წინ გაჩნდა. ის ევროპული კულტურული „სტილებიდან“ უძველესია და ორინიაკი ეწოდება. ორინიაკის კულტურა ქვის იარაღებით ხასიათდება, რომელთა მრავალფეროვნება და სირთულე მუსტერიული კულტურის იარაღების სირთულეს აღემატება. უფრო მეტიც, ეს კულტურა მხოლოდ სამომხმარებლო აღარ იყო და დაახლოებით 35 ათასი წლის წინ ხელოვნება, საკუთარი თავის მორთვის ტრადიცია და ასევე მითიური და რელიგიური რწმენები ჩამოყალიბდა. ადამიანმა მიწის დამუშავება დაახლოებით 11000 წლის წინ დაიწყო. სოფლის მეურნეობის განვითარებამ ადამიანთა პოპულაციის სიმჭიდროვის მრავალი გამოიწვია. ბუნებრივია, დღესდღეობით ჩვენ არ ვიცით, თუ რომელი კულტურული მიღწევა დაკავშირებულია გენეტიკურ ცვლილებებთან გონების, წარმოსახვის და სიგნალების გადაცემის შესაძლებლობებში, თუმცა აშკარაა, რომ კულტურის განვითარება არ მიმდინარეობდა ტვინის ზომის მრავალ და სხვა ანატომიური ცვლილებების პარალელურად.

ჰომინინის ევოლუციის განმავლობაში ჰომინინების სხვადასხვა ნიშნები სხვადასხვა სიჩქარით ვითარდებოდა („მოზაიკური“ ევოლუცია). ტვინის ზომა საშუალოდ იზრდებოდა, თუმცა არათანაბარი სიჩქარით. *Afarensis*-იდან *Africanus*-ამდე, შემდგომ *erectus*-ამდე და *sapiens*-ამდე განვითარების პროცესში სხვადასხვა თვისებები, მაგალითად კბილები, სახე, მენჯი, ხელები და ტერფები პროგრესულად იცვლებოდა. ტაქსონომიური განსხვავებების ბუნდოვანება ჰომინინების ნიშან-თვისებების მოზაიკურ და ეტაპობრივ ევოლუციაზე მიუთითებს. დღესდღეობით რამდენიმე მთავარი შეკითხვა კვლავ პასუხგაუცემელია, თუმცა ერთი რამ აშკარაა — თანამედროვე ადამიანი, ადამიანისმაგვარი მაიმუნი წინაპრისგან წარმოიშვა.

რატომ მოხდა ასეთი ცვლილებები და რა სარგებელი მოჰქონდა ამ ცვლილებებს დღემდე გაუგებარი რჩება (Lovejoy 1981; Fedigan 1986). ამ მოვლენების ასახსნელად საჭირო მონაცემები არაპირდაპირია, და უმეტესად სხვა პრიმატების, თანამედროვე კულტურების, ანატომიის და მატერიალური ძეგლების კვლევის შედეგად მიღებულ მასალას ეყრდნობა.

ზეამართული სხეული, და ორ ფეხზე სიარული ადამიანისკენ მიმავალი ცვლილებების კარგად დოკუმენტირებული მაგალითებია. სიმართლესთან ახლოს მყოფი ჰომინინების თანახმად, ორ ფეხზე სიარულმა ხელები საკვების ტარებისთვის გამოანთავისუფლა და ადამიანი მეწყვილის და შთამომავლობის საკვებით მომარაგებას უკეთესად ახერხებდა. საჭმლის გამოიარება შიმპანზეებშიც არსებობს. ისინი საკმაოდ რთულ სოციალურ სტრუქტურას ქმნიან, რომელიც ოჯახურ ჯგუფებს და „მეგობრობასაც“ კი აერთიანებს. შიმპანზეები ამზადებენ და იყენებენ სხვადასხვა იარაღებს, მაგალითად ქვით და ხის ჩაქუჩებით თხილს ამტვრევენ, ხოლო ხის ტოტების საშუალებით ტერმიტები ბუდეებიდან ამოჰყავთ. მრავალფეროვანი იარაღების გამოყენება შესაძლოა ინტელექტის და ტვინის ზომის მატების გადარჩევას უწყობდა ხელს. ბევრი ავტორი, მათ შორის დარვინი, თვლის, რომ სოციალური ურთიერთქმედება, როგორცაა მშობლიური მზრუნველობა, ჯგუფის სხვა წევრებთან თანამშრომლობა, სოციალური ურთიერთობისას მატყუარების გამოვლენა და რესურსებისთვის კონკურენცია, ინტელექტის, სწავლის და კომუნიკაციის უნარის გადარჩევას ხელს უწყობდა, ანუ ამროვნების უფრო მაღალი უნარის და ამასთან დაკავშირებით უფრო დიდი ტვინის გადარჩევას.

## ფილოგენეზი და ნამარხები

თანამედროვე ტაქსონებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირების დადგენისას აღმოჩნდა, რომ ზოგიერთ ტაქსონს უფრო ახალი საერთო წინაპარი ჰყავს, ვიდრე სხვებს. თუ ეს სწორია, მაშინ ტაქსონების წარმოშობის და ნამარხებში მათი გამოჩენის ფარდობით დროებს შორის გარკვეული შესაბამისობა უნდა არსებობდეს, როგორც ამას ფილოგენეტიკური ანალიზი გვაუწყებს. შესაბამისობა არასრულყოფილი იქნება, რადგან ნამარხებიც არ გამოირჩევა სრულყოფილებით. მაგალითად, შორეულ წარსულში წარმოშობილი ჯგუფი შესაძლოა მხოლოდ შედარებით ახალი დროის ნამარხებში იყოს მოძიებული. ასევე შესაძლებელია ევოლუციური შტო ადრე განცალკევდეს, მაგრამ მისთვის დამახასიათებელ ნიშნებს ის მხოლოდ მოგვიანებით იძენდეს. მაგალითად, სინაპსიდების კლავა კარგა ხანია განცალკევებული იყო რეპტილიებისგან, სანამ შეიძინა ქუთუშოვრებისთვის დამახასიათებელი თვისებები.

ზემოთქმულის მიუხედავად, ფილოგენეტიკური განშტოებების თანმიმდევრობასა და ნამარხებში მათი გამოჩენის თანმიმდევრობას შორის ძლიერი შესაბამისობა არსებობს. თანამედროვე სახეობების ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად ვიგებთ, რომ ქუთუშოვრების სხვადასხვა რიგების, ქუთუშოვრების და „რეპტილიების“, ამ ჯგუფების და ამფიბიების, ასევე ყველა ტეტრაპოდის და მტევანფარფლიანი თევზების საერთო წინაპრების ასაკი თანმიმდევრულად იზრდება. ამ ჯგუფების ნამარხებში გამოჩენის თანმიმდევრობა ფილოგენეზს

შესაბამება. შესაბამისობის ნათელი მაგალითია ჯაგრისკუდიანები (რიგი Archaeognatha). ამ მწერებს ფრთები არ გააჩნიათ და დიდი ხნის განმავლობაში წინაპარი მწერების „სხეულის გეგმის“ ამსახველად ითვლებოდნენ (სურ. 4.15). არც თუ ისე დიდი ხნის წინ, ჯაგრისკუდიანი მწერის ნამარხი ადრეული დევონური პერიოდის შრეში აღმოაჩინეს. ეს არის მწერის ყველაზე ძველი ნამარხი და მუსტად იმდენად არის ძველი, რომ მისი საშუალებით დადასტურდეს ჰიპოთეზა, რომ ჯაგრისკუდიანები ფილოგენეტიკურად უფრო ძველი მწერები არიან, ვიდრე სხვა დანარჩენი მწერები.

ფილოგენეტიკური კავშირების დაზუსტება გადაშენებული სახეობებიდან მიღებული ინფორმაციის საშუალებით ხდება (Donoghue et al. 1989). ზოგიერთი ნიშანი შეიძლება იმდენად შეიცვალოს, რომ ევოლუციური გარდაქმნების კვალის აღმოჩენა და კომოლოგიის განსაზღვრა კი გართულდეს. განმარხებული ფორმები ხშირად აუცილებელ ინფორმაციას გვაწვდის. მაგალითად, ზოგიერთი მეცნიერი თვლიდა, რომ ძუძუმწოვრები და ფრინველები დობილი (ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირის მქონე) ტაქსონებია, თუმცა ძუძუმწოვრის მაგვარი რეპტილიების და დინოზავრის მაგვარი ფრინველების ნამარხებმა ამ ჰიპოთეზის სიყალბე დაადასტურა.

### ეპოლუსტიის მიმართულება

ნამარხები ევოლუციის მიმართულების უამრავ ნიმუშს წარმოგვიდგენს. მაგალითად, ცხენის ოჯახის (Equidae) წევრების სხეულის საშუალო ზომა თითქმის 50 მილიონი წლის განმავლობაში სტაბილურად იზრდებოდა (სურ. 4.16ა). ზოგიერთი ევოლუციური შტო ერთიან მიმართულებას არ ინარჩუნებდა და ევოლუციურ რევერსიას განიცდიდა. მაგალითად, ასე მოხდა ცხენის ზოგიერთი ევოლუციური შტოს სხეულის ზომის შემთხვევაში (სურ. 4.16ბ). ზოგიერთი ევოლუციური ცვლილებები ევოლუციურ რევერსიას არასდროს განიცდის. მაგალითად, *Morganucodon*-იდან მოყოლებული, ძუძუმწოვრებს ქვედა ყბის ერთი ძვალი აქვთ და წინაპრის მრავალძვლიან მდგომარეობას არასდროს უბრუნდებოდნენ.

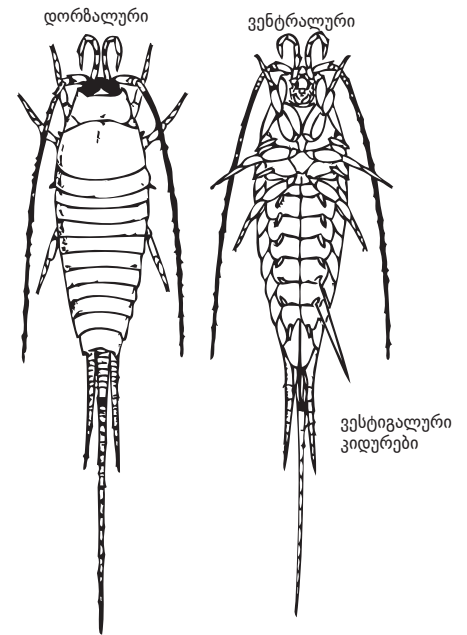
თუმცა შეიძლება გვეჩვენოს მტკიცებულება, რომ გარკვეული ევოლუციური ცვლილება შეუქცევადი იყო, მაგრამ შექცევადობის შესაძლებლობაში არასდროს არ ვიქნებით დარწმუნებულები. ზოგიერთი ნიშნის შეუქცევადობის მიზეზი მისი ხელსაყრელობა, ან სულაც აუცილებლობა შეიძლება იყოს. მაგალითად, სირაქლე-მასა და პინგვინის მსგავს უფრო ფრინველებსაც აქვთ ბუმბული, რადგან ბუმბული გარემოსგან იზოლაციას უწყობს ხელს და ამავე დროს სქესობრივ და სოციალურ ქცევაში გამოიყენება. ხერხემლიანების უმეტესობაში ქორდა ემბრიონული განვითარების ადრეულ ეტაპზე ქრება, მაგრამ ადრეულ ეტაპებზე ის მაინც არსებობს, ვინაიდან ეს ორგანო ცენტრალური ნერვული სისტემის განვითარებას უწყობს ხელს. რუპერტ რიდლის თანახმად (1978), ასეთ ნიშანს გარკვეული ტვირთი გააჩნია, ანუ სხვა ნიშნების განვითარება, ან სწორი ფუნქციონირება მასზეა დამოკიდებული. ცოცხალ სამყაროში ზოგიერთი ნიშანი მართლაც შეუქცევადია, რადგან ზოგიერთი თვისების განვითარების საფუძველი ევოლუციის განმავლობაში დაიკარგა. ზოგადად, ოდესღაც დაკარგული რთული ნიშნების დაბრუნება არ ხდება და ამ წესს **დოლოს კანონი** ეწოდება.

მრავალი ტაქსონის ნამარხი ევოლუციის პარალელურ მიმართულებაზე მიანიშნებს. მაგალითად, ცხენის ოჯახი ცხოველების კლადებიდან მხოლოდ ერთ-ერთია, რომლის სხეულის საშუალო ზომა გაიზარდა. ამგვარ განზოგადებას **კოპეს წესი** ეწოდება. ზოგჯერ მრავალი ევოლუციური შტო მსგავსი ეტაპების გავლით ვითარდება და ამ ეტაპებს **სტადიები** ეწოდება. მაგალითად, ულვაშფეხიანი კბოსნაირები პირველად ცარცულ პერიოდში გამოჩნდნენ. მათ ერთმანეთზე დადებული ფირფიტებისგან აგებული, კონუსის ფორმის ნიჟარა გააჩნდათ. წინაპარ გვარებს რვა ფირფიტა ჰქონდათ, თუმცა კაინოზოურ ერაში დივერსიფიკაცია მოხდა და გაიზარდა იმ გვარების რაოდენობა, რომლებმაც რვა ფირფიტაზე ნაკლები ჰქონდათ, ხოლო რვა ფირფიტისგან ნაკლები რაოდენობა შემცირდა. სხვადასხვა ევოლუციურმა შტოებმა ექვსი, ოთხი და ერთფირფიტისანი სტადიები განვლეს (სურ. 4.17). ნიჟარები, რომლებმაც ფირფიტების ნაკლები რაოდენობა ჰქონდათ, და შესაბამისად ფირფიტების შეერთების ადგილებში დაზიანების შესაძლებლობა ნაკლები იყო, უკეთ იყვნენ დაცულები მტაცებელი ლოკოინებისგან (Palmer 1982).

### პერიოდულად დარღვევადი წონასწორობა

ჩვენ შუალედური მდგომარეობების გავლით ეტაპობრივი გადასვლის პალეონტოლოგიური მაგალითები აღვწერეთ, თუმცა ნამარხები ამგვარი გადასვლის უნივერსალობას არ ადასტურებს. მაღალი დონის უამრავი ტაქსონის ევოლუციის შუალედური ეტაპები ცნობილი არ არის და ახლო ნათესაური კავშირის მქონე მრავალი სახეობის ნამარხებში არსებობს მცირე, მაგრამ მიუხედავად ამისა მკვეთრი ინტერვალები, რომლებიც ამ სახეობებს ნამარხებში ერთმანეთისგან ყოფს. პალეონტოლოგების უმეტესობა დარწმუნებულია ეთანხმება და სიცარიელების მიზეზს ნამარხების არასრულობაში ხედავს. 1972 წელს ნაილს ელდრიჯმა და სტივენ ჯეი გულდმა შედარებით რთული და წინააღმდეგობრივი ახსნა მოიფიქრეს, რასაც **წყვეტილი (პერიოდულად დარღვევადი) წონასწორობა** ეწოდება. მათი ჰიპოთეზა ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების მყისიერ წარმოშობას მიესადაგება, ხოლო მაღალი რანგის ტაქსონებისთვის გამოუსადეგარია.

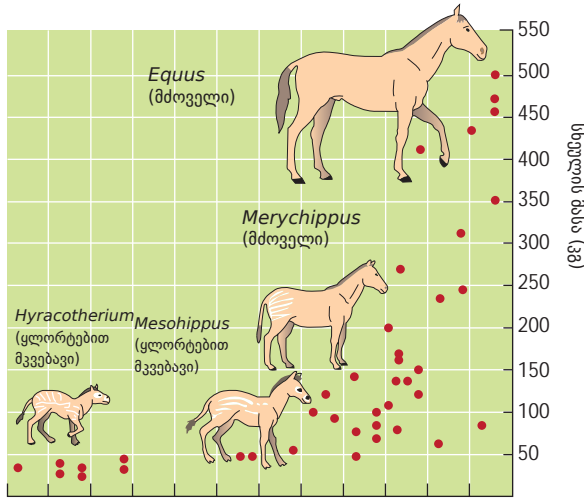
„წყვეტილი წონასწორობა“ ეხება როგორც ნამარხებში მომხდარი ცვლილებების *მოდელს* ასევე *ჰიპოთეზ*



სურ. 4.15. თანამედროვე ჯაგრისკუდიანი (რიგი Archaeognatha). მწერების შემორჩენილი რიგებს შორის ჯაგრისკუდიანებს ყველაზე პრიმიტიული თვისებები აქვთ, მაგალითად, მუცლის სვემენტების ვენტრალურ ზედაპირზე შემორჩენილი რუდიმენტალური კიდეები. ეს ნიშანი წინაპარი ფეხსახსრიანების მოსიარული კიდეებისგან არის წარმოშობილი (After CSIRO 1991).

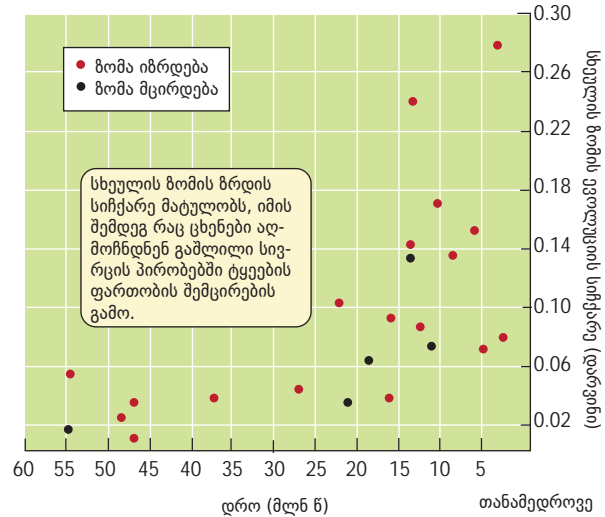


(ა)



**სურ. 4.16.** ცხენების ოჯახის Equidae-ს სხეულის მასის ევოლუცია. (ა) 40 სახეობის სხეულის ზომის ევოლუციურ დროზე დამოკიდებულების გრაფიკი. ოჯახის ისტორიაში მცირე ზომის სახეობებიც გვხვდება, თუმცა სხეულის საშუალო ზომა იზრდებოდა. (ბ) სხეულის მასის ევოლუციის სიჩქარე და მიმართულება წინაპარი და შთამომავალი ცხენების სხვადასხვა წყვილებს შორის, ამ მაჩვენებლების დამოკიდებულების გრაფიკი ცხენების ევოლუციური ასაკთან. ევოლუციური შტოების უმეტესობაში მასა იზრდება (ფერადი წრეები), თუმცა ზოგიერთში მასის შემცირება შეინიშნება (შავი წრეები) (After MacFadden 1986).

(ბ)



მებს ევოლუციური პროცესების შესახებ. ჩვეულებრივი მოდელი, ელდრიჯის და გულდის თანახმად, არის ის ხანგრძლივი პერიოდი რომლის განმავლობაში სახეობები ფენოტიპურ ცვლილებებს არ ამჟღავნებენ ან ნაკლებად ამჟღავნებენ, ეს პერიოდი ირღვევა სწრაფი გადასვლებით ერთი ასეთი „წონასწორული“ მდგომარეობიდან მეორეზე; ანუ ჩვენ გვაქვს უძრავი რომელიც „დარღვეულია, დაწყვეტილია“ სწრაფი ცვლილებებით (სურ. 4.18ა). ავტორები ასეთ სტრუქტურას განასხვავებდნენ ეგრეთ წოდებული ფილტური (რომელიც ეხება ევოლუციურ განშტოებას) გრადუალიზმისგან, რადგან გრადუალიზმი ნელ, ეტაპობრივ ცვლილებას გულისხმობს (სურ. 4.18ბ).

ნამარხები ეტაპობრივი და წყვეტილი მოდელის მაგალითებს ერთდროულად გვაძლევენ. ფილტური გრადუალიზმის კარგად დოკუმენტირებული მაგალითია ბალახისმჭამელი მემინდვრების (*Miomys occitanus*) ევოლუციურ შტოში მოლარების (უკანა ძირითადი კბილების) ცვლილება პლიოცენის და პლეისტოცენის პერიოდში (სურ. 4.19). მღრღნელების მოლარების რამდენიმე ნიშანი მთელს ევროპაში სხვადასხვა მიმართულებით იცვლებოდა, რაც იმის მაჩვენებელია, რომ პოპულაციებს შორის მიმდინარე გენების მიმოცვლამ, საშუალება მისცა სახეობას მთლიანობაში რეაგირება მოეხდინა გადარჩევაზე, რომელიც მიმდინარეობდა კბილის სიმაღლის ზრდის მიმართულებით (Chaline and Laurin 1986). საპირისპიროდ, ხაცსულების (ტიპი Ectoprocta), მოცენში გავრცელებული გვარი *Metraradotus* წყვეტილი წონასწორობის მაგალითია (ხაცსულები ასევე არიან ცნობილი ხაცსის ცხოველების სახელით) (სურ. 4.20, Cheetham 1987). ეს სახეობა რამდენიმე მილიონი წლის განმავლობაში არ შეცვლილა, ხოლო შემდეგ ახალი სახეობები მყისიერად, შუალედური ეტაპების გავლის გარეშე გამოჩნდნენ.

ელდრიჯის და გულდის ჰიპოთეზის თანახმად, ნიშნები სახეობების წარმოშობასთან ანუ წინაპარი სახეობის ორ სახეობად გაყოფასთან ერთად ყალიბდება (სურ. 4.18გ). ეს ჰიპოთეზა მათ დააფუძნეს მოდელზე, რომელიც ცნობილია „სახეობათაწარმოშობაში დამფუძნებლის ეფექტის ანუ „პერიპატრიული სახეობათაწარმოშობის“ სახელით. ეს მოდელი 1954 წელს ერნსტ მაიერმა შემოიღო და მას მე-16 თავში დეტალურად განვიხილავთ. ამ მოდელის მიხედვით, ახალი სახეობები ნამარხებში უეცრად ჩნდებიან, რადგან ისინი

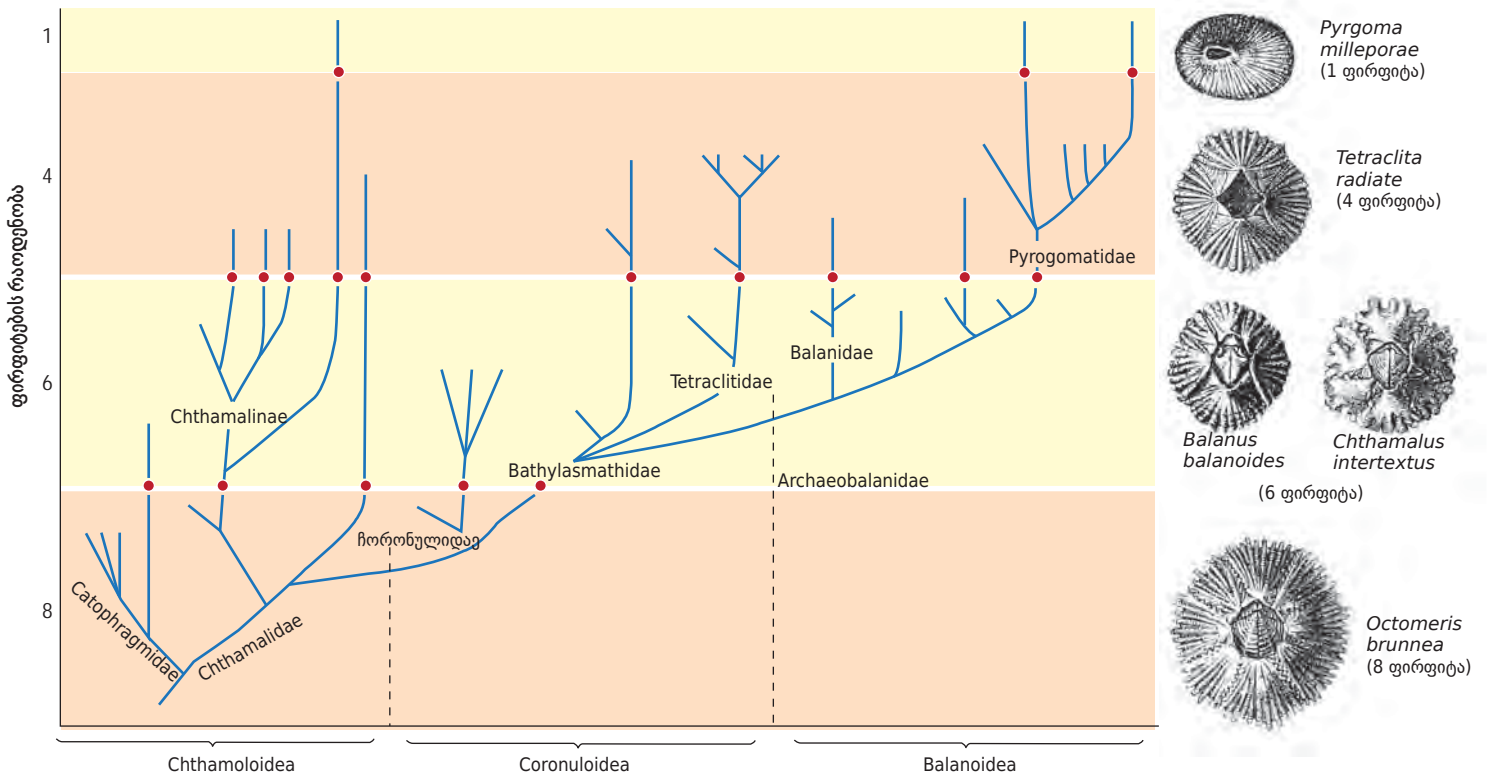
წინაპარი სახეობებიდან განცალკევებულ მცირე პოპულაციებში განვითარდნენ და შემდეგ, უკვე სრულიად ჩამოყალიბებულები იმ რეგიონში გადავიდნენ, სადაც მათი ნამარხი აღმოაჩინეს. მათ მიერ განვლილი ევოლუციური ცვლილება შესაძლოა გრადუალური იყო, მაგრამ ის იყო სწრაფი და მიმდინარეობდა სხვა ადგილას.

აღწერილი ჰიპოთეზა საკამათო არ იქნებოდა, რომ არა ელდრიჯის და გულდის შემდგომი მოსაზრება, რომლის თანახმად, გარდა იმ პოპულაციების, რომლებშიც მიმდინარეობს სახეობათაწარმოქმნის პროცესი მორფოლოგიური ნიშნები სხვაგან ვერ შეიცვლებოდნენ, შინაგანი, გენეტიკური „შეზღუდვების“ არსებობის გამო. ამ მოსაზრების უსაფუძვლობას თანამედროვე სახეობების პოპულაციებიდან მიღებული მტკიცებულებები ადასტურებს (იხ. მე-9 და მე-13 თავები). ელდრიჯის და გულდის მოსაზრება, რომ ევოლუციური ცვლილებები ითხოვს სახეობათაწარმოშობას, არ არის დღესდღეობის ფართოდ აღიარებული. უფრო მეტიც, ნამარხებიდან მტკიცდება, რომ თვისებები შეიძლება შეიცვალოს გრძელი უძრავობის პერიოდების შუალედებში, იმ პოპულაციებში, რომლებშიც არ მიდის სახეობათაწარმოშობის პროცესი. (სურ. 4.18დ). განვითარების ამგვარ სტრუქტურას პერიოდულად დარღვეული ან წყვეტილი გრადუალიზმი ეწოდება და მას ფართოდ გავრცელებული ნიჟარიანი ერთუჯრედიანი ორგანიზმის — ფორამინიფერას დეტალური ნამარხები ასახავს (სურ. 4.21). დღემდე არ არის ცნობილი არის წყვეტილობა და უძრავობა ყველაზე გავრცელებული მდგომარეობები ნამარხებში (Gould and Eldredge 1993); ან არ არის (Levintone 2001).

**ევოლუციის სიჩქარე**

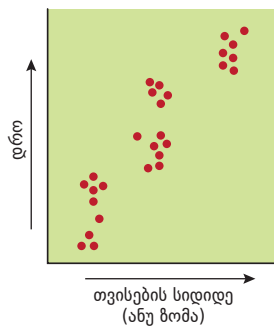
სხვადასხვა ნიშნების, განვითარებადი ევოლუციური შტოების, და ამ შტოების შიგნით მიმდინარე ევოლუციუ-



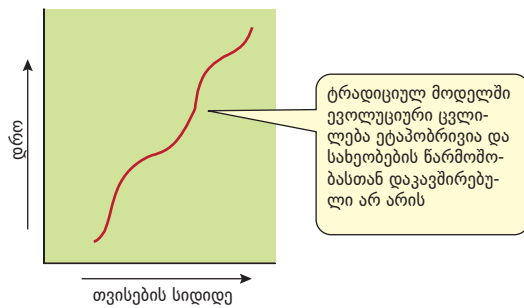


სურ. 4.17. ევოლუციის პარალელური მიმართულება. უღვაშფეხიანი კიბოსნაირების ფილოგენეზი აჩვენებს რამდენიმე დამოუკიდებელ ევოლუციურ შტოში ნიჭარების ფირფიტების რაოდენობის შემცირებას კაინოზოური ერის განმავლობაში, (იხ. სურ. 3.6). ვერტიკალური ღერძი ორგანიზაციის სტადიაა (ფირფიტების რაოდენობა) და არა დრო. ილუსტრაციები ჩარლზ დარვინის მონოგრაფიიდან არის მოყვანილი (After Palmer 1983; drawings by G.Sowerby, from Darwin 1854).

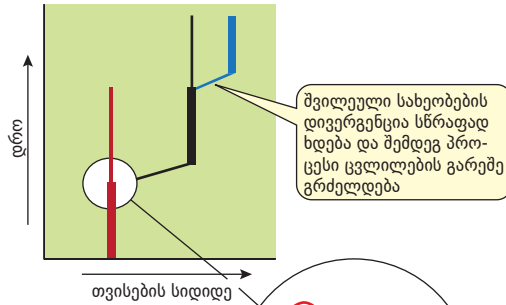
(ა) პიპოტეტური მონაცემები



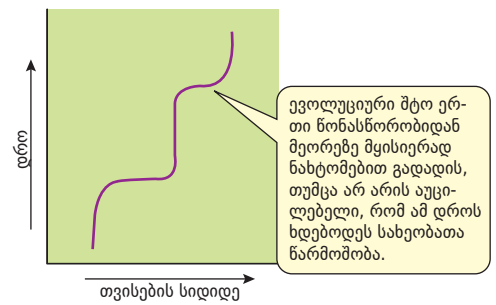
(ბ) ფილტური გრადუალიზმი



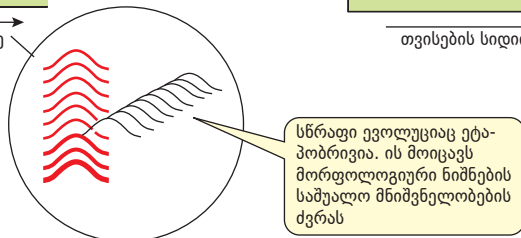
(გ) წვეტილი წონასწორობა

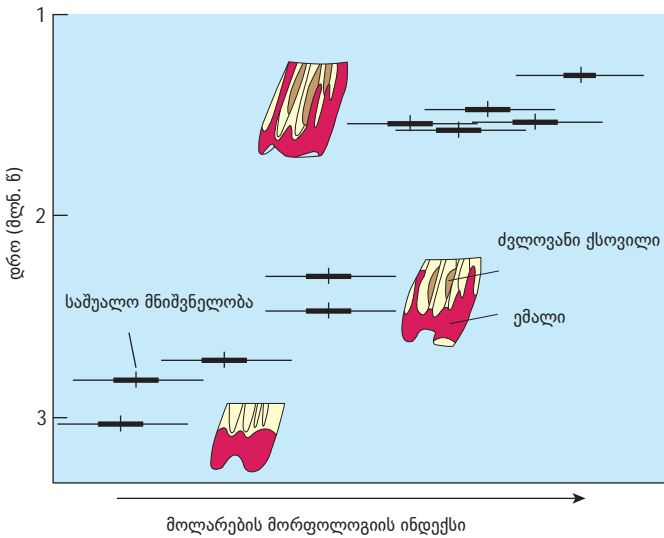


(დ) წვეტილი გრადუალიზმი



სურ. 4.18. ევოლუციის სამი მოდელი პიპოტეტური ნამარხების მიხედვით. (ა) ნამარხისთვისების პიპოტეტური მნიშვნელობები დროის სხვადასხვა პერიოდში. ეს მონაცემები (ბ-დ) სურათებზე ნაჩვენებ მოდელს შეესაბამება. (ბ) ტრადიციული „ფილტური გრადუალიზმის“ მოდელი. (გ) ელდრიჯის და გულდის „წვეტილი წონასწორობის“ მოდელი, სადაც მორფოლოგიური ცვლილება ახალ სახეობაში შეინიშნება. მორფოლოგიური ევოლუცია თუმცა სწრაფია, მაგრამ ისევ ეტაპობრივია. (დ Malmgren et al. (1983) „პერიოდულად დარღვევადი გრადუალიზმის“ მოდელი).



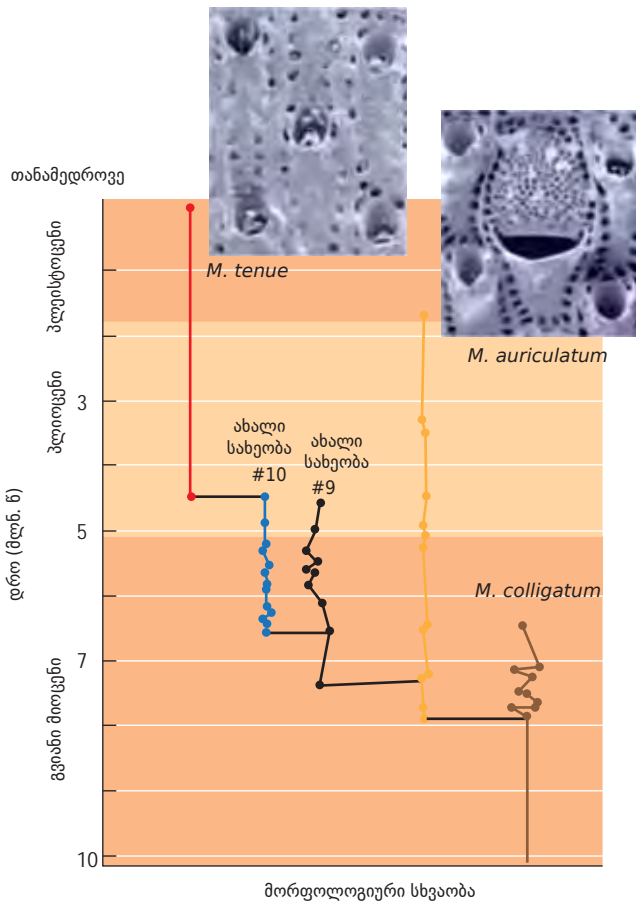


სურ. 4.19. ფილეთური გრადუალიზმი. ბალახისმჭამელი მემინდერის *Mimomys*-ის მოლარების ცვლილება. ბალახი კბილის ზედაპირს ცვეთს, ამიტომ სასურველია გრძელი კბილის და კბილის ზედაპირზე ემალისგან (ვარდისფერი) და ძვლოვანი ქსოვილისგან (ყავისფერი) შექმნილი წვეტების ქონა. ამ თვისებების ცვლილების ინდექსი 1,5 მილიონი წლის განმავლობაში ეტაპობრივ ზრდაზე მოითხოვს. ჰორიზონტალური ძეღაკები საშუალო მნიშვნელობის გარშემო ცვლილებას აღნიშნავს. საშუალო მნიშვნელობა ვერტიკალური შტრიხებით არის აღნიშნული. ემალის, ძვლოვანი ქსოვილის და კბილის სიგრძე იზრდება (After Chaline and Laurin 1986)

რი ცვლილებების სიჩქარე დროში იცვლება. მაგალითად, ცხენის კბილის სიგრძის ზრდა მილიონ წელიწადში 1 მილიმეტრია, თუმცა 1 მილიმეტრით ზრდა უფრო მკვეთრი ცვლილებაა, როდესაც კბილის სიჩქარე 5მმ-ია და არა დავეუვათ 50მმ. აქედან გამომდინარე, ევოლუციის სიჩქარე პროპორციულ და არა აბსოლუტურ ცვლილებებში აისახება ლოგარითმული და არა ჩვეულებრივი განზომილებების შკალის გამოყენებით. სინთეზური ევოლუციური თეორიის ერთ-ერთმა ფუნქციონალურმა — ჯ.ბ.ს. კოლდენმა ევოლუციის სიჩქარის ერთეული შემოიღო, რომელსაც **დარჯინი** უწოდა. ერთი დარჯინი მილიონ წელიწადში 2,718 კოეფიციენტით (ნატურალური ლოგარითმის ფუნქცია) ცვლილებაა. დარჯინის გარკვეული ნაკლოვანებები გააჩნია, ამიტომ მკვლევარები ევოლუციის სიჩქარეს ზომავენ სტანდარტული გადახრის სიდიდით, რომლითაც თვისების საშუალო მნიშვნელობა ერთი თაობის განმავლობაში იცვლება. ამ ერთეულს პალეონტოლოგმა ფილიპ გინგერჩმა (1993) **ჰოლდენი** შეარქვა (სტანდარტული გადახრით პოპულაციაში მომხდარი ცვლილების რიცხვი იზომება; იხ. სურ. 4.22ა და მე-9 თავის B ჩანართი).

წინაპრებისა და შთამომავლების დათარიღებული ნამარხების დახმარებით ნიშნების ევოლუციის სიჩქარის გამოფისას აღმოჩნდა, რომ *ევოლუციის საშუალო სიჩქარე ძალიან დაბალია*. მაგალითად, ადრეული ეოცენში მცხოვრები ცხენის *Hyracotherium grangeri* პირველი მოლარი კბილის ზომა 650000 წლის განმავლობაში ძალიან მცირედით შეიცვალა (სურ. 4.23ა). ამ სახეობის მოლარის ცვლილების საშუალო სიჩქარე დაახლოებით 0,000057 ჰოლდენია (სიჩქარე დაახლოებით 113000 თაობისთვის არის გამოთვლილი და თითოეული თაობისთვის 2 წელია გამოყოფილი). მაქსიმალური სიჩქარე კი 0,00030 ჰოლდენი იყო (6745 თაობისთვის) (Gingerich 1993).

ეს ევოლუციის ძალიან დაბალი სიჩქარეა. ის ტიპურია ნამარხებიდან მიღებული სხვა ასეთი მონაცემებისთვისაც. ამგვარად ცვლილების საშუალო სიჩქარე დროის ძალიან დიდი შუალედისთვის გამოითვლება. ხანგრძლივი დროიდან გამოთვლილი საშუალო მნიშვნელობა დამალავს ევოლუციის სწრაფ სიჩქარეს, თუ სიჩქარე ამ დროის განმავლობაში მაინც იცვლებოდა, მაგრამ ცვლილება არათანაბრად იყო განაწილებული დროში (მაგალითად, უცვლელობას სწრაფი ცვლილება მოჰყვებოდა, ან გარკვეული თვისება სწრაფად იცვლებოდა, მაგრამ ჯამური ცვლილება დაბალი იყო). სიჩქარის და მიმართულების ამგვარი ცვლილება ხშირად გვხვდება ნამარხების მუსტ თანმიმდევრობებში (მაგალითად 4.4 სურათზე გამოსახული სამეკალა თევზის ნამარხებში). აქედან გამომდინარე, ევოლუციის სიჩქარე დროის მოკლე პერიოდებში საკმაოდ დიდი შეიძლება იყოს. ნამარხების მონაცემებიც იგივეს ადასტურებს (სურ. 4.23ბ). სიჩქარეების შედარებისთვის საჭიროა გრაფიკის აგება, რომელიც ასახავს სიჩქარის დამოკიდებულებას დროის შუალედზე. მაგალითად, მოლარის (ძირითადი კბილის) ზომა *Hyracotherium grangeri*-დან *H. aemulon*-მდე ანუ დაახლოებით 13500 თაობის განმავლობაში 0,00024 ჰოლდენის სიჩქარით შეიცვალა (სურ. 4.23ა). ეს სიჩქარე იგივე დროის შუალედში, მაგრამ მხოლოდ *H. grangeri*-

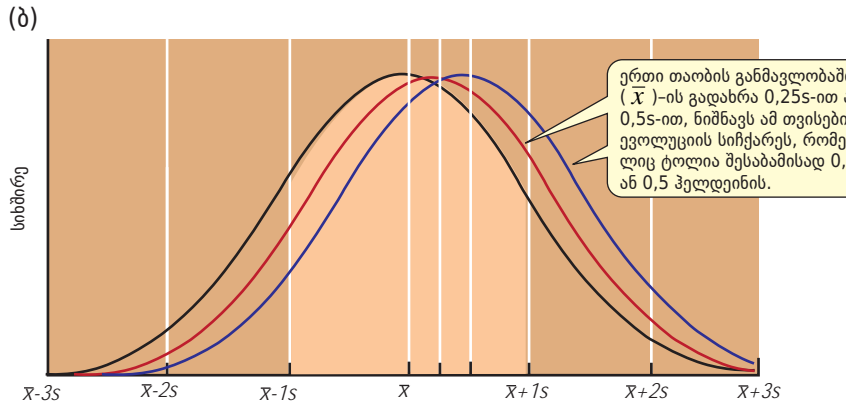
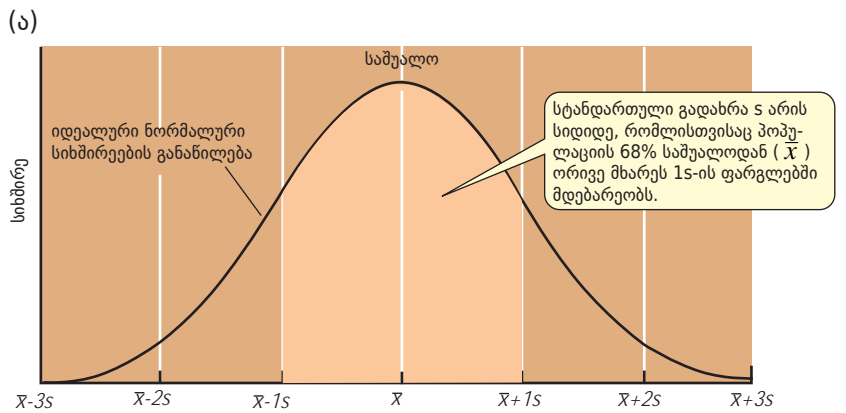
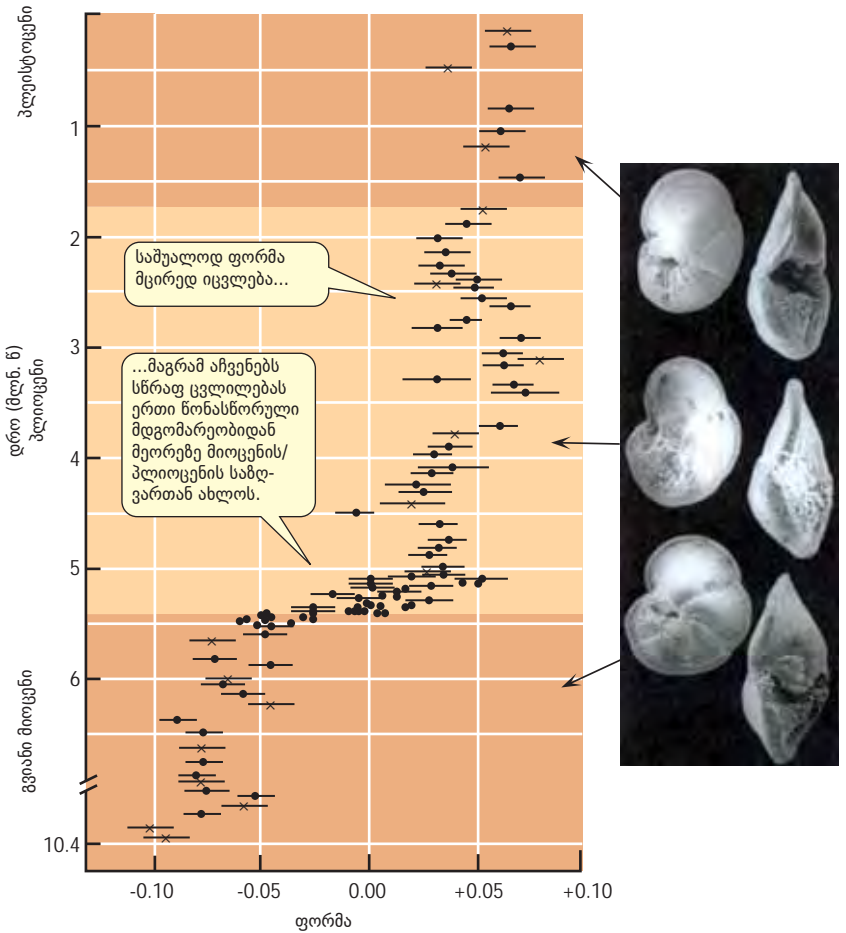


სურ. 4.20. წყვეტილი წონასწორობა. ექტოპროქტების (*Metrarabdotos*) ევოლუციური შტოს ფილოგენეზი და დროში გავრცელება. წერტილებს შორის ჰორიზონტალური მანძილი აღებული ნიმუშებს შორის მორფოლოგიურ განსხვავებას აღნიშნავს. ძირითადი სტრუქტურა არის მყისიერი გადასვლა ახალ და საკმაოდ სტაბილურ მორფოლოგიაზე (After Cheetham 1987; photos courtesy bay Alan Cheetham).

**სურ. 4.21** წყვეტილი გრადუალიზმში, ილუსტრირებულია ფორამინიფერების ევოლუციურ შტოში *Globorotalia*-ს ნიჭარის ფორმის ცვლილებით. გვიანი პლეისტოცენის (მაღლა) ადრეული პლიოცენის (შუაში) და გვიანი მმიოცენის (დაბლა) სახეობების ნიჭარის გვერდითი და კიდის ხედები სურათის მარჯვენა მხარეს არის გამოსახული. გრაფიკზე მოცემულია ნიჭარის ფორმის მათემატიკური ინდექსის შეფარდება ნამარხების ნიმუშების ასაკთან. არ არის არავითარი მტკიცებულება, რომ ამ ევოლუციურ შტოში მიმდინარეობდა სახეობათანარმოქმნა. (After Malmgren et al. 1983; photos courtesy of B. Malmgren.)

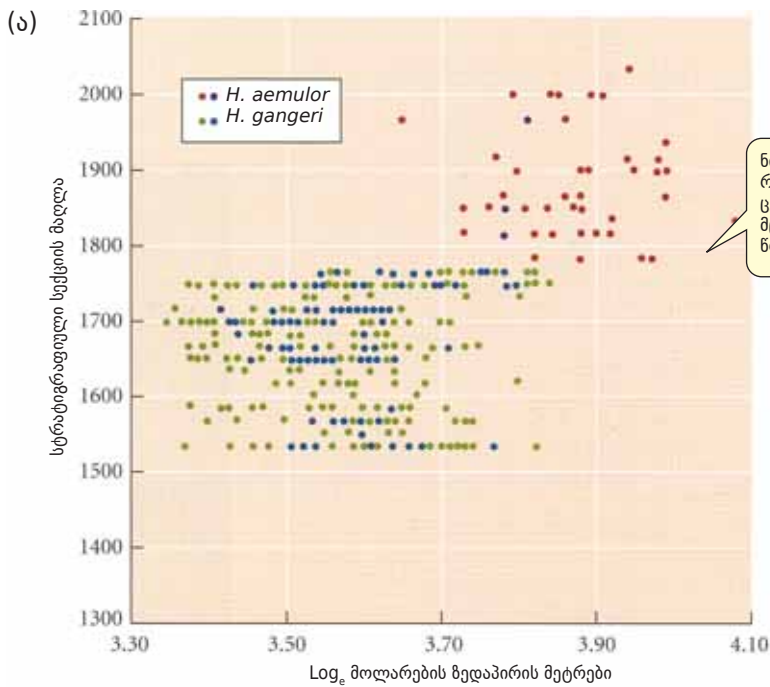
სთვის გამოთვლილ მაქსიმალურ სიჩქარეს აღემატება (სურ. 4.23ბ). ამ სახეობის ევოლუციური შტოს ისტორია წყვეტილი წონასწორობის მაგალითია.

ნამარხების ევოლუციური ცვლილებები, რომლებიც წარმოადგენენ დროის დიდი ინტერვალისთვის გასაშუალოებულ ჯამურ ცვლილებებს, აჩვენებენ გაცილებით ნაკლებად ცვალებად სიჩქარეებს, ვიდრე ის სიჩქარე, რომლითაც იცვლებიან ადამიანის მიერ ახალ გარემოში შემოყვანილი სახეობები, ან სახეობები, რომლებზეც ადამიანმა სხვა ზეგავლენა მოახდინა (ანუ გამოიწვია გარემოს ცვლილებები). მაგალითად, 100 თაობის განმავლობაში, ჩრდილოეთამერიკულმა სახლის ბეღურებმა, რომლებიც ამ კონტინენტზე ევროპიდან მოხვდნენ, აჩვენეს დაახლოებით 0,024 ჰოლდენის ტოლი ცვალებადობა ფრთის და ნისკარტის ზომაში, ხოლო საპნის ხის ხოჭოების დინგი ინტროდუცირებული მცენარეებით კვების გამო გაიზარდა 0,010-დან 0,035 ჰოლდენის სიჩქარით (Hendry and Konnison 1993; იხ. სურ. 13.3). ეს სიჩქარეები სიდიდის (100-ის ფაქტორით) ორი რიგია და აღემატება კბილების ევოლუციის სიჩქარეებს, რომელიც გვექონდა *Hyracotherium*-ის ერთი სახეობიდან მეორეზე სწრაფი გადასვლის შემთხვევაში. თუ თვისებები ერთი მიმართულებით ვითარდება ათასობით ან მილიონობით წლის განმავლობაში, თუნდაც გაცილებით ნაკლები სიჩქარით, ვიდრე ის, რომელიც ზემოთ იყო მოყვანილი, მაშინ ორგანიზმები ერთმანეთისგან გაცილებით უფრო განსხვავებულები იქნებიან, ვიდრე არიან, და თავიცი კი ყველაზე დიდ დინოზავრზე დიდი ზომის იქნებოდა. ევოლუციური ცვლილებები შეიძლება ძალიან სწრაფად მოხდეს, მაგრამ ევოლუციის მაღალი სიჩქარე დიდი ხნის განმავლობაში არ ნარჩუნდება.



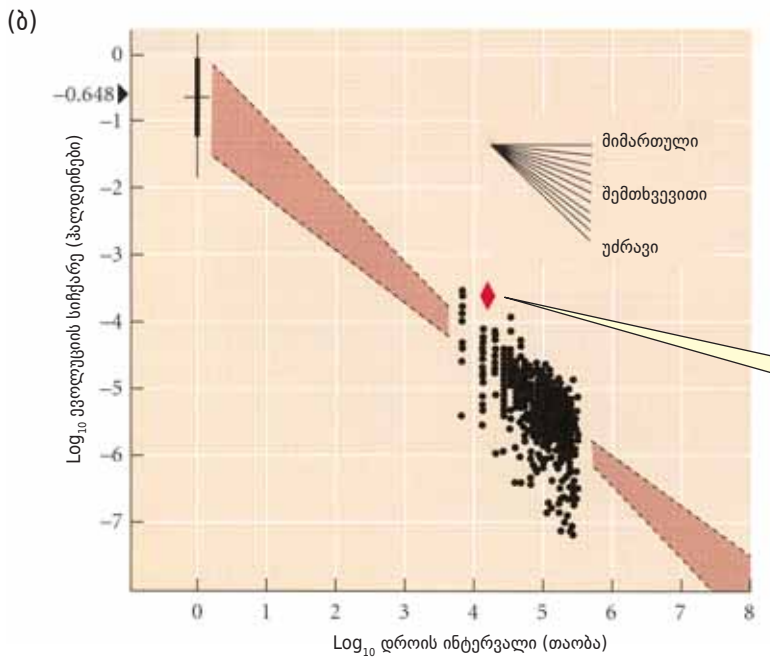
**სურ. 4.22.** სიხშირის იდეალიზირებული, ნორმალური განაწილების დროს სტანდარტული გადახრა (s) არის სიდიდე, რომლისთვისაც პოპულაციის 68% საშუალო ( $\bar{x}$ ) მნიშვნელობიდან s-ის ფარგლებში მდებარეობს, საშუალოდან ორივე მხარეს. პოპულაციის 95% 2s-ის ფარგლებში, ხოლო პოპულაციის 99,7% 3s-ის ფარგლებში მდებარეობს. (ბ) მოცემული გვაქვს სიხშირის „საწყისი“ განაწილების (შავი მრუდი) სტანდარტული გადახრა. წითელი ხაზით აღნიშნული განაწილება საწყისი საშუალო მნიშვნელობისგან 0,25s-ით, ხოლო ლურჯი ხაზით აღნიშნულია 0,5s-ით დაშორებული განაწილება. თუ საშუალო მნიშვნელობის ცვლილება მხოლოდ ერთი თაობის განმავლობაში ხდება, მაშინ თვისების საშუალო მნიშვნელობის ევოლუციის ტემპი შესაბამისად 0,25 და 0,5 ჰელდენი იქნება.





ნიშანი სახეობებს შორის მკვეთრად იცვლება, მაგრამ ჯამური ცვლილება ყოველ სახეობაში მცირეა. ეს ქმნის „წვეტილ ნონასნობას“.

**სურ. 4.23.** ეოცენის პერიოდის *Hyracotherium*-ის, ცხენის ოჯახის ადრეული წარმომადგენლების პირველი მოლარის კბილის ზომის (ზედაპირის ფართობის) ევოლუცია. (ა) წერტილებით აღნიშნულია ინდივიდუალური ნიმუშისთვის ნიშნების სიდიდეების დამოკიდებულება დანალექის სტრატეგრაფიული სექციის სიღრმეზე (მუქი წერტილებით აღნიშნულია მრავალი სახეობა იგივე განზომილებებით). *H. grangeri* დაახლოებით 650000 წლის განმავლობაში იზრდებოდა (სტრატეგრაფიული სექციის სიღრმე 1520 მეტრიდან 1760 მეტრამდე), და შემდეგ განსხვავებულ *H. aemulor* სახეობად გადაიქცა. (ბ) ვთქვათ 2 წელი არის ერთი თაობის დრო. მოლარის ზომის ევოლუციის სიჩქარეები დათვლილი იყო გრაფიკის წერტილებისთვის, რომლებიც გამოყოფილია ერთმანეთისგან დროის ინტერვალების სიდიდებით. გრაფიკზე მოცემულია ამ სიჩქარეების ლოგარითმების (პელდენებში) დამოკიდებულება დროის ინტერვალების ლოგარითმებზე. დიდი შუალედებისთვის გამოთვლილი სიჩქარეები უფრო დაბალია, ხოლო ამ ურთიერთდამოკიდებულების დახრილობა გრაფიკზე აჩვენებს (ნღობის ინტერვალთ, რომელიც ნაჩვენებია შავად დაშტრიხული არეალით), რომ ერთი თაობის ევოლუციური ცვლილებების სიჩქარე უნდა იყოს -0,648log პოლდენი ან 0,225 პალდენი (After Gingerich 1993).



ნითელი რომში აჩვენებს მოლარების ევოლუციის სიჩქარეს უკანასკნელი *H. grangeri*-დან პირველ *H. aemulor*-ამდე გადასვლის განმავლობაში. ეს სიჩქარე გაცილებით მაღალია, ვიდრე დროის შესაბამის შუალედში და *H. grangeri*-ის სახეობაში მიმდინარე ევოლუციის სიჩქარე.

**რეზიუმე**

1. გეოლოგიური და ბიოლოგიური ფაქტები ადასტურებს, რომ ნამარხები არასრულყოფილია. მიუხედავად ამისა, სახეობების ევოლუციური ისტორიების გარკვეული რაოდენობა კარგად არის ცნობილი.
2. იშვიათად შეგვიძლია აღვადგინოთ კონკრეტულ სახეობებში მომხდარი ცვლილების დეტალური ისტორია. მაგრამ ამ შემთხვევაშიც ვხედავთ, რომ ხშირად ნიშნები ან ეტაპობრივად (გრადუალურად) ვითარდება, ან მკვეთრად იცვლება მცირე ჯამური ცვლილებების ფონზე, ან მთლიანობაში სწრაფად იცვლება.
3. ზოგიერთი მაღალი დონის ტაქსონის წარმოშობა, როგორცაა ამდებები, ფრინველები, ძუძუმწოვრები, ვეშაპისნაირები და გვარი *Homo*, ნამარხებში დოკუმენტირებულია. ნამარხები ეტაპობრივ ევოლუციაზე მიანიშნებს, რომელსაც თან ახლავს როგორც მოზაიკური ევოლუცია, ასევე ინდივიდუალური ნიშნების

- ეტაპობრივი ცვლილება. შუალედური ნამარხების ტაქსონებად კლასიფიცირება ხშირად პირობითია.
4. ნიშნების ფორმის ცვლილებას ხშირად თან ახლავს ფუნქციის ცვლილება.
  5. ტაქსონის წარმოშობის ფარდობითი დრო, როგორც ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად დგინდება, ხშირად ნამარხებში გამოჩენის ფარდობით დროს შეესაბამება.
  6. ევოლუციის მიმართულებები, რომლებიც ხშირად გამოწვეულია ბუნებრივი გადარჩევით, ჩანს ნამარხებში, მაგრამ მონათესავე ევოლუციურ შტოებში ეს მიმართულება შეიძლება შექცევადი იყოს.
  7. სახეობები ზოგჯერ დიდი ხნის განმავლობაში არ იცვლებიან (უძრაობის მდგომარეობა) და შემდეგ ახალ ფენოტიპებზე მკვეთრად გადადიან. ტერმინი „წყვეტილი წონასწორობა“ ერთდროულად აღნიშნავს ევოლუციის ამგვარ მოდელს და ჰიპოთეზას, რომლის თანახმად, მორფოლოგიური ცვლილების დიდი ნაწილი ახალი სახეობების ევოლუციასთან (ევოლუციურ შტოებად დაყოფასთან) ერთად ხდება. ეს ჰიპოთეზა საყოველთაოდ მიღებული არ არის.
  8. ევოლუციის სიჩქარე ძალიან ცვალებადია. ინდივიდუალურ ნიშნებს, როგორც წესი, დროის ხანგრძლივ პერიოდში ევოლუციის დაბალი სიჩქარე ახასიათებს, თუმცა დეტალური ნამარხები ნიშნების სწრაფ, ხანმოკლე ცვლილებებსაც ავლენს.

### ტერმინები და ცნებები

|  |                                 |
|--|---------------------------------|
| კოპის წესი   | ფილტური გრადუალიზმი             |
| დოლოს კანონი   | ფილების ტექტონიკა               |
| ეპოქა  | წყვეტილი წონასწორობა            |
| ერა  | პერიოდულად დარღვეული (წყვეტილი) |
| ევოლუციის მიმართულება  | გრადუალიზმი                     |
| გეოლოგიური დროის შკალა (და მისი შემადგენელი ერები, პერიოდები და ეპოქები) | რადიომეტრიული დათარიღება        |
| სტადია   | ევოლუციის სიჩქარე               |
| ცეცხლოვან-მაგმური ქანი   | დანალექი ქანი                   |
| მეტამორფული ქანი   | უძრაობის მდგომარეობა            |
| პერიოდი  | სტრატა (შრე)                    |

### დამატებითი საკითხავი

გეოლოგიური პროცესების, დედამიწის ისტორიის და პალეონტოლოგიის მიერ აღქმული სიცოცხლის ისტორიის შესახებ იხილეთ, *Earth system history* (W.H. Freeman, New York, 2005) by S.M. Stanley. Second edition. პალეონტოლოგიური შრომებიდან აგრეთვე აღსანიშნავია ამომწურავად და მდიდრულად ილუსტრირებული კეროლის წიგნები: R.L. Carrol: *Vertebrate paleontology and evolution* (W.H. Freeman, New York, 1988) და *Paleobiology: A sybthesis*, edited by D.E.G. Briggs and P.R. Crowther (Blackwell Publishing, Oxford, 1990). *Human evolution: An illustrated introduction* by R. Lewin (Blackwell Publishing, Oxford, 2005) ადამიანის ევოლუციის ისტორიის შესახებ დაწერილი ნაშრომია.

“Punctuated equilibrium comes of age” (*Nature* 366; 223-227, 1993) by S.J. Gould and N. Eldredge. ეს არის ამ ავტორების მოგვიანებით დაწერილი ნაშრომი მათი საკუთარი ჰიპოთეზის შესახებ. პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის ჰიპოთეზის კრიტიკისთვის იხილეთ. *Genetics, paleontology and macroevolution* (Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001) by J.S.Levinton. Second edition.

### ამოცანები და სადისკუსიო თემატიკა

1. „დროში გასაშუალოება“ დროის სხვადასხვა შუალედებიდან აღებული ნამარხი ნიმუშების ერთ ნიმუშად გაერთიანებაა. ამ მეთოდს სამეკლოანი თევზის კვლევისას იყენებს ბელი (სურ. 4.4). როგორი სახე ექნებოდა მონაცემებს, თუ ბელი დაახლოებით 20000 წლის შუალედიდან აღებულ ნიმუშებს ერთ ნიმუშად გააერთიანებდა, იმის მაგივრად, რომ გაეკეთებინა 5000 წლის ინტერვალით დაცილებული ცალკეული ნიმუშების ანალიზი? რა დასკვნებს გამოიტანდა მეცნიერი ზურგის ეკლების რაოდენობის ევოლუციის შესახებ, თუ მის ხელთ 70000 და 30000 წლით დათარიღებული ნიმუშები იქნებოდა?

2. დნმ-ს თანამიმდევრობების (და სხვა თვისებების) ევოლუციის სიჩქარე ხშირად იმ ტაქსონის ნამარხების ასაკით დგინდება, რომელსაც თანამედროვე სახეობები მიეკუთვნებიან (იხ. მე-8 თავი). რა ზეგავლენას ახდენს ნამარხის არასრულყოფილება ევოლუციის სიჩქარის დადგენის სიმუსტემზე? შესაძლებელია თუ არა ევოლუციის შესაძლებელი სიჩქარისთვის ლიმიტის დაწესება?
3. იდეალური ნამარხი მკვლევარებს ფილეთიკური გრადუალიზმის, წყვეტილი წონასწორობის და წყვეტილი გრადუალიზმის გარჩევის საშუალებას მისცემს (იხ. სურ. 4.18). როგორ არის შესაძლებელი ამის გაკეთება? როგორ ართულებს ნამარხის არასრულყოფილება ევოლუციის სხვადასხვა მოდელების გარჩევას?
4. კრეაციონისტები ნამარხების მიერ შუალედური ფორმების მოწოდებას უარყოფენ, რომელთა საშუალებით მაღალი დონის ტაქსონების წარმოშობა დგინდება. მაგალითად, არქეოპტერიქსს ბუმბულები გააჩნდა და დაფრინავდა, ამიტომ კრეაციონისტების აზრით, ის ფრინველი იყო და არა რაიმე შუალედური ფორმა. შეაფასეთ ეს არგუმენტი.
5. განიხილეთ ელდრიჯის და გულდის ჰიპოთეზა, რომლითაც წყვეტილი წონასწორობის მოდელი აიხსნება. რა დასკვნები მოაქვს ევოლუციისთვის ამ ჰიპოთეზის სისწორეს ან არასწორობას?
6. პოპულაციაში ფენოტიპური ნიშნების ცვლილება ევოლუციურია, თუ მას გენეტიკური საფუძველი გააჩნია. ორგანიზმთა ნიშნების შეცვლა გარემოს პირდაპირი ზეგავლენის შედეგად ევოლუცია არ არის. ჩვენ გადაშენებული ორგანიზმების შეჯვარება არ შეგვიძლია და ამიტომ განსხვავებების გენეტიკურ საფუძვლებს ვერ დავადგენთ. აქედან გამომდინარე, როგორ განვსაზღვროთ რომელი ფენოტიპური ცვლილება ევოლუცია და რომელი არა? განიხილეთ (ა) სამეკლიანების ზურგის ეკლების განსხვავება 65 ათასი და 60 ათასი წლის წინ (სურ. 4.4ბ), (ბ) იგივე თვისების განსხვავება 70 ათასი და 25 ათასი წლის წინ და (გ) *Morganucodon*-ის და *Procynosuchus*-ის უკანა კბილების ფორმის განსხვავება (სურ. 4.10გ). შეგვიძლია თუ არა დარწმუნებულნი ვიყოთ, რომ განსხვავება ერთ შემთხვევაში უფრო ჩამოყალიბებულია, ვიდრე სხვა შემთხვევაში?
7. რა მიზეზები შეიძლება ჰქონდეს ევოლუციის მიმართულებებს, რომლებიც აღწერილია ამ თავში ცხენების და ულვაშფეხიანი კიბოსნაირების მაგალითზე? როგორ შეამოწმებთ სავარაუდო მიზეზის რეალურობას?



# სიცოცხლის ისტორია დედამიწაზე

# 5

საშუალება რომ გვეჩვენოს დედამიწას 3 500 000 000 წლის წინ ანუ სიცოცხლის დაწყებისას შევხედოთ, მხოლოდ ბაქტერიის მაგვარ უჯრედებს დავინახავთ. უჯრედებს შორის იქნებიან ჩვენი შორეული და სრულიად განსხვავებული წინაპრები. თუ დროში მოგზაურობის უნარი მოგვეცემა და იმ პერიოდიდან აწმყომდე მოვალთ, ჩვენს წინაშე გათამაშებული დრამა წარმოუდგენლად გრანდიოზული და განსაცვიფრებელი იქნება. მილიონობით სახეობა (ისეთი თვისებებით და როლებით, რომელთა წარმოდგენა არც ერთ მწერალს არ შეუძლია), გამოდის პლანეტარული მასშტაბის სცენაზე, თამაშობს თავის როლს და შემდეგ იღუპება.



წიგნის მე-5 თავში სიცოცხლის გრანდიოზული ისტორიის რამდენიმე მნიშვნელოვანი მონაკვეთი, კერძოდ ორგანიზმთა წარმოშობა, დივერსიფიკაცია (გამრავალფეროვნება) და ძირითადი ჯგუფების გადაშენებაა აღწერილი. ისტორიის დიდი ნაწილი გეოლოგიურ და პალეონტოლოგიურ დასკვნებს ეფუძნება, თუმცა ცოცხალი ორგანიზმების ფილოგენეტიკური კვლევაც ძალიან მნიშვნელოვან ინფორმაციას გვაწვდის.

კემბრიული პერიოდის ზღვის ფსკერი. მხატვარი ასახავს სიცოცხლის დრამას, რომელიც დაახლოებით 500 მილიონი წლის წინ გათამაშდა. ის ბიორჯესის თიხიან ფიქალებში აღმოჩენილ ნამარხებს ეყრდნობა (იხ. გვ. 97). სურათზე გამოსახულ სახეობებს შორისაა მარწყუებიანი ფესხასრიანი *Anomalocaris* და სოროს მოხრელი ქორდიანი *Pikaia*. ზღვის ფსკერზე „ეკოლებიანი“ *Hallucigenia* და ჭიქის ფორმის *Marrella* სუფევენ (Art © John Sibbik/ NHMPL).

წიგნის მე-5 თავში ბევრად მეტი ინფორმაცია არის მოცემული, ვიდრე დამახსოვრებას მოისურვებით, ამიტომ უკეთესი იქნება ეს თავი უბრალოდ ინფორმაციის წყაროდ მიიჩნოთ და ყველა დროის ერთ-ერთი ყველაზე საინტერესო ისტორიის კითხვით დატკბეთ. დახრილი შრომით (იტალიკით) აღნიშნულია ძირითადი მოვლენები ან მნიშვნელოვანი მოსაზრებები, რაც ბიოლოგმა აუცილებლად უნდა იცოდეს. ქვემოთ ჩამოთვლილია სიცოცხლის ისტორიის რამდენიმე ზოგადი მიმართულება, რისი მაგალითებიც თავის განმავლობაში უხვად შეგვხვდება:

1. ოკეანეების და კონტინენტების კლიმატი და მდებარეობა დროთა განმავლობაში იცვლება და ორგანიზმთა გეოგრაფიულ გავრცელებაზე ზეგავლენას ახდენს;
2. ფლორის და ფაუნის ტაქსონომიური შემადგენლობა მუდმივად იცვლება, ახალი ფორმები ჩნდება და ძველი გადაშენებას განიცდის;
3. დროის გარკვეულ პერიოდში გადაშენების სიჩქარე განსაკუთრებულად მაღალია (ე.წ. **მასიური გადაშენება**);
4. მასიური გადაშენების შემდეგ მაღალი დონის ტაქსონების დივერსიფიკაცია შედარებით სწრაფად ხდება;
5. მაღალი დონის ტაქსონების დივერსიფიკაცია სახეობათა რაოდენობის მატებას და მათი ფორმებისა და ეკოლოგიური თვისებების მრავალფეროვნების გაზრდას მოიცავს;
6. გადაშენებულ ტაქსონებს ხშირად არამონათესავე, მაგრამ ეკოლოგიურად მსგავსი ტაქსონები ცვლიან;
7. მონათესავე მაღალი დონის ტაქსონების წინაპრები მორფოლოგიურად ერთმანეთს უფრო გვანდნენ, ვიდრე მათი შთამომავლები;
8. შორეულ წარსულში გავრცელებული მაღალი რანგის ტაქსონის ფორმებიდან, მხოლოდ რამდენიმე ახერხებს დიდი ხნის განმავლობაში არსებობას;
9. მრავალი ტაქსონის გეოგრაფიული გავრცელება მკვეთრად შეცვლილია;
10. ფლორის და ფაუნის შემადგენლობა დროთა განმავლობაში თანამედროვე ფორმას იღებს.

## სიცოცხლის დაწყებამდე

ფიზიკოსების უმეტესობა თანხმდება, რომ თანამედროვე სამყარო დაახლოებით 14 მილიარდი წლის წინ უსასრულოდ მკვრივი წერტილიდან აფეთქების ("დიდი აფეთქების") შედეგად გაჩნდა. დიდი აფეთქების შემდეგ ელემენტარულმა ნაწილაკებმა წყალბადი შექმნეს, ხოლო წყალბადმა საბოლოო ჯამში სხვა ელემენტები შვა. დაახლოებით 10 მილიარდი წლის წინ, „მტვრის“ ღრუბლის და აირის შეჯახების შედეგად ჩვენი გალაქტიკა წარმოიშვა. სამყაროს ისტორიის განმავლობაში ნივთიერება ვარსკვლავთაშორის სივრცეში ვარსკვლავური აფეთქების შედეგად (სუპერნოვა ვარსკვლავები) გამოიღვინა და მისი შემჭიდროვების შედეგად მეორე და მესამე თაობის ვარსკვლავები გაჩნდა, რომელთაგან ერთ-ერთია მზე. მეტეორიტების და მთვარის ქანების რადიომეტრული დათარიღება გვამცნობს, რომ *მზის სისტემა დაახლოებით 4,6 მილიარდი წლის წინ შეიქმნა*. დედამიწა იგივე ასაკისაა, თუმცა ქერქის მოძრაობის და სხვა გეოლოგიური პროცესების გამო (იხ. სურ. 4.1) დედამიწის უძველესი ქანი 3,8 მილიარდი წლით თარიღდება. დედამიწა საგარეუდოდ მრავალი მცირე სხეულის შეჯახების და შეჯგუფების შედეგად შეიქმნა, რამაც უზარმაზარი რაოდენობის სითბოს გამოყოფა გამოიწვია.

გაცივების შემდეგ გამოიყო აირები, მათ შორის *წყლის ორთქლი და მცირე რაოდენობით ჟანგბადი* და ადრეული დედამიწის მყარი ქერქი შეიქმნა. ამის შემდეგ, დაახლოებით 4,5 მილიარდი წლის წინ წყლის ოკეანეები გაჩნდა და მალევე წყალმა თანამედროვე ოკეანებისთვის დამახასიათებელი მარილიანობა შეიძინა. დაახლოებით 4 მილიარდი წლის წინ მხოლოდ პატარა პროტოკონტინენტები არსებობდა, ხოლო დიდი კონტინენტების ჩამოყალიბება ერთი მილიარდი წლის შემდეგ დასრულდა.

## სიცოცხლის წარმოშობა

უმარტივესი სტრუქტურები, რასაც „ცოცხალი“ შეგვიძლია ვუწოდოთ, ალბათ განვითარდნენ მოლეკულების რთული აგრეგაციის სახით. ამგვარი აგრეგაცია ნამარხს, ბუნებრივია, ვერ დატოვებს, ამიტომ სიცოცხლის წარმოშობის მოდელის შექმნა მხოლოდ ქიმიური და მათემატიკური თეორიების, ლაბორატორიული ექსპერიმენტების და უმარტივესი ცოცხალი ფორმებიდან ექსტრაპოლაციის შედეგად შეიძლება.

სიცოცხლის განსაზღვრა რთულია, თუმცა მეცნიერები თანხმდებიან, რომ მოლეკულების ნაკრები „ცოცხალი“, თუ მას გარემოდან ენერჯის მიღება, ამ ენერჯის გამრავლებისთვის გამოყენება, და ამგვარად ევოლუცია, ანუ განვითარება შეუძლია. ჩვენ ვიცით, რომ ცოცხალ არსებებში ამ ფუნქციას ასრულებენ ნუკლეინის მჟავები, რომლებიც ქმნიან თავის ასლებს და ინფორმაციის მატარებლები არიან, და ცილები, რომელთა დახმარებით ხდება ნუკლეინის მჟავების ასლების შექმნა, ენერჯის გარდაქმნა და ფენოტიპის წარმოქმნა (ნაწილობრივ შედგენაც). ნუკლეინის მჟავები და ცილები უჭრედებში ინახება, რომლებიც შემოსაზღვრულია ლიპიდური მემბრანით.

ცოცხალი ან ნახევრად ცოცხალი არსებები შესაძლოა მრავალჯერ შეიქმნას, მაგრამ *შეგვიძლია დარ-*

წმუნებულნი ვიყოთ, რომ ჩვენთვის ცნობილი ყველა ორგანიზმი ერთი საერთო წინაპრისგან იღებს სათავეს, ვინაიდან მათ გარკვეული საერთო თვისებები აქვთ. მაგალითად, ორგანიზმები ასინთეზებენ და იყენებენ ამინომჟავების მხოლოდ L ოპტიკურ იზომერებს, და ამ იზომერებისგან აშენებენ ცილებს. აბიოტური სინთეზისას L და D იზომერები თანაბარი ალბათობით იქმნება, მაგრამ ფუნქციონალური ცილა უნდა იყოს სინთეზირებული მხოლოდ ერთი ან მხოლოდ მეორე სახეობის იზომერისგან. როგორც ჩანს შემთხვევითი გენეტიკური კოდის უნივერსალურობა და ცილის სინთეზის მექანიზმი ასევე ორგანიზმთა მონოფილეთურ წარმოშობაზე მიუთითებს.

სიცოცხლის წარმოშობის გარკვევისას ყველაზე რთული პრობლემა ის არის, რომ ცოცხალ სისტემებში მხოლოდ ნუკლეინის მჟავები მრავლდებიან (ანუ ქმნიან საკუთარ ასლს), მაგრამ მათი რეპლიკაცია ნუკლეინის მჟავების მიერ კოდირებული ცილების მოქმედებას საჭიროებს. ეს და სხვა მოვლენები გარკვეულ დაბრკოლებებს ქმნის, მაგრამ სიცოცხლის წარმოშობის საფეხურების შესწავლაში პროგრესი სახეზეა (Orgel 1994; Maynard Smith and Szathmary 1995; Rasmussen et al. 2004).

რთული ორგანული მოლეკულების ჯგუფების შემადგენელი მარტივი ორგანული მოლეკულები აბიოტური ქიმიური რეაქციების შედეგად იქმნება. სტენლი მილერმა ცნობილი ექსპერიმენტის შედეგად დაადგინა, რომ მეთანის ( $CH_4$ ), ამიაკის ( $NH_3$ ), წყალბადის აირის ( $H_2$ ) და წყლის ( $H_2O$ ) მოლეკულების შემცველ ატმოსფეროში ელექტრული განმუხტვა ამინომჟავებს და წყალბადის ციანიდისა ( $HCN$ ) თუ ფორმალდეჰიდის ( $H_2CO$ ) მაგვარ შენაერთებს წარმოქმნის, რომლებიც შემდგომი რეაქციების შედეგად შაქრებს, ამინომჟავებს, პურიებს და პირიმიდინებს ქმნიან (სურ. 5.1).

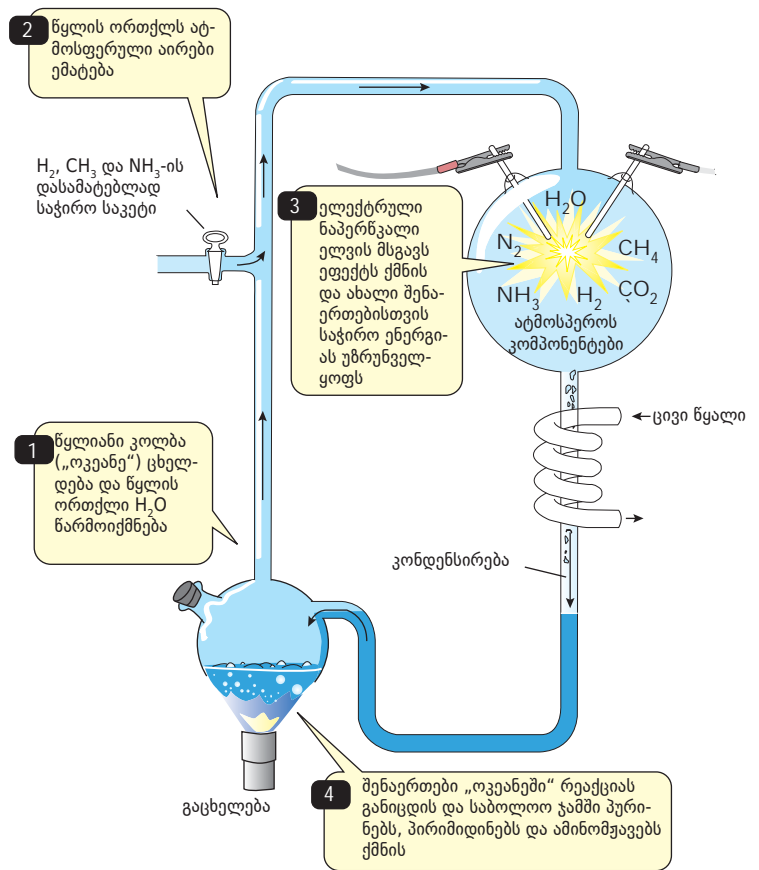
ზოგიერთი მარტივი მოლეკულა რეპლიკაციის უნარის მქონე პოლიმერებს ქმნის. პოლიმერიზაცია (მაგალითად, ამინომჟავების) ადვილდება თიხოვან ნაწილაკებზე აბსორბციის შედეგად. ან აორთქლებისას გაზრდილი კონცენტრაციის შედეგად. რეპლიკატორებიდან, როგორც ჩანს, ყველაზე ადრეულები იყვნენ რნმ-ის მცირე (ან რნმ-ის მსგავსი) მოლეკულები. რნმ-ს კატალიზატორული თვისებები, მათ შორის თვითრეპლიკაციის უნარი გააჩნია. რნმ-ის ზოგიერთ თანამიმდევრობას (რიბოზიმებს) სხვა ოლიგონუკლეოტიდების გახლეჩა, შეერთება და წაგრძელება შეუძლია, ხოლო რნმ-ის მოკლე შაბლონი თანმიმდევრობები თავისუფალი ნუკლეოტიდებისგან თვით-აკატალიზებენ კომპლემენტალური თანამიმდევრობების სინთეზს. ექსპერიმენტებით დადასტურდა, რომ თიხის ნაწილაკებს, რომელთა მედაპირზე აბსორბირებულია რნმ-ს მოლეკულები, შეუძლიათ ლიპიდური გარსის სინთეზის კატალიზი. ის კი, თავის მხრივ, აკატალიზებს ამინომჟავების პოლიმერიზაციას მოკლე ცილებად. აქედან გამომდინარე ნაკრები, სადაც შედიან პროტოუჯრედის ზოგიერთი მნიშვნელოვანი კომპონენტები, თვით-რეპლიცირებადი რნმ-ის ჩათვლით, შეიძლება წარმოიქმნას მხოლოდ ქიმიური პროცესების შედეგად.

ბუნებრივი გადარჩევა და ევოლუცია რეპლიკაციის უნარის მქონე მოლეკულების არაცოცხალ სისტემებშიც შეიძლება მოხდეს. სოლ შიგელმანმა (1970) რნმ-ი, რნმ-პოლიმერაზა (გამოყოფილი გირუსისგან, ფაგ Q $\beta$ -სგან) და აზოტოვანი ფუძეები (ნუკლეოტიდები) არაუჯერეულ თავისუფალ არეში მოათავსა და აღმოაჩინა, რომ რნმ-ის სხვადასხვა თანამიმდევრობები პოლიმერაზას მოქმედებით სხვადასხვა სიჩქარით მრავლდება და მათი პროპორციული რაოდენობა იცვლება. ამ ექსპერიმენტში რეპლიკაციის ფერმენტი ცოცხალი ორგანიზმიდან არის აღებული (გირუსიდან), ამიტომ ექსპერიმენტი სიცოცხლის წარმოშობის პირველ ეტაპებს კი არ გვიჩვენებს, არამედ რეპლიკაციური მაკრომოლეკულების სისტემების განვითარების შესაძლებლობაზე მიუთითებს.

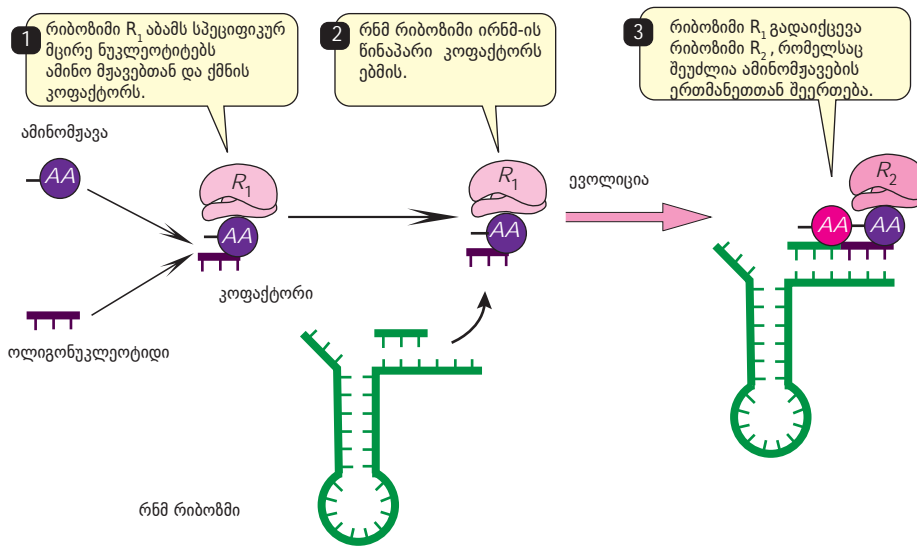
რნმ-ის გრძელი თანამიმდევრობები წარმატებით არ მრავლდება, ვინაიდან მუტაციის სიჩქარე მეტისმეტად მაღალია და იდენტობის შენარჩუნება შეუძლებელია. მიუხედავად ამისა, მოზრდილი გენომი განვითარდება, თუ ორი ან მეტი დაწყვილებული მაკრომოლეკულა ერთმანეთის რეპლიკაციას აკატალიზებს. სავარაუდოდ, რეპლიკაცია თავდაპირველად ნელა და არაზუსტად ხდებოდა და მხოლოდ მოგვიანებით შეიძინა სიმუსტე, რაც თანამედროვე ორგანიზმებს ახასიათებთ. მეტიც, სხვადასხვა ოლიგონუკლეოტიდებს საკუთარი თავის რეპლიკაცია ნამდვილად შეუძლო. ცილების ჩამოყალიბებამდე არ იყვნენ ფენოტიპები, მხოლოდ გენოტიპები არსებობდნენ. მაშასადამე, პირველ გენებს ფუძე წყვილის თანამიმდევრობა არ სჭირდებოდა. ამ ფაქტიდან გამომდინარე, სკეპტიკოსების არგუმენტი, რომ ნუკლეინის მჟავის თანამიმდევრობის დაწყობა ძალიან არარელუურია, (ვთქვათ 4<sup>50</sup>-დან, 1 შესაძლებლობა 50 ფუძე წყვილის თანამიმდევრობისთვის) სწორი არ არის.

ცილოვანი ფერმენტების წარმოშობის პრობლემა დღემდე გადაუჭრე-

სურ. 5.1. მილერის აპარატი ადრეული დედამიწის გარემო პირობების სიმულირება ხდება. მეცნიერი ექსპერიმენტებში გახურების და კონდენსაციის უწყვეტი ციკლის საშუალებით პრებიოტურ ორგანულ შენაერთებს ქმნიდა







ლია. ეორშ ჟატემერის (1993) აზრით, ეს პროცესი მაშინ დაიწყო, როცა ამინომუაგის და ოლიგონუკლეოლის მოკლე თანამიმდევრობის შენაერთისგან შემდგარმა კოფერმენტმა, შედლო თვით-რეპლიკაცია რნმ-ის რიბოზიმების დახმარებით (სურ. 5.2). ბევრ თანამედროვე კონვნიმს ნუკლეოტიდური კომპონენტები მართლაც გააჩნია. საგარაუდოდ, შემდეგი ეტაპი იყო რამდენიმე ამგვარი ამინომუაგურ-ნუკლეოტიდური კოფერმენტის დაკავშირება. საბოლოო ჯამში რიბოზიმი რიბოსომად იქცა, კოფერმენტის ოლიგონუკლეოტიდური კომპონენტი -სატრანსპორტო რნმ-ად, ხოლო ამინომუაგების თანამიმდევრობები — კატალიზურ ცილებად. ლიპიდურ მემბრანებში მოქცეული ამგვარი მაკრომოლეკულების ნაკრები შესაძლოა პირველადი უჯრედების წინაპარი იყო, თუმცა ამ ეტაპსა და ჩვენთვის ცნობილ უჯრედს შორის კიდევ ბევრი თვისება ჩამოყალიბდა.

სურ. 5.2. სინთეზის და გენეტიკური კოდის წარმოშობის ჰიპოთეზა. ინფორმაციული რნმ-ის წინაპარი, რნმ-ის რიბოზიმი (მწვანე) უკავშირდება კოფერმენტს, რომელიც ამინომუაგისგან (AA) და მოკლე ოლიგონუკლეოტიდისგან შედგება. ოლიგონუკლეოტიდის სხვა რიბოზიმი (R<sub>1</sub>) უერთდება, რომელიც თავის მხრივ პრიმიტიული კოდის მიხედვით ოლიგონუკლეოტიდებს ამინომუაგებს უერთებს. ეს სისტემა ვითარდება ისეთ სისტემად, სადაც თანამედროვე რიბოსომის წინაპარი R<sub>2</sub> რიბოზიმი ამინომუაგებსერთმანეთთან აკავშირებს (After Maynard Smith and Szathmary, 1995).

**პრეკემბრიული პერიოდის სიცოცხლე**

**პროკარიოტები**

მეცნიერები 2,5 მილიარდი წლის წინანდელ არქაულ ერას და 2,5 მილიარდი — 542 მილიონი წლის წინანდელ პროტეროზოულ ერას აერთიანებენ, და **პრეკემბრიულ დროს** უწოდებენ. უძველეს ქანებში (3,8 მილიარდი წლით დათარიღებული) ქვანახშირის ნარჩენები გვხვდება, რაც შესაძლოა სიცოცხლის არსებობაზე მიუთითებს. *სიცოცხლის პირველი დადგენილი ფორმები 3,5 მილიარდი წლით თარიღდება* და ესენია ბაქტერიისმაგვარი მიკრონამარხები და ფენებიანი ნაყარი (სტრომატოლიტები; სურ. 5.3). ნაყარის სტრუქტურა ჰგავს თანამედროვე ციანობაქტერიებით (ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები) თბილი ზღვების ნაპირებზე შექმნილ ნაყარს.

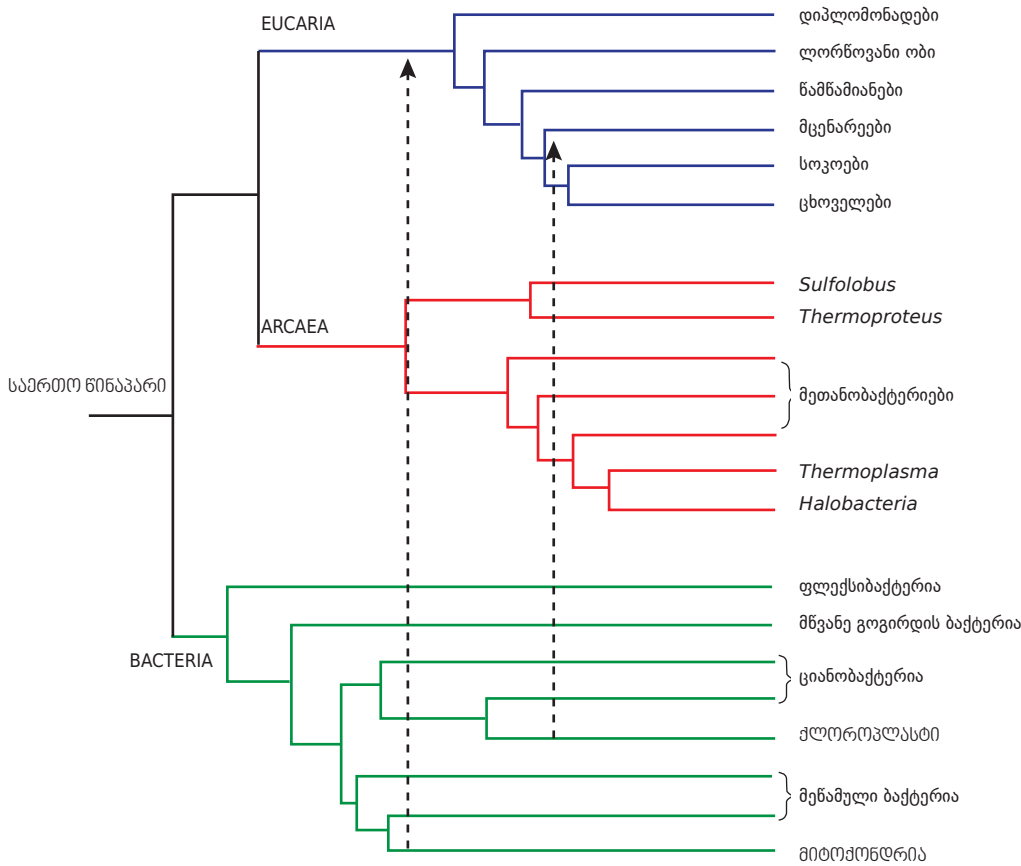
აღრეულ ატმოსფეროში ჟანგბადი მცირე რაოდენობით იყო, ამიტომ აღრეული ორგანიზმები ანაერობულები იყვნენ. მოგვიანებით ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებში და სხვა ბაქტერიებში *ფოტოსინთეზის უნარი განვითარდა და ატმოსფერო ჟანგბადით გამდიდრდა*. დაახლოებით 2,2 მილიარდი წლის წინ, ატმოსფეროში ჟანგბადის კონცენტრაცია მკვეთრად გაიზარდა, რისი მიზეზიც საგარაუდოდ გეოლოგიური პროცესები გახდა, რომელთა შედეგად ორგანული მატერიის დიდი რაოდენობა მიწაში ჩაიმარხა და დაჟანგვისგან დაცული გახდა (Knoll, 2003). ატმოსფეროში ჟანგბადის კონცენტრაციის მატებასთან ერთად ბევრმა ორგანიზმმა აერობული სუნთქვის უნარი გამოიმუშავა და უჯრედების დაჟანგვისგან დამცველი მექანიზმები შექმნა.



სურ. 5.3. ავსტრალია, Shark Bay (მვიგენის ყურე). თანამედროვე ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების მიერ შექმნილი სტრომატოლიტები. იგივე სტრუქტურები არქაული პერიოდის ქანებში გვხვდება (ატროის ფოტოსურათი).

*დღესდღეობით ცოცხალი არსებების კლასიფიცირება სამ „იმპერიად“ ანუ „სამეფოდ“ ხდება. ესენია Eucarya (ყველა ეუკარიოტული ორგანიზმი) და პროკარიოტების ორი ჯგუფი Archaea და Bacteria (იხ. სურ. 2.1). დაახლოებით 2 მილიარდი წლის ანუ სიცოცხლის ისტორიის ნახევარზე მეტის განმავლობაში პროკარიოტული სამეფოები დედამიწაზე ერთადერთი ცოცხალი სამყარო იყო. დღესდღეობით Archaea-ს ბევრი წარმომადგენელი ანაერობულია და ექსტრემალურ გარემოში, მაგალითად ცხელ წყაროებთან ცხოვრობს (ერთი-ერთი ამგვარი სახეობა ფერმენტ დნმ-პოლიმერაზას (ტაკ-პოლიმერაზას) წყაროა, რომელსაც თანამედროვე მოლეკულურ ბიოლოგიაში და ბიოტექნოლოგიაში იყენებენ PCR-ის (პოლიმერაზაციის ჯაჭვური რეაქცია), რექციის განსახრციელებლად). ბაქტერიების მეტაბოლური შესაძლებლობები ძალიან მრავალფეროვანია და ბევრ მათგანს ფოტოსინთეზის უნარი გააჩნია. პროკარიოტების და ეუკარიოტების*





**სურ. 5.4.** სიცოცხლის ხის ძირითადი განშტოებები. სურათზე ნაჩვენებია სამ „იმპერიას“ და მათში შემავალ ევოლუციურ შტოებს შორის ნათესაური კავშირების ჰიპოთეზა. ყურადღება მიაქციეთ ბაქტერიების ევოლუციური შტოებიდან მიტოქონდრიების და ქლოროპლასტების წარმოშობას. დამტრისხული ხაზები მიუთითებს ბაქტერიების და ადრეული ეუკარიოტების ევოლუციური შტოების ენდოსიმბიოზურ კავშირზე. (After Knoll 2003 and other sources.)

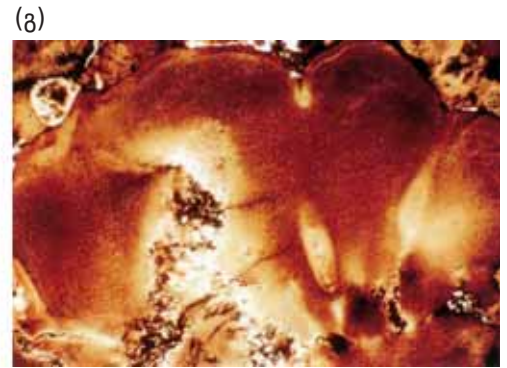
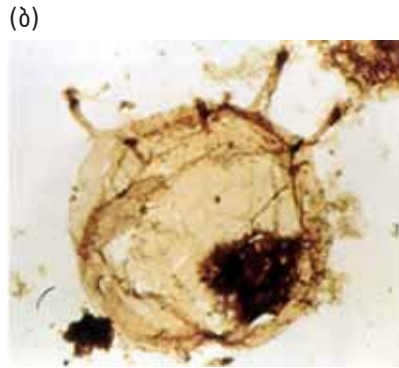
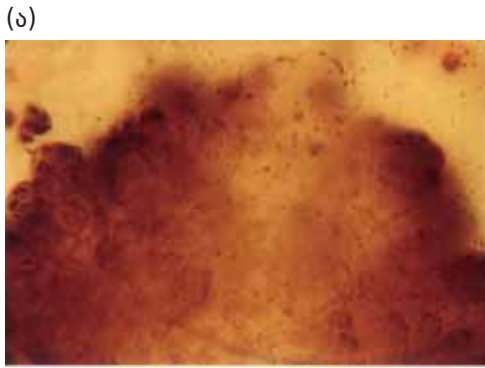
ბირთვული გენების მოლეკულურ-ფილოგენეტიკურმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ Eucarya და Archaea ერთმანეთის უფრო ახლო ნათესავები არიან, ვიდრე Bacteria-ს (სურ. 5.4.). მიუხედავად ამისა, დნმ-ს ზოგიერთი თანამიმდევრობა იმპერიების ნათესაურ კავშირებზე განსხვავებულ ინფორმაციას გვანვდის, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ სიცოცხლის ისტორიის ადრეულ პერიოდში, როდესაც კარგად განსაზღვრული, ერთიანი გენომები ჯერ კიდევ არ არსებობდა, გენების ლატერალური (ჰორიზონტული) გადაცემა ხშირად ხდებოდა (Woese 2000). მოგვიანებით უჩრედები იმდენად რთული და ინტეგრირებული გახდნენ, რომ უცხო დნმ-ის შეჭრა მათ საკუთარ დნმ-ში მათი ფუნქციონირების შესაძლებლობას დააქვეითებდა.

**ეუკარიოტები**

სიცოცხლის ისტორიის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი მოვლენა არის ეუკარიოტების წარმოშობა. ეუკარიოტებს უჩრედული ჩონჩხი, განსხვავებული ქრომოსომების მქონე ბირთვი და მიტოზური თითისტარა მოეპოვებათ. ეუკარიოტების უმეტესობში მიმდინარეობს მეიოზი, რაც ორგანიზმული რეკომბინაციის და სქესობრივი გამრავლების საფუძველია. თითქმის ყველა ეუკარიოტს მიტოქონდრია გააჩნია, ხოლო ზოგიერთს ქლოროპლასტებიც აქვს. ზოგიერთი ერთუჩრედიან ეუკარიოტს, მაგალითად ნაწლავის პარაზიტს *Giardia*-ს მიტოქონდრიები არ გააჩნია, თუმცა მის ბირვულ ქრომოსომებში არიან სხვა ეუკარიოტების გენების ჰომოლოგიური გენები, რაც მათ წინაპრებში მიტოქონდრიის არსებობაზე მიუთითებს (მიტოქონდრიიდან ბირთვში გენების გადასვლა კარგად აღწერილი მოვლენაა, ის დადგენილია საფუარის ექსპერიმენტულ პოპულაციაში).

*მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები არიან შთამომავლები იმ ბაქტერიების, რომლებიც მოხვდნენ პროტო-ეუკარიოტებში და შემდგომში მათი ენდოსიმბიონტები გახდნენ* (Margulis, 1993; Maynard Smith and Szathmary, 1995), (იხ. სურ. 5.4). ეს ორგანელები ბაქტერიებს ულტრასტრუქტურით და დნმ-ს თანამიმდევრობებით გვანან. მიტოქონდრია მწვანე ბაქტერიებისგან იღებს სათავეს (ეს ჯგუფი მოიცავს *E.coli*-ს), ხოლო ქლოროპლასტები ეუკარიოტების რამდენიმე განცალკევებულ კლადში გვხვდება, რაც ნიშნავს, რომ ისინი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებისგან 6-9-ჯერ წარმოიშვნენ. მურა წყალმცენარეებს, დიატომებს და ზოგიერთ სხვა ეუკარიოტს მეორეული და მესამეული ქლოროპლასტებიც აქვთ. მათი უჩრედები ეუკარიოტული ენდოსიმბიონტის შთამომავლობას შეიცავს, რომლებშიც ქლოროპლასტი ციანობაქტერიებისგან წარმოიქმნა.

ბიოქიმიის მონაცემები ადასტურებს, რომ ეუკარიოტები დაახლოებით 2,7 მილიარდი წლის წინ განვითარდნენ, თუმცა ეუკარიოტის უძველესი ნამარხი დაახლოებით 1,5 მილიარდი წლით თარიღდება (სურ. 5.5). ეუკარიოტებმა დივერსიფიკაცია სწრაფად განიცადეს, რასაც სავარაუდოდ ამოტის ხელმისაწვდომობის ზრდამ



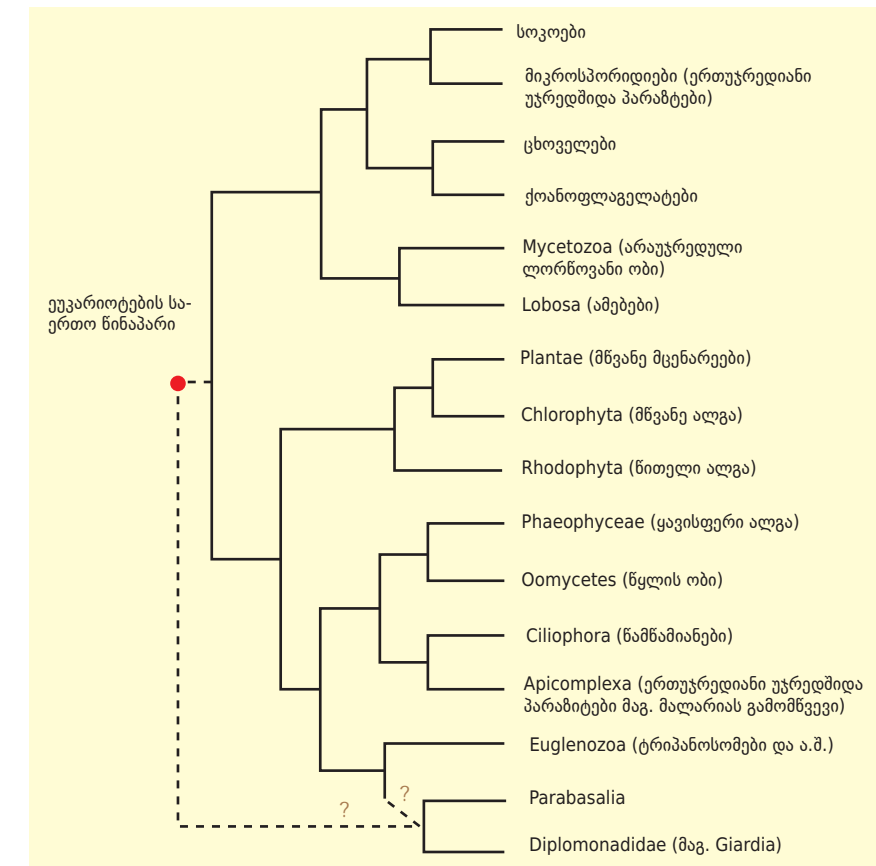
**სურ. 5.5. პროტეროზოული ერის ზოგიერთი ნამარხი.**  
 (ა) ლურჯ-მწვანე წყალმცენარე *Eontophyialis*-ის 1,5 მილიარდი წლით დათარიღებული კოლონია. (ბ) ერთუჯრედიანი, ეუკარიოტული წყალმცენარე *Tappania* (ზღვის ერთუჯრედიანი გადაშენებული ორგანიზმი) 1,5 მილიარდი წლის შრეში. ჩრდილოეთ ავსტრალია. (გ) გვიანი პროტეროზოული ერის მრავალუჯრედიანი წითელი წყალმცენარე (Photographs courtesy of A.H.Knoll).

შეუწყო ხელი. ეუკარიოტებში უფრო მეტი ევოლუციური შტო შედის, ვიდრე ხუთივე სამეფო, რომლებსაც ადრე გამოყოფდნენ მეცნიერები. „ალგა-წყალმცენარეების“ და „ერთუჯრედიანების“ ევოლუციურ შტოებს შორის ისეთივე შორეული ნათესაური კავშირია, როგორც არის Plantae, Fungi და Animalia სამეფოებს შორის (სურ. 5.6). ცხოველები და სოკოები ერთმანეთთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან, ვიდრე ეუკარიოტების სხვა ძირითად ევოლუციურ შტოებთან.

წარმოშობიდან დაახლოებით 1 მილიარდი წლის განმავლობაში, თითქმის ყველა ეუკარიოტი ერთუჯრედიანი იყო და მათი მრავალი ევოლუციური შტო დღესაც ერთუჯრედიანია. სიცოცხლის ისტორიის კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი მოვლენაა რამდენიმე ევოლუციურ შტოში მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების დამოუკიდებელი ევოლუცია. მრავალუჯრედიანობა ორგანიზმის დიდი ზომისა და ორგანოთა დახვეწილი სისტემის ჩამოყალიბების წინაპირობაა. ქსოვილებისა და ორგანოების ევოლუცია გენების რეგულირების ევოლუციას საჭიროებს; ეს არის გზა, რომლითაც ხდება სხვადასხვა უჯრედებში სხვადასხვა გენების გამოვლინების (ექსპრესიის) რეგულირება.

**სიცოცხლე პროტეოზოულ ერაში**

მრავალუჯრედიანი ცხოველების უძველესი ნამარხები დაახლოებით 640 მილიონი წლისაა. გვიანი პროტეროზოული და ადრეული კემბრიული პერიოდის უძველესი ცხოველების ნამარხები ცნობილია ედიაკარული ფაუნის სახელით.



ამ ცხოველების უმეტესობას რბილი სხეული ჰქონდა, არ გააჩნდა ჩონჩხი და ზღვის ფსკერს ემაგრებოდა ან დაცოცავდა (სურ. 5.7). მათი კლასიფიკაცია რთულია გვიანი პერიოდის ცხოველების კლასიფიკაციის მიხედვით, თუმცა ზოგიერთი Cnidaria-ს (მსუსხავები-ნაწლავღრუიანები) და Bilateria-ს (ორმაგი სიმეტრიის მქონე) წინაპარი ჯგუფებია.

**სიცოცხლე პალეოზოურ ერაში: კემბრიული აფეთქება**

პალეოზოური ერა დაახლოებით 542 მილიონი წლის წინ, კემბრიული პერიოდით იწყება. პირველი 10 მილიონი წლის განმავლობაში ცხოველთა მრავალფეროვნება უმნიშვნელო იყო, თუმცა შემდეგი 10-25 მილიონი წლის განმავლობაში თითქმის ყველა თანამედროვე ტიპი, ჩონჩხიანი მღვის ცხოველების კლასები, ასევე მრავალი გადაშენებული ჯგუფი ჩნდებიან ნამარხებში. დროის ამ შუალედში ჩნდებიან brachiopoda (მხარფეხიანები) (სურ. 5.8ა), ტრილობიტები (სურ. 5.8ბ) და ფესსასხრიანების

**სურ. 5.6.** ეუკარიოტების ძირითადი ევოლუციური შტოების ფილოგენეტიკური დანაშ-ს თანამიმდევრობის ყურდნობა. ტრადიციულ კლასიფიკაციაში ამ ევოლუციური შტოებიდან მხოლოდ რამდენიმეა აღიარებული როგორც „სამეფო“. მიტოქონდრიის არმქონე ერთუჯრედიანი პარაბტების Parabasalia და Diplomonadida-ს ამ ხეზე მდებარეობა უცნობია (After Baldauf et al. 2000 and McGrath and Katz 2004.)

(ა)



(ბ)



სურ. 5.7. ედიაკარანის ფაუნის წევრები. (ა) *Mawsonites spriggi* შესაძლოა იყო მსუსხავი (ნაწლავრუიანი) და მღვის ანემონების ნათესავი, თუმცა ეს ფაქტი დადგენილი არ არის. (ბ) ჭისმაგვარ *Dickinsonia costata*-ს და გვიანი პერიოდის ცხოველებს შორის ნათესაური კავშირი უცნობია. (ა © The natural History Museum, London; ბ © Ken Lucas/Visuals Unlimited)

სხვა კლასები, ასევე მრავალრიცხოვანი კლასები მოლუსკების, ეკალკანიანების და სხვა. ბრიტანული კოლუმბიის ბიორჯისის თიხიან ფიქალებში კარგად შემონახული კამბრიული ფაუნა გვხვდება (სურ. 5.9 და თავის დასაწყისში მოყვანილი ფოტოსურათი). კამბრიული ფაუნა მათი შორეული შთამომავლობისგან საკმაოდ განსხვავებულ ცხოველებს მოიცავს. კამბრიული დივერსიფიკაციის შედეგად უძველესი უცხო ხერხემლიანები გაჩნდნენ. ეხლახანს აღმოჩენილ კამბრიულ *Haikouichtyis*-ს აქვს თვალები, ლაყჩის ჯიბე, ქორდა, სეგმენტირებული კუნთები და სხვა ნიშნები, რომლებიც სალამანდრების ლარებს მოგვაგონებენ (სურ. 5.10ა; Shu et al. 2003). გვიანი კამბრიული პერიოდის კონოდონტებს უკრედეული ძვლის კბილები აქვთ (სურ. 5.10ბ). ცხოველთა სხეულის განსხვავებული აგებულებებიც (რასაც გერმანულად „Bauplane“ ანუ „კონსტრუქციის გეგმა“ ეწოდება) სწორედ კამბრიულ პერიოდში ჩამოყალიბდა და შესაძლოა, რომ ეს მოვლენა სიცოცხლის ისტორიაში ყველაზე დრამატული ადაპტური რადიაცია არის.

კამბრიულ პერიოდში მომხდარ დივერსიფიკაციას **კამბრიული აფეთქება** ეწოდება და მისი მიზეზები გაცხოველებული კამათის საგანია (Erwin, 1991; Lipps adm Signor, 1992). როგორ და რატომ მოხდა ამდენი ცვლილება დროის მოკლე პერიოდში? გრეგორი ვრეიმ და მისმა კოლეგებმა (1996) თანამედროვე ცხოველების ტიპების დნმ-ს თანამიმდევრობის დივერგენციის მოლეკულური საათი გამოიყენეს და დაამტკიცეს, რომ ტიპები სათავეს ნამარხებში აღმოჩენამდე კარგა ხნით ადრე, კერძოდ 1000 მილიონი წლის წინ იღებენ. „აფეთქებამდე“ ცხოველთა უმეტესობას ჩონჩხი არ ჰქონდა ან ძალიან მცირე ზომის იყო და მათი პრეკამბრიული პერიოდის ნარჩენები შემონახული არ არის. მაშასადამე, კამბრიული აფეთქება კლადებში მომხდარი სწრაფი დივერსიფიკაციაა, რაც ბევრად უფრო ადრე დაიწყო. კამბრიული აფეთქება ნიჟარებისა და ჩონჩხების ევოლუციასაც მოიცავს. გენეტიკის და ეკოლოგიის კომბინაცია ალბათ წარმოადგენდა ამგვარი დივერსიფიკაციის მიზეზს (Knoll and Carroll, 1999; Knoll, 2003). სხეულის ნაწილების განსხვავებამე პასუხისმგებელმა მარეგულირებელმა გენებმა (როგორიცაა ჰოქსის გენები; იხ. მე-20 თავი) ამ პერიოდში განიცადეს ძირული ევოლუციური ცვლილება. გარდა ამისა, არქაული ერის ედიაკარანის ცხოველების გადაშენებამ, რაც შესაძლოა ჟანგბადის ნაკლებობით იყო გამოწვეული, კონკურენციისგან გაანთავისუფლა გადარჩენილი ცხოველები. მათ მიეცათ გამრავალფეროვნების საშუალება, ისევე, როგორც ეს მოხდა ძუძუმწოვრების შემთხვევაში დინოზავრების გადაშენების შემდეგ (იხ. მე-7 თავი).

მოლეკულურ-ფილოგენეტიკური კვლევების თანახმად, ცხოველები ყველაზე ახლო ნათესაურ კავშირში არიან ერთუჯრედიან ქოანოფლაგელატებთან. ღრუბელებს (ტიპი Porifera — ღრუბელები) ქოანოფლა-

(ა)

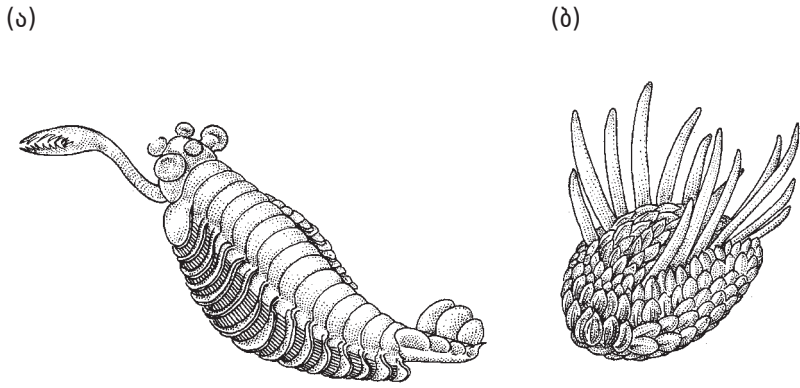


(ბ)



სურ. 5.8. კამბრიული აფეთქებისას გაჩენილი ცხოველების ორი ჯგუფი. (ა) დევონური პერიოდის მხარფეხიანი (*Muscrospirifer*, მხარფეხიანების ტიპი). მხარფეხიანებს ნიჟარა გააჩნიათ, თუმცა ნამდვილი ორსაგდულიანების ანუ ტიპი Mollusca-ს (მოლუსკები) ნათესავები არ არიან. დღესდღეობით მხარფეხიანების მხოლოდ რამდენიმე სახეობაა შემორჩენილი. (ბ) სილურული პერიოდის ტრილობიტი *Calymene blumenbachii*. ტრილობიტები ფესხასრიანთა ჯგუფია და პალეოზოოლოგურ ერაში მოხდა მათი გამრავლფეროვნება. პერმული პერიოდის მიწურულს ეს ჯგუფი გადაშენდა (ა Foto by David McIntyre; ბ © The Natural History Museum, London.)





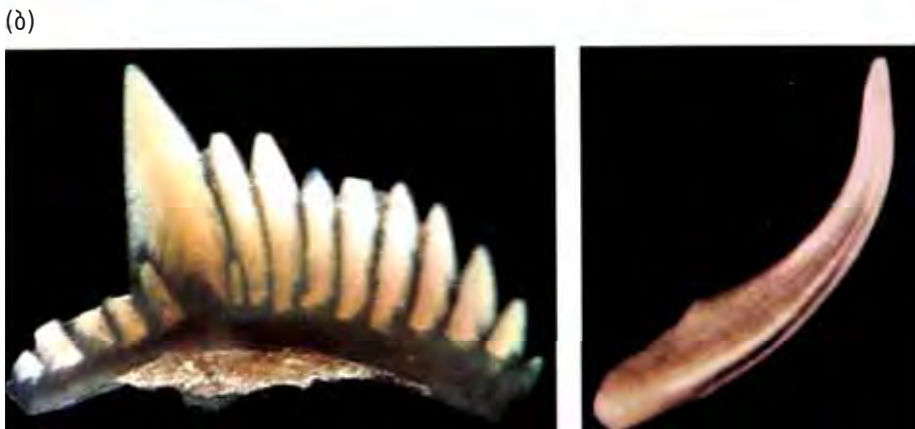
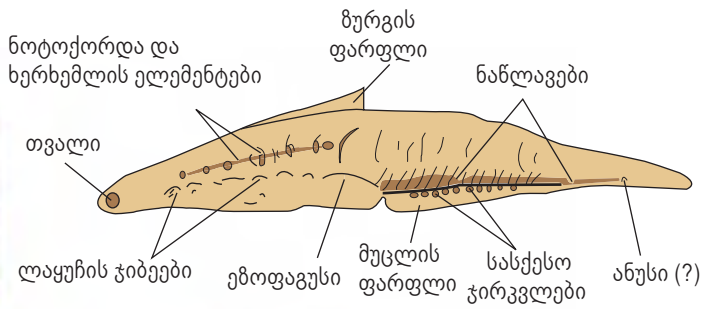
სურ. 5.9. კემბრიული პერიოდის ბიორჯესის თიხიან ფიქალებში ორი ცხოველის რეკონსტრუქცია. (ა) *Opabinia* სავარაუდოდ ფეხსახსრიანია. (ბ) *Wiwaxia* სავარაუდოდ რგოლოვან ჭიებს ენათესავება. მრავალი ნამარხიდან მიღებული ნიშნები ერთ მხატვრის მიერ დახატულ ერთ სურათზე შეიძლება გამოისახოს. ამ სურათზე ცხოველის სტრუქტურა უკეთესად იქნება ნაჩვენები, ვიდრე ცალკეული ნამარხის ფოტოსურათზე. სწორედ ამიტომ ამ თავში განხილული ტაქსონები უფრო ხშირად მხატვრების ნახატებით არის გამოსახული და არა ფოტოსურათებით (Drawings by Marianne Collins, from Gould 1989.)

ლიანები, გარსიანები და ამფიოქსუსი — ლანცეტა). პირველადპირიანები ორ ძირითად კლასად დაიშალა: 1) Ecdysozoa ცხოველები, რომლებიც კანს ცვლიან (ფეხსახსრიანები, ნემატოდები და ზოგიერთი უფრო მცირე ტიპი) და Lophotrochozoa -სპირალებიანი (მოლუსკები, რგოლოვანი ჭიები, მხარფეხიანები და სხვა ჯგუფები). კემბრიული პერიოდის მინერულს (500 მილიონი წლის წინ) მასიური გადაშენება მოხდა. ტრილოიტების 90 კემბრიული პერიოდის ოჯახიდან უმეტესობა გადაშენდა, ხოლო კანეკლიანების რამდენიმე კლასი გადაშენდა. სტივენ ჯეი გულდის (1989) თანახმად, თუ გადაშენდებოდნენ უძველესი ხერხემლიანები, ჩვენც დღეს არ ვიარებდით. იგივე შეიძლება ითქვას ისტორიის შემდგომ პერიოდზე. თუ ჩვენი ევოლუციური შტო გადაშენებულთა შორის მოხვდებოდა, მაშინ ადამიანები დღეს ვერ იარსებებდნენ, და ალბათ ჩვენი მონათესავე ფორმებიც დღეს არ იქნებოდნენ.

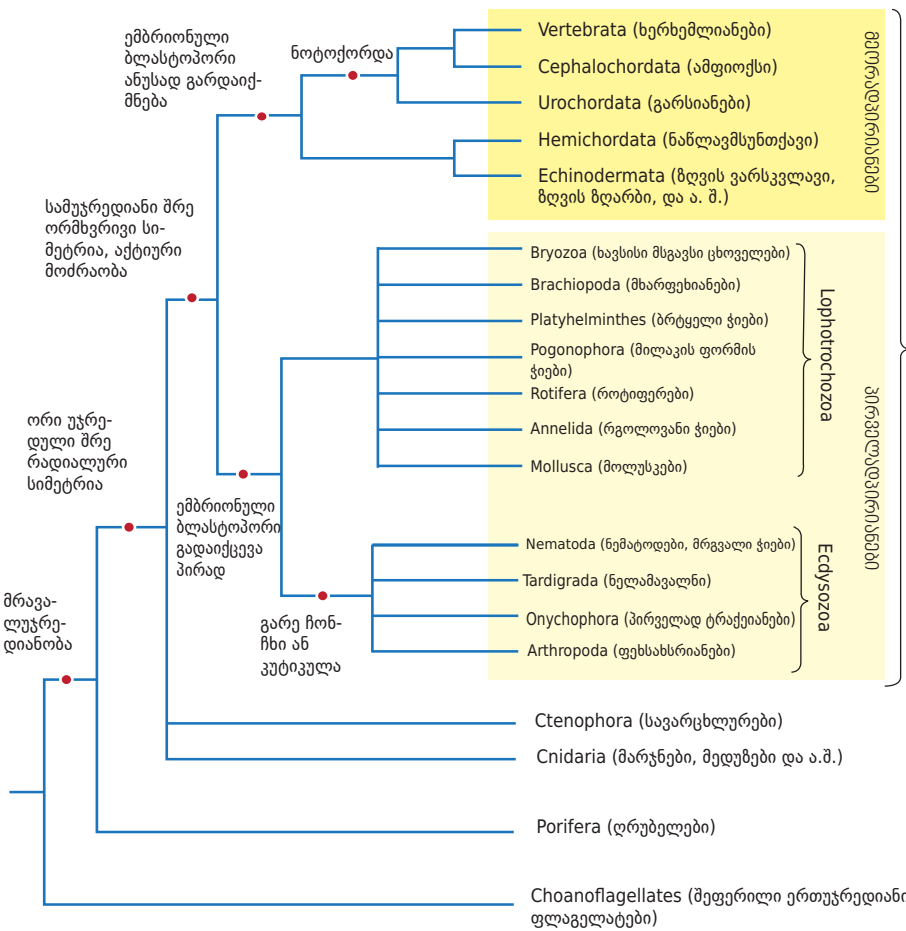
**სიცოცხლე პალეოზოურ ერაში: ორდოვიკულიდან დეკონურ პერიოდადღე**

**ზღვის სიცოცხლე**

ორდოვიკულ პერიოდში (488-444 მილიონი წელი) ცხოველთა მრავალმა ტიპმა დივერსიფიკაცია განიცადა და ბევრ ახალ კლასსა თუ რიგს დაელო სათავე, მათ შორის კანეკლიანების 21 კლასს (სურ. 5.12). ეს კლასები



სურ. 5.10. კემბრიული პერიოდის უძველესი ხერხემლიანები. (ა) ადრეული კემბრიული პერიოდის უძველესი ხერხემლიანის *Haikouichthys* ფოტოსურათი და ნახატი. ნახატზე გამოსახულია თვალი, ქორდა, ხერხემლის ელემენტები, მურგის ფარფლი, საჭმლის მომწელებელი ტრაქტი ეზოფაგუსი, ლაყჩის ჭიბები და ანუსი, ანუსი ხერხემლიანების პოსტანალური კულის რეგიონის თვისებებს ასახავს. (ბ) კემბრიული პერიოდის კონოლონტების ძვლოვანი, კბილის მაგვარი სტრუქტურა. კონოლონტები წვრილი, უფარფლო ქორდიანები იყვნენ, რომელთაც როგორც ჩანს უყბო ხერხემლიანებთან ნათესაური კავშირი ჰქონდათ (a photo courtesy of D. G. Shu, after Shu et al. 2003; ბ courtesy of James Davison, M.D.)

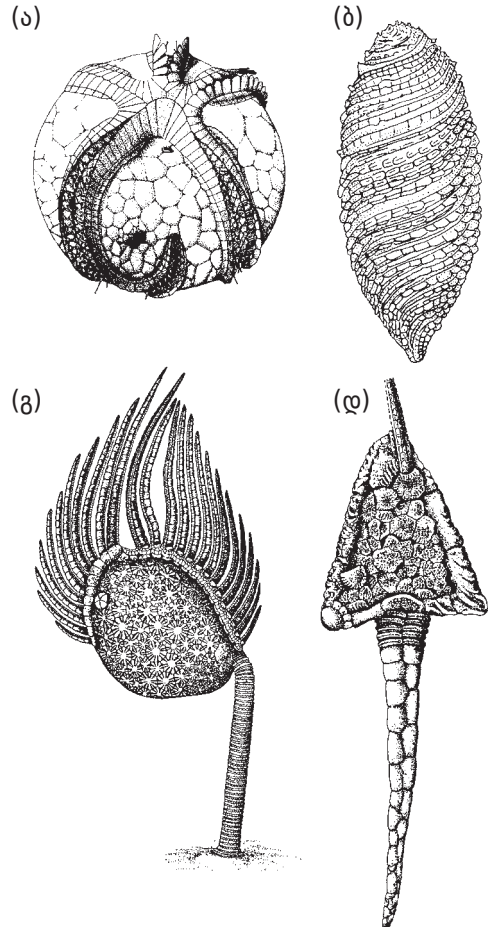


სურ. 5.11. ბოლო დროს ცხოველთა ტიპების ნათესაური კავშირის დადგენა ეფუძნება რიბოსომული რნმ-ის მაკოლირებული გენების თანამიმდევრობის შესწავლას. ზოგიერთი კავშირი ნათელი არ არის და განუსაზღვრებელი პოლიტომიებით არის გამოსახული (ანუ, ერთი სათავიდან მომავალი რამდენიმე განშტოება სრულიად დიქტომური განშტოების სანაცვლოდ, რომელიც სურათზე მეორადპირიანების ევოლუციურ შტოში გვხვდება). (After Adoutte et al. 2000)

ორმხვრივი სიმეტრიაში

ერთმანეთისგან და კანეკლიანების ჯერ კიდევ შემორჩენილი 5 კლასისგან (მაგ. ზღვის ვარსკვლავებისგან და ზღვის ზღარბებისგან) განსხვავდებოდნენ. კემბრიული პერიოდის დომინანტურმა ჯგუფებმა მრავალფეროვნება ვერ აღადგინეს, ამიტომ ორდოვიკული პერიოდის ფაუნა კემბრიული პერიოდის ფაუნისგან მკვეთრად განსხვავდებოდა. ორდოვიკული პერიოდში მცხოვრები ცხოველების უმეტესობა ეპიფაუნური (ზღვის ფსკერზე მცხოვრები) გახლდათ, თუმცა ზოგიერთმა ორსაგულლიანმა (ზღვის მოლუსკებმა და მათმა ნათესავებმა) ბენტოსური ფაუნის (სოროების თხრა) თვისება შეიძინა. ამ პერიოდის ძირითადი მტაცებლები ზღვის ვარსკვლავები და ნაუტილუსის მაგვარი მოლუსკები (ნიჟარის თევზების მოლუსკები ანუ კალმარების მონათესავე მოლუსკები) იყვნენ. რიფები მარჯნის ორი ჯგუფისგან შედგებოდა და მის შექმნაში მონაწილეობას იღებდნენ ღრუბელები, ხავსულები და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები. ორდოვიკული პერიოდი მასიური გადაშენებით დასრულდა, რომლის მასშტაბი ყველა დროის მიხედვით სიდიდით მეორეა. გადაშენება საგარაუდოდ ტემპერატურის დაცემამ და ზღვის დონის კლებამ გამოიწვია, რამაც კონტინენტების პოლარულ რეგიონებში მყინვარების გაჩენა განაპირობა.

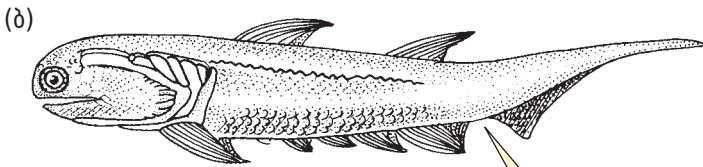
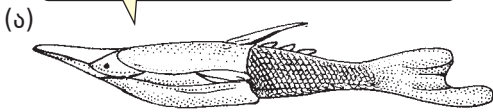
ორდოვიკული პერიოდში უცხოების ჯგუფი წარმოიშვა, მასიურ გადაშენებას გადაურჩა და მოგვიანებით დივერსიფიკაციას შეძლო. სუბოები, როგორცაა Heterostraci, თევზის მაგვარი, კანის მყარი საფარის მქონე ხერხემლიანები იყვნენ, რომელთაც ყბები და წყვილი ფარფლი არ ჰქონდათ (სურ. 5.13ა). სილურულში (439-408 მილიონი წელი) უცხოებს პირველი ჩვენთვის ცნობილი ყბიანები შეურთდნენ. ყბიანები ყბების და წყვილი ფარფლის მქონე, ზღვაში მცხოვრები ხერხემლიანები იყვნენ (სურ. 5.13ბ,გ). ეს ჯგუფები გამრავალფეროვნებას სილურული პერიოდის მიწურულს და ევოლუციურ ისტორიისთვის დრამატულ დევონურ პერიოდშიც (408-354 მილიონი წელი) განაგრძობდა. იმავე პერიოდში ნაუტილუსებმა დასაბამი მისცეს ამონოიდების — ნიჟარის მქონე თავფეხიანების წარმოშობას. თავფეხიანები გადაშენებულ ცხოველებს შორის ერთ-ერთ ყველაზე მრავალფეროვან ჯგუფს წარმოადგენ (სურ. 5.14).



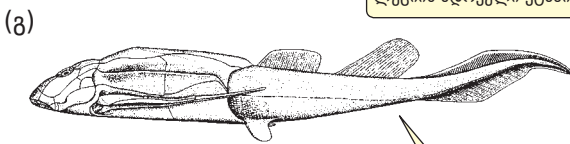
სურ. 5.12. კანეკლიანების კლასები პალეოზოური ერის მიწურულს გადაშენდნენ. მათ შორის არიან (ა) Edriasteroidea, (ბ) Helicoplacoidea, (გ) Paracrinoidea და (დ) Homoiostelea (ა, გ, დ from Broadhead and Waters 1980; ბ after Moor, 1966).



უცბობებს ყბები და წყვილი ფარფლი არ ჰქონდათ. დევონური პერიოდის ამ სახეობას მყარი გარეგანი ჯავშანი ჰქონდა



Acanthodian-ს მუცლის მხარეს ფარფლის მაგვარი სტრუქტურის მქონე ხუთი წყვილი დანამატი ჰქონდა. ეს შეიძლება წყვილი დანამატების ევოლუციის ადრეული ეტაპი იყოს



Placoderma (ჯავშნიანებს) ჰქონდათ ყბები, წყვილი კიდურები და სხეული დაფარული იყო ჯავშანით.

სურ. 5.13. პალეოზოური ერის გადაშენებული ხერხემლიანების კლასები. (ა) უცბობები (უცბო ხერხემლიანი), კლასი Heterostraci (დევონური პერიოდი, *Pteraspis*). (ბ) ყბიანი ხერხემლიანები კლასი Acanthodii (აკანტოიდები ან ეკალკილიანები) (დევონური პერიოდი, *Climacodus*). (გ) ჯავშნიანები (დევონური პერიოდი, *Bothriolepis*) [(ა) after Romer, 1966; (ბ) after Romer and Parsons, 1986; (გ) after Carroll, 1988]

ძვლოვანი თევზების (Osteichthyes) ორი ქვეკლასი დევონურ პერიოდში პირველად გვხვდება. ესენია მტევანფარფლიანები (Sarcopterygii) სადაც შედიოდნენ მრავალრიცხოვანი ორმაგად მსუნთქავები და რიპიდისტიები (ოთხფეხიანების წინაპრები) (იხ. მე-4 თავი), და სხვიფარფლიანები. ამ უკანასკნელებმა მოგვიანებით დივერსიფიკაცია განიცადეს და თანამედროვე თევზების უდიდეს ჯგუფს წარმოადგენენ.

**სიცოცხლე ხელები**

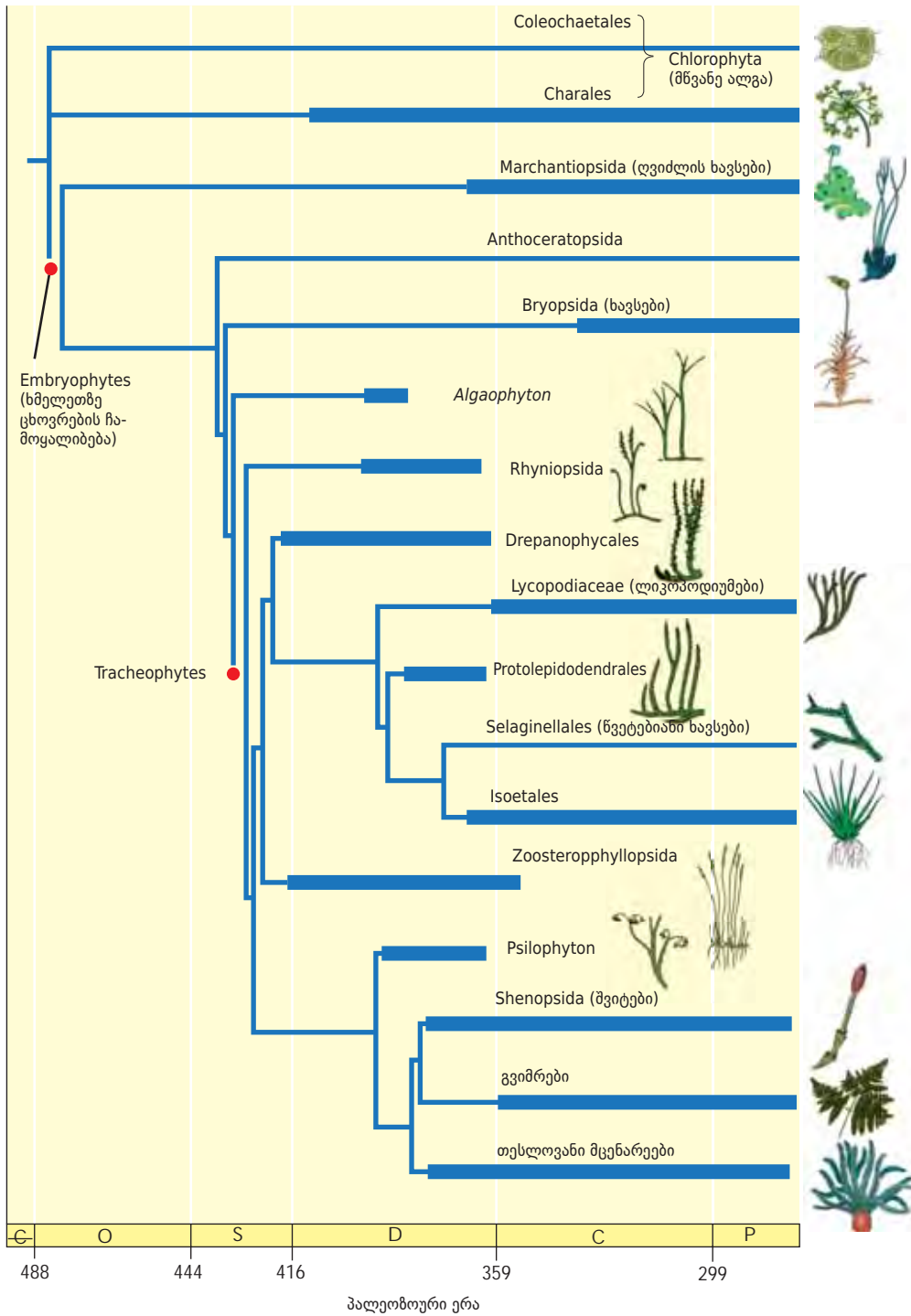
ხმელეთის მცენარეები, მათ შორის ხავსები, ღვიძლის ხავსი და ტრაქეოფიტები (ჭურჭლოვანი მცენარეები), მწვანე წყალმცენარეებისგან (Chlorophyta) წარმოშობილი მონოფილეტური ჯგუფია (სურ. 15.15; Kenrick and Crane, 1997 ა.ბ). ხმელეთზე ცხოვრება გარე ზედაპირის და წყალგამტარი სპორების ევოლუციას საჭიროებდა, ასევე საჭიროებდა სტრუქტურების განვითარებას, რომლებიც მცენარის „სხეულს დაიჭერდა“, მცენარის სხეულში წყლის გატარებისთვის საჭირო ჭურჭლოვან ქსოვილს და გამოშრობისგან დაცულ შინაგან სასქესო ორგანოებს. ხმელეთზე მცხოვრები ორგანიზმების ნარჩენებიდან უძველესია შუა ორდოვიკული პერიოდის ძალიან პატარა მცენარეების



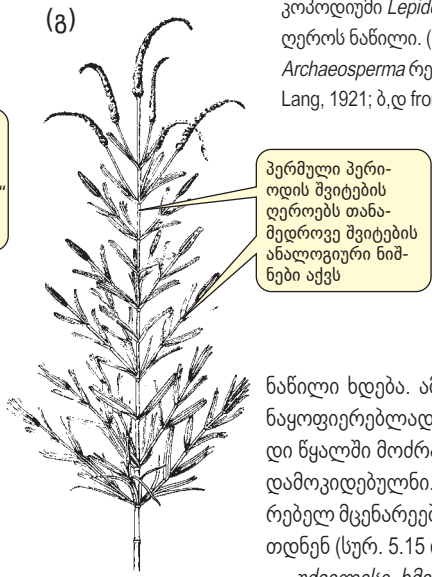
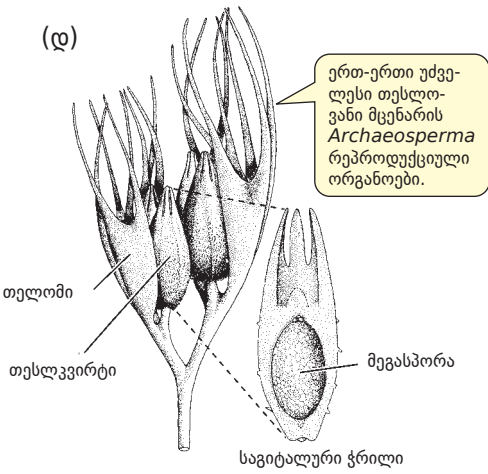
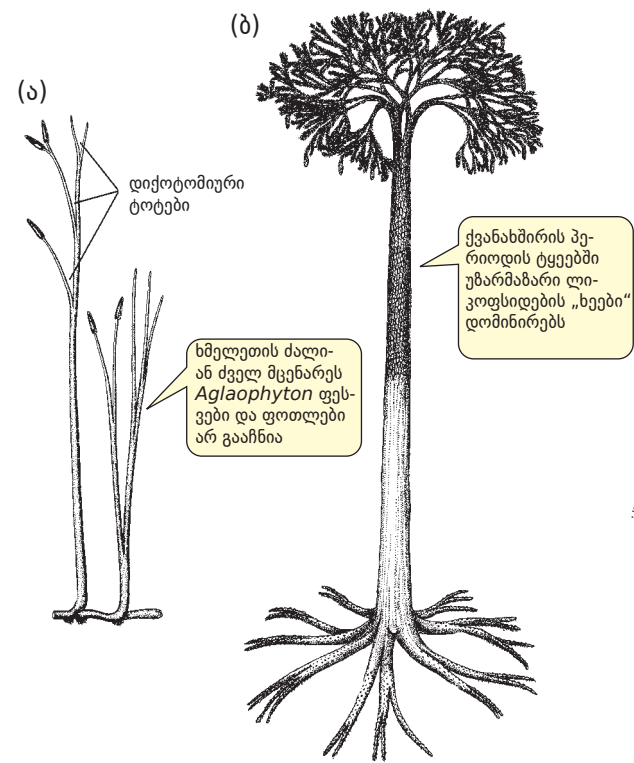
სურ. 5.14. ამონიიდები და ნაუტილოიდები. თავფეხიანი მოლუსკის კალმარის მაგვარ ორგანიზმს ნიჟარა ფარავს. (ა-გ) ამონიიდის ნიჟარის სამი განსხვავებული ფორმა. (ა) მიკრონიჟარის მქონე მოლუსკი *Aulacostephanus* (გვიანი იურული პერიოდი). (ბ) *Nostraceras*-ს (გვიანი ცარცული პერიოდი) ნიჟარა უცნაურად არის დახვეული. (გ) *Maorites* (გვიანი ცარცული პერიოდი). ანტარქტიდაში აღმოჩენილი ნამარხი. (დ) ორთოკონუსური (სწორი კონუსისფორმის ნიჟარის მქონე) ნაუტილოიდი იგივე ჯგუფს ეკუთვნის, რასაც თანამედროვე *Nautilus*. ამ ცხოველების ნიჟარა დახვეული არ არის (Photos © the Natural History Museum)



სპორები და სპორების მატარებელი სტრუქტურები (სპორანგიუმები), რომლებიც ნაწილობრივ ენათესავებიან თანამედროვე ღვიძლის ხავსებს (Wellman et al. 2003). შუა სილურულ პერიოდში მცირე ზომის ჭურჭლოვანი მცენარეები გაჩნდნენ. მათი სიმაღლე 10სმ-ზე ნაკლები იყო, ხოლო მოკლე, უფოთლო, დიქოტომიურად დატოტვილი ღეროების ბოლოზე სპორანგიუმები იყო განლაგებული. ამ მცენარეებს ნამდვილი ფესვები არ გააჩნდათ (სურ. 5.16ა). დევონური პერიოდის მიწურულს ხმელეთის მცენარეების დივერსიფიკაცია მოხდა, რის შედეგადაც გვიმრები, ლიკოპოდიუმები (სურ. 5.16ბ) და შვითები (სურ. 5.16გ) გაჩნდნენ. ზოგიერთი მათგანი მოზრდილ ხეს ჰგავდა. უძველეს ჭურჭლოვან მცენარეებში სასიცოცხლო ციკლის ჰაპლოიდური ფაზა (გამეტოფიტი), რომელიც წარმოქმის კვერცხუჯრედებს და სპერმატოზოიდებს, ისეთივე რთული იყო, როგორც დიპლოიდური ფაზა (სპოროფიტი), რომლის დროს მეიოზის შედეგად ჰაპლოიდური სპორები წამოიქმნება. გვიანი პერიოდის მცენარეებში გამეტოფიტი რედუცირებულია და სასიცოცხლო ციკლის მცირე, შეუმჩნეველი



სურ. 5.15. ხმელეთის მცენარეების ძირითადი ჯგუფების და მათი ყველაზე ახლო ნათესავების, მწვანე წყალმცენარეების (Chlorophyta), ფილოგენეზი და პალეობოტანიკური ნამარხების დროში განაწილებას გვიჩვენებს. Coleochaetales-ს და Charales-ს (მწვანე წყალმცენარეების ორ ჯგუფს), ასევე ღვიძლის ხავსებს, ხავსებს, ლიკოპოდიუმებს, სელაგინელებს, Isoetales-ებს, შვითებს, გვიმრებს და თესლოვან მცენარეებს თანამედროვე წარმომადგენლები გააჩნიათ (After Kenrick and Crane, 1997a).



**სურ. 5.16.** პალეოზოური ერის მცენარეები გამოსახული სხვადასხვა მასშტაბით. (ა) დევონური პერიოდის *Aglaophyton*-ის სიმაღლე 10სმ-ზე ნაკლებია. (ბ) ქვანახშირის პერიოდის მოზრდილი ლიკოპოდიტები *Lepidodendron*. (გ) პერმული პერიოდის შვითის ხის ღეროს ნაწილი. (დ) დევონური პერიოდის თესლოვანი მცენარის *Archaeosperma* რეპროდუქციული ორგანოები. (ა from Kidston and Lang, 1921; ბ, დ from Stewart, 1983; გ from Boureau, 1964)

ნაწილი ხდება. ამგვარი მცენარეების კვერცხუცრედის გასაწყობიერებლად საჭიროა წყალი, ვინაიდან სპერმატოზოიდული წყალში მოძრაობს. ამიტომ ეს მცენარეები წყალზე იყვნენ დამოკიდებულნი. გვიან დევონურ პერიოდში სპორების მატარებელ მცენარეებს პირველი თესლოვანი მცენარეები შეუერთდნენ (სურ. 5.15 და 5.16დ).

უძველესი ხმელეთის ფეხსახსრიანი ცხოველები ცნობილია ადრეული დევონური პერიოდიდან. ისინი ორ ჯგუფად იყოფიან და თითოეული ჯგუფის წინაპარი ზღვის არსებია. დევონური პერიოდის ქელიცერიანებში შედიოდნენ ობობები, მორიელები, ტკიპები და რამდენიმე სხვა ჯგუფი. უძველეს მანდიბულიანებში შედიოდნენ დეტრიტი მკვებავი მრავალფეხები, მტაცებელი ორმოცფეხები და პრიმიტიული, უფრო მწერები. იხტიოსტეგეიდი *ამფიბიები უძველესი ხმელეთის ხერხემლიანები და ტეტრაპოდები იყვნენ*, რომლებიც გვიან დევონურ პერიოდში მტევანფარფლიანი თევზებისგან წარმოიშვნენ (იხ. მე-4).

**სიცოცხლე პალეოზოურ ერაში: ქვანახშირის და პერმული პერიოდი**

**სიცოცხლე ხმელეთზე**

ქვანახშირის პერიოდის განმავლობაში (354-290 მილიონი წელი) კონტინენტები შეერთდნენ და სამხრეთ ნახევარსფეროში სუპერკონტინენტი გონდვანა წარმოიშვა, ხოლო ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში რამდენიმე მცირე ზომის კონტინენტი ჩამოყალიბდა. გავრცელებულმა ტროპიკულმა კლიმატმა ჭაობიანი ტყეების გაჩენას შეუწყო ხელი, სადაც შვითები, ლიკოპოდიტები და გვიმრები დომინირებდა. უძველესი მცენარეები დღესდღეობით ნახშირის ფენების სახით არის შემონახული. *თესლოვანი მცენარეების დივერსიფიკაცია* გვიან პალეოზოურ პერიოდში დაიწყო. ზოგიერთი მათგანის მტვერი ქართი გრცელდებოდა, რის შედეგადაც მათი განაყოფიერება წყალზე არ იყო დამოკიდებული. თესლის ევოლუციამ ისეთი ემბრიონის ჩამოყალიბება გამოიწვია, რომელიც დაცული იყო გამოშრობისგან. ამავე დროს თესლმა საკვები ნივთიერებების შენახვის უნარი შეიძინა. ასეთი მცენარე სწრაფად იზრდებოდა და არახელსაყრელ გარემოსაც კარგად ეგუებოდა. უნდა გახსოვდეთ, რომ არც ერთ ამ მცენარეს ყვავილები არ ჰქონდა.

ქვანახშირის პერიოდში *პირველი ფრთიანი მწერები გაჩნდნენ* და მათი დივერსიფიკაცია, მრავალი რიგის ჩამოყალიბება, სწრაფად მოხდა. ფრთიანი მწერების რიგებს შორის იყვნენ პრიმიტიული ნემსიყლაპიები, სწორფრთიანები (კალიები, ტარაკნები და მონათესავე სახეობები) და ნახევარხეშმურთიანები (ციკადები და მონათესავე სახეობები). პერმულ პერიოდში სრული მეტამორფოზის (ჭუპრის და მატლის განსხვავებული სტადიებით) მქონე მწერთა პირველი ჯგუფები გაჩნდნენ და მათ შორის იყვნენ ხოჭოები, პრიმიტიული ბუზები (Diptera -ორფრთიანები) და ახლო ნათესაური კავშირის მქონე Trichoptera -ს ბუსუსფრთიანები? (caddisflies) და ქერცლფრთიანების (პეპლები და ჩრჩილები) წინაპრები. პერმული პერიოდის მიწურულს მწერების ზოგიერთი რიგი გადაშენდა.

*ქვანახშირის პერიოდში ამფიბიები უკვე დივერსიფიცირებულნი იყვნენ*, თუმცა პერმული პერიოდის მიწურულს მათი უმეტესობა გადაშენდა. გვიანი ქვანახშირის და ადრეული პერმული პერიოდის რამდენ-

ნიმე ევოლუციური შტო (ანთრაკოზაგრები) ამფიბიებად ან რეპტილიებად იყო კლასიფიცირებული. მათ საფუძველი დაუდეს უძველეს ამნიოტებს, კერძოდ კაპტორინომორფებს (იხ. სურ. 5.19). პრიმიტიულმა ამნიოტებმა წარმოშვეს *სინაპსიდები*, მათ შორის *ძუძუმწოვრების წინაპრები*, რომელთაც თანდათანობით *ძუძუმწოვრებისთვის* დამახასიათებელი თვისებები შეიძინეს.

## სიცოცხლე წყალში

პერმულ პერიოდში კონტინენტები ერთმანეთს მიუახლოვდა და პერიოდის ბოლოსთვის ერთი კონტინენტი პანგეა შექმნა (სურ. 5.17ა). ზღვის დონე ისტორიულად ყველაზე დაბალ ნიშნულამდე დაეცა და ეს ყველაფერი, ბუნებრივია, კლიმატზეც აისახა. ბუნებრივი ცვლილებები, საგარაუდოდ, სიცოცხლის ისტორიაში ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი მოვლენის — *პერმული პერიოდის მიწურულის მასიური გადაშენების* მიზეზი გახდა (Erwin, 1993). დადგენილია, რომ ეს მოვლენა *დედამიწის ისტორიაში ყველაზე მასიური გადაშენება*. დაახლოებით 5-8 მილიონი წლის განმავლობაში გარეგანი ჩონჩხის მქონე ზღვის უხერხემლოების ოჯახების სულ მცირე 52% და სახეობების დაახლოებით 96% გადაშენდა. ამონიტების, ღეროიანი კანეკლიანების, მხარფეხიანების და ხავსულების ჯგუფები მკვეთრად შემცირდა, ხოლო რამდენიმე ძირითადი ტაქსონი, მათ შორის ტრილობიტები და მარჯნების ძირითადი ჯგუფები, გადაშენდა. ხმელეთზე გადაშენებას ასეთი მასშტაბი არ ჰქონია, თუმცა მწერების რამდენიმე რიგი და ამფიბიების თუ ძუძუმწოვრების მაგვარი რეპტილიების მრავალი ოჯახი გადაშენდა.

## სიცოცხლე მეზოზოურ ერაში

მეზოზოური ერა ტრიასულ (251-200 მილიონი წელი), იურულ (200-145 მილიონი წელი) და ცარცულ (145-65,5 მილიონი წელი) პერიოდად იყოფა და მას ხშირად რეპტილიების ერას უწოდებენ. მეზოზოური ერის მიწურულს დედამიწის ფლორამ და ფაუნამ საკმაოდ თანამედროვე შესახედაობა მიიღო, თუმცა მანამდე ადგილი ჰქონდა ყველა დროის ყველაზე არაორდინალური ქმნილებების ევოლუციას. პანგეას კონტინენტის დაყოფა დაიწყო იურულ პერიოდში ამიასა და აფრიკას შორის ტეთისის ოკეანის გაჩენით, ხოლო შემდეგ მოხდა *ჩრდილოეთის ხმელეთის მასების (Laurasia) სამხრეთის ხმელეთის მასებისგან (Gondwanaland) სრული გამოყოფა* (სურ. 5.17ბ). ლავრაზია იურულ პერიოდში რამდენიმე ნაწილად დაიყო, თუმცა ჩრდილოეთი ამერიკა, გრენლანდია და დასავლეთი ევროპა ცარცულ პერიოდამდე არ გამოყოფილან. სამხრეთი კონტინენტი – გონდვანა, აფრიკისგან, სამხრეთ ამერიკისგან, ინდოეთისგან, ავსტრალიისგან, ახალი ზელანდიისგან და ანტარქტიდისგან შედგებოდა. *გვიან იურულ და ცარცულ პერიოდში ეს ხმელეთის მასები ნელ-ნელა განცალკევდა*, მაგრამ მაშინაც კი, თანამედროვე ატლანტიკის ოკეანე აფრიკასა და სამხრეთ ამერიკას შორის მხოლოდ ვიწრო ზღვას ქმნიდა (სურ. 5.17გ). მეზოზოურ ერაში ზღვის დონემ აიწია და კონტინენტების მრავალი რეგიონი წყალმეხხერი ეპიკონტინენტალური ზღვებით დაიფარა. პოლარულმა რეგიონებმა სიცივე შეინარჩუნა, *თუმცა დედამიწის უმეტეს ნაწილში თბილი კლიმატი გამეფდა* და შუა ცარცულ პერიოდში გლობალური ტემპერატურა მაქსიმალური გახდა. შესამჩნევი აციება უკვე შემდგომში დაიწყო.

## სიცოცხლე ზღვაში

ტრიასულ პერიოდში პერმული პერიოდის მიწურულს გადაშენებული ზღვის ჯგუფების დივერსიფიკაცია ხელახლა დაიწყო. მაგალითად, ამონიტიები, რომლებიც აქამდე რამდენიმე გვარში ერთიანდებოდნენ, შუა ტრიასული პერიოდისთვის 100-ზე მეტ გვარს შეადგენდნენ (იხ. სურ. 5.14). ამ პერიოდში პლანქტონური ფორამინიფერები (ნიჟარინი ერთუჯრედიანები) და თანამედროვე მარჯნები ჩამოყალიბდნენ, ხოლო ძვლოვანმა თევზებმა ევოლუციური რადიაცია განაგრძეს. *ტრიასული პერიოდის მიწურულს კიდევ ერთი მასიური გადაშენება მოხდა* და ამონიტიების და ორსაგდულიანების მაგვარი ჯგუფების რაოდენობა კვლავ შემცირდა. იურულ პერიოდში ამ ჯგუფებმა კიდევ ერთი ადაპტაციური რადიაცია განიცადეს და „მეზოზოური ერის საზღვაო რევიოლუცია“ დაიწყო. ამ პერიოდში კიბოსნაირებს და ძვლოვან თევზებს მოლუსკების ნიჟარის მტვრევის უნარი გაუჩნდათ, ხოლო მოლუსკებს დამცავი მექანიზმები, კერძოდ სქელი ნიჟარა და ეკლები გაუჩნდათ, რაც თანამედროვე მოლუსკებსაც ახასიათებთ (Vermeij, 1987). ძვლოვანი თევზები, რომლებიც დღეს თევზების დომინანტურ ჯგუფს წარმოადგენენ ამ დროს განვითარდნენ.

იურულ და ცარცულ პერიოდში თანამედროვე მუცელფეხიანები (ლოკოკინები და მათი ნათესავები), ორსაგდულიანი მოლუსკები და ხავსულები დომინანტური ჯგუფები გახდნენ. გიგანტურმა, უძრავმა ორსაგდულიანებმა რიფები შექმნეს, ხოლო ზღვამ რეპტილიების რამდენიმე ჯგუფი შეიფარა. *ცარცული პერიოდის მიწურულს ალბათ ყველაზე ცნობილი მასიური გადაშენება მოხდა* (ამ მოვლენას K/T გადაშენება ეწოდება, რაც ცარცული (Cretaceous) და მესამეული (Tertiary) პერიოდს აღნიშნავს). ამონიტიები, ზღვის რეპტილიები, რუდისტები და უხერხემლოების თუ პლანქტონური პროტისტების მრავალი ოჯახი მთლიანად გადაშენდა. იმავე პერიოდში ფრენის უნარის არამქონე უკანასკნელი დინოზავრი გაქრა. ბევრი პალეონტოლოგი თვლის, რომ ამგვარი გადაშენების მიზეზი ასტეროიდის ან რაიმე სხვა არამიწიერი სხეულის შეჭახება გახდა (იხ. მე-7 თავი)

## ხელოვნური გენერაციები და ფხსასხრიანები

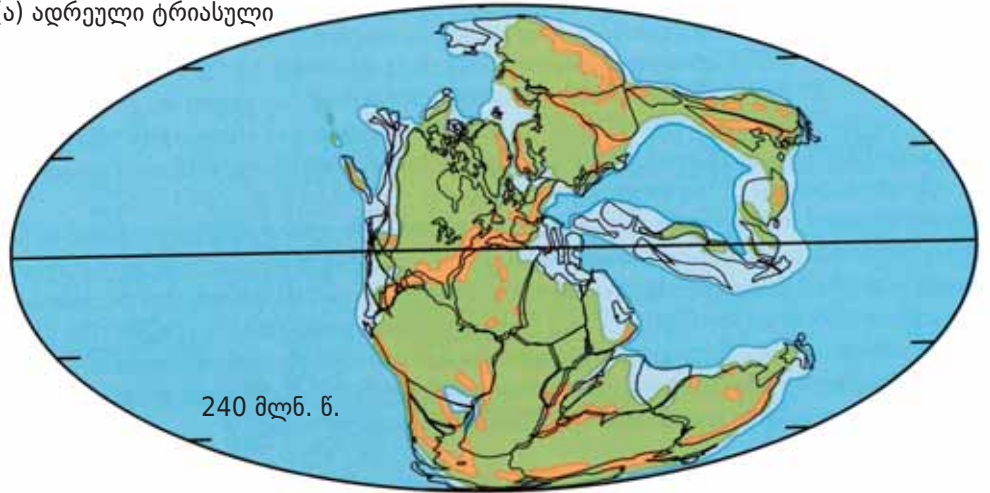
მეზოზოური ერის ფლორაში „შემველთესლოვანები“ (ყვავილების არმქონე თესლოვანი მცენარეები) დომინირებდნენ. ძირითადი ჯგუფები იყვნენ რიგი *Cycadophyta*-ს წარმომადგენლები (სურ. 5.18ა), წიწვოვანი ხეები და მათი მონათესავე სახეობები, მათ შორის *Ginkgo* — გინგკო, ტრიასული პერიოდის გავრცელებული გვარი, რომლიდანაც შემორჩა ერთადერთი სახეობა დამ ას „ცოცხალ ნამარხს“ ეძახიან (სურ. 5.18ბ). *ფარულთესლოვანები ანუ ყვავილოვანი მცენარეები* (სურ. 5.18გ) ადრეულ ცარცულ პერიოდში გამოჩნდნენ. ფარულთესლოვანების ბევრი ანატომიური ნიშანი, მათ შორის ყვავილის მაგვარი სტრუქტურები, იურული პერიოდის



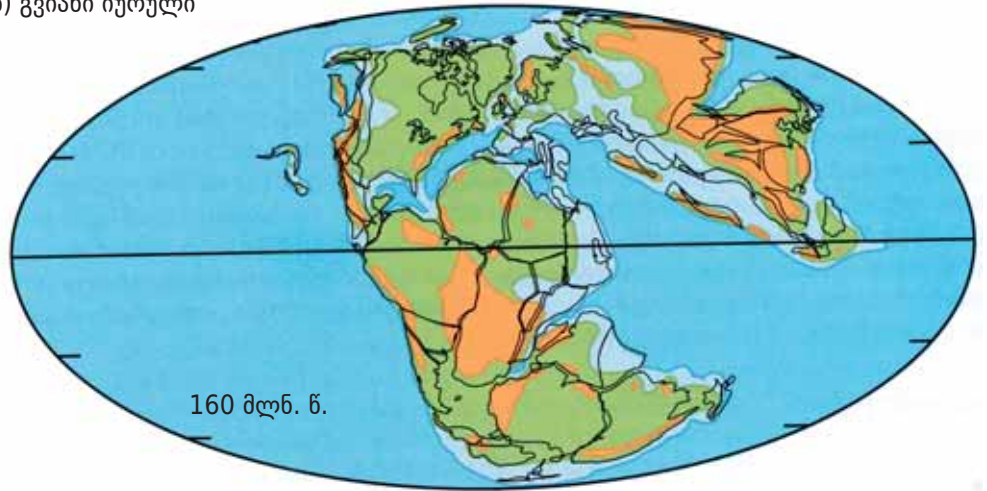
- მთის რეგიონები (>1500მ)
- ხმელეთის სხვა მასივები
- წყალუმჩხერი ოკეანეები (< 200მ)
- ოკეანეთა აუზი (>200მ)

**სურ. 5.17.** კონტინენტების განაწილება გეოლოგიურ დროში. (ა) ადრეულ ტრიასულ პერიოდში ხმელეთის უმეტესი ნაწილი ერთ დიდ კონტინენტს (პანგეას) ქმნიდა. (ბ) გვიან იურულ პერიოდში ევრაზიის და ჩრდილოეთ ამერიკის განცალკევება მოხდა. (გ) გვიან ცარცულ პერიოდში გონდვანა ფრაგმენტებად დაიყო და სამხრეთის ძირითადი კონტინენტები ჩამოყალიბდა. (დ) გვიან ოლიგოცენის პერიოდში კონტინენტების განლაგება თანამედროვე განლაგებას მიახლოვდა. თანამედროვე კონტინენტების მოხაზულობა ყველა წარმოდგენილ რუკაზე ჩანს. შავი ხაზები ტექტონური ფილების მნიშვნელოვან სამღვრებს გვიჩვენებს (Maps © 2004 by C.R. Scotese/PALEOMAP Project)

(ა) ადრეული ტრიასული



(ბ) გვიანი იურული



„შიშველთესლოვანების“ სხვადასხვა ჯგუფებში ინდივიდუალურად ჩამოყალიბდა. როგორც ჩანს, შიშველთესლოვანების ზოგიერთი სახეობის დამტვერვა მწერებით ხდებოდა. დაახლოებით 130 მილიონი წლის წინ, ანუ ცარცულ პერიოდში ფარულთესლოვანების მრავალფეროვნებამ სწრაფად მოიმატა და მალე ისინი დომინანტ ჯგუფად გადაიქცნენ.

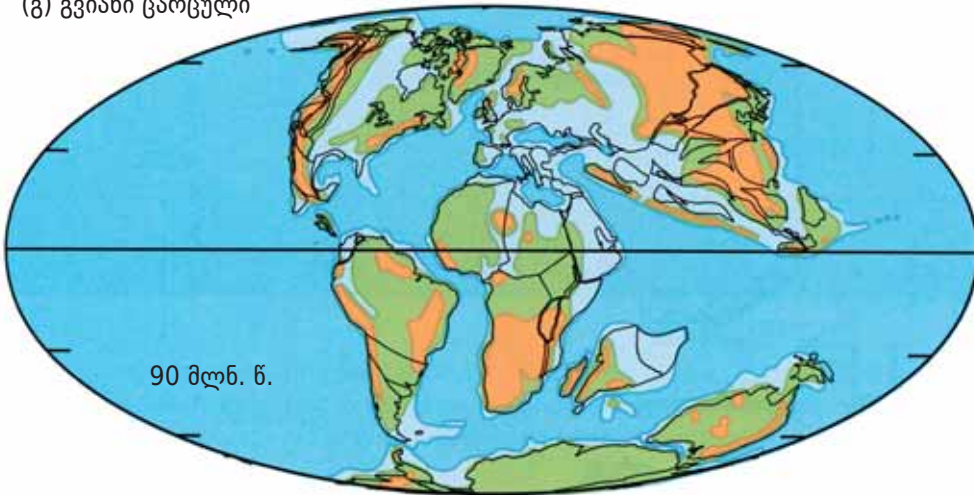
ანატომიური აგებულების მხრივ, ყველაზე სრულყოფილი მწერების ჯგუფები მემოზოურ ერაში ჩამოყალიბდნენ. ცარცული პერიოდის ბოლოსთვის თანამედროვე მწერების ოჯახების უმეტესობა, მათ შორის ჭიანჭველები და ფუტკრები, გაჩნდნენ. ცარცული პერიოდის განმავლობაში და მის შემდეგაც მწერები და ფარულთესლოვანები ერთმანეთის ევოლუციაზე ახდენდნენ ზეგავლენას და ერთიმეორის მრავალფეროვნების გაზრდას უწყობდნენ ხელს. დამტვერავი მწერების სხვადასხვა ჯგუფების ევოლუციასთან ერთად გაჩნდნენ ყვავილების ადაპტაციური მოდიფიკაციები, რომლებიც საუკეთესოდ ერგებოდნენ დამტვერავ ორგანიზმებს. ამის შედეგად მკვეთრად გაიზარდა ყვავილოვანი მცენარეების მრავალფეროვნება. ფარულთესლოვანი მცენარეების და მწერების სახეობების რაოდენობის ზრდა, არის იმის ერთ-ერთი მიზეზი, რომ დღეს ხმელეთის ორგანიზმების მრავალფეროვნება მეტია, ვიდრე ადრე ოდესმე ყოფილა.



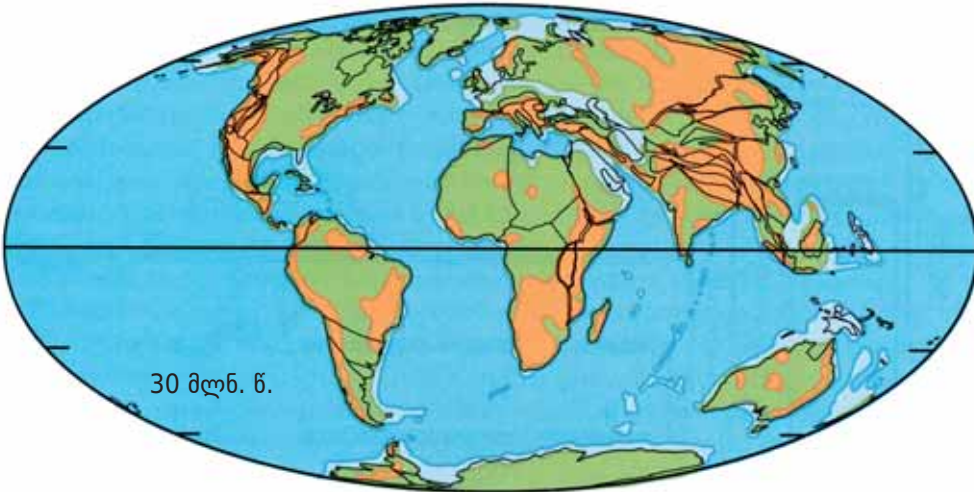
**ხერხემლიანები**

ამნიოტების ძირითადი ჯგუფები ქალას საფეთქელის

(გ) გვიანი ცარცული



(დ) გვიანი ოლიგოცენი



რეგიონის არსებული ხვრელების რაოდენობით განირჩევიან (ყოველ შემთხვევაში ძირითადი ევოლუციური შტოს წარმომადგენლები; სურ. 5.19). ერთ-ერთი ამგვარი ჯგუფი ზღვის რეპტილიებია, რომლებმაც გვიანი ტრიასული პერიოდიდან ცარცული პერიოდის მიწურულამდე იარსებეს და მათ შორის იყვნენ დელფინის მსგავსი იხტიომავრები. იხტიომავრები ცოცხალმშობიარე ცხოველები იყვნენ (სურ. 5.20).

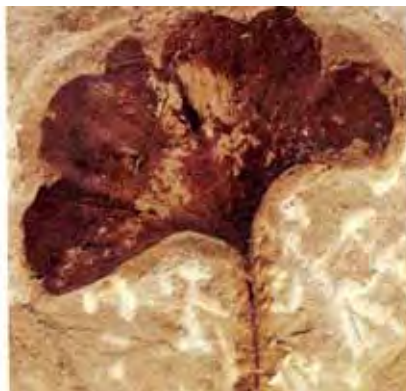
რეპტილიების ყველაზე მრავალფეროვანი ჯგუფი დიაპსიდები გახდნენ. მათ საფეთქელის რეგი-

სურ. 5.18. თესლოვანი მცენარეები. (ა) თანამედროვე *Cycadophyta*. ეს ჯგუფი ოდესღაც მრავალფეროვანი იყო. (ბ) თანამედროვე გინგკოს (*Ginkgo biloba*) ფოთოლი და (გ) პალეოცენის ერის ნამარხი გინგკოს ფოთოლი. (დ) პალეოცენის/ეოცენის პერიოდის პარკოსანთა ოჯახის წევრის *Protamimosoidea*-ს ნამარხი. ამ ოჯახში შედის მიმოზები და აკაციები. (ა © John Cancalosi/Peter Arnold, Inc./Alamy images; ბ photo by David McIntyre; გ © The Natural History Museum, London; დ courtesy of W.L. Crepet.)

(ბ)



(გ)



(დ)





**სურ. 5.19.** ამნიოტი ხერხემლიანების ძირითადი ჯგუფების ფილოგენეტიკური კავშირები და დროში არსებობის ხანგრძლივობა (მსხვილი ხაზები). მოგიერთი ავტორისთვის „რეპტილიები“ ამნიოტების ორი ძირითადი ევოლუციური შტოდან ერთ-ერთია, ხოლო მეორე ძირითადი შტო არის სინაპსიდების შტო. მათ შორის არიან ძუძუმწოვრები (Lee et al. 2004).

ძუძუმწოვრები

თერაფსიდები  
 პელიკოზავრები  
 მემბოზავრები  
 პროკოლოფონიდები  
 პარეიზავრები  
 კუ  
 ვაპტორპინიდები  
 პროტოროთირიდები  
 რინქოზავრები  
 ნიანგები  
 პტეროზავრები  
 დინოზავრები (ფრინველების ჩათვლით)  
 ევრიაფსიდები (ზღვის რეპტილიები)  
 რინქოცეფალიანები (ტუატარა)  
 ეტრცლოფანები (ხვლიკები და გველები)

**სინაპსიდები**  
**ამნიოტები**  
**პარარეპტილიები**  
**რეპტილიები**  
**დიაპსიდები**  
**არქოზავრომორფები**  
**ლეპიდოზავრომორფები**  
**არქოზავრები**  
**ორნიტოლირანები**  
**ლეპიდოზავრები**  
 პალეოზოური  
 მემბოზოური  
 ცარცული დრო (მლნ.წ)  
 თანამედროვე

ონში ორი ხვრელი ჰქონდათ. დიაპსიდების ერთ-ერთ ძირითად ევოლუციურ შტოში — ლეპიდოზავრომორფებში შედიოდნენ ხვლიკები. ხვლიკების რიგები გვიან იურულ პერიოდში თანამედროვე ქვერიგებად ჩამოყალიბდნენ, ხოლო გვიან ცარცულ პერიოდში თანამედროვე ოჯახები გაჩნდნენ. ხვლიკების ერთი ჯგუფიდან გველები განვითარდნენ. გველების წარმოშობა, სავარაუდოდ, იურულ პერიოდში მოხდა, თუმცა ნამარხები მხოლოდ გვიანი ცარცულ პერიოდიდან არის შემორჩენილი.

არქოზავრომორფი დიაპსიდები მემბოზოური ერის რეპტილიებიდან ყველაზე მრავალფეროვანნი და შთამბეჭდავნი იყვნენ. გვიანი პერმული და ტრიასული პერიოდის არქოზავრები მტაცებლები იყვნენ და მათი სიგრძე დაახლოებით ერთი მეტრი იყო (სურ. 5.21). მათი სხეულის ზოგადმა ფორმამ დასაბამი მისცა სხეულის უამრავი სპეციალიზირებული ფორმის ევოლუციას. არქოზავრების ერთ-ერთი მკვეთრად შეცვლილი ფორმა იყო პტეროზავრი. ეს ცხოველი ხერხემლიანთა სამი ძირითადი ჯგუფიდან ერთ-ერთს მიეკუთვნება, რომელმაც აქტიური ფრენის უნარი გამოიმუშავა. მისი ფრთა ძალიან წაგრძელებული მეოთხე თითის უკანა მხრიდან სხეულამდე გადაჭიმული მემბრანისგან შედგებოდა (სურ. 5.22). ერთი პტეროზავრი ცნობილი მფრინავი ხერხემლიანებიდან უდიდესი გახლდათ, ხოლო სხვები ბელურებივით მცირე ზომისანი იყვნენ.

*დინოზავრები არქოზავრებისგან გაჩნდნენ და ერთ-ერთი არქოზავრი 5.21 სურათზეა გამოსახული. დი-*



სურათზე გამოსახულია იხტიოზავრის ნამარხი. კარგად ჩანს კანის სტრუქტურა



სურ. 5.20. იხტიოზავრი. ზღვის გადაშენებული რეპტილის ზურგის და კულის ფარფლი ზვიგენის და ზღვის ღორის (დელოფინის) ფარფლებს ძალიან გავს, თუმცა ზღვის ღორის კულის ფარფლი შორიმონტალურია (The Field Museum, negative #GE084968c, Chicago)

ნომავრები მხოლოდ მარტივი, დიდი ზომის და გადაშენებული რეპტილიები არ არიან. ისინი ეკუთვნოდნენ Saurischia — ხვლიკმენჯიანების და Ornithischia — ფრინველმენჯიანების რიგებს. ამ რიგების გამოჩენა მენჯის ფორმის მიხედვით ხდება. ორივე რიგში ორფეხა და ოთხფეხა სახეობები შედიოდნენ, რომლებიც ორფეხა წინაპრებისგან წარმოიშვნენ. ორივე რიგი ტრიასულ პერიოდში ჩამოყალიბდა და იურულში გადაშენდა.

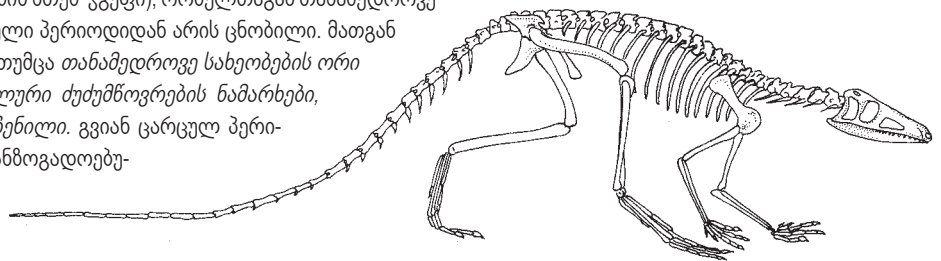
დინოზავრების გამრავალფეროვნება საკმაოდ წარმატებული იყო. დღესდღეობით მეცნიერებისთვის დინოზავრების 39 ოჯახია ცნობილი (სურ. 5.23). ხვლიკმენჯიანების რიგში შედიან მტაცებლები, ორფეხა თეროპოდები და ბალახისმჭამელი, ოთხფეხა ზავროპოდები. ცნობილ თეროპოდებს შორის არის *Deinonychus*, რომელსაც დიდი, ბასრი კლანჭი ჰქონდა. ამ კლანჭის მეშვეობით ის სავარაუდოდ მსხვერპლს ფატრავდა. თეროპოდებში აგრეთვე შედის საყოველთაოდ ცნობილი *Tyrannosaurus rex* (გვიანი ცარცული პერიოდი), რომლის სიმაღლე 15 მეტრს აღწევდა, ხოლო წონა — დაახლოებით 7000 კილოგრამი იყო. გარდა ამისა, არსებობდნენ მცირე ზომის თეროპოდები, რომელთაგან ფრინველები წარმოიშვნენ. ზავროპოდები პატარა თავისა და გრძელი კისრის მქონე ბალახისმჭამელები იყვნენ და მათ მიეკუთვნებოდნენ დედამიწაზე მცხოვრებ ცხოველთაგან უდიდესები, მაგალითად, *Apatosaurus (=Brontosaurus)*. ერთ-ერთი ზავროპოდი *Brachiosaurus* 80000 კილოგრამს იწონიდა, ხოლო *Diplodocus*-ის სიგრძე 30 მეტრს აღწევდა.

Ornithischia-ს (ფრინველმენჯიანების) წარმომადგენლები იყვნენ ბალახისმჭამელი ცხოველები. მათ ჰქონდათ სპეციალიზირებული კბილები, რომელთა რაოდენობა ზოგიერთ სახეობაში ძალიან დიდი იყო. აქ შედიოდნენ ყველასათვის კარგად ცნობილი სტეგოზავრები, რომლებიც ზურგის ფირფიტებს თერმორეგულაციისთვის იყენებდნენ, და რქიანი დინოზავრები. ამგვარ დინოზავრებს შორის ყველაზე კარგად არის ცნობილი — *Triceratops* (ტრიცერატოფსი).

ცარცული პერიოდის მიწურულს რქიანი დინოზავრები გადაშენდნენ და დინოზავრების მხოლოდ ერთი ევოლუციური შტო გადარჩა. გვიანი ცარცული და ადრეული მესამეული პერიოდის განმავლობაში ამ შტომ ადაპტაციური რადიაცია განიცადა და დღესდღეობით წარმოდგენილია დაახლოებით 10000 თანამედროვე სახეობით. ამგვარი დინოზავრების გარდა, რომლებიც ჩვენთვის ფრინველების სახელით არიან ცნობილები, არსებობენ ერთადერთი თანამედროვე არქოზავრი, რომელიც ნიანგების 22 სახეობითაა დღეს წარმოდგენილი.

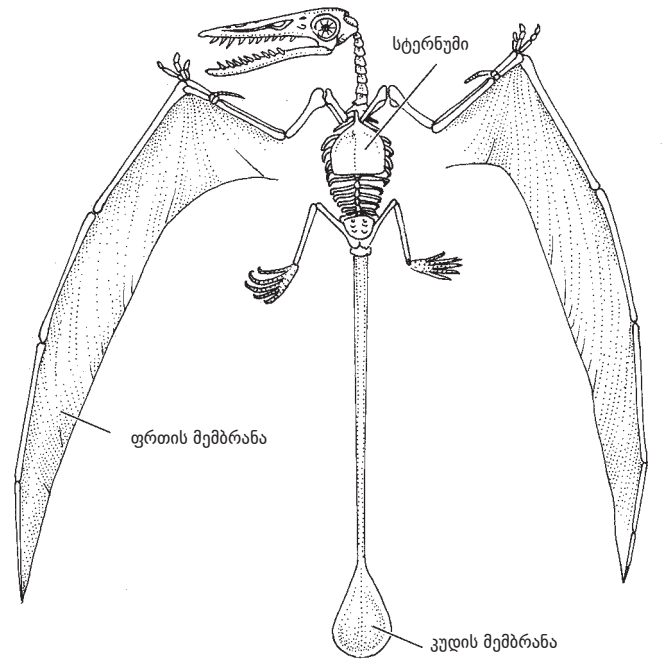
გვიანი პალეოზოური ერის *სინაპსიდებმა*, რომლებთაც საფეთქლის ერთი ხვრელი ჰქონდათ, *თერაპსიდებს* ანუ „ტუქუმწოვრების მაგვარ რეპტილიებს“ დაუდეს სათავე. მათი მრავალფეროვნება შუა იურულ პერიოდამდე იზრდებოდა. თერაპსიდების პირველი შთამომავლები, რომლებიც ტუქუმწოვრების ნიშნების მატარებლები იყვნენ, გვიან ტრიასულში და ადრეულ იურულში მცხოვრები მორგანუკოდონტებია (იხ. სურ. 4.10ვ). გვიან მეზოზოურ ერაში მცხოვრები ტუქუმწოვრების სახეობებიდან უმეტესობა ცნობილია მხოლოდ კბილების და ყბების ფრაგმენტების მიხედვით, თუმცა ცნობილია, რომ იმ პერიოდში მცირე ზომის ტუქუმწოვრების ევოლუციური შტოების რაოდენობა შედარებით გაიზარდა. მათგან უმეტესობას თანამედროვე შთამომავლობა არ ჰყავს, მაგრამ *theria* (მხეცები) (ტუქუმწოვრების სთემ ჯგუფი), რომელთაგან თანამედროვე ტუქუმწოვრების უმეტესობა წარმოიშვა, ადრეული ცარცული პერიოდიდან არის ცნობილი. მათგან ერთ-ერთი ჩანთოსნებთან ახლო ნათესაურ კავშირშია, თუმცა *თანამედროვე სახეობების ორი ძირითადი ქვეკლასის — ჩანთოსნების და პლაცენტალური ტუქუმწოვრების ნამარხები, მხოლოდ გვიანი ცარცული პერიოდიდან არის შემორჩენილი*. გვიან ცარცულ პერიოდში მცხოვრები ტუქუმწოვრების უმეტესობას ჰქონდა განზოგადოებული ტუქუმწოვრის პრიმიტიული „საბაზისო ფორმა“. ის ჰგავდა ოპოსუმის მსგავსი თანამედროვე სახეობების ფორმას.

სურ. 5.21. ტრიასული პერიოდის თევზ-დონტი არქოზავრი *Lagosuchus*. ამ ცხოველს სხეულის განზოგადოებული ფორმა აქვს, რომელიც დამახასიათებელია იმ სთემ ჯგუფისთვის, რომლისგანაც დინოზავრები წარმოიშვნენ (After Bonaparte, 1978).

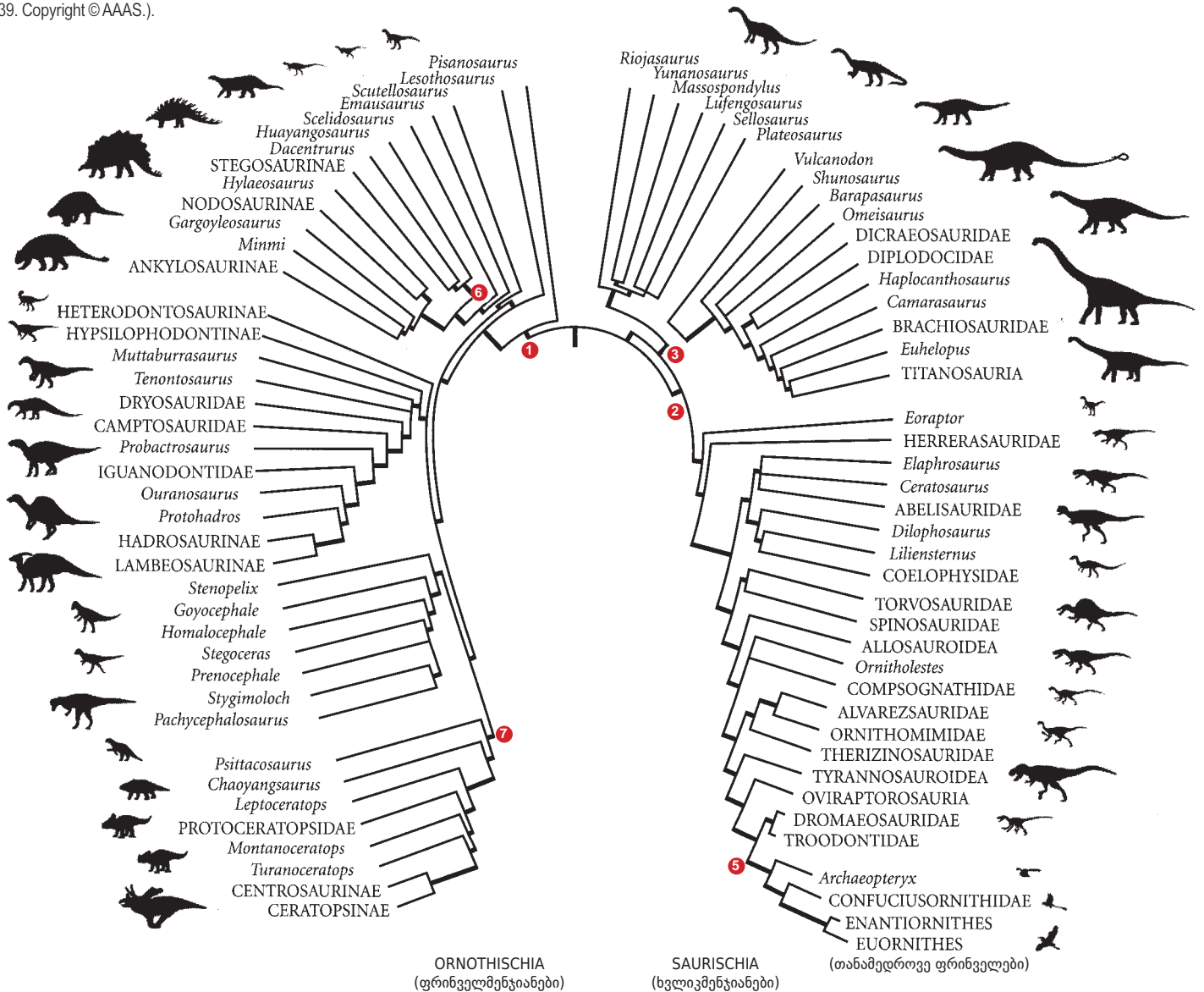


\* ორგანიზმები, რომლებიც უმცირესი მონოფილეთური ჯგუფის ახლო ნათესავები არიან, მაგრამ მაინც რჩებიან მის გარეთ. მაგალითად არქეოპტერიქსი, ფრინველის მსგავსია, მაგრამ თანამედროვე ფრინველების ბოლო საერთო წინაპრის შთამომავალი არ არის. რედაქტორის შენიშვნა

სურ. 5.22. თურული პერიოდის პტეროზავრს *Rhamphorhynchus* ნაგრძელებული მე-ოთხე თითიდან გამოზრდილი ფრთის მემბრანა ჰქონდა. დიდი ზომის მკერდის ძვალზე (სტერნუმზე) საფრენი კუნთები იყო მიმაგრებული, ხოლო ამ გვარისთვის დამახასიათებელი კულის მემბრანა სავარაუდოდ საჭის მოვალეობას ასრულებდა. (After Willistone 1925).



სურ. 5.23. დიზანოვრების მრავალფეროვნება. ფილოგენეზის ფუძე სურათის მედა, ცენტრალურ ნაწილზე გამოსახული. სურათზე მარცხენა და მარჯვენა მხარეს გამოსახული დინოზავრების ორი დიდი კლანა – ფრინველმეზოზავრები (1; მარცხნივ) და ხვლიკმეზოზავრები (2; მარჯვნივ) ცენტრიდან ქვედა მიმართულებით არის განლაგებული. ხვლიკმეზოზავრებში შედიან ბავროპოდები (3) და თერაპოდები (4), რომელთაგან მხოლოდ ფრინველებია (5) შემორჩენილი. ფრინველმეზოზავრებში შედიან სტეგოზავრები (6) და რქიანი დინოზავრები (7). ფრინველმეზოზავრების ყველა ევოლუციური შტო გადაშენებულია (From Sereno, 1999, Science 284: 2139. Copyright © AAAS.).



## კაინოზოური ერა

კაინოზოური ერა ექვს ეპოქას მოიცავს (პალეოცენიდან პლეისტოცენამდე). ჩვენ დღესდღეობით პლეისტოცენის ეპოქაში ვიმყოფებით, თუმცა უკანასკნელ 10000 წელიწადს ხშირად მეშვიდე ეპოქას, (ჰოლოცენს ანუ თანამედროვეს), უწოდებენ. პირველი ხუთი ეპოქა (65,5-1,8 მილიონი წელიწადი) ტრადიციულად მესამეულ პერიოდში ერთიანდება, ხოლო პლეისტოცენის ეპოქა და თანამედროვე (1,8 მილიონი წელიწადი — დღევანდელი დღე) მეოთხეული პერიოდია. ზოგიერთი პალეონტოლოგი ამ ერას პალეოცენის (65,5-23 მილიონი წელი) და ნეოცენის (23 მილიონი წელიწადი — დღევანდელი დღე) პერიოდებად ყოფს.

კაინოზოური ერის დასაწყისში ჩრდილოეთი ამერიკა დასავლეთის მიმართულებით გადაადგილდა და აღმოსავლეთით მდებარე ევროპისგან განცალკევდა. ალიასკასა და ცმბირს შორის ბერინგის ხმელეთის ხილი ჩამოყალიბდა, რომელიც ერის დიდი დროის განმავლობაში მღვით არ იყო დაფარული (იხ. სურ. 5.17დ). გონდვანა სამხრეთ ამერიკის, აფრიკის, ინდოეთის და სამხრეთით ანტარქტიკა-ავსტრალიის კუნძულოვან კონტინენტებად დაიყო (ანტარქტიკა და ავსტრალია ეოცენის ეპოქაში განცალკევდა). დაახლოებით 18-14 მილიონი წლის წინ, მიოცენის ეპოქის განმავლობაში, აფრიკა სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიას მიუახლოვდა, ინდოეთი აზიას შეეჯახა (რის შედეგადაც ჰიმალაის მთები გაჩნდა), ხოლო ავსტრალია ჩრდილოეთისკენ გადაადგილდა და სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიას მიუახლოვდა. დაახლოებით 3,5 მილიონი წლის წინ, პლიოცენის ეპოქაში, პანამის ყელი გაჩნდა და ჩრდილოეთი და სამხრეთი ამერიკა ერთმანეთს პირველად დაუკავშირდა.

კონტინენტების და ოკეანეების გადაჯგუფებამ ძირეული კლიმატური ცვლილებები გამოიწვია. გვიანი ეოცენის და ოლიგოცენის ეპოქაში მიმდინარეობდა გლობალური აციება და ჰავის დაშრობა. ამ პერიოდში ვრცელი სავანები, (მინდვრები მეჩხერი ტყეებით), პირველად გაჩნდა და ანტარქტიკაში გამყინვარება დაიწყო. ზღვის დონე შეიცვალა და გვიანი ოლიგოცენის ეპოქაში (დაახლოებით 25 მილიონი წლის წინ) მკვეთრად დაეცა. პლიოცენის ეპოქაში ტემპერატურა გარკვეულწილად მოიმატა, თუმცა ეპოქის მიწურულს კვლავ დაეცა და გამყინვარებების სერია დაიწყო, რომელიც მთელი პლეოცენის განმავლობაში მიმდინარეობდა.

## სიცოცხლე წყალში

K/T მასიურ გადაშენებას გადარჩენილი ზღვის ჭკუფების უმეტესობა კაინოზოური ერის დასაწყისში გავრცელდა და რამდენიმე ახალი ტაქსონიც, როგორცაა მთხრელი ზღვის ზღარბები – ე.წ. ქვიშის დოლარები გაჩნდა. კაინოზოური ერის ზღვის თანასამოგადოების ტაქსონომიური შემადგენლობა თანამედროვესგან დიდად არ განსხვავდებოდა. ძვლოვანმა თევზებმა კაინოზოური ერის პერიოდში დივერსიფიკაცია განაგრძეს და ყველაზე მრავალფეროვანი წყლის ხერხემლიანებიც გახდნენ.

პლეისტოცენის ეპოქის გამყინვარებამ წყლის დიდი ნაწილი მყინვარებში მოაქცია და ზღვის დონე თითქმის 100 მეტრით დაიწია. ჩრდილოეთი ამერიკის ატლანტიკის სანაპიროზე მცხოვრები მოლუსკების 70% გადაშენდა. გადაშენება განსაკუთრებით შესამჩნევი ტროპიკებში იყო.

## სიცოცხლე ხმელეთზე

ფარულთესლოვანების და მწერების თანამედროვე ოჯახების უმეტესობა ეოცენის ეპოქაში და უფრო ადრე განცალკევდა, ხოლო ეოცენის და ოლიგოცენის ეპოქიდან შემორჩენილი მწერების ნამარხები თანამედროვე გვარებს მიეკუთვნება. ოლიგოცენის ეპოქის სავანებში ბალახები (Poaceae) და ბალახოვანი მცენარეები დომინირებდა, რომლებმაც ამ დროში განიცადეს უდიდესი ადაპტური რადიაცია. სავანაში გაბატონდნენ ბალახოვანი მცენარეები, რომელთა უმეტესობა წარმოიშვა ხეებისმაგვარი წინაპრებისგან. მათ შორის ყველაზე მნიშვნელოვანი ოჯახია Asteraceae (რთულყვავილოვანნი), რომელშიც შედის მშესუმშირა, გვირილა, ამბროზია და მრავალი სხვა. თანამედროვე მცენარეების ოჯახებიდან ეს ოჯახი ერთ-ერთი უდიდესია.

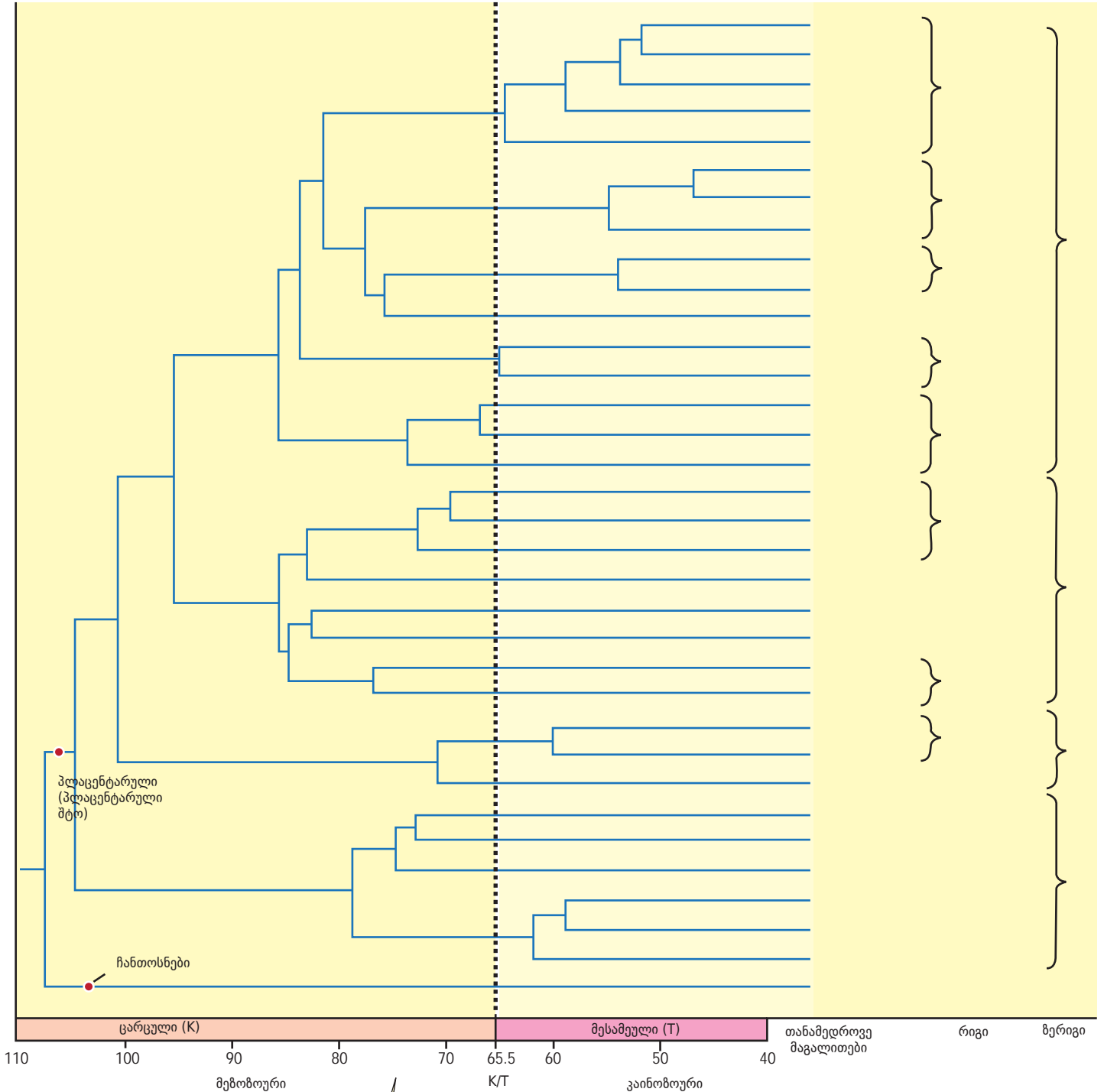
ეოცენის (55,8-33,9 მილიონი წელი) და ოლიგოცენის (33,9-23 მილიონი წელი) ეპოქიდან ფრინველების მრავალი თანამედროვე რიგი და ოჯახია შემორჩენილი. ფრინველების უდიდესი რიგია ბელურისნაირები, რომელთა მრავალფეროვნება უკვე მიოცენის (23-5,3 მილიონი წელი) ეპოქაში გაიზარდა. ადაპტაპური რადიაციის კიდევ ერთი მაგალითია გველები, რომელთა მრავალფეროვნება ოლიგოცენის ეპოქაში მკვეთრად გაიზარდა. თანამედროვე გველების რაციონი საკმაოდ მრავალფეროვანია. ის, ჭიებიდან თუ ტერმიტებიდან დაწყებული ფრინველთა კვერცხებით და გარეული ღორებით დამთავრებული, ყველაფერს მოიცავს. გარდა ამისა, არსებობს გველების ზღვის ფორმები, სოროების მთხრელი ფორმები და ხეზე მცოცავი სახეობები.

## ქუჩუმწოვრების ადაპტური რადიაცია

ქუჩუმწოვრების თანამედროვე რიგების თითქმის ყველა ნამარხი K/T მიჯნის (65,5 მილიონი წელი) შემდგომი პერიოდით თარიღდება. მიუხედავად ამისა, დნმ-ს თანამიმდევრობების სხვაობა, (რომლის ანალიზი გაკეთდა თანამიმდევრობების ევოლუციის სიჩქარის შემომწებით, რისთვისაც მრავალი ნამარხი იყო გამოყენებული), აჩვენა, რომ რიგების უმეტესობა განცალკევდა ერთმანეთისგან ცარცული პერიოდის განმავლობაში, და რომ ყოველ რიგში შემავალი ძირითადი ევოლუციური შტოები განცალკევდნენ 77მლნ. წლიდან, (თანამედროვე



**სურ. 5.24.** დნმ-ს თანამიმდევრობის საფუძველზე შედგენილი ჩანთოსნების და პლაცენტარული ძუძუმწოვრების თანამედროვე ჯგუფების ფილოგენეზი. განმტობების წერტილების დათარიღება თანამიმდევრობების დივერგენციას ეფუძნება და პალეონტოლოგიური მონაცემებით არის გრადუირებული. მონაცემები ადასტურებს, რომ რიგების უმეტესობა ცარცულ პერიოდში გამოეყო ერთმანეთს. K/T მასიურ გადაშენებამდე მცხოვრები ძუძუმწოვრების ნამარხები ცხადყოფს, რომ ყველა ამ ევოლუციური შტოს უძველესი ძუძუმწოვრები მცირე ზომის და იშვიათი იყვნენ (After Springer et al. 2003).



დნმ-ის თანამიმდევრობების ანალიზი აჩვენებს, რომ ძუძუმწოვრების რიგების უმეტესობა უკვე არსებობდა გვიანი ცარცული პერიოდის დროს...

...მაგრამ ძუძუმწოვრების ნამარხები იშვიათად გვხვდება კაინოზოურ ერაზმდე.

პრიმატების ძირითადი ევოლუციური შტო), 50 მლნ. წლამდე (სურ. 5.24; Springer et al. 2003). დნმ-ის და ნამარხების ანალიზის საფუძველზე გამოთვლილი დივერსიფიკაციის დროის დიდი განსხვავება მიუთითებს, რომ თუმცა ძუძუმწოვრების ევოლუციური შტოების უმეტესობა ცარცულ პერიოდში ჩამოყალიბდა, მაგრამ ისინი მცირე ზომის იყვნენ, მათი რაოდენობა მცირე გახლდათ და კაინოზოურ ერამდე არც მათი ევოლოგიური თუ მორფოლოგიური თვისებები ჩამოყალიბებულა ბოლომდე. მეცნიერების აზრით, დიდი ზომის დინოზავრების გადაშენებამ ძუძუმწოვრები ნაკლებად კონკურენტულ გარემოში მოახვედრა და შედეგად მათ ადაპტური რადიაცია განიცადეს.

ჩანთოსნების ნამარხები თითქმის ყველა კონტინენტზე, მათ შორის ანტარქტიდაზე, არის აღმოჩენილი. დღესდღეობით მათი გავრცელების არეალი ავსტრალიით და სამხრეთი ამერიკით შემოიფარგლება (არსებობს ერთი გამონაკლისი — ჩრდილოეთ-ამერიკული ოპოსუმი). ჩანთოსნების ოჯახები, (მათ შორის კენგურუები, ვომბატები და სხვა თანამედროვე ავსტრალიური ჩანთოსნები), შუა მესამეულ პერიოდში გაჩნდნენ. სამხრეთ ამერიკაში ჩანთოსნების ძლიერი ადაპტური რადიაცია მოხდა. ზოგიერთი მათგანი ადრე ჩანთოსან ვირთაგვას გავდა, ხოლო სხვები ხმალკბილა კატებს გავდნენ. პლიოცენის ეპოქის მიწურულს სამხრეთამერიკული ჩანთოსნების უმეტესობა გადაშენდა.

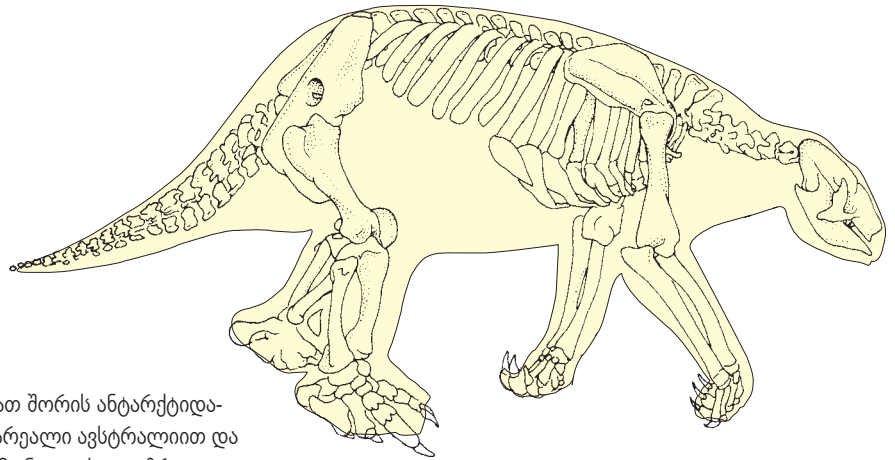
სხვა კონტინენტებისგან იზოლაციის პერიოდში სამხრეთ ამერიკის კონტინენტზე ჩანთოსნების გარდა პლაცენტალური ძუძუმწოვრების მრავალი ჯგუფი ჩამოყალიბდა. მათ შორის იყო უძველესი პლაცენტალური ჯგუფი Xenarthra (ანუ Edentata — არასრულკბილიანები), რომელიც მოიცავს გიგანტურ ზარმაცებს (ეს სახეობა გვიანი პლეისტოცენის ეპოქაში გადაშენდა) (სურ. 5.25), რამდენიმე ჯავშნოსანს, ჭიანჭველაჭამიებს და თანამედროვე ზარმაცებს. სამხრეთ ამერიკაში ჩლიქოსანი ძუძუმწოვრების სულ მცირე ექვსი რიგი ჩამოყალიბდა და ისინი მოვგავონებდნენ ცხვრებს, მარტორქებს, აქლემებს, სპილოებს, ცხენებს და მღრღნელებს. პლეისტოცენის ეპოქაში სამხრეთი ამერიკა ჩრდილოეთ ამერიკას დაუკავშირდა და ამის შედეგად ეს სახეობები მთლიანად გადაშენდნენ. სამხრეთამერიკული ძუძუმწოვრების გადაშენების მიზეზი ჩრდილოეთამერიკული ძუძუმწოვრები იყვნენ, ანუ დათვები, ენოტები, ყარყუმები, პეკარი და აქლემები. ჩრდილოეთამერიკული ძუძუმწოვრები სამხრეთ ამერიკაში გადავიდნენ და ამ პროცესს ხმელეთის ორგანიზმების „დიდი ამერიკული მიმოცვლა“ ეწოდება.

პლაცენტარულების რიგებს შორის ერთ-ერთ უძველესს და სტრუქტურულად ყველაზე მარტივ რიგს პრიმატები ქმნიან. ამ რიგის წარმომადგენლები ნამარხები ძალიან გავს ადრეული პლაცენტალური ძუძუმწოვრების ნამარხებს და ამიტომ მათთვის პრიმატების სახელწოდების მინიჭება საკმაოდ პირობითია (სურ. 5.26). პირველი მაიმუნები ოლიგოცენის ეპოქაში შეინიშნებიან, ხოლო პირველი ადამიანისმაგვარი მაიმუნები (სუპეროჯახი Hominoidea) მიოცენის ეპოქაში, დაახლოებით 22 მილიონი წლის წინ გვხვდებიან. ჰომინინების ევოლუციის ნამარხები დაახლოებით 6 მილიონი წლის წინ გვსვდებიან. ჰომინინების ევოლუცია მე-4 თავშია აღწერილი.

პრიმატებთან ნათესაური კავშირის მქონე მღრღნელები (Rodentia) პირველად გვიანი პალეოცენის ეპოქაში გვხვდებიან. სავარაუდოდ, პირდაპირი კონკურენციის შედეგად მათ ჩაანაცვლეს უპლაცენტო, თუმცა ევოლოგიურად მსგავსი Multituberculata ჯგუფი. ეს ჯგუფი გვიან იურულში ძუძუმწოვრების სთემ ჯგუფისგან წარმოიშვა (სურ. 5.27). მღრღნელებმა ძუძუმწოვრების ყველაზე მრავალფეროვანი რიგი შექმნეს. ნაწილობრივად ამის მიზეზი არის უკანასკნელი 10 მილიონი წლის განმავლობაში ვირთაგვების და თავგების (სუპეროჯახი Muroidea) გამრავლების საოცრად მაღალი სიჩქარე.

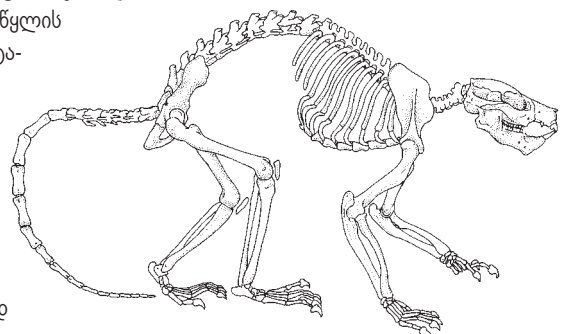
დნმ-ის ანალიზის შედეგად დადგინდა გვარი ("Afrotheria")-ს მონოფილეთური ჯგუფი. ამ ჯგუფში საკმაოდ განსხვავებული შესახედაობის ქმნილებები შედიან, როგორებიცაა გრძელკუდა ტენრეკები, წყლის ლამანტინები და სპილოები. ეს ჯგუფი პირველად ეოცენის ეპოქაში ჩნდება, თუმცა პლაცენტალურების რიგების ერთ-ერთი უძველესი განშტოებაა (იხ. სურ. 5.24). სპილოებმა (Proboscidea) საკმაოდ ძლიერი დივერსიფიკაცია განიცდეს და თითქმის 40 გვარი ჩამოყალიბეს. ბენჯიანი მამონტები დაახლოებით 10000 წლის წინ მომხდარ უკანასკნელ გამყინვარებასაც გადაურჩნენ. დღესდღეობით სპილოების ორი სახეობა არსებობს (აფრიკული და ინდური სპილოები) (სურ. 5.28).

პარაფილეთურმა სთემ ჯგუფმა, Condylarthe, ეოცენის პერიოდში საფუძველი დაუდო მტაცებელი და ჩლიქოსანი ძუძუმწოვრების, შესაბამისად Peissodactyla და Artiodactyla რიგების დიდ რადიაციას (გამრავალფეროვნებას). ამ რიგების წარმომადგენლები თავდაპირველად დიდად არ განსხვავდებოდნენ ერთმანეთისგან. Perissodactyla, ანუ კენტჩლიქოსნები, ეოცენიდან მიოცენის ეპოქამდე მკვეთრად გამრავალფეროვნდნენ, შემდეგ კი შემცირების გზას დაადგნენ. ამის შედეგად მარტორქების, ცხენების და ტაპირების მხოლოდ რამდენიმე სახეობა გადარჩა. Artiodactyla-ს რიგის (ზოგიერთი

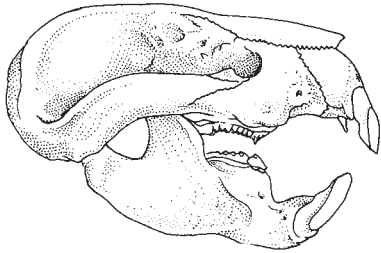


სურ. 5.25. გიგანტური ზარმაცა *Nothrotherium* პლეისტოცენის ეპოქის *Xenarthra*-ს (არასრულკბილიანების) წარმომადგენელია. არასრულკბილიანები პლაცენტალური ძუძუმწოვრების ფილოგენეზში ერთ-ერთი უძველესი განშტოებაა (After Stock, 1925).

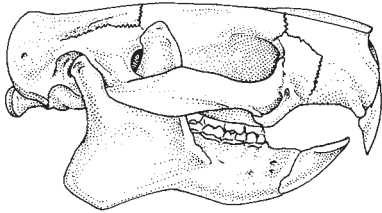
სურ. 5.26. პალეოცენის ეპოქის უძველესი პრიმატი *Plesiadapis* (After Simons, 1979)



(ა) მრავალბორცვიანი



(ბ) მღრღნელი



სურ. 5.27. კონვერგენტული ევოლუცია ძუძუმწოვრებში. (ა) პალეოცენის ეპოქის მრავალბორცვიანი (*Taeniolabis*) და (ბ) ეოცენის ეპოქის მღრღნელი (*Paramys*). მრავალბორცვიანები ცარცული პერიოდიდან ოლიგოცენის ეპოქამდე ცხოვრობდნენ და უპლაცენტო ძუძუმწოვრები იყვნენ. ისინი ციყვებს და სხვა მღრღნელებს ჰგავდნენ (მსგავსი მორფოლოგიური თვისებებიდან აღსანიშნავია დიდი ზომის და მუდამ მზარი მჭრელი კბილები). მღრღნელებთან კონკურენციამ ამ სახეობების გადაშენება გამოიწვია (After Romer, 1966).

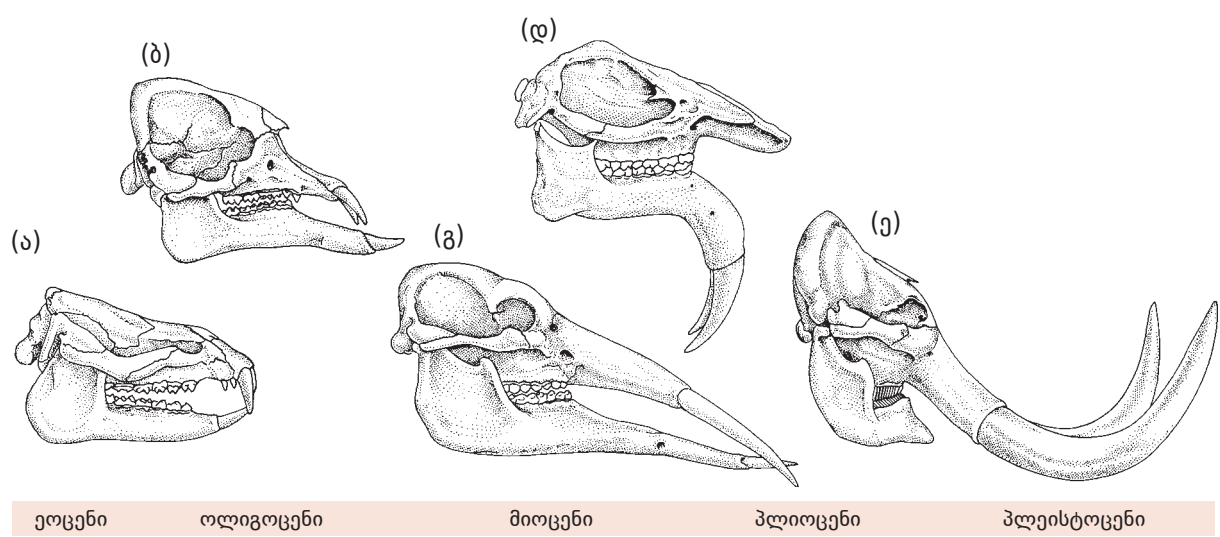
მეცნიერი Cetartiodactyla-ს უწოდებს) წარმომადგენლები პირველად ეოცენის ეპოქაში გაჩნდნენ. ისინი კურდღლის ზომის ცხოველები იყვნენ. თუ კოჭის ძვლების აგებულებას არ ჩავთვლით, მათ შემდგომში გაჩენილ ღორებთან, აქლემებთან და მცოხნელ ცხოველებთან საერთო არაფერი აქვთ. მიოცენის ეპოქაში მცოხნელმა ცხოველებმა რადიაცია განიცადეს და ეს პროცესი განსაკუთრებით ინტენსიურად მინდვრებით მდიდარ ალმოსავლეთ ნახევარსფეროში წარიმართა. გამრავლებულ ოჯახებს შორის იყვნენ ირმები, ჟირაფები და ანტილოპები, ოჯახი Bovidae, ანტილოპების მრავალფეროვანი ოჯახები, ცხვრები, თხები და მსხვილფეხა რქოსანი საქონლი. უკანასკნელი კვლევები ადასტურებს, რომ ეოცენის ეპოქაში წყვილრქოსანების ერთ-ერთი ევოლუციური შტო წყლიან გარემოს შეეგუა და ვეშაპისნაირებად, კერძოდ დელფინებად და გეშაპებად ჩამოყალიბდა (იხ. სურ. 4.11).

**პლეისტოცენის ეპოქის მოვლენები**

კაინოზოური ერის უკანასკნელი ეპოქა პლეისტოცენია. ის სულ რაღაც 1,8 მილიონ წელს გრძელდება, თუმცა თანამედროვე ორგანიზმების ჩამოყალიბებისთვის ეს პერიოდი უმნიშვნელოვანესია.

პლეისტოცენის ეპოქის დასაწყისში კონტინენტებს უკვე თანამედროვე განლაგება ჰქონდათ. ჩრდილოეთი ამერიკა ჩრდილო-დასავლეთიდან ალმოსავლეთ ამიას ბერინგის სახმელეთო ხილით უკავშირდებოდა. ეს ის რეგიონია, სადაც ალიასკა და ციმბირი დღესდღეობით თითქმის გვერდიგვერდ მდებარეობს (სურ. 5.29ა). ჩრდილოეთ და სამხრეთ ამერიკას პანამის ყელი აკავშირებდა. პლეისტოცენის ეპოქაში მცხოვრებ სახეობებს მათი შთამომავლები ძალიან გვანან ან სულაც არ განსხვავდებიან მათგან, თუ გადაშენებულ სახეობებს არ ჩავთვლით.

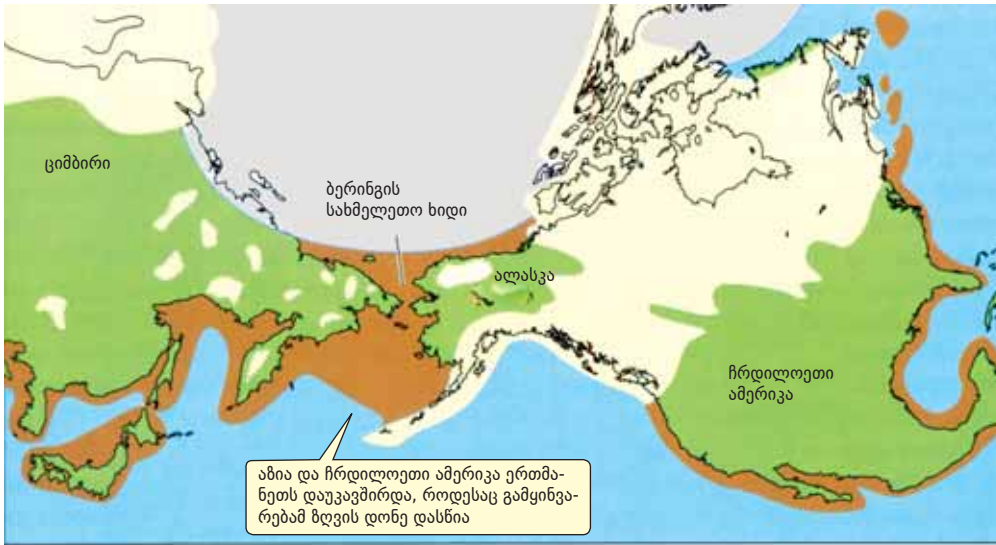
დაახლოებით 3 მილიონი წლის წინ ტემპერატურის გლობალური დაცემა დაიწყო. ტემპერატურა პლეისტოცენის ეპოქის განმავლობაში, (დაახლოებით 100000 წელი), მკვეთრად მერყეობდა. ტემპერატურის ვარდნის პერიოდში უკიდურეს ჩრდილოეთ და სამხრეთ განედებზე თითქმის 2 კილომეტრი სისქის კონტინენტური მყინვარები იქმნებოდა, რომლებიც დათბობის პერიოდში დნობას იწყებდნენ. ამ პერიოდში სულ მცირე ოთხი დიდი და ერთი შედარებით მცირე გამყინვარება მოხდა. გამყინვარების უკანასკნელი ეტაპი დაახლოებით 18000 წლით თარიღდება და ამ მოვლენას ჩრდილოეთ ამერიკაში ვისკონსინი, ხოლო ევროპაში რის-ვერმი ეწოდება. 18000 წლის წინათ გამყინვარებამ მაქსიმუმს მიაღწია, ამის შემდეგ ტემპერატურამ კვლავ აიწია და დაახლოებით 15000-8000 წლებში მყინვარები დადნა. გამყინვარების პერიოდში მღვის დონემ თითქმის 100 მეტრით დაიწია, რის შედეგადაც გამოჩნდნენ კონტინენტების ის ნაწილები, რომლებიც ადრე წყლით იყო დაფარული. მრავალი კუნძული ახლომდებარე კონტინენტს დაუკავშირდა (მაგალითად, იაპონია ამიის ნახევარკუნძული გახლდათ, ახალი გვინეა ავსტრალიასთან იყო დაკავშირებული, ხოლო მაღაგის არქიპელაგი სამხრეთ-ალმოსავლეთ ამიის გაგრძელებას წარმოადგენდა; სურ. 5.29ბ). ეკვატორულ რეგიონებში ტემპერატურა დაახლოებით ისეთი იყო, როგორც დღეს არის, ასე რომ ტემპერატურის განედური გრადიენტი ბევრად მკვეთრი იყო, ვიდრე ის დღეს არის. გამყინვარების პერიოდში გლობალური კლიმატი გაცილებით უფრო მშრალი იყო. აქედან გამომდინარე, მომიერად ტენიანი და ტენიანი ტყეები მხოლოდ მცირე ტერიტორიებზე



ევოცენი      ოლიგოცენი      მიოცენი      პლიოცენი      პლეისტოცენი

სურ. 5.28. სპილოების Proboscidea რიგის მხოლოდ ორი თანამედროვე სახეობა არსებობს, თუმცა ოდესღაც ეს რიგი საკმაოდ მრავალფეროვანი იყო. გადაშენებული ფორმებიდან აღსანიშნავია (ა) უძველესი ხორთუმიანი *Moeritherium* (გვიანი ეოცენი — ადრეული ოლიგოცენი), (ბ) *Phiomia* (ადრეული ოლიგოცენი), (გ) *Gomphotherium* (მიოცენი), (დ) *Deinotherium* (მიოცენი) და (ე) ბენჯიანი მამონტი *Mammuthus* (პლეისტოცენი) (After Romer, 1966).





- ხმელეთის თანამედროვე რელიეფი
- გაყინული ზღვა (წლის უმეტეს ნაწილში)
- მყინვარები
- კონტინენტალური შელფის გავრცელება
- ღრმა წყალი (ზღვის არსებული დონიდან 200მ სიღრმეზე)

**სურ. 5.29.** პლეისტოცენის ეპოქის გამყინვარებამ ზღვის დონე სულ მცირე 100 მეტრით დასწია და დღესდღეობით ოკეანით გაყოფილი მრავალი ხმელეთის არეალები ერთმანეთს დაუკავშირდა. (ა) ალმოსავლეთი ამია და ჩრდილოეთი ამერიკა ბერინგის სახმელეთო ხიდით არიან დაკავშირებულნი. ყურადღება მიაქციეთ მყინვარების გავრცელების არეალს ჩრდილოეთ ამერიკაში. (ბ) ინდონეზია და სხვა კუნძულები სამხრეთ-აღმოსავლეთ ამიასთან ან ავსტრალიასთან არიან დაკავშირებულნი (After Braun and Lomolino, 1998).



იყო გავრცელებული, ხოლო ველებს და სავანებს ბევრად დიდ ადგილი ეკავა. გამყინვარებათაშორის პერიოდებში კლიმატი თბილი და ტენიანი ხდებოდა.

ზემოთ აღწერილმა მოვლენებმა ორგანიზმთა გავრცელებაზე ძლიერი ზეგავლენა მოახდინა (იხ. მე-6 თავი). როდესაც ზღვის დონე დაბალი გახლდათ, ხმელეთის მრავალი სახეობა მოძრაობდა ხმელეთის მასივებს შორის, რომლებიც შემდგომ ისევ იზოლირებულნი გახდნენ. მაგალითად, ყინულისგან თავისუფალი ბერინგის სახმელეთო ხიდით ბევრი სახეობა ამიიდან ჩრდილოეთ ამერიკაში გადავიდა. მათ შორის იყვნენ ბუნჯიანი მამონტები, ბიზონები და ადამიანიც კი. გამყინვარების პერიოდში ბევრი სახეობის გავრცელება დაბალ განედებზე ინაცვლებდა, ხოლო გამყინვარებათაშორის პერიოდებში სახეობები უფრო მაღალ განედებზე ვრცელდებოდნენ. მაგალითად, ტროპიკული სახეობების გავრცელება დღესდღეობით შეზღუდულია, ხოლო ადრე ასე არ იყო. ინგლისში გამყინვარებათაშორისი პერიოდების სპილოების, ჰიპოპოტამების და ლომების ნამარხებია აღმოჩენილი, ხოლო სამხრეთ ამერიკაში აღმოჩენილია გამყინვარების პერიოდის არქტიკული

სახეობები, როგორცაა ნაძვი და მუსკუსის ხარი. მრავალი სახეობა საკმაოდ დიდ ტერიტორიებზე ცხოვრობდა და შემდეგ გადაშენდა. მაგალითად, პლეისტოცენის ეპოქის ხოჭოების სახეობები, რომლებიც ინგლისში ცხოვრობდნენ, დღესდღეობით მხოლოდ ჩრდილოეთ აფრიკაში და აღმოსავლეთ ციმბირში გვხვდებიან (Coope, 1979). ბევრი სახეობა ადრე თანაბრად და დიდ ტერიტორიაზე იყო გავრცელებული, ხოლო შემდეგ ცალკეულ ტერიტორიებზე (რეფუგიუმებში) მათი იზოლირება მოხდა. რეფუგიუმი არის ისეთი ტერიტორია, სადაც გამყინვარების პერიოდში შედარებით ხელსაყრელი საცხოვრებელი პირობები იყო. *მოგიერთმა იზოლირებულმა პოპულაციამ* გენეტიკური და ფილოგენეტიკური დივერგენცია განიცადა და სხვა სახეობად ჩამოყალიბდა. მიუხედავად ამისა, პოპულაციის გავრცელების ხშირმა ცვლილებამ უმეტეს შემთხვევაში ახალი სახეობების გაჩენას ხელი შეუშალა (იხ. მე-16 თავი). ზოგიერთ შემთხვევაში პოპულაციები გამყინვარების ტერიტორიაზე მდებარე რეფუგიუმებში დარჩნენ და საკუთარი სახეობის სხვა წარმომადგენლებისგან იზოლირდნენ (იხ. სურ. 6.8). ზოგიერთი სახეობა ერთი ან რამდენიმე ადგილობრივი რეფუგიუმიდან დიდ ტერიტორიაზე განსახლდა და გავრცელების თანამედროვე მდგომარეობას უკანასკნელი 8000 წლის განმავლობაში მიიღწია (გამყინვარების შემდგომი ისტორიისთვის იხ. Pielou 1991).

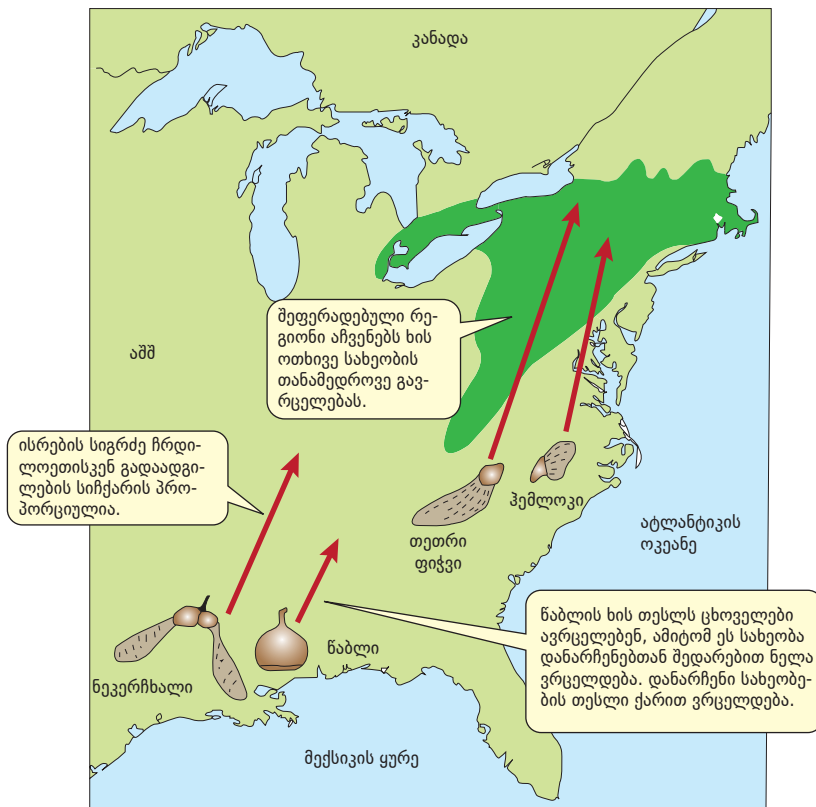
მრავალი სახეობის გავრცელება კლიმატის და საცხოვრებელი ადგილის ცვლილებასთან ერთად ეტაპობრივად შეიცვალა. სახეობები გადადიოდნენ საცხოვრებლად უვარგისი რეგიონებიდან საცხოვრებლად ვარგისი რეგიონებში. სხვადასხვა ასაკის განამარხებული მტვერის კვლევებმა დაადასტურა, რომ მცენარეთა მრავალი სახეობა, რომელიც დღეს გაერთიანებულია თანასამოგადოებებში, სხვადასხვა სინქრეთ დამოუკიდებლად განსახლდა ხმელეთზე. მაშასადამე, *ეკოლოგიური თანასამოგადოებების მცენარეული შემადგენლობა კალეიდოსკოპურად შეიცვალა* (სურ. 5.30).

სახეობათა გეოგრაფიული გავრცელების ცვლილების გარდა პლეისტოცენის ეპოქისთვის დამახასიათებელია გადაშენება. ამ პერიოდში *წყალმეჩხერ მღვებში მობინადრე უხერხემლოების მრავალი სახეობა, განსაკუთრებით კი ტროპიკული სახეობები, გადაშენდა*, ვინაიდან მათ ოდნავი აციებისგან დამცავი მექანიზმებიც კი არ გააჩნდათ. მიუხედავად ამისა, არც ერთი ძირითადი ტაქსონი არ გადაშენებულა. ხმელეთზე ოდნავ განსხვავებული მდგომარეობა შეიქმნა. მცირე ზომის ხერხემლიანებს მაინცდამაინც დიდი ზიანი არ მიუღიათ, ხოლო დიდი ზომის სხეულის მქონე ძუძუმწოვრების და ფრინველების ძალიან დიდი ნაწილი გადაშენდა. გადაშენებულ სახეობებს შორის იყვნენ მამონტები, ხმალკბილა კატები, გიგანტური ბიზონები, გიგანტური თახვები, გიგანტური მგლები, გიგანტური ზარმაცები და ენდემური სამხრეთამერიკული ჩლიქოსნები. ჩამოთვლილი სახეობები შესაძლოა კლიმატის და საცხოვრებელი გარემოს ცვლილებას ვერ შეეგუენ, თუმცა არქეოლოგიური ფაქტები და პოპულაციების მათემატიკური მოდელები ადასტურებს, რომ „მეგაფაუნურ გადაშენებას“ ადამიანმაც შეუწყო ხელი. მ დროისთვის ადამიანი უკვე ფლობდა გარკვეულ იარაღებს (Martin and Klein, 1984; Alroy, 2001; Roberts et al. 2001).

ბოლო მყინვარები ჯერ კიდევ არ იყო გამდნარი, როდესაც ცოცხალი ბუნებისთვის ახალი პრობლემები გაჩნდა. დაახლოებით 11000 წლის წინ ადამიანმა სასოფლო-სამეურნეო საქმიანობას მოჰკიდა ხელი და დედამიწის რელიეფი ამ ფაქტორმაც მკვეთრად შეცვალა. უკანასკნელი ათასწლეულების განმავლობაში მოჭარბებულმა ძოვამ უდაბნოების გავრცელება გამოიწვია, ტყეები ჭრისა და ხანძრების შედეგად განადგურდა, ხოლო ვეგეტაციის ცვლილებამ ან განადგურებამ კლიმატის შეცვლა გამოიწვია. დღესდღეობით ადამიანთა პოპულაცია იზრდება და თანამედროვე ტექნოლოგია ვითარდება. შედეგად სახეობებით მდიდარი ტროპიკული ტყეები თითქმის სრული განადგურების პირას არის მისული, მომიერი კლიმატის ტყეები და პრერიები უკვე ძალიან იშვიათია, ზღვის თანასამოგადოებები გამონაბოლქვისა და ჭარბი ექსპლუატაციისგან იტანჯებიან, ხოლო სანჯავის გამონაბოლქვის შედეგად მომხდარი გლობალური დათბობა კლიმატს და საცხოვრებელ ადგილებს მკვეთრად ცვლის და ზოგიერთი სახეობა, სავარაუდოდ, ვერ მოახერხებს სწრაფ ადაპტაციას (Wilson, 1992; Kareiva et al. 1993). ასეთი რეგიონების (რომლებიც დედამიწის ზედაპირის დაახლოებით 20%-ს მოიცავენ) ანალიზმა დაადასტურა, რომ შემდეგი 50 წლის განმავლობაში ამ რეგიონებში მცხოვრები სახეობებიდან 18-დან 35%-მდე გადაშენდება (Thomas et al. 2004). ამგვარი კვლევები რეალურ სურათს შეიძლება მუსტად ვერ ასახავდეს, მაგრამ ნათელია, რომ ჩვენ უდიდესი მასიური გადაშენება გველის, თუ ამის საწინააღმდეგოდ რაღაც არ მოვიმოქმედებთ.

## რეზიუმე

1. ცოცხალი ორგანიზმების კვლევა ადასტურებს, რომ ყველა სახეობა ერთი საერთო წინაპრისგან წარმოიშვა. სიცოცხლის წარმოშობის შესახებ ინფორმაცია მატულობს, თუმცა უამრავი რამ კვლავ უცნობია.
2. სიცოცხლის პირველი განამარხებული ნაშთი 3,5 მილიარდი წლით თარიღდება, ხოლო დედამიწა დაახლოებით 1 მილიარდი წლით ადრე შეიქმნა. სიცოცხლის უძველესი ფორმები პროკარიოტებია.
3. ეუკარიოტები 1,5 მილიარდი წლის წინ გაჩნდნენ. მათი მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები სიმბიოზური ბაქტერიისგან ჩამოყალიბდა.
4. ნამარხები კემბრიული პერიოდის დასაწყისში ანუ დაახლოებით 542 მილიონი წლის წინ ცხოველთა ტიპების სწრაფ დივერსიფიკაციაზე მიუთითებს, თუმცა ზოგიერთი ევოლუციური შტოს დივერსიფიკაცია ალბათ ბევრად ადრე მოხდა. სწრაფი დივერსიფიკაციის მუსტი მიზეზები საკამათოა, თუმცა გენეტიკურ და ეკოლოგიურ მოვლენებთან ნამდვილად არის დაკავშირებული.
5. ხმელეთის მცენარეები და ფესხასხრიანები გვიან სილურულ და ადრეულ დევეონურ პერიოდში გაჩნდნენ. ამფიბიები გვიან დევეონურ პერიოდში მტევანფარფლიანი თევზებისგან წარმოიშვნენ.
6. ყველაზე მსხვილი მასშტაბის მასიური გადაშენება პერიოდის მიწურულს (დაახლოებით 251 მილიონი წლის წინ) მოხდა. ამ მოვლენამ დედამიწის ფლორისა და ფაუნის ტაქსონომიური შემადგენლობა მკვეთრად შეცვალა.
7. თესლოვანი მცენარეები და ამნიოტები („რეპტილიები“) მეზოზოურ ერაში (251-65,5 მილიონი წელი) დივერსიფიცირდნენ და



სურ. 5.30. ჩრდილოეთ ამერიკაში გავრცელებული ხეების ოთხი სახეობა უკანასკნელი გამყინვარების შემდეგ, რეფუგიებიდან ჩრდილო-აღმოსავლეთით გავრცელდა. გავრცელების სიჩქარე სხვადასხვა იყო. გამყინვარების დასრულების შემდეგ ნეკერჩხალი და ნაბლი მექსიკის ყურიდან ჩრდილოეთისკენ გადაადგილდა, ხოლო თეთრმა ფიჭვმა და პემლოკმა შუა ატლანტიკის სანაპიროს დაბლობზე დაიწყეს გავრცელება (After Pielou 1991).

გაბატონდნენ. ყვავილოვანი მცენარეების და ამ მცენარეებთან დაკავშირებული მწერების გამრავალფეროვნება შუა ცარცული პერიოდიდან მიმდინარეობს. მემოზოური ერის მიწურულის მასიურმა გადაშენებამ ("K/T გადაშენებამ") გამოიწვია დინოზავრების უმეტესობის გაქრობა.

8. ტუტუმწოვრების რიგების უმეტესობა გვიან ცარცულ პერიოდში გაჩნდა, ხოლო ადრეულ მესამეულ პერიოდში (დაახლოებით 65,5-50 მილიონი წლის წინ) ადაპტური რადიაცია განიცადა. ტუტუმწოვრების დივერსიფიკაციის მიზეზი სავარაუდოდ ხმელეთის დინოზავრების გადაშენება გახდა.
9. კაინოზოური ერაში კლიმატი მშრალი გახდა, რამაც სავანების, ბალახიანი მცენარეების და სავანებში ცხოვრებასთან ადაპტირებული ცხოველების ევოლუციას შეუწყო ხელი.
10. პლეისტოცენის პერიოდში (უკანასკნელი 1,8 მილიონი წლის განმავლობაში) რამდენიმე გამყინვარება მოხდა, რის გამოც უამრავი სახეობა გადაშენდა და სახეობათა გავრცელების სტრუქტურა მკვეთრად შეიცვალა.
11. დროთა განმავლობაში დედამიწის ფლორისა და ფაუნის შემადგენლობამ თანამედროვე სახე მიიღო.

**ტარიქონი და ცნებები**

|                   |                    |
|-------------------|--------------------|
| ბაუბლანი          | მასიური გადაშენება |
| კემბრული აფეთქება | პანგეა             |
| ენდოსიმბიონტები   | პრეკემბრიული ერა   |
| გონდვანა          | რეფუგიები          |
| ლაგრაზია          |                    |

**დამატებითი საკითხავი**

S. M. Stanley, *Earth and life through time, second edition* (W. H. Freeman, New York, 1993) ისტორიული გეოლოგიისა და ნამარხების შესწავლაში საკმაოდ მრავალსიმომცველი შესავალია. W. I. Ausich and N.G. Lane, *Life of the past* (Prentice Hall, Upper Saddle River, N. J., 1999. Fourth Edition), ეს ნაშრომი ამ თავში განხილულ საკითხებს ეხება. წიგნი კარგად არის ილუსტრირებული. Maynard Smith and E. Szathmary, *The major transitions in evolution* (W.H. Freeman, San Francisco, 1995) ევოლუციის წამყვანი თეორეტიკოსების შეხე-



დედებებს გვაცნობს სხვადასხვა მოვლენებზე, მათ შორის სიცოცხლის, საზოგადოებების და ენების წარმოშობაზე.

A. K. Behrensmeyer et al. (eds.), *Terrestrial ecosystems through time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* (University of Chicago Press, Chicago, 1992) ამ ნაშრომში სახმელეთო გარემოს და საზოგადოებების ცვლილებები დეტალურად არის აღწერილი.

ძირითადი ტაქსონომიური ჯგუფების ევოლუციის შესახებ დაწერილი წიგნებიდან აღსანიშნავია E. N. K. Clarkson, *Invertebrate paleontology and evolution* (Chapman and Hall, London 1993); P. Kenrick and P.R. Crane, *The origin and early diversification of land plants* (Smithonian Institution Press, Washington, 1997); R. L. Carroll, *Vertebrate paleontology and evolution*, (W. H. Freeman, New York, 1988); D. B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmolska, *The Dinosauria* (University of California Press, Berkeley, 1990).

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. რატომ გახდა ხელსაყრელი წინაპარი ეუკარიოტების ევოლუციის პროცესში ზოგიერთი ორგანიზმებისთვის ერთ ორგანიზმად გაერთიანება? შეგიძლიათ მოიყვანოთ ანალოგიური, ოღონდ უფრო თანამედროვე სიმბიოზის მაგალითი, რომლის შედეგად ორი ორგანიზმი ერთად ფუნქციონირებს?
2. სიცოცხლის წარმოშობის ადრეულ ეტაპზე გენოტიპსა და ფენოტიპს შორის განსხვავება არ არსებობდა. რა ახასიათებს დღესდღეობით ამგვარ განსხვავებას და ორგანიზაციის რა ეტაპზე ჩნდება ის?
3. ბიოლოგიური სახეობის ცნების მოშველიებით (იხ. მე-2 თავი) დაასახელეთ დრო, როდესაც პირველი სახეობა გაჩნდა. რა იყვნენ ორგანიზმები მანამდე, თუ არა სახეობები? რა შედეგები მოჰყვება სახეობების თანდათანობით გაჩენას ადაპტაციის და დივერსიფიკაციის პროცესებისთვის?
4. ცხოველთა მორფოლოგიური მრავალფეროვნება გაიზარდა, შემცირდა თუ იგივე დარჩა კემბრიული პერიოდის შემდეგ? როგორ შეგიძლიათ ეს განსაზღვოთ?
5. შეადარეთ დევონური პერიოდის და ცარცული პერიოდის ხმელეთის თანასაზოგადოებები და ახსენით რამ განაპირობა მათ შორის განსხვავება მცენარეების და ცხოველების მრავალფეროვნებაში.
6. რა ფაქტი აუცილებელია იმ ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, რომ პლესტოცენის პერიოდში მომხდარი მეგაფაუნური გადაშენება ადამიანებმა გამოიწვიეს?
7. როგორ აისახა პლესტოცენის პერიოდის გამყინვარების შემდეგ მომხდარმა სახეობათა გავრცელების ცვლილებამ, სახეობათა ევოლუციურ ცვლილებებზე და ეკოლოგიური საზოგადოებების შემადგენლობაზე?

# ევოლუციის გეოგრაფია

# 6

**ს**ად წარმოიშვნენ ადამიანები და რა გზებით განსახლდნენ ისინი დედამიწაზე? რატომ გვხვდებიან კენგურუები მხოლოდ ავსტრალიაში, ხოლო ვირთაგვები კი ყველგან? რატომ გვხვდება ტროპიკულ ტყეებში ხეების, მწერების და ფრინველების ბევრად მეტი სახეობა, ვიდრე ზომიერი კლიმატის ტყეებში?

ამ შეკითხვებზე პასუხის გაცემას **ბიოგეოგრაფია** ცდილობს. ბიოგეოგრაფია ორგანიზმთა გეოგრაფიული გავრცელების შემსწავლელი დარგია. ზოოგეოგრაფია და ფიტოგეოგრაფია ბიოგეოგრაფიის შემადგენელი დარგებია. ეს დარგები სწავლობენ ცხოველების და მცენარეების

გავრცელებას. ორგანიზმთა გავრცელების ევოლუციის შესწავლა გეოლოგიასთან, პალეონტოლოგიასთან, სისტემატიკასთან და ეკოლოგიასთან არის დაკავშირებული. მაგალითად, ხმლეთის მასივების გადაადგილების და კლიმატის ცვლილების ისტორიის გეოლოგიური კვლევა, დაკავშირებულია ორგანიზმთა გავრცელებასთან, ხოლო ორგანიზმთა გავრცელება

გეოლოგიურ მოვლენებს ხშირად ნათელს ჰფენს. ზოგიერთმა მეცნიერმა ორგანიზმთა გავრცელების მონაცემები გამოიყენა კონტინენტთა დრეიფის მტკიცებულებისთვის. ეს მოხდა მანამდე, სანამ გეოლოგები შეთანხმდნენ, რომ კონტინენტთა დრეიფს მართლაც ჰქონდა ადგილი.



**ძველი და ახალი სამყაროს მაიმუნები.** აფრიკული და აზიური მაიმუნები, მაგალითად *Colobus* (მარცხნივ), Catarrhini ტაქსონს ეკუთვნის. ახალი სამყაროს მაიმუნები (სამხრეთ და ცენტრალური ამერიკიდან), როგორცაა მყვირალა მაიმუნი *Alouatta palliata* (ქვემოთ), სრულიად განსხვავებულ Platyrrhini ტაქსონს ეკუთვნის (*Colobus* © Charles Mc.Rae/Visuals Unlimited; *Alouatta* © Royu P.Fontaine/Photo Researchers, Inc.)

ზოგიერთ შემთხვევაში ტაქსონის გეოგრაფიული გავრცელება ისტორიული გარემოებებით აიხსნება, სხვა შემთხვევაში ეკოლოგიური ფაქტორები, რომლებიც ამჟამად მოქმედებენ, იძლევიან უკეთეს ახსნას. აქედან გამომდინარე, ბიოგეოგრაფიის დარგი პირობითად შეიძლება დაიყოს **ისტორიულ** და **ეკოლოგიურ ბიოგეოგრაფიად**. ისტორიული და ეკოლოგიური ფაქტორები, რომლებიც ხსნიან გეოგრაფიულ გავრცელებას, ერთმანეთს ავსებენ და ორივე მათგანი საკმაოდ მნიშვნელოვანია (Brown and Lomolino 1998; Myers and Giller 1988; Ricklefs and Schluter 1993).

### ეკოლუციის ბიოგეოგრაფიული მტკიცებულება

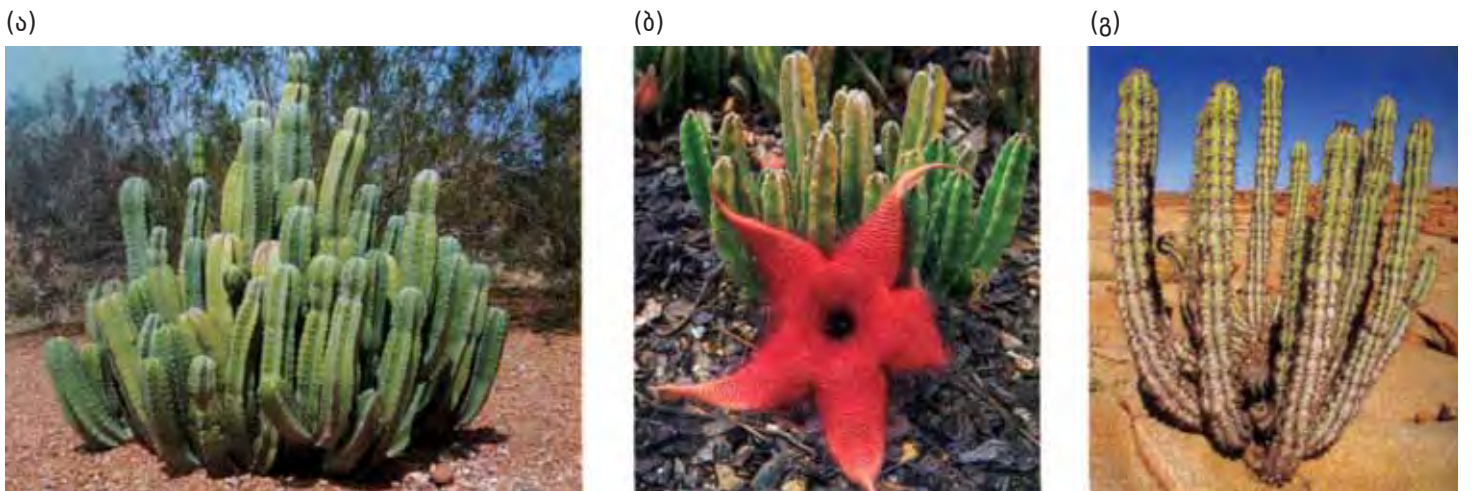
დარვინი და უოლესი ბიოგეოგრაფიით იყვნენ დაინტერესებულნი. უოლესმა კარიერის მეორე ნახევარი ამ საკითხს მიუძღვნა და ბიოგეოგრაფიის ძირითადი მოდელები აღწერა. ისინი დღესაც აქტუალურია. ორგანიზმთა გავრცელებამ დარვინი შთააგონა და ეკოლუციის რეალურობაში დაარწმუნა. დღეს ჩვენთვის ზოგიერთი ბიოგეოგრაფიული ფაქტის მიზეზი იმდენად აშკარაა, რომ მათზე მსჯელობის აზრს ვერ ვხედავთ. მაგალითად, თუ ვინმე იკითხავს რატომ არ არიან სპილოები ჰავაის კუნძულზე, შეგვიძლია ვუპასუხოთ, რომ სპილოები კუნძულზე ვერანაირად ვერ მოხვდებოდნენ. ამ პასუხში ჩვენ ვგულისხმობთ, რომ სპილოები სადღაც სხვაგან, კერძოდ კონტინენტზე წარმოიშვნენ, და კუნძულზე ვერ განსახლდნენ. მაგრამ, ეკოლუციის თეორიის ჩამოყალიბებამდე, იმ დროს, როცა დარვინი და უოლესი ღმერთის მიერ სამყაროს შექმნის არსებულ მოსაზრებას უპირისპირდებოდნენ, ამგვარი პასუხი დამაკმაყოფილებელი არ იქნებოდა. მაშინ ითვლებოდა, რომ შემოქმედს ნებისმიერი სახეობის განთავსება ნებისმიერ ტერიტორიაზე, ან ერთდროულად ბევრ ადგილას შეეძლო. სინამდვილეში, უფრო გონივრული იყო ევარაუდათ, რომ შემოქმედი სახეობებს მათთვის შესაფერის საცხოვრებელ ადგილებში, ვთქვათ ტროპიკულ ტყეებში განსახლებდა.

დარვინმა თავისი ძირითადი ნაშრომის, *სახეობათა წარმოშობის* ორი თავი მიუძღვნა იმის მტკიცებას, რომ მრავალ ბიოგეოგრაფიულ ფაქტს აზრი არ ექნება, თუ ვალიარებთ, რომ სიცოცხლე შემოქმედმა შექმნა. სამაგიეროდ ეს ფაქტები ძალიან მნიშვნელოვანი იქნება, თუ 1) სახეობების წარმოშობა გარკვეულ ადგილზე ან რეგიონში ხდება, 2) სახეობა განსახლების შედეგად ვრცელდება და 3) სახეობა იცვლება და სხვადასხვა რეგიონებში განსახლების შედეგად ტოვებს ამ რეგიონებში შთამომავალ სახეობებს (დარვინის სიცოცხლის პერიოდში კონტინენტების დრეიფის შესახებ არაფერი იყო ცნობილი, ხოლო დღესდღეობით ეს ფაქტორიც ხსნის სახეობათა გავრცელების მოვლენას). დარვინი ყურადღებას ამახვილებდა შემდეგ მოვლენებზე:

პირველი, ამბობს დარვინი: „სხვადასხვა რეგიონებში მობინადრე ორანიზმების არც მსგავსება და არც განსხვავება მთლიანად ვერ აიხსნება კლიმატური და სხვა ფიზიკური პირობებით“. მსგავსი კლიმატი და საარსებო გარემო, როგორცაა მაგალითად უდაბნო და ტროპიკული ტყე, არსებობს როგორც ძველ ასევე ახალ სამყაროში, თუმცა მსგავს პირობებში მობინადრე ორგანიზმები არ არიან ერთმანეთთან ნათესაურ კავშირში. მაგალითად, კაქტუსები (Cactaceae ოჯახი) გავრცელებულნი არიან ახალ სამყაროში, თუმცა ძველი სამყაროს უდაბნოებშიც არიან კაქტუსის მაგვარი მცენარეები, მაგრამ ისინი სხვა ოჯახების წევრები არიან (სურ. 6.1). ახალი სამყაროს მაიმუნები ერთ დიდ ჯგუფს (Platyrrhini) ეკუთვნიან, ხოლო ძველი სამყაროს მაიმუნები სრულიად სხვა ჯგუფში (Catarrhini) შედიან, მიუხედავად იმისა, რომ ამ მაიმუნებს [(მაგ. მყვირალა მაიმუნებს (Platyrrhini) და კოლობუსს (Catarrhini), რომლებიც ამ თავის დასაწყისში არიან გამოსახულნი], მსგავსი ჰაბიტატი და კვების რაციონი აქვთ.]

კვლავ დარვინს დავებუნდეთ. მეორე, რასაც ის ამბობდა არის: „ნებისმიერი ტიპის ხელისშემშლელი

სურ. 6.1. კონვერგენტული ზრდის ტიპი უდაბნოს მცენარეებში. სურათზე ნაჩვენებია მცენარეები არიან სუკულენტები. მათ არ გააჩნიათ ფოთლები, აქვთ წვნიანი, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ღერო და სამ, შორეული ნათესაური კავშირის მქონე ოჯახს ეკუთვნიან. (ა) ჩრდილოეთამერიკული კაქტუსი (Cactaceae ოჯახი). სახეობა *Lophoceros schottii* მექსიკის ყველაზე ჩრდილოეთ შტატში არის გავრცელებული. (ბ) *Stapelia* (Apocynaceae) გვარის მცენარე სტაპელია. ბუმბით დამტვერავი სუკულენტია, გავრცელებულია სამხრეთი აფრიკიდან აღმოსავლეთ ინდოეთამდე. (გ) აფრიკის ნამიბიის უდაბნოში მობინადრე *Euphorbia*-ს (Euphorbiaceae) სახეობა. [(ა-გ) © Photo Researchers, Inc. (ა) by Richard Parker; (ბ), by Geoff Bryant; (გ) by Fletcher and Baylis]





ფაქტორები თუ ბარიერები, რომლებიც ორგანიზმების თავისუფალ მიგრაციას ენააღმდეგება, მჭიდრო და მნიშვნელოვან კავშირში არიან იმ განსხვავებებთან, რომლებიც არსებობს სხვადასხვა რეგიონებში ბინადარ ორგანიზმებს შორის“. დარვინი აღნიშნავდა, რომ სამხრეთი ამერიკის ალმოსავლეთი და დასავლეთი სანაპიროების ზღვის სახეობები მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისგან.

დარვინის მესამე და ძალიან მნიშვნელოვანი შეხედულება შემდეგია: „ერთ და იგივე კონტინენტზე ან ერთ ზღვაში მოხილადე ორგანიზმები ნათესაურ კავშირში არიან, თუმცა თვით სახეობები, რომლებიც ამ კონტინენტის ან ზღვის სხვადასხვა ადგილებში ბინადრობენ, ერთმანეთისგან განსხვავდებიან“. დარვინს მაგალითის სახით წყლის გარემოსთან დაკავშირებული სამხრეთამერიკული მღრღნელები მოჰყავს (ნუტრია და კაპიბარა), რომლებიც აგებულია სამხრეთი ამერიკის მთებსა და სავანებში გავრცელებულ მღრღნელებს გვანან და მათი ნათესავები არიან. ამავე დროს მათ თითქმის არაფერი აქვთ საერთო ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში გავრცელებულ და იგივე ჰაბიტატში მოხილადე მღრღნელებთან (თახვი, ონდატრა).

“ამ ფაქტებიდან ჩვენ ვხედავთ“, ამბობდა დარვინი, „ღრმა ბუნებრივ კავშირებს, რომლებიც ხმელეთის თუ წყლის მსგავს არეალებზე, დროსა და სივრცეში, ფიზიკური პირობებისგან დამოკიდებლად ვრცელდებიან.... ეს კავშირი უბრალოდ მემკვიდრეობითობა (ანუ საერთო წინაპარის ქონა) არის, რაც რამდენადაც ჩვენ ვიცით, ერთმანეთის მსგავსი ორგანიზმების წარმოშობის ერთადერთი მიზეზია“.

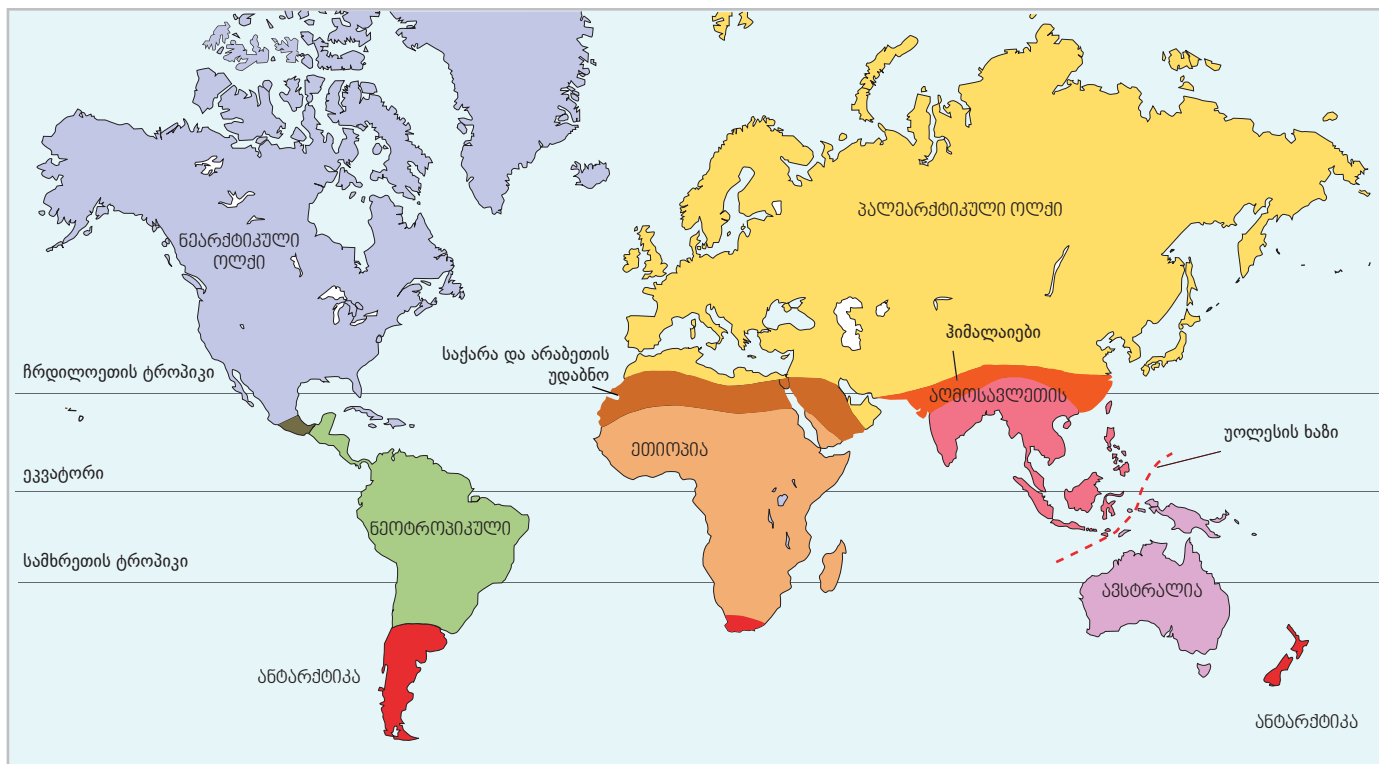
დარვინი ცდილობდა დაემტკიცებინა, რომ სახეობები სხვადასხვა ადგილებზე არ იყვნენ შექმნილები, არამედ მათ წარმოშობის საერთო რეგიონი გააჩნიათ. მან კუნძულებზე მოხილადე ორგანიზმების მაგალითზე ამ მოსაზრების პრაქტიკულად სრული მტკიცებულება ჩამოაყალიბა. პირველი: *კუნძულებზე, რომლებიც ოკეანეში ერთმანეთისგან საკმაოდ დაცილებულად მდებარეობენ, ორგანიზმთა ისეთი სახეობები ბინადრობენ, რომელთაც დიდი მანძილებზე განსახლება შეუძლიათ*. ვისაც ეს არ შეუძლია, ასეთ კუნძულებზე არ გვხვდება. მაგალითად, მრავალ კუნძულზე ძუძუმწოვრებიდან მხოლოდ დამურები არიან ენდემური სახეობები. მეორე: *მცენარეების და ცხოველების მრავალი კონტინენტური სახეობა ოკეანურ კუნძულზე ადამიანმა გადაიყვანა და ამის შემდეგ ისინი ამ ადგილებში გამრავლდნენ*. აქედან გამომდინარე, დარვინი ამბობს: „მათ, ვინც ყოველი სახეობის ცალკე შექმნაზე საუბრობენ, უნდა იცოდნენ, რომ ოკეანის კუნძულებისთვის საუკეთესოდ ადაპტირებული მცენარეების და ცხოველების საკმაოდ დიდი რაოდენობა ამ კუნძულებისთვის არ შექმნილა“. მესამე, კუნძულზე ბინადარი სახეობების უმეტესობა *ახლომდებარე კონტინენტზე მცხოვრებ სახეობებს ენათესავება*, რაც მათი წარმოშობის წყაროზე მიუთითებს. ასე ხდება მაგალითად გალაპაგოსის კუნძულებზე მცხოვრები ფრინველების და მცენარეების დიდი ნაწილის შემთხვევაში. მეოთხე, *კუნძულზე ბინადარი ენდემური სახეობების პროპორციული რაოდენობა განსაკუთრებით მაღალია იმ შემთხვევაში, როდესაც კუნძულზე გავრცელების შესაძლებლობა ნაკლებია*. მეხუთე, *კუნძულზე ბინადარ სახეობებს ხშირად აქვთ კონტინენტზე მცხოვრები მათი წინაპრების ნიშან-თვისებები*. დარვინს მაგალითის სახით მცენარის თესლზე არსებული ეკლები მოყავს, რომლებიც ძუძუმწოვრების მიერ მათი გავრცელებისთვის საჭირო ადაპტაციაა. იმ კუნძულებზე მოხილადე მრავალ ენდემურ სახეობას, სადაც ძუძუმწოვრები საერთოდ არ გვხვდება, ეკლებიანი თესლი მაინც აქვს.

დარვინის მიერ მოყვანილი ფაქტები და შეხედულებები თითქმის ას ორმოცდაათი წლის შემდეგაც კი, არ კარგავს ღირებულებას. ნამარხების და ისეთი გეოლოგიური მოვლენების, როგორცაა კონტინენტების დრეიფი და ზღვის დონის ცვლილება, კვლევამ ჩვენს ცოდნას ბევრი რამ შემატა, თუმცა დარვინის ძირითადი მოსაზრებებიდან არც ერთის უარყოფა არ მომხდარა.

## გავრცელების ძირითადი მოდელები

თითქმის ყველა სახეობის გეოგრაფიული გავრცელება გარკვეულწილად შემლუღულია, ხოლო მრავალი მაღალი რანგის ტაქსონი მხოლოდ კონკრეტულ გეოგრაფიულ რეგიონში ბინადრობს (ანუ **ენდემურია**). მაგალითად, გვარი *Plethodon*-ის სალამანდრები ჩრდილოეთ ამერიკაშია გავრცელებული, ხოლო სახეობა *Plethodon caddoensis* მხოლოდ დასავლეთი არკანზასის კადოს მთებში გვხვდება. ზოგიერთი მაღალი რანგის ტაქსონი, მაგალითად მტრედების ოჯახი (Columbidae), კოსმოპოლიტურია (მთელს სამყაროშია გავრცელებული), ხოლო სხვები მკვეთრად ენდემურები არიან (მაგალითად, კივის ოჯახი Apterygidae მხოლოდ ახალ ზელანდიაში გვხვდება; (იხ. სურ. 6.13)

უოლესმა და სხვა ბიოგეოგრაფებმა აღმოაჩინეს, რომ მრავალი მაღალი რანგის ტაქსონის გავრცელება მიახლოებით მსგავსია და კონკრეტული რეგიონის ფარგლებში ფლორისა თუ ფაუნის ტაქსონომიური შემადგენლობა უფრო ერთგვაროვანია, ვიდრე რეგიონებს შორის. ამ მოსაზრებაზე დაყრდნობით, უოლესმა ხმელეთისა და მტკნარი წყლის ორგანიზმებისთვის რამდენიმე **ბიოგეოგრაფიული ოლქი** აღწერა, რომლებსაც დღესაც ცნობენ (სურ. 6.2). ეს ოლქებია *პალეარქტიკული* (ზომიერი და ტროპიკული კლიმატის სარტყელის ევრაზია და ჩრდილოეთი აფრიკა), *ნეარქტიკული* (ჩრდილოეთი ამერიკა), *ნეოტროპიკული* (სამხრეთი და ცენტრალური ამერიკა), *ეთიოპიური* (აფრიკა საპარის უდაბნოს ქვემოთ), *ალმოსავლური* (ინდოეთი და სამხრეთ-ალმოსავლეთ აზია) და *ავსტრალიური* (ავსტრალია, ახალი გვინეა, ახალი ზელანდია და ახლო-

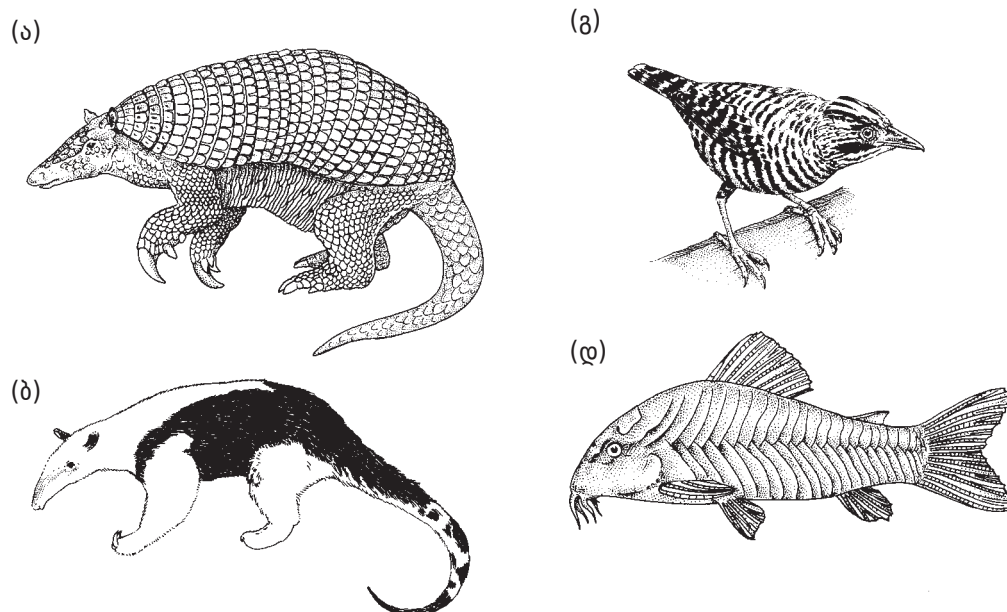


სურ. 6.2. ბიოგეოგრაფიული ოლქები. ა.რ. უოლესის მიერ შემოღებული ოლქებია: პალეარქტიკული, ეთიოპიის, აღმოსავლეთის, ავსტრალიის, ნეარქტიკული და ნეოტროპიკული. ზოგიერთი ავტორი სამხრეთი ამერიკის სამხრეთ ნაწილს, აფრიკას და ახალ ზელანდიას სხვა ოლქად, კერძოდ ანტარქტიკის ოლქად თვლის.

დებარე კუნძულები). ამ ოლქების ჩამოყალიბება დედამიწის ისტორიით არის განპირობებული და არა თანამედროვე კლიმატით ან კონტინენტების განაწილებით. მაგალითად, უოლესის ხაზი ჰყოფს კუნძულებს, რომელთაც გეოგრაფიული სიახლოვის და მსგავსი კლიმატის მიუხედავად, განსხვავებული ფაუნა აქვთ. ეს კუნძულები ლითონფეროს ორ პლასტზე მდებარეობს, რომლებიც არც თუ ისე დიდი ხნის წინ მიუახლოვდნენ ერთმანეთს და შესაბამისად ორ სხვადასხვა ბიოგეოგრაფიულ ოლქს, კერძოდ აღმოსავლურ და ავსტრალიურ ოლქებს ეკუთვნია.

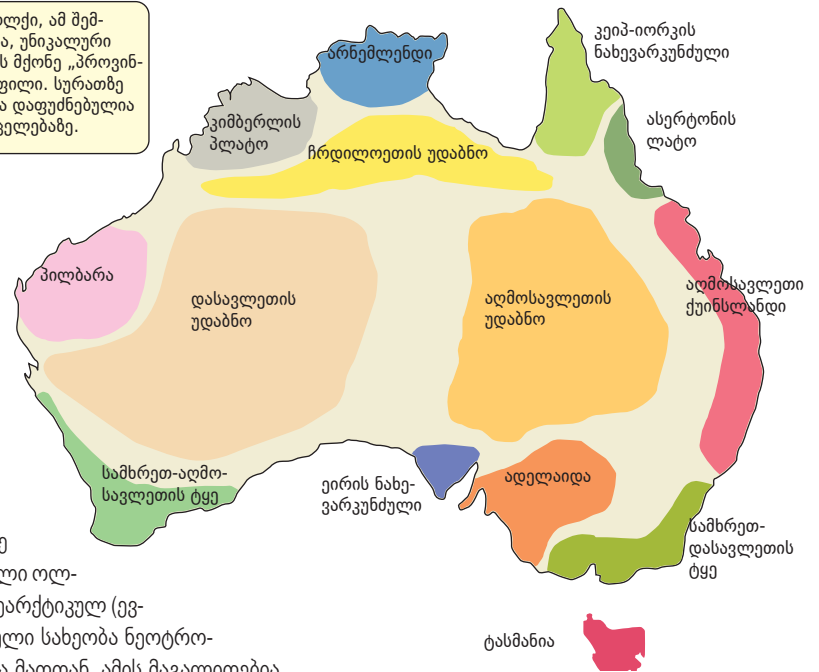
ყველა ბიოგეოგრაფიულ ოლქში მრავალი მაღალი რანგის ტაქსონის წარმომადგენელი ბინადრობს, რომელიც ამ ოლქის ფარგლებში უფრო მრავალფეროვანია არიან, ვიდრე სადმე სხვაგან, ან სრულებით მხოლოდ ამ ოლქში ბინადრობენ. მაგალითად, ნეოტროპიკული ოლქის (სამხრეთი ამერიკა) ენდემური ტაქსონებია Xenarthra (ჭიანჭველაჭამიები და ჯავსნოსანი), ფართოცხვირა პრიმატები (Platyrrhina), როგორებიც არიან ობობასმაგვარი მაიმუნები და მარმოსეტები, კოლიბრიები, მომერალი ფრინველების დიდი ჯგუფი, როგორებიცა არიან ბუზიჭერია (Tyrannidae) და ჭიანჭველჭერია F(Formicariidae), ლოქოს მრავალი ოჯახი და

სურ. 6.3. ნეოტროპიკულ ბიოგეოგრაფიულ ოლქში მობინადრე ენდემური ტაქსონების მაგალითები. (ა) ჯავსნოსანი (რიგი Xenarthra). (ბ) ჭიანჭველაჭამია (რიგი Xenarthra). (გ) ჭიანჭველაჭერია (Formicariidae), ეს სახეობა ნეოტროპიკულ ოლქში მობინადრე ბელუასნაირი მომღერალი ფრინველების ევოლუციური რადიაციის მაგალითია. (დ) ჯავსნიანი ლოქო (Callichthyidae), მტკნარი წყლის ლოქოების ერთ-ერთი ოჯახი, რომელიც მხოლოდ სამხრეთ ამერიკაში ბინადრობს (ა, ბ after Emmons 1990; გ after Haverschmidt 1968; დ after Moyle and Cech 1983.)



სურ. 6.4. ავსტრალიის ენდემიზმის პროვინციები ან რეგიონები დადგენილია ფრინველების გავრცელების არელების საფუძველზე. სხვა ხერხემლიანების გავრცელება მსგავს მოდელს იძლევა (After Cracraft 1991.)

ბიოგეოგრაფიული ოლქი, ამ შემთხვევაში ავსტრალია, უნიკალური ფლორისა და ფაუნის მქონე „პროვინციებად“ არის დაყოფილი. სურათზე გამოსახული დაყოფა დაფუძნებულია ფრინველების გავრცელებაზე.



ასევე მცენარეთა ოჯახები, როგორცაა ანანასის ოჯახი (Bromeliaceae) (სურ. 6.3; იხ. აგრეთვე თავის დასაწყისში ნაჩვენები სურათი). თითოეულ ოლქში ინდივიდუალური სახეობები მეტ-ნაკლებად შემლუღულ რეგიონებში არიან გავრცელებულნი. თუ რეგიონების ჰაბიტატები განსხვავებულია ან მთებით თუ სხვა ბარიერებით არის გამიჯნული, მაშინ ამ რეგიონებში განსხვავებული სახეობები ბინადრობენ, აქედან გამომდინარე, ბიოგეოგრაფიული ოლქი შეიძლება დაიყოს ფაუნის და ფლორის პროვინციებად ანუ ენდემიზმის რეგიონებად (სურ. 6.4).

ბიოგეოგრაფიულ ოლქებს (ან პროვინციებს) შორის მუსტი სამღვრების გავლება შეუძლებელია, ვინაიდან ზოგიერთი ტაქსონი მომიჯნავე ოლქში სხვადასხვა რაოდენობით ვრცელდება. მაგალითად, ნეარქტიკული ოლქის ზოგიერთი სახეობა, როგორცაა ბიზონი, კალმახი და არყის ხე, პალეარქტიკულ (ევრაზიულ) ტაქსონებთან არის ნათესაურ კავშირში. ზოგიერთი ნეარქტიკული სახეობა ნეოტროპიკული სახეობებიდან იღებს საფუძველს ან ახლო ნათესაურ კავშირშია მათთან. ამის მაგალითებია ჯაგშოსანი, ოპოსუმი და ესპანური ხავსი (*Tillandsia usneoides*) — ბრომელიადა, რომელიც სამხრეთის ხეებზე გირლიანდებივით იზრდება.

ზოგიერთი ტაქსონი დიმიუნქტურად (დაშორებულად) არის გავრცელებული ანუ მათ საცხოვრებელ ადგილებს შორის სიცარიელებია, სადაც ეს ტაქსონი არ გვხვდება. როგორც წესი, დიმიუნქტურად გავრცელებულ უმაღლეს ტაქსონებს ჰყავთ განსხვავებული წარმომადგენლები სხვადასხვა ადგილებში, სადაც ისინი ბინადრობენ. მაგალითად, სირაქლემასნაირების სახელით ცნობილი უფროთო ფრინველების უმეტესობა მონოფილეტურ ჯგუფს ქმნის. ამ ჯგუფში შედის აფრიკაში მობინადრე სირაქლემა, ნეოტროპიკულში მობინადრე ნანდუ, ავსტრალიასა და ახალ გვინეაში მობინადრე ემუ და კაბუარი, ასევე ახალ მელანდიაში მობინადრე კვიი და ახლახანს გადაშენებულ მოა (იხ. სურ. 6.13). ორ ან მეტ სამხრეთულ კონტინენტზე მრავალი სხვა ტაქსონია გავრცელებული. მათ შორის არიან ჩანთოსნები, ორმაგმსუნთქავი თევზები, ცხილიდები (იხ. სურ. 6.12) და სამხრეთის წიფელა (*Nothofagus*) (Goldblatt 1993). დიმიუნქტური გავრცელების სხვა მოდელი წარმოდგენილია ალიგატორებით (*Alligator*), სუნიანი კომბოსტოთი (*Symplocarpus*) და ტიტის ხეებით (*Liriodendron*). ისინი არიან იმ მრავალრიცხოვანი გვარების წარმომადგენლები, რომლებიც გვხვდება როგორც ჩრდილოეთი ამერიკის ალმოსავლეთში, ასევე ალმოსავლეთი ამიის ზომიერი კლიმატის რეგიონში, თუმცა ამ ტერიტორიებს შორის არსად არიან (ვენი, 1999). ჩვენ გავრცელების ამგვარი მოდელის მიზეზებს ამ თავის დარჩენილ ნაწილში დავადგინთ.

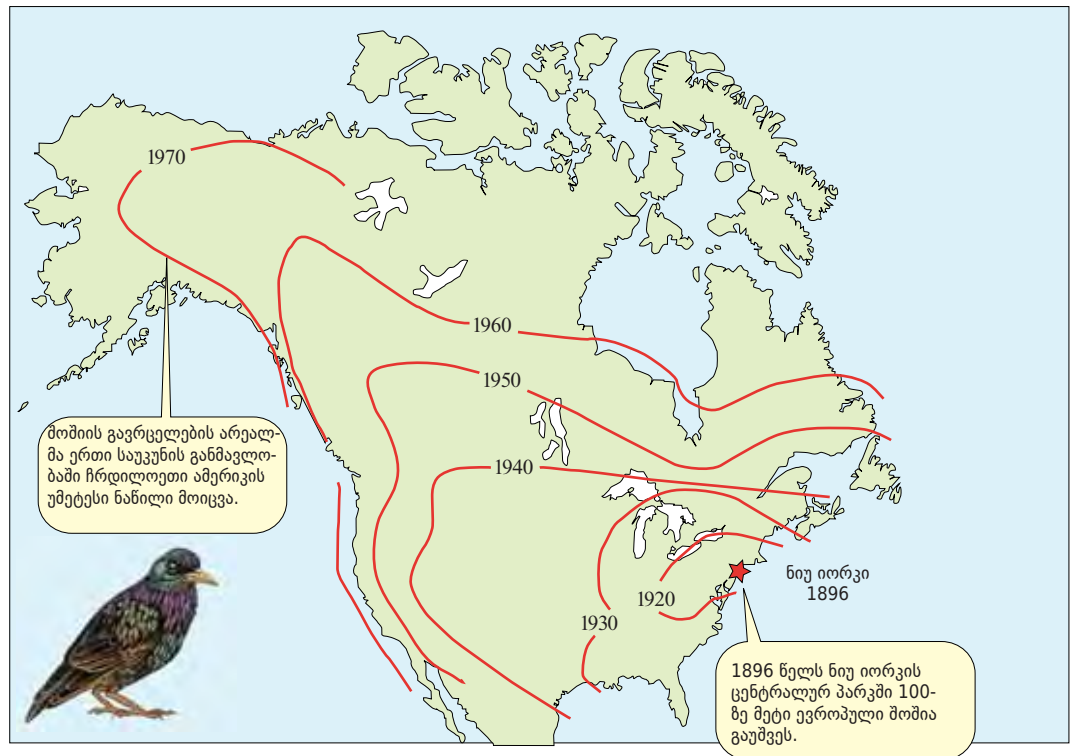
### გეობრაფიულ გავრცელებაზე ზეგავლენის მქონე ისტორიული ფაქტორები

ტაქსონის გეოგრაფიულ გავრცელებაზე თანამედროვე და ისტორიული ფაქტორები ახდენს ზეგავლენას. სახეობათა გავრცელებას სამღვარიშეიძლება შეუქმნას გეოლოგიურმა დაბრკოლებებმა, რომლის გადალახვა სახეობას არ შეუძლია, ან ეკოლოგიურმა პირობებმა, რომელთა მიმართ სახეობა ადაპტირებული არ არის. მოცემულ პარაგრაფში იმ ისტორიულ პროცესებს მიმოვიხილავთ, რომელთა შედეგად მივიღეთ ტაქსონების თანამედროვე გავრცელება. ეს პროცესებია: გადაშენება, გავრცელება და ვიკარიანსა.

სახეობათა გავრცელებას ზოგიერთი პოპულაციის გადაშენება ამცირებს, ხოლო მაღალი რანგის ტაქსონების გავრცელებას მისი შემადგენელი სახეობების გადაშენება ზღუდავს. მაგალითად, ცხენის ოჯახი Equidae ჩრდილოეთ ამერიკაში წარმოიშვა და გამრავალფეროვნდა, მაგრამ შემდეგ იქ ცხენის ოჯახი გადაშენდა. ამ ოჯახიდან სხვა ადგილებში დღესდღეობით მხოლოდ აფრიკული ზებრები, ამიური ველური ვირები და ველური ცხენებია შემორჩენილი (ჩრდილოეთ ამერიკაში ცხენები ევროპელმა კოლონიზატორებმა ხელახლა შეიყვანეს). გადაშენება ალმოსავლეთი ამიაში და ჩრდილოეთი ამერიკის ალმოსავლეთში, ნათესაური კავშირის მქონე ტაქსონების დიმიუნქტურობაზე ასევე არის პასუხისმგებელი. ადრეულ მესამეულ პერიოდში ჩრდილოეთ ამერიკაში და ევრაზიის ჩრდილოეთ რეგიონებში მრავალი მცენარე და ცხოველი გავრცელდა. ამ



სურ. 6.5. ევროპული შოშიის (*Sturnus vulgaris*) გავრცელების არეალის გაფართოების ისტორია, მას შემდეგ რაც ეს სახეობა 1896 წელს ნიუ იორკში ჩაიყვანეს (After Brown and Gibson 1983.)



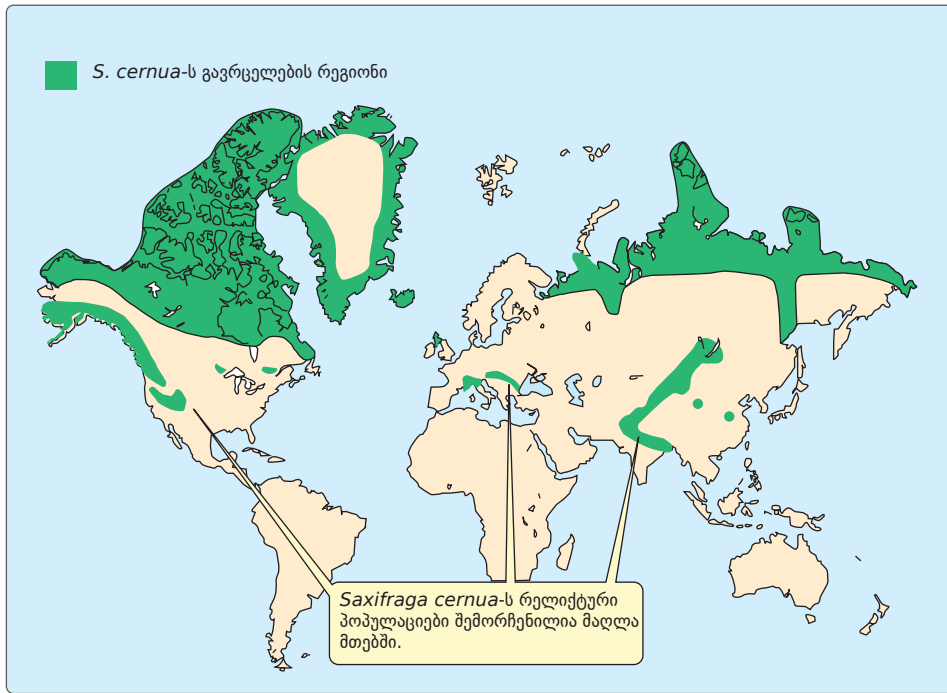
მოვლენას ხელი შეუწყო თბილმა, ტენიანმა კლიმატმა და ჩრდილოეთი ამერიკის ევროპასთან და ციმბირთან არსებულმა სახმელეთო კავშირებმა. გვიან შესამეულ პერიოდში მრავალი ასეთი ტაქსონი, რომელიც ბინადრობდა ჩრდილოეთი ამერიკის დასავლეთში, გადაშენდა, ვინაიდან კლიმატი უფრო ცივი და მშრალი გახდა. ევროპაში იგივე სახეობების გადაშენება პლეისტოცენის ეპოქაში მომხდარმა გამყინვარებამ გამოიწვია (Wen, 1999; Sanmartin et al. 2001).

სახეობათა აფართოებენ თავიანთი გავრცელების არეალს **დისპერსიის** (განსახლება, გავრცელება ანუ ინდივიდებთა მიგრაცია), შედეგად. ზოგიერთი ავტორი დისპერსიის ორ ფორმას გამოყოფს. ესენია გავრცელების არეალის საზღვრების გაფართოება ანუ მეტ-ნაკლებად უწყვეტი და სასურველი საარსებო პირობების არეალის საზღვრების გაფართოება და ნახტომისებრი განსახლება ანუ ბარიერების გადალახვა (Myers and Giller 1988). ზოგიერთი სახეობის მცენარე და ცხოველი გავრცელების არეალს სწრაფად იფართოებს. მაგალითად, ევროპელების მიერ შემთხვევით ჩატანილი მცენარეების მრავალი სახეობა ჩრდილოეთ ამერიკაში სწრაფად გავრცელდა, ხოლო ზოგიერთმა ფრინველმა, როგორცაა შოშია (*Sturnus vulgaris*) და სახლის ბელურა (*Passer domesticus*), ფართოდ გავრცელება ერთ საუკუნეში მოასწრო (სურ. 6.5). სხვა სახეობებმა ბარიერები დამოუკიდებლად გადალახა. მაგალითად, ეგვიპტური ყანჩა (*bubulcus ibis*) 75 წლის წინ ძველი სამყაროს მხოლოდ ტროპიკულ და სუბტროპიკულ რეგიონებში გვხვდებოდა, თუმცა შემდეგ ადამიანების დახმარების გარეშე სამხრეთ ამერიკაშიც გავრცელდა (სურ. 6.6). ეგვიპტური ყანჩა ახალი სამყაროს შედარებით თბილ რეგიონებში დღესაც განაგრძობს გავრცელებას.

როდესაც გავრცელების მთავარი დაბრკოლება ისპობა, მრავალი სახეობა საცხოვრებელ არეალს თითქმის ერთდროულად იფართოებს, რაც გავრცელების კორელირებულ მოდელებში აისახება (Lieberman 2003). მაგალითად, როდესაც პლიოცენში სამხრეთ და ჩრდილოეთ ამერიკას შორის პანამის ყურე წარმოიქმნა, მცენარეთა და ცხოველთა მრავალი სახეობა თითქმის ერთდროულად გადაადგილდა (იხ. მე-5 თავი). იგივე მოვლენა მოხდა ევროპასა და ჩრდილოეთ ამერიკას შორის, როდესაც ადრეულ მესამეულ პერიოდში ტრანსატლანტიკური სახმელეთო გადასასვლელი ჩამოყალიბდა (Sanmartin et al. 2001).



სურ. 6.6. ეგვიპტური ყანჩა (*Bubulcus ibis*) ძროხასთან ერთად, ალაბამაში არის გადაღებული. იმის შემდეგ, რაც ჩლიქოსანი ცხოველი ბალახს მოძოვს, უამრავი მწერი ხდება ყანჩისთვის ხელმისაწვდომი. ყანჩა ამ მწერებით იკვებება. ასე ხდება როგორც ძველ, ასევე ახალ სამყაროში (Photo © A. Morris/Visuals Unlimited.)



სურ. 6.7. ქვატეხიების (*Saxifraga cernua*) დიზიუნქტური გავრცელება ჩრდილოეთი ნახევარსფეროს ჩრდილოეთ და მთიან რეგიონებში. ამჟამად რელიქტური პოპულაციები დიდ სიმაღლეზე ბინადრობენ, ვინაიდან სახეობები გამყინვარების პერიოდში სამხრეთ რეგიონებში ცხოვრობდნენ და ნელ-ნელა უკან დაიხიეს (After Brawn and Gibson 1983; photo courtesy of Egil Michaelsen and the Norwegian Botanical Association.)

**ვიკარიანსა** არის ფართოდ გავრცელებული სახეობების პოპულაციების დაცილება იმ ბარიერების მეშვეობით, რომლებიც ჩნდებიან გეოლოგიური, ან კლიმატური ცვლილებების შედეგად, ან ჰაბიტატის ცვლილების გამო. ერთმანეთისგან დაცილებული პოპულაციები დივერგირებენ და ხშირად იძლევიან ახალ ქვესახეობებს, სახეობებს, ან უფრო მაღალი რანგის ტაქსონებს. მაგალითად, პანამის ყურის წყნარი ოკეანის მხარეს მობინადრე თევზების, კრევეტების და ზღვის ცხოველთა სხვა ჯგუფების უახლოესი ნათესავები პანამის ყურის კარიბის მხარეს მობინადრე სახეობებია. ეს მოდელი ადრე ფართოდ გავრცელებული წინაპარი სახეობების დივერგენციის შედეგია, რომლებიც პლიოცენში პანამის ყურის გაჩენის შემდეგ განცალკევდნენ (Lessios 1998). ვიკარიანსა ხშირად პასუხისმგებელია დაცილებულ ტერიტორიებზე ნათესაური ტაქსონების არსებობაზე.

დისპერსია და ვიკარიანსა მნიშვნელოვანი პროცესებია, თუმცა ტაქსონების გავრცელების მიზეზად რომელიმე მათგანის აპრიორულად ჩათვლა შეუძლებელია. დისპერსია, ვიკარიანსა და გადაშენება ხშირად ერთდროულად აისახება ტაქსონის გავრცელებაზე. მაგალითად, პლეისტოცენის ეპოქის გამყინვარებებისას სახეობებმა გავრცელების არეალი შეიცვალეს და ახალ რეგიონებში განსახლდნენ (იხ. სურ. 5.29). ზოგიერთი ჩრდილოეთის, სიცივისადმი ადაპტირებული სახეობა, სამხრეთში, საკმაოდ ღრმად გავრცელდა. კლიმატის დათბობის შემდეგ სამხრეთის პოპულაციები გადაშენდნენ, თუ არ ჩავთვლით მთების ცივ სარტყელში მობინადრე რამდენიმე სახეობას (სურ. 6.7). ამ შემთხვევაში არახლსაყრელი, გარდამავალი ჰაბიტატის ჩამოყალიბების გამო, პოპულაციების ვიკარიანსული დიზიუნქტურობა და გადაშენება ერთდროულად მოხდა.

**ისტორიულ გეობრაფიაში არსებული ჰიპოთეზების შემოწმება**

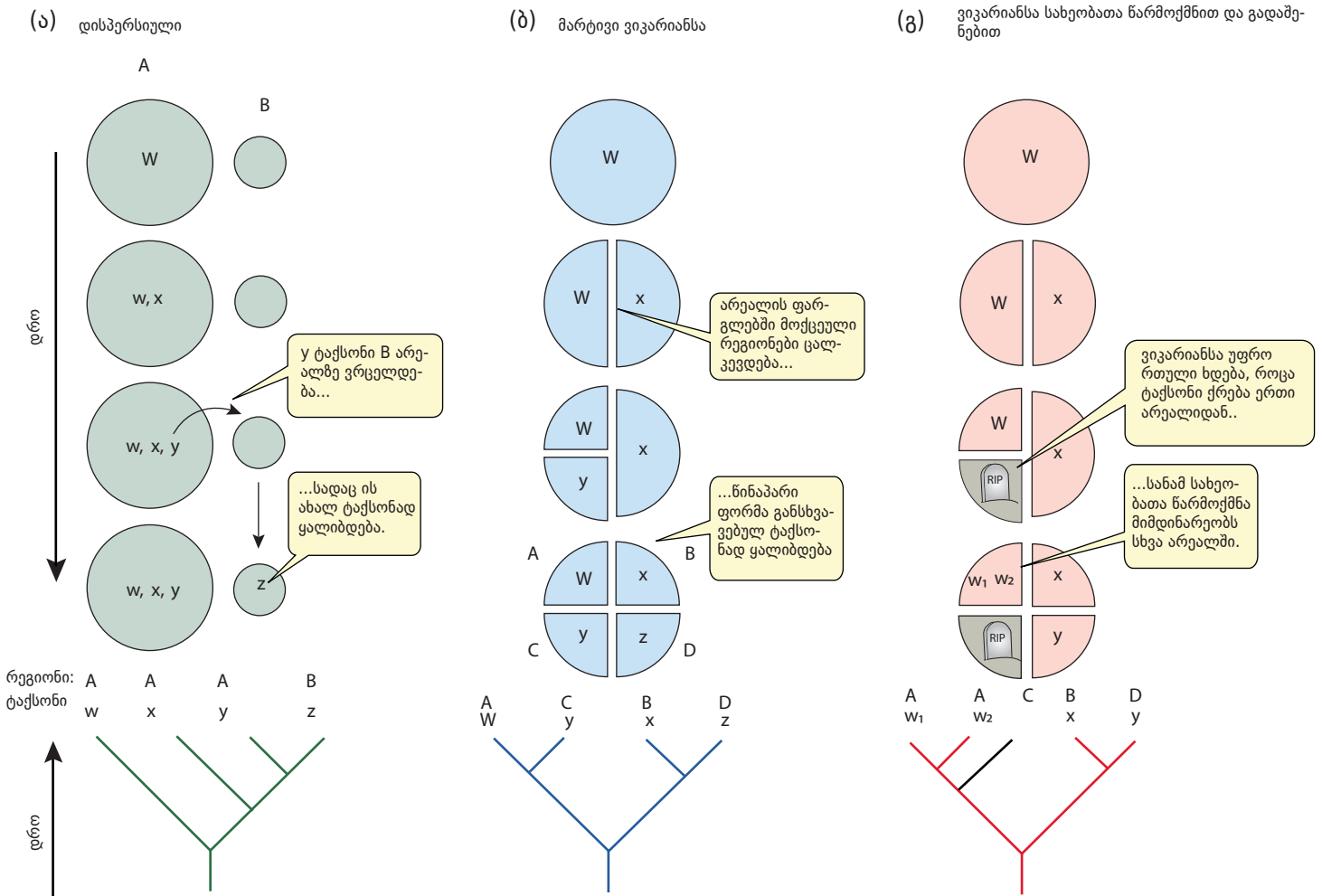
ბიოგეოგრაფიის დარგში მოღვაწე მეცნიერები გავრცელების ისტორიის დასადგენად სხვადასხვა მინიშნებებს იყენებენ. ზოგიერთი მინიშნება კარგად არის დასაბუთებული. მაგალითად, ტაქსონის გავრცელება ვერ აიხსნება იმ მოვლენით, რომელიც მოხდა ტაქსონის წარმოშობამდე: — მიოცენში წარმოშობილი გვარი ვერ მიაღწევდა მისთვის დამახასიათებელ გავრცელებას, სანამ ცარცულ პერიოდში არ მოხდებოდა კონტინენტების დრეიფი. ადრე ზოგიერთი ავტორი თვლიდა, რომ ტაქსონი იმ რეგიონში წარმოიშვა, სადაც ის დღესაც ყველაზე მრავალფეროვანია. როგორც ცხენის გვარი აჩვენებს, ეს ასე არ არის: გარეული ცხენი დღეს მხოლოდ აზიაში და აფრიკაში გვხვდება, თუმცა მისი წარმოშობის ადგილი იყო ჩრდილოეთი ამერიკა.

ტაქსონის გავრცელების მიზეზების ჰიპოთეზებიდან ძირითადია დისპერსია და ვიკარიანსა. მაგალითად, შეიძლება დაიბადოს კოთხვა, გავრცელდნენ თუ არა სირაქლემასნაირი ფრინველები ერთი კონტინენტიდან მეორეზე, თუ ისინი ერთ კონტინენტზე მცხოვრები წინაპრებისგან წარმოიშვნენ, შემდეგ კი ეს კონტინენ-

**სურ. 6.8.** ფილოგენეტიკური კავშირი, როგორც ბიოგეოგრაფიული ისტორიის მაჩვენებელი. (ა) A ტერიტორიიდან B ტერიტორიაზე განსახლება რომელსაც დივერგენცია მოჰყვება, სავარაუდოდ ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების გავრცელების პარაფილურ მოდელს იწვევს. (ბ) ფაუნათა წარმატებული განცალკევებისას ვიკარიანსული ისტორია, როგორც ჩანს შეესაბამება ტაქსონების ფილოგენიას, რომელიც არეალების განცალკევებასთან პარალელურად ვითარდებოდა. (გ) ვიკარიანსული ისტორიაში სირთულეები ჩნდება რამდენიმე მიზეზის გამო, მათ შორის გადაშენების (ამ შემთხვევაში C არეალში) და არეალის ფარგლებში სახეობათა წარმოქმნის პროცესების გამო (A არეალში).

ტი რამდენიმე სამხრეთის კონტინენტად დაიშალა. ამ ჰიპოთეზების შეფასებისას ფილოგენეტიკური ანალიზი ძალიან მნიშვნელოვანია, თუმცა სხვა ფაქტორების გამოყენებაც შეიძლება სასარგებლო იყოს. მაგალითად, არეალი დისპერსიის შედეგად, მაშინ იქნება კოლონიზებული, თუ მისი ბიოტა „დაუბალანსებელი“ იქნება, ანუ მასში მრავალი ტაქსონი არ შეგვხვდება, რომელიც იქნებოდა ამ არეალში, თუ ის სხვა არეალებთან კავშირში იქნებოდა. ამგვარი დაშვება კარგად მიესადაგება ოკეანურ კუნძულებს, სადაც ამფიბიები და არამფრინავი ძუძუმწოვრები არ გვხვდება. მნიშვნელოვანი ფაქტების გამოვლენა აგრეთვე განამარხებულ ფორმებს (ნამარხებს) შეუძლია (Lieberman 2003), მაგალითად, ნამარხი ზოგჯერ ადასტურებს, რომ ტაქსონი რაიმე ტერიტორიაზე გამრავლდა იქამდე, სანამ სხვა ტერიტორიაზე გამოჩნდა. გეოლოგიური მონაცემები ბარიერების გაჩენის ან გაქრობის პროცესებსაც ასახავს. მაგალითად, ჯავშნოსანის ნამარხები (იხ. სურ. 6.3ა) მესამეულ პერიოდში მხოლოდ სამხრეთ ამერიკაში გვხვდება, ხოლო პლიოცენისა და პლეისტოცენის პერიოდის ნამარხები უკვე ჩრდილოეთ ამერიკაშიც არის აღმოჩენილი. ამგვარი ცვლილება პანამის ყურის გაჩენას უკავშირდება და შესაბამისად ჯავშნოსანის გავრცელებას სამხრეთი ამერიკიდან ჩრდილოეთ ამერიკაში. ზემოთქმულის მიუხედავად, პალეონტოლოგიური მონაცემების შეფასებისას სიფრთხილეა საჭირო, რადგან ტაქსონი ბევრად ძველი შეიძლება იყოს და რეგიონში უფრო ადრე ბინადრობდა, ვიდრე ამას კონკრეტული ნამარხი გვიჩვენებს.

ისტორიული ბიოგეოგრაფიის უმეტესი თანამედროვე კვლევების საფუძველი ფილოგენეტიკური მეთოდებია. გეოგრაფიული მოდელების ანალიზისთვის რამდენიმე ამგვარი მეთოდი შემუშავებულია დანიელ ბრუკსის (1990), როდერიკ პეიჯის (1994) და ფრედრიკ რონკვისტის (1997) მიერ. ამ მეთოდებს შორის მნიშვნელოვანი განსხვავება არსებობს, თუმცა ყველა მათგანი პარსიმონიის პრინციპს ეფუძნება, იმისთვის, რომ თანამედროვე ტაქსონების გავრცელების მონაცემებზე დაყრდნობით წინაპარი ტაქსონების გეოგრაფიული გავრცელების რეკონსტრუქცია მოახდინონ. (ფილოგენების დახმარებით წინაპართა გავრცელების მოდელის დადგენა გარკვეულწილად წინაპარი ტაქსონების ნიშნების ფორმის დადგენას მოგვაცდნებს; იხ. სურ. 3.33). რონკვისტის მეთოდს დისპერსიულ-ვიკარიანსული ანალიზი (DIVA) ეწოდება და ბიოლოგიურად ყველაზე რეალისტურია, ვინაიდან ყველაზე სრულად ასახავს დისპერსიის მნიშვნელობას. ამ მეთოდის თანახმად, ვიკარიანსა „ნულოვანი ჰიპოთეზა“ და გავრცელების ცვლილებაზეა პასუხისმგებელი. ის შესაბამისობაშია იმ





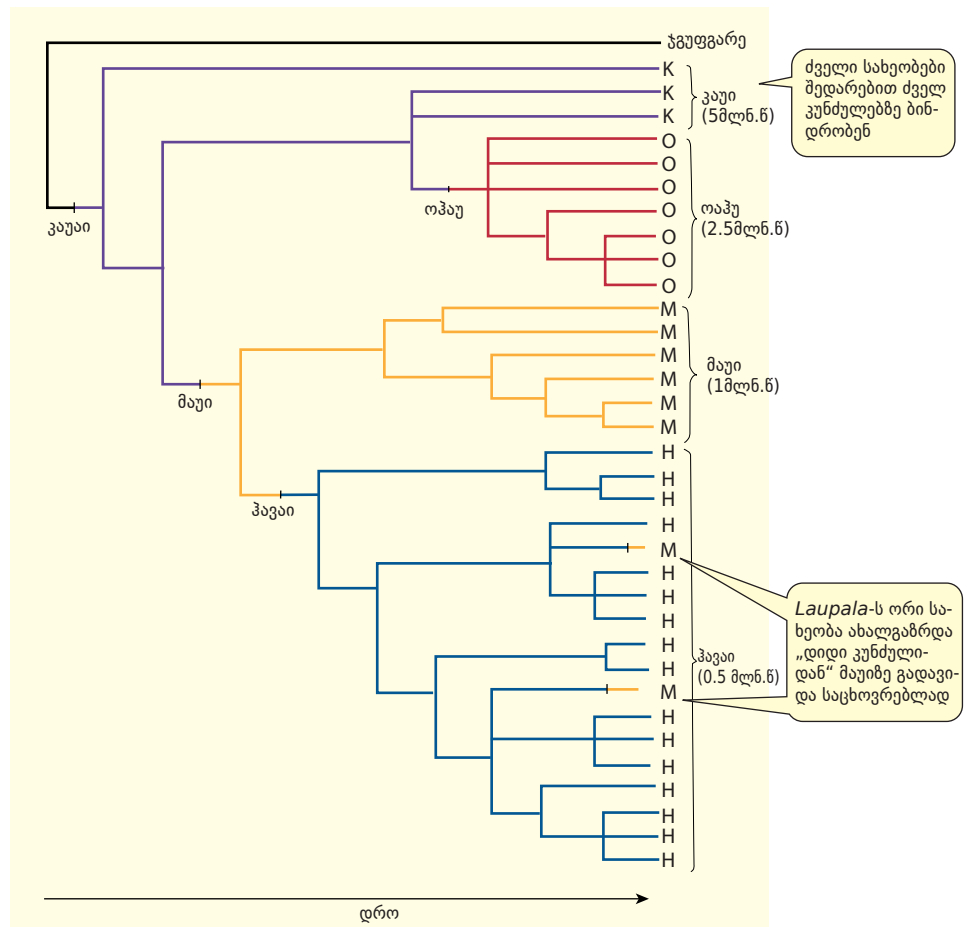
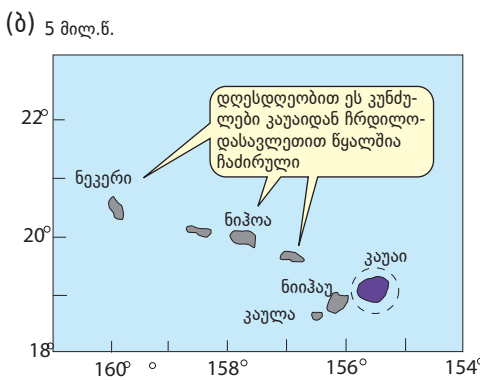
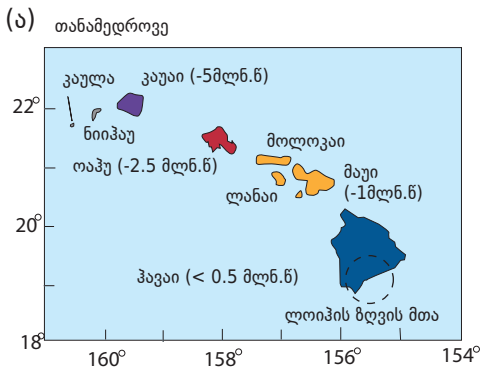
წესთან, რომ ახალი სახეობები გეოგრაფიული იზოლაციის პერიოდში ყალიბდებიან (იხ. მე-16 თავი). აიხსნება თუ არა გავრცელების მოდელი განსახლებით ან გადაშენებით, მისი „საფასური“ უნდა დაზუსტდეს. სახეობათა გავრცელებაზე პასუხისმგებელი ისტორიული ჰიპოთეზა, რომლის „საფასური“ მინიმალურია, ყველაზე პარსი-მონიული ანუ ოპტიმალური ჰიპოთეზა არის.

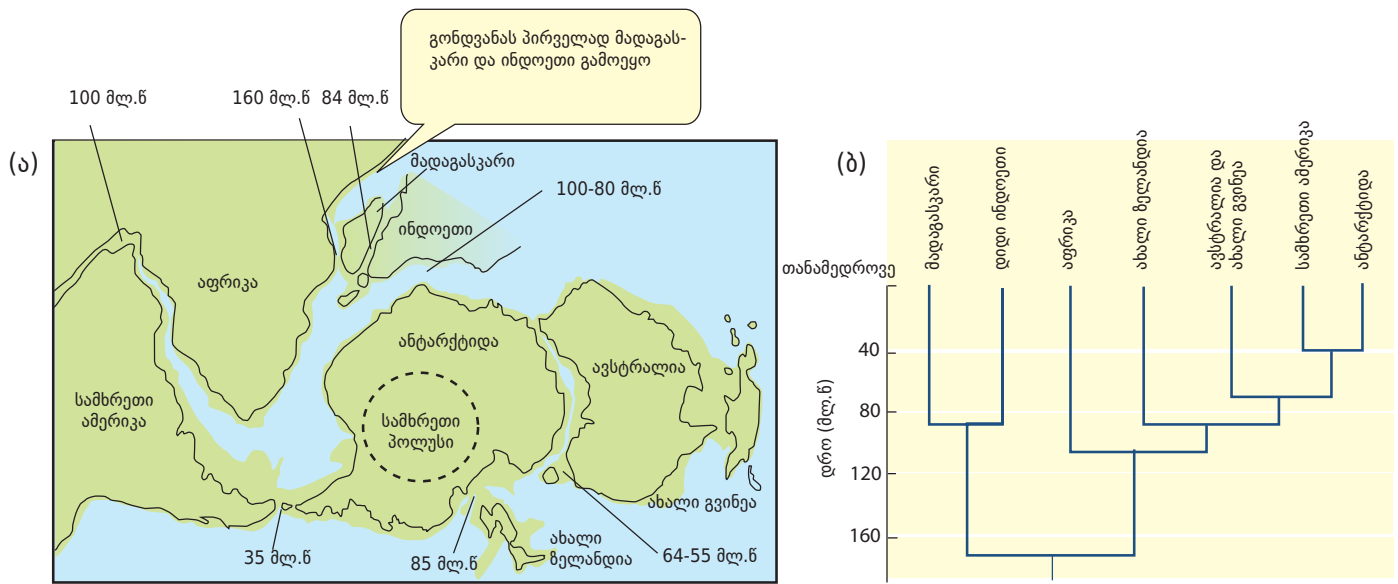
ვიკარიანსას ჰიპოთეზის თანახმად, მონოფილეთურმა ჯგუფებმა სხვადასხვა ტერიტორიები უნდა დაიკა-ვონ. ამ შემთხვევაში ჩვენ ვვარაუდობთ, რომ გეოგრაფიული დიზიუნქტური თანმიმდევრობა, რომელიც ფი-ლოგენეზით დგინდებოდა, თვით არელების განცალკევების თანმიმდევრობას უნდა შეესაბამებოდეს (სურ. 6.8). მაგალითად კლავა, რომელიც გავრცელდა აფრიკაში, ავსტრალიაში და სამხრეთ ამერიკაში. ავსტრა-ლიასა და სამხრეთ ამერიკაში მობინადრე სახეობები ერთმანეთთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში უნდა იყვნენ, ვიდრე აფრიკულ სახეობებთან, რადგან აფრიკა გონდვანას სხვა ჩამოთვლილ კონტინენტებზე ად-რე გამოეყო. პირიქით, თუ B არეალში მობინადრე სახეობები ისეთ კლავაში შედიან, რომელიც ყველა სხვა მხვრივ A არეალშია გავრცელებული, მოსალოდნელია, რომ მოხდება გავრცელება A-დან B-სკენ (სურ. 6.8ა). ზოგიერთი ბიოგეოგრაფი თვლის, რომ ვიკარიანსამ უნდა მრავალი ტაქსონის პოპულაცია ერთდროულად გა-ნაცალკევოს ისე, რომ ტაქსონებმა გამოავლინონ გავრცელების საერთო ფილოგენეტიკური მოდელი. გან-სახლებას შეუძლია ასევე წარმოქმნას საერთო მოდელები სხვადასხვა ტაქსონებში, განსაკუთრებით მაშინ, როდესაც განსახლების წინააღმდეგ მოქმედი ბარიერები ისპობა (Lieberman 2003).

**ისტორიულ-ბიოგეოგრაფიული ანალიზის მაგალითები**

**ჰავაის კუნძულებზე მოხინაღრე ორბანიზმები.** წყნარის ოკეანის შუაგულში მდებარე ჰავაის კუნძუ-ლები ლითოსფეროს ფილების „ცხელი წერტილის“ გარშემო და ჩრდილო-დასავლეთით მოძრაობის შედე-გად შეიქმნა. ამ პროცესმა ვულკანური კონუსების ჩამოყალიბებაც გამოიწვია. ეს პროცესი 10 მილიონ წელზე მეტხანს გაგრძელდა და დღესდღეობით ჰავაის კუნძულის ჩრდილო-დასავლეთით მდებარე და ოდესღაც ცისკენ ამგვარი ვულკანები წყლითაა დაფარული. არქილეპაგის ჩრდილო-დასავლეთის ბოლოზე მდებარე კუნძული გაუაი დაახლოებით 5,1 მილიონი წლისაა, ხოლო ჰავაის უკიდურესად სამხრეთით მდებარე „დი-

**სურ. 6.9.** ჰავაის კუნძულები და ზოგიერთი ჰავაისის ჭრიჭინას ფილოგენეზი. (ა) თანა-მედროვე ჰავაისის არქიპელაგის სახე. ჰავაისის არქიპელაგის „დიდი კუნძული“ „ცხელი წერ-ტილიდან“ ჩრდილო-დასავლეთით მდებარეობს. „ცხელი წერტილი“-ს არეალი, სადაც წარმატებულად მიმდინარეობდა კუნძულებ-ის ფორმირება, არასრული წრით არის მონიშნული. (ბ) არქიპელაგი 5 მილიონი წლის წინ, როდესაც გაუაის კუნძული ცხელი წერტილის მახლობლად ყალიბდებოდა. (გ) ჰავაის კუნძულებზე მობინადრე ჭრიჭინების (*Laupala*) სახეობების ფილოგენეზი. სახეობის სახელწოდება კუნძულის სახელწოდების აბრევიატურით არის შეცვლილი. ჭრიჭინას ახალგაზრდა ჯგუფები შედარებით ახალ-გაზრდა კუნძულებზე გვხვდება, თუმცა გამო-ნაკლისია ორი სახეობა, რომელიც ჰავაის ახალგაზრდა კუნძულიდან მაუის კუნძულზე გადავიდა (ა, ბ after H.L. Carson and D.A. Clague 1995; გ after Shaw 1995).





**სურ. 6.10.** (ა) ადრეული ცარცული პერიოდის გონდვანა (120 მილიონი წლის წინ) თანამედროვე სამხრეთი პოლუსის ადგილზე განლაგებული და მიგვანიშნებს დროზე, როდესაც სამხრეთ კონტინენტებს შორის ურთიერთკავშირი ინტენსიური იყო. კონტინენტების თანამედროვე განლაგება შავი ხაზებით არის ნაჩვენები. მწვანედ შეფერილი ტერიტორიები აჩვენებენ ადრეული ცარცული პერიოდის კონტინენტებს. (ბ) განშტოებების დიაგრამა (ხანდახან არეალის კლადოგრამას ეძახიან) გონდვანას დაყოფის ისტორიას გვაჩვენებს. „დიდი ინდოეთი“ მობრდილი კონტინენტი გახლდათ და თანამედროვე ინდოეთის ქვეკონტინენტს და შრი-ლანკას მოიცავდა. განშტოებების ხე, რუკისგან განსხვავებით, არ გვიჩვენებს, თუ როგორ განცალკევდა სხვადასხვა დროს ზოგიერთი კონტინენტის (მაგალითად, სამხრეთი ამერიკა) მომიჯნავე ტერიტორიები (ა after Cracraft 2001.)

დი კუნძული“ ყველაზე ახალგაზრდა და დაახლოებით 500000 წლით თარიღდება (სურ. 6.9ა,ბ).  
 თუ არქიპელაგის გეოლოგიურ ისტორიას გავითვალისწინებთ, ჰავაის კუნძულების სახეობების უმარტივესი ფილოგენები უნდა ჰგავდეს „სავარცხელს“, სადაც ფუძეში მყოფი ევოლუციური შტოების უმეტესობა გაუაჩივ ბინადრობს, ხოლო ყველაზე ახალგაზრდა ევოლუციური შტოები ჰავაის კუნძულზე გვხვდებიან. ამგვარი სტრუქტურა სახეზე იქნება, თუ სახეობები წარმატებით განსახლდებიან ახლად გაჩენილ კუნძულებზე, არ გადავლენ ახალი კუნძულებიდან ძველ კუნძულებზე და გადაშენებაც არ მოხდება. კერი შოუმ (1995) გავრცელების სწორედ ამგვარი სტრუქტურა აღმოაჩინა, როდესაც ჭრიჭინების (*Laupala*) მობრდილი გვარის მოლეკულურ-ფილოგენეტიკური ანალიზი ჩაატარა (სურ. 6.9გ). ჰავაის კუნძულიდან მაუის კუნძულზე გადასული ორი სახეობის გარდა, კოლონიზაცია ძველიდან ახალ კუნძულებზე ხდება და თითოეული კუნძულის კოლონიზაცია მხოლოდ ერთჯერადი პროცესია. თითოეულ კუნძულზე სახეობების წარმოქმნის სიჩქარე საკმაოდ მაღალია.

**მადაგასკარზე მოხინაღრე ცხოველები.** მადაგასკარი აფრიკის აღმოსავლეთით მდებარე დიდი კუნძულია. ამ კუნძულის ენდემურ ბიოტაში მრავალი ისეთი ჯგუფი შედის, როგორცაა მაგალითად ლემურები (იხ. სურ. 6.10ბ), რომელიც სხვაგან არ გვხვდება. მადაგასკარი პირველად გამოეყო გონდვანას ინდოეთთან ერთად, ხოლო 160-120 მილიონი წლის წინ აღმოსავლეთ აფრიკისგანაც განცალკევდა (სურ. 6.10). ინდოეთი მადაგასკარს დაახლოებით 88-63 მილიონი წლის წინ გამოეყო და სამხრეთ ამიას დაახლოებით 50 მილიონი წლის წინ შეეჯახა. ბიოგეოგრაფები დიდი ხნის განმავლობაში ამტკიცებდნენ, რომ მადაგასკარის ენდემური ტაქსონების უმეტესობა სამხრეთ კონტინენტებზე მცხოვრები მონათესავე ფორმებისგან ვიკარიანსული განცალკევების შედეგად ჩამოყალიბდა, თუმცა თანამედროვე მოლეკულურ-ფილოგენეტიკურმა კვლევებმა დაადასტურა რომ ამ პროცესში განსახლებას ძირითადი როლი ჰქონდა.

რექსვორტიმ (2002) ქამელეონების ფილოგენეტიკაში გააანალიზა. ქამელეონი ნელა მოძრაივ ხვლიკია, რომელიც მწერებს გრძელი ენით იჭერს. ენას ის თითქოს გამოისვრის პირიდან (სურ. 6.11ა). ქამელეონები უმეტესად აფრიკაში, მადაგასკარზე, ინდოეთში და ინდოეთის ოკეანის კუნძულებზე არიან გავრცელებულნი. ვიკარიანსას ჰიპოთეზის თანახმად, მადაგასკარის და ინდოეთის ქამელეონებს აფრიკული ფორმების დობილი (ყველაზე ახლო მონათესავე) ჯგუფი უნდა შეექმნათ, ფილოგენეტიკი მიანიშნებს, რომ ქამელეონები გაჩნდნენ მადაგასკარზე გონდვანას დაყოფის შემდეგ და წყლის საშუალებით აფრიკაში, ინდოეთში და კუნძულებზე განსახლდნენ (სურ. 6.11ბ). ლემურების (პრიმატების) და მადაგასკარზე გავრცელებული, მანგუსტების მსგავსი მტაცებლების იგივე ანალიზმა დაადასტურა გავრცელება სხვა მიმართულებით: ორივე ჯგუფის წინაპრები მადაგასკარზე აფრიკიდან გადავიდნენ ამ კონტინენტების განცალკევებიდან დიდი ხნის შემდეგ (Yoder et al. 2003).

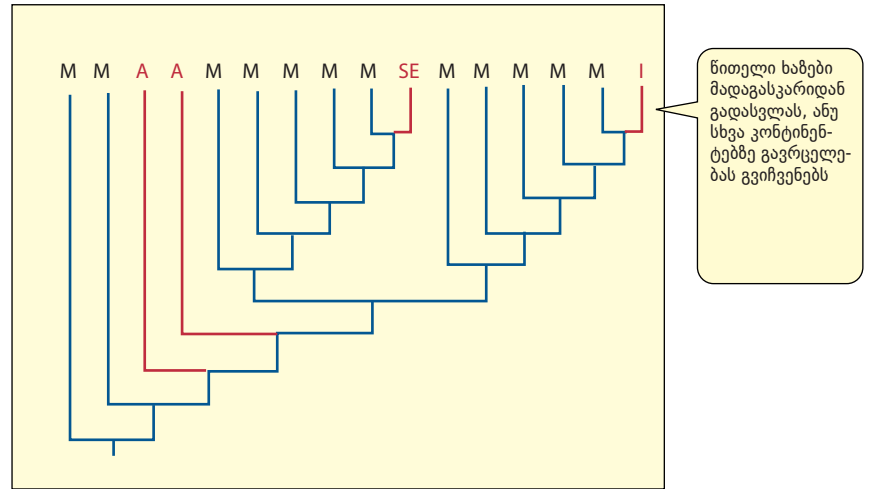
**გავრცელება გონდვანაზე.** ბევრ დამაინტრიგებელ ბიოგეოგრაფულ პრობლემას ისეთი ტაქსონები აჩენენ, რომელთაც სამხრეთ ნახევარსფეროს სხვადასხვა კონტინენტებზე ჰყავთ წარმომადგენლები. უმარტივესი ჰიპოთეზა, რა თქმა უნდა, წმინდა ვიკარიანსაა: გონდვანას დაყოფამ საერთო წინაპრის შთამომავლები განაცალკევა. მიუხედავად ამისა, ფილოგენეტიკური ანალიზი აჩვენებს, რომ უფრო რთულ მოვლენებთან გვაქვს საქმე და ზოგიერთი ჯგუფის ისტორია დღემდე ნათელი არ არის. ჩვენ ასეთი შემთხვევის სამ მაგალითს მოვიყვანთ.

ციხილები მტკნარ წყალში მოხინაღრე თევზებია და ტროპიკულ ამერიკაში, აფრიკაში, მადაგასკარზე და

(ა)



(ბ)

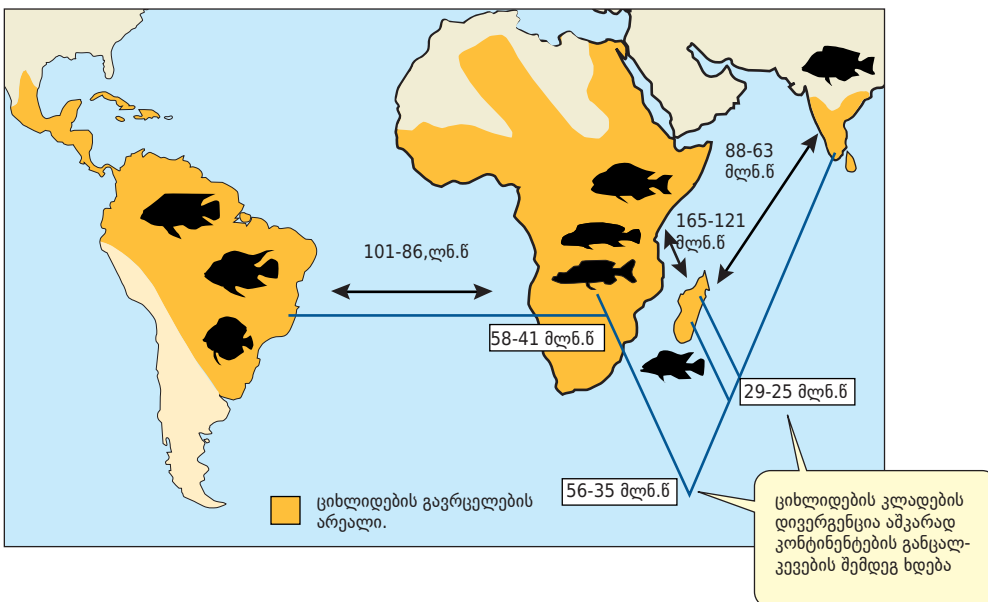


ნითელი ხაზები მადაგასკარიდან გადასვლას, ანუ სხვა კონტინენტებზე გავრცელებას გვიჩვენებს

ინდოეთში გვხვდებიან. რამდენიმე მკვლევარის მიერ ჩატარებული მოლეკულურ-ფილოგენეტიკური ანალიზის (e.g., Vences et al. 2001; Sparks 2004) შედეგად ორი შვილეული კლავა დადგინდა. ერთი მათგანი ინდური და მადაგასკარული სახეობებისგან შედგება, ხოლო მეორე აფრიკული და სამხრეთამერიკული მონოფილური ჯგუფებისგან არის შექმნილი. განშტოების ამგვარ მოდელს ვიკარიანსას ჰიპოთეზაც ვარაუდობს, რადგან განშტოება ზემოთ ჩამოთვლილი ოთხი რეგიონის განცალკევების პარალელურად ხდება (სურ. 6.12). მიუხედავად ამისა, ვენცესმა და სხვებმა დნმ-ს თანმიმდევრობების ევოლუცია დაკვირვებით შეისწავლეს. ამის შედეგად მათ დაასკვნეს, რომ ციხილების კლადების დაყოფა ბევრად თანამედროვე მოვლენაა და კონტინენტების დაყოფასთან საერთო არაფერი აქვს. მაგალითად, ინდურ-მადაგასკარული და აფრიკულ-ნეოტროპიკული კლადების დივერგენცია დაახლოებით 56 მილიონი წლის წინ მოხდა, ხოლო მადაგასკარი და ინდოეთი აფრიკას სულ მცირე 120 მილიონი წლის წინ გამოეყო. უფრო მეტიც, ციხილები ეკალფარფლიანი თევზების დიდი კლადის შიგნით მკვეთრად წარმოებული ჯგუფია, ეს კლავა კი გვიანი ცარცის პერიოდამდე ანუ გონდვანას დაყოფიდან დიდი ხნის შემდეგაც კი არ გვხვდება ნამარხებში. აქედან გამომდინარე, ციხილები განსახლების შედეგად გავრცელდნენ და გონდვანას ფრაგმენტებით, როგორც ტიგებით, არ უსარგებლიათ.

გონდვანას ვიკარიანსას ჰიპოთეზას გარკვეულწილად სირაქლემასნაირი ფრინველებიც ადასტურებენ (Haddrath and Baker 2001). ასეთი და უფრო დიდი ზომის ფრენის უნარის არაქმონე ფრინველები უძველესი წინაპრისგან იღებენ სათავეს და ტინამუსთან ერთად ყველა სხვა თანამედროვე ფრინველის მონათესავე ჯგუფს ქმნიან. ამ ჯგუფში შედიან არა მარტო დღემდე შემორჩენილი სირაქლემა, ნანდუ, კამუარი, ემუ და კივი, მაგრამ ახალმეზოზოური გადაშენებული მოაც. ეს უკანასკნელი სახეობა ადგილობრივმა მცხოვრებლებმა გაანადგურეს, თუმცა დნმ-ის ანალიზისთვის ვარჯისი ძვლები დღემდე შემორჩენილია. „გონდვანაზე გავრცელების“ და კლადის დიდი ასაკის გამო, სირაქლემასნაირები გონდვანას დაყოფით გამომწვეული ვიკარიანსას ჰიპოთეზას ადასტურებენ. მართლაც, მიტოქონდრიული გენომის თანმიმდევრობების სრული ანალიზის სა-

სურ. 6.11. (ა) მადაგასკარის პანტერისებრი ქამელეონი (*Cmahaaleo pandalis*) მწერებს მოძრაობს. გრძელი ენით იჭერს. (ბ) ქამელეონების ზოგიერთი სახეობის ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად დადგინდა, რომელიც აჩვენებს მათ გავრცელებას აფრიკაში (A), ინდოეთში (I), მადაგასკარზე (M) და ინდოეთის ოკეანეში მდებარე სეიშელის კუნძულებზე (SE). ამ ტერიტორიებზე სახეობის ფილოგენეტიკური გავრცელება ტერიტორიების განცალკევების თანმიმდევრობას (იხ. სურ. 6.10ბ) არ შეესაბამება, ამიტომ ქამელეონების გავრცელება მადაგასკარიდან განსახლებით უფრო აიხსნება, ვიდრე გონდვანას დაშლის შედეგად მომხდარი ვიკარიანსათი (ა © Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; ბ after Raxworthy et al. 2002.)

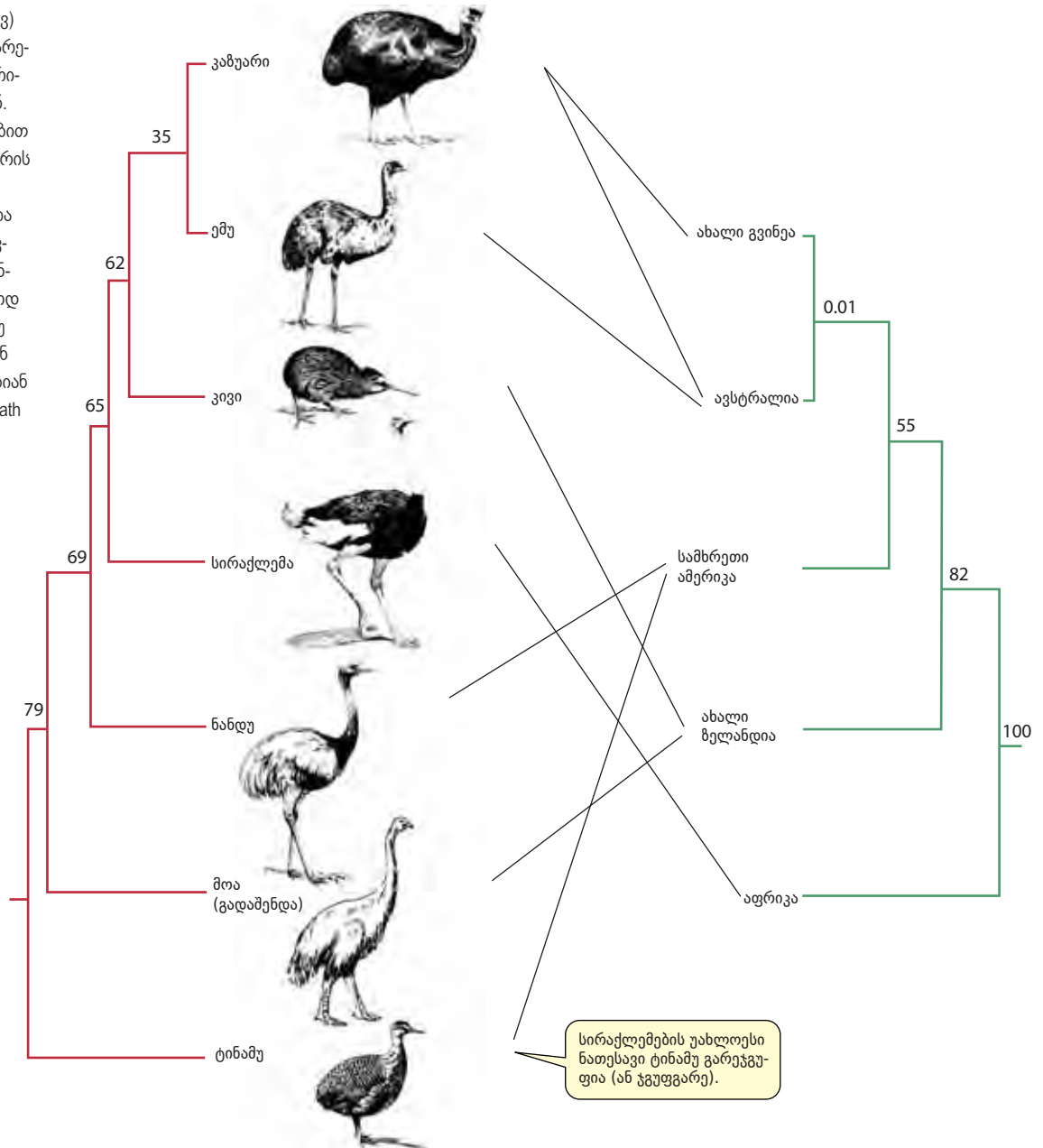


ციხილების კლადების დივერგენცია აშკარად კონტინენტების განცალკევების შემდეგ ხდება

სურ. 6.12. Cichlidae ოჯახის ფილოგენეტიკური (ლურჯი ხე) გეოგრაფიული გავრცელების რუკაზე გამოსახული. მართკუთხედები ჩასმული თარიღები კლადების დივერგენციის დროა. ის დნმ-ს თანმიმდევრობების განსხვავებებიდან არის გამოთვლილი. კლადების დივერგენციის თარიღი კონტინენტების განცალკევების თარიღს (ორმხრივი ისრები) არ შეესაბამება (After Vences et al. 2001.)

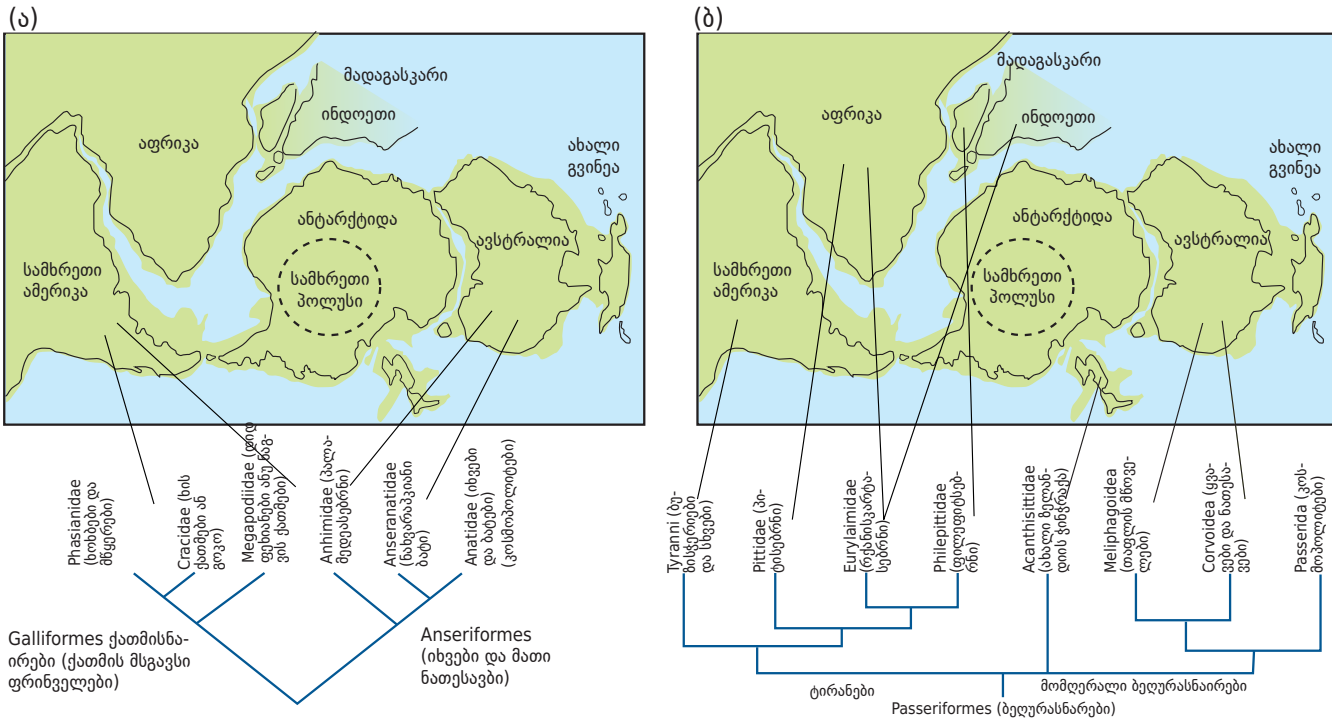


სურ. 6.13. სირაქლემების (მარცხნივ) მოლეკულური ფილოგენეზის შედარება მათ მიერ დაკავებული ტერიტორიების (მარჯვნივ) განცალკევებასთან. ფრინველების გამოსახულება ხაზებით მათ მშობლიურ ტერიტორიებთან არის დაკავშირებული. თითოეული განშტოების დრო მილიონ წელიწადშია მოცემული. განშტოების თანმიმდევრობა გონდვანას დაყოფასთან თანხვედრაშია. გამონაკლისია მხოლოდ კივი და სირაქლემი. კივი და ტინამუ სხვა სახეობებზე მცირე ზომის არიან და იგივე მასშტაბით არ გამოისახებიან (After Van Tyne and Berger 1959; Haddath and Baker 2001)



ფუძველზე ჩატარებული ფილოგენეტიკური კვლევა ადასტურებს, რომ მოა პირველი გამოიყო დაახლოებით 79 მილიონი წლის წინ, რაც ახალი ზელანდიის გონდვანასგან განცალკევების დროსთან (82 მილიონი წლის წინ) შესაბამისობაშია (სურ. 6.13). სამხრეთამერიკული და ავსტრალიური სირაქლემების დივერგენციის დრო (დაახლოებით 69 მილიონი წლის წინ) სამხრეთ ამერიკისგან და ანტარქტიდისგან ავსტრალიის განცალკევების (დაახლოებით 55-65 მილიონი წლის წინ) დროს აგრეთვე შეესაბამება. მაგრამ, აფრიკული სირაქლემის (65 მილიონი წლის წინ) და ახალზელანდიური კივის (62 მილიონი წლის წინ) დივერგენციის დრო გაცილებით გვიანია, ვიდრე მათი მშობლიური მხარეების გონდვანას დანარჩენი ნაწილისგან გამოყოფის დრო (აფრიკა გონდვას დაახლოებით 100 მილიონი წლის წინ გამოიყო, ხოლო ახალი ზელანდიისთვის იგივე დროს 82 მილიონი წელი შეადგენს). მაშასადამე, ამ სახეობებს განსახლების სხვადასხვა მეთოდი ჰქონდათ.

ჯოელ კრაკრაფტმა (2001) გვიჩვენა, რომ ფრინველების ფილოგენეზის ყველაზე ძირითადი განშტოებებიდან ზოგიერთი გონდვანას წარმოშობასთან და ვიკარიანას პროცესთან თავსებადია. დნმ-ს თანმიმდევრობის დივერგენციიდან გამომდინარეობს, რომ ფრინველების რიგების უმეტესობა საკმარისად ძველია იმისთვის, რომ გონდვანას დაყოფას მათზე გავლენა მოეხდინა, მიუხედავად იმისა, რომ გვიან ცარცულ პერიოდამდე ფრინველების მხოლოდ რამდენიმე რიგის ნამარხია აღმოჩენილი. რამდენიმე რიგის ფილოგენეზი მათ გონდვანაზე წარმოშობაზე მიუთითებს. მაგალითად, ქათმისნაირი (Galliformes) და ბატისნაირი (Anseriformes) ფრინველების ძირითადი ევოლუციური შტოები სამხრეთ ამერიკასა და ავსტრალიას (სურ. 6.14ა) შორის არის



**სურ. 6.14.** ფრინველების სამი რიგის ძირითადი ევოლუციური შტოების ფილოგენეზი გვიჩვენებს მათ კავშირს კონტინენტებთან. კონტინენტები გამოსახულია იმ სახით, რომელიც ადრეულ ცარცულ პერიოდში ჰქონდათ. ხედვის ცენტრი თანამედროვე სამხრეთ პოლუსზეა მოთავსებული. კონტინენტების თანამედროვე საზღვრები შავი ხაზებით არის აღნიშნული, ხოლო მწვანედ შეფერადებული ტერიტორიები ცარცული პერიოდის განმავლობაში ჩამოყალიბდა; (ა) Galliformes და Anseriformes რიგები ფრინველების უძველეს კლადას ქმნიან. თითოეული რიგის ფილოგენეტიკური ხის ძირში განლაგებული ევოლუციური შტოები სამხრეთ ამერიკასა (გოკო, პალამედიასებრნი) და ავსტრალიას (დიდფეხა, ანუ ნავგის ქათმები, ნახევარაპკიანი ბატები) შორის არის დაყოფილი. თითოეული რიგის შემდგომ ევოლუციურ შტოს (Phasianidae, Anatidae) აქვს კოსმოპოლიტური (მთელს სამყაროში) გავრცელება. (ბ) Passeriformes რიგი (ბელურისნაირები, ან მაგალობელი ფრინველები) სამ ძირითად კლადას ქმნიან. ესენია ტირანისებრნი, ახალმელანდიური ჭინჭრეაქა და მაგალობელი ბელურასნაირები. სამივე კლადას ფუძე ევოლუციური შტოები სამხრეთ კონტინენტებზე, როგორც ჩანს გონდვანაზე წარმოიშვნენ. კოსმოპოლიტური Passerida (ბელურასნაირების) ოჯახებს შორის ნათესაური კავშირები ცუდად არის ცნობილი და ამიტომ მათი წარმოშობის ადგილის მუსტად დადგენა რთულია (After Cracraft 2001.)

დაყოფილი, ხოლო ბელურისნაირების (Passeriformes) უმარმაზარი რიგის ძირითადი ევოლუციური შტოები გონდვანას ფრაგმენტებზეა გავრცელებული (სურ. 6.14ბ).

**რეგიონული გეოგრაფიის შემადგენლობა**

ნებისმიერი რეგიონის ბიოტის ტაქსონომიური შემადგენლობა თანამედროვე და ძველი მოვლენების თანმიმდევრობით არის განპირობებული. ზოგიერთი ტაქსონი **ალოქტონურია** ანუ რაიმე სხვა ტერიტორიაზე წარმოიშვა, ხოლო სხვები **აუტოქტონურები** არიან ანუ ისინი რეგიონის ფარგლებში წარმოიშვნენ. მაგალითად, სამხრეთამერიკული ბიოტა ასეთი შემადგენლობისაა: (1) გონდვანას ბიოტიდან შემორჩენილი აუტოქტონური ტაქსონები, რომლებიც სხვა სამხრეთ კონტინენტებზე ვრცელდებიან (მაგალითად, ორმაგმუსუნთქავები, ნანდუ); (2) ალოქტონური წინაპრებისგან დივერსიფიცირებული ჯგუფები, მესამეულ პერიოდში, იმის შემდეგ, რაც კონტინენტური დრეიფის შედეგად სამხრეთი ამერიკა იზოლირდა (მაგალითად, ახალი სამყაროს მაიმუნები, ზღვის გოჭები და მონათესავე მღრღნელები); 3) პლეისტოცენში ჩრდილოეთი ამერიკიდან შემოსული ზოგი ალოქტონური სახეობა (მაგალითად, პუმა, *Panthera concolor*, რომელიც ასევე გვხვდება ჩრდილოეთ ამერიკაში) და 4) რამდენიმე სახეობა რომლებმაც სამხრეთი ამერიკის კოლონიზაცია ისტორიული პერიოდის განმავლობაში მოახდინეს (მაგალითად, ეგვიპტური ყანჩა *Bubuscus ibis*, რომელიც 30-იან წლებში აფრიკიდან შემოვიდა; იხ. სურ. 6.6).

### ფილოგეოგრაფია

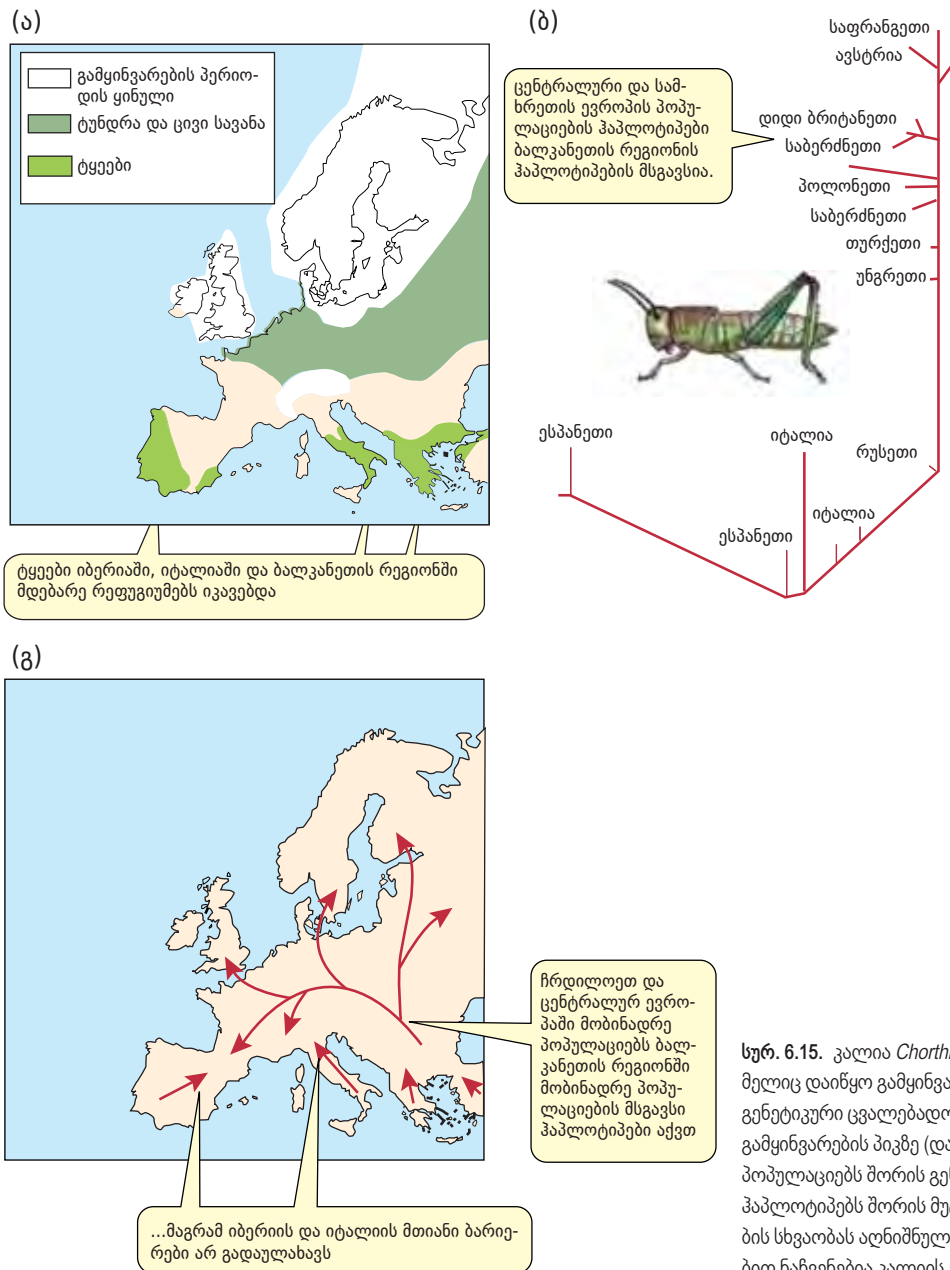
ფილოგეოგრაფია არის აღწერა და ანალიზი იმ პროცესების, რომლებიც მართავენ გენების ევოლუციური შტოების გეოგრაფიულ გავრცელებას, სახეობებში და ახლო მონათესავე სახეობებს შორის (Avise 2000). ამ პროცესებში შედის გარკვეული გენების მატარებელი ორგანიზმების განსახლება. ფილოგეოგრაფია წარსულში მომხდარ სახეობებათა მიგრაციას და ისტორიას გვატყობინებს, რის შედეგადაც მათ თანამედროვე გავრცელებას მიაღწიეს. ეს დარგი სახეობების ცვალებადი გენების ფილოგენეტიკურ ანალიზს ანუ გენების გენეალოგიის მემკვიდრებას ეხება (იხ. მე-2 თავი).

მაგალითად, ჩვენ ვიცით, რომ მრავალი ჩრდილოეთის სახეობა პლეისტოცენის ეპოქის გამყინვარების პერიოდში გავრცელების თანამედროვე ადგილიდან სამხრეთით გვხვდებოდა და მყინვარების უკან დახევის შემდეგ ჩრდილოეთისკენ გადაადგილდა (იხ. მე-5 თავი). Nნამარხები, განსაკუთრებით მცენარეების მტვერის ნამარხები, ამ მოვლენების ადგილებს მიგვანიშნებს. მაგრამ, როგორც წესი, მონაცემები არასრულია. მეტიც, ჩვენ ვიცით, რომ სხვადასხვა სახეობა გამყინვარების პერიოდის სხვადასხვა რეფუგიუმს იკავებდა და შემდეგ განსხვავებული ტრაექტორიებით გადაადგილდებოდა. ბევრმა სახეობამ გადაადგილების კვალი არ დატოვა,

თუმცა ფილოგეოგრაფიული ანალიზის დახმარებით მათი გადაადგილების ისტორიის აღდგენა შესაძლებელია (Taberiet et al. 1998; Hewitt 2000).

მტვერის მარცვლების ნამარხების თანახმად, ევროპის ფართოფოთლოვანი ვეგეტაციის რეფუგიუმები უკანასკნელი გამყინვარების განმავლობაში იბერიაში (ესპანეთი და პორტუგალია), იტალიაში და ბალკანეთში მდებარეობდა (სურ. 6.15ა), ხოლო ვეგეტაცია გამყინვარების დასრულების შემდეგ ყველაზე სწრაფად ბალკანეთიდან გავრცელდა. კალიას *Chorthippus parallelus*-ს, რომლის ნიმუშები მთელი ევროპიდან არის აღებული, იბერიასა და იტალიაში უნიკალური შაპლოტიპები აქვს, ხოლო ცენტრალურ და ჩრდილოეთ ევროპაში გავრცელებული შაპლოტიპები ბალკანურ შაპლოტიპებს ენათესავება (სურ. 6.15ბ). აქედან გამომდინარე, ბალახით მკვებავი მწერების საცხოვრებელი არეალის გაფართოება ძირითადად ბალკანეთიდან მოხდა, თუმცა მათ არც იბერიის პირინეები და არც იტალიის ალპები გადაუკვეთიათ (სურ. 6.15გ). ზღარბებზე (*Erinaceus europaeus* და *E. concolor*) ჩატარებული მსგავსი ანალიზი სხვაგვარ სურათს გვაძლევს და ადასტურებს, რომ ამ მწერიჭამია ძუძუმწოვრებმა ჩრდილოეთი ევროპის კოლონიზაცია სამივე რეფუგიუმიდან მოახდინეს.

ფილოგეოგრაფია ადამიანების გავრცელებაზე შეგვიძლია გამოვიყენოთ. მე-4 თავში ნაკვითხეთ, რომ *Homo erectus*-ი დაახლოებით 1 მილიონი წლის წინ აფრიკასა და აზიაში ფართოდ იყო გავრცელებული, ხოლო დაახლოებით 300000 წლის წინ „არქაულ *Homo sapiens*“-ად

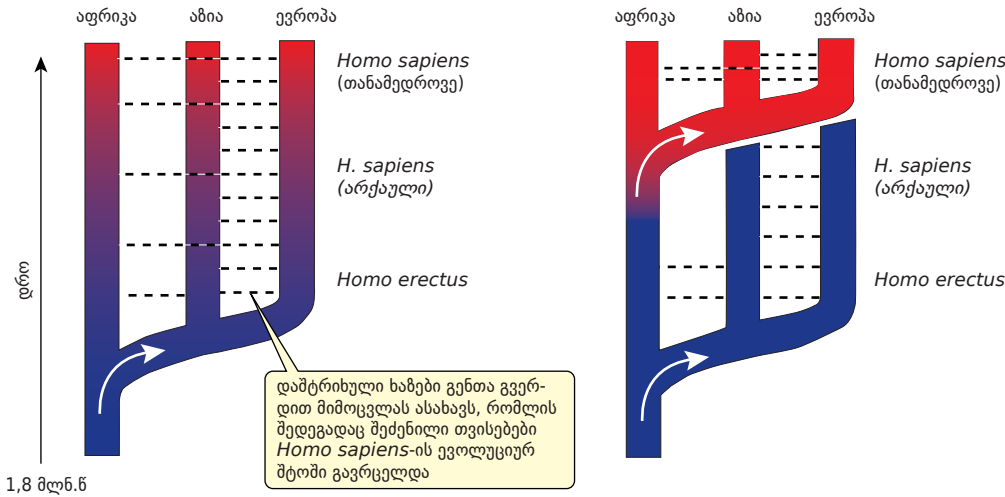


სურ. 6.15. კალია *Chorthippus parallelus*-ის მიერ ევროპის რეკოლონიზაცია, რომელიც დაიწყო გამყინვარების რეფუგიუმებიდან. ეს პროცესი დადგენილია გენეტიკური ცვალებადობის სტრუქტურის მიხედვით. (ა) ევროპა უკანასკნელი გამყინვარების პიკზე (დაახლოებით 12000 წლის წინ). (ბ) კალიის თანამედროვე პოპულაციებს შორის გენეტიკური კავშირები. წრდის სეგმენტის სივრცე გვჩვენებს შაპლოტიპებს შორის მუტაციების სხვაობას და ამ შაპლოტიპებს შორის შეფარდების სხვაობას აღნიშნულ ტერიტორიებზე გავრცელებულ პოპულაციებში. (გ) ისრებით ნაჩვენებია კალიის გავრცელება გამყინვარების შემდეგ (ა after Taberiet et al. 1998; ბ after Cooper et al. 1995; გ after Hewitt 2000.)



(ა) მულტირეგიონალური ჰიპოთეზა

(ბ) ჩანაცვლების („აფრიკის გარეთ“) ჰიპოთეზა

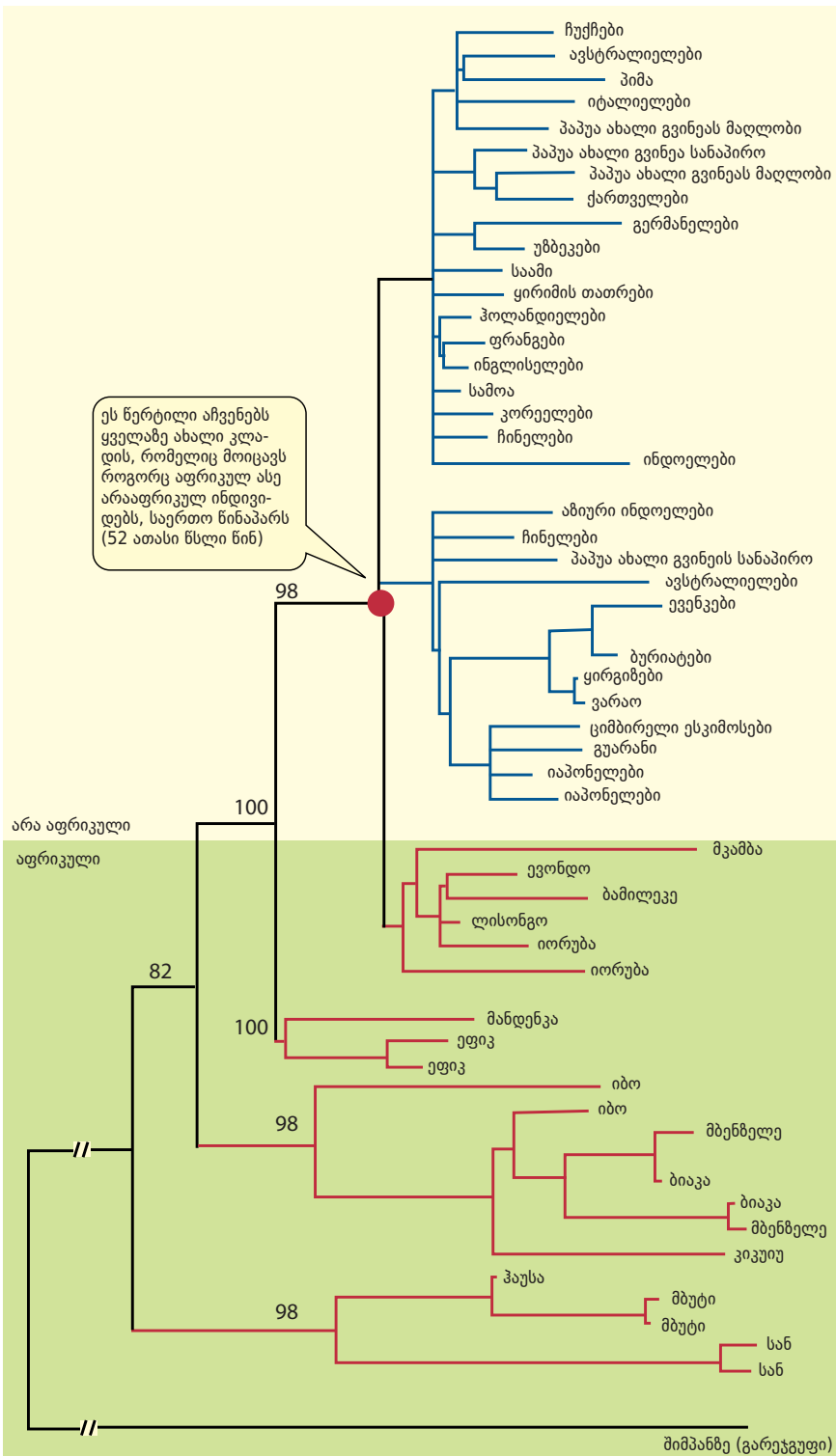


სურ. 6.16. თანამედროვე ადამიანის წარმოშობის ორი ჰიპოთეზა. (ა) მულტირეგიონალური ჰიპოთეზა *Homo erectus*-ის აფრიკიდან აზიასა და ევროპაში გავრცელების ერთ ტალღას, და შთამომავლობის უწყვეტობას დღევანდელ დღემდე გარაუდებს (ბ) ჩანაცვლების ჰიპოთეზა ამტკიცებს, რომ *H. erectus*-ის პოპულაციები აფრიკელი წინაპრებისგან წარმოიშვნენ. მათგან ევროპასა და აზიაში წარმოიქმნა არქაული *sapiens*-ი. არქაული *sapiens*-ის ამიური და ევროპული პოპულაციები გადაშენდნენ, როდესაც თანამედროვე *sapiens*-ის პოპულაცია აფრიკიდან გავრცელდა და ამით კოლონიზაციის მეორე ტალღა დაიწყო.

გარდაიქცა. უძველესი პოპულაციების თანამედროვე პოპულაციებთან ნათესაური კავშირის საკითხი სადავოა (Relethford 2001; Klein and Takahata 2002; Templeton 2002).

მულტირეგიონალური ჰიპოთეზის მომხრეები ნამარხი სახეობების მორფოლოგიის საფუძველზე ამტკიცებენ, რომ აფრიკაში, ევროპასა და აზიაში მოხინაძრე არქაული *sapiens*-ის პოპულაციები თანამედროვე *sapiens*-ად ჩამოყალიბდნენ. ეს მოხდა გენების მიმოცვლის შედეგად, რამაც გამოიწვია თანამედროვე თვისებების გავრცელება პოპულაციებს შორის (სურ. 6.16ა). ამ ჰიპოთეზის თანახმად, უნდა იყოს გენეტიკური სხვაობა თანამედროვე აფრიკელების, ევროპელების და ამიელების პოპულაციებს შორის, რომელიც *erectus*-ის პოპულაციებსა და არქაული *sapiens*-ის პოპულაციებს შორის დაახლოებით მილიონი წლის წინ განვითარებული გენეტიკური სხვაობის შედეგია. ჩანაცვლების ანუ აფრიკიდან წარმოშობის ჰიპოთეზის თანახმად, იმის შემდეგ, რაც არქაული *sapiens*-ი აფრიკიდან აზიასა და ევროპაში გავრცელდა, აფრიკაში მისგან თანამედროვე *sapien*-ი ჩამოყალიბდა. თანამედროვე *sapiens*-ი მთელს მსოფლიოში ისევე აფრიკიდან გავრცელდა და არქაული *sapiens*-ი ყოველგვარი შეგვარების გარეშე ჩაანაცვლა (სურ. 6.16ბ). ეს ნიშნავს, რომ აფრიკული არქაული *sapiens*-ისგან წარმოშობილი თანამედროვე *sapiens*-ი არქაული *sapiens*-ების ევრაზიული პოპულაციებისგან იზოლირდა და განსხვავებულ ბიოლოგიურ სახეობად ჩამოყალიბდა. მაშასადამე, არქაული *sapiens*-ის პოპულაციები კონკურენციის შედეგად გადაშენდა და თანამედროვე პოპულაციებს გენთა უმეტესობა აფრიკიდან გავრცელებული პოპულაციებიდან აქვს მიღებული.

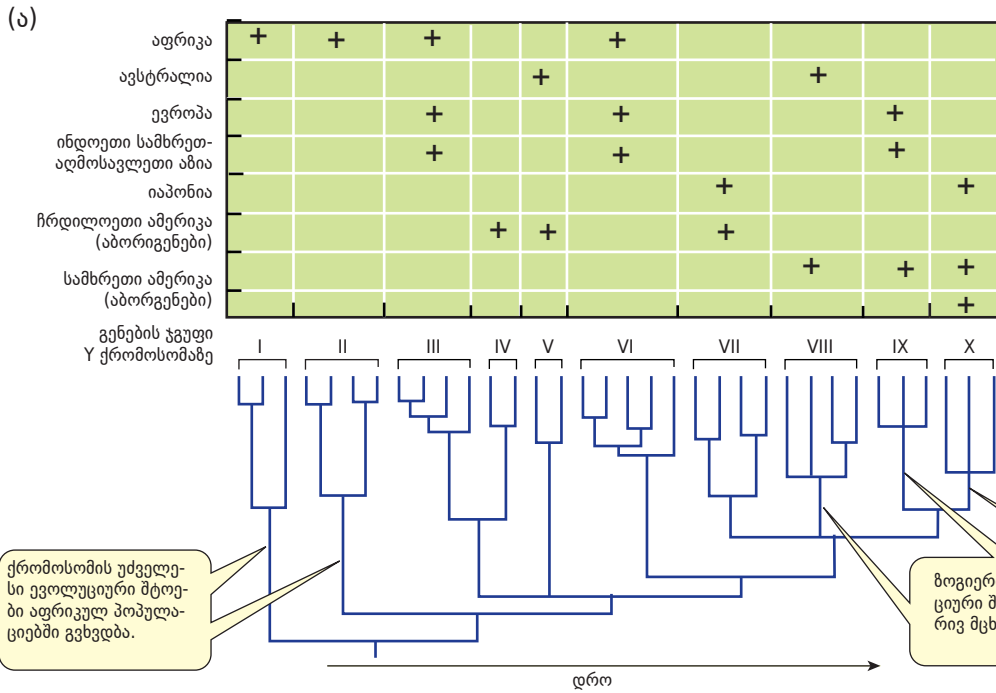
თუმცა ეს საკითხი დღემდე მსჯელობის საგანია (Templeton 2002), მრავალი გენეტიკური გამოკვლევა ჩანაცვლების ჰიპოთეზის სისწორეს ადასტურებს (Nei 1995; Jorde et al. 1998; Underhill et al. 2001), პირველმა ასეთმა კვლევებმა მიტოქონდრიული დნმ-ში (მტდნმ) თანამიმდევრობის მრავალფეროვნება გამოავლინა (Cann et al. 1987; Vigilant et al. 1991). მეცნიერებმა მიტოქონდრიული დნმ-ის უფრო საფუძვლიანი კვლევა ჩაატარეს. ამისთვის სხვადასხვა გეოგრაფიული წარმოშობის 53 ადამიანის სრული მიტოქონდრიული სექვენირება ჩაატარეს და გარეგნულად შიშვანებები გამოიყენეს (Ingman et al. 2000). ფილოგენეტიკურმა ანალიზმა აფრიკული ჰაპლოტიპის რამდენიმე ფუძე კლადა გამოავლინა, და წარმოებული კლადა, სადაც შედიოდა არა მარტო რამდენიმე აფრიკული ჰაპლოტიპი, არამედ მთელ მსოფლიოში გავრცელებული არააფრიკული პოპულაციები (სურ. 6.17). უფრო მეტიც, არააფრიკული ჰაპლოტიპების ცვალებადობა ნუკლეოტიდების თანამიმდევრობების მხვრივ ნაკლებია, ვიდრე აფრიკული ჰაპლოტიპების. ამგვარი კვლევები ჩანაცვლების ჰიპოთეზას ადასტურებს. თუ, როგორც ამას მულტირეგიონალური ჰიპოთეზა გვამცნობს, ადამიანის თანამედროვე ამიური პოპულაციები არქაული *Homo sapiens*-ის ადგილობრივი პოპულაციებისგან (და *H. erectus*-ის ადგილობრივი პოპულაციებისგან) წარმოიშვნენ, ანუ მილიონი წლის წინ განცალკევებული წინაპრები ჰყავდათ, მაშინ მათ გენებში ბევრად მეტი მუტაციური განსხვავებები უნდა იყოს, ვიდრე ეს სინამდვილეშია. მართლაც, ნეანდერტალელის ნამარხი ჩონჩხებიდან მიღებული მტდნმ-ს თანამიმდევრობები ბევრად მრავალფეროვანია, ვიდრე თანამედროვე ადამიანის თანამიმდევრობები (Ovchinnikov et al. 2000). მაშასადამე, თანამედროვე ადამიანები აფრიკაში არქაული *Homo sapiens*-ისგან წარმოიშვნენ და შემდეგ 200000-300000 წლის განმავლობაში მსოფლიოს დანარჩენი ნაწილის კოლონიზაცია მოახდინეს (იხ. მე-10). მსოფლიოს დანარჩენ ნაწილში მოხინაძრე არქაული *sapiens*-ი მათ შეგვარების გარეშე ჩაანაცვლეს (Klein 2003). ეს დასკვნა ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ამ შემთხვევაში გეოგრაფიულ პოპულაციებში არსებული გენეტიკური განსხვავებები დიდი ხნის წინ არ გაჩენილა და ადამიანთა რასების გენეტიკური სტრუქტურა მთელს მსოფლიოში მსგავსია.



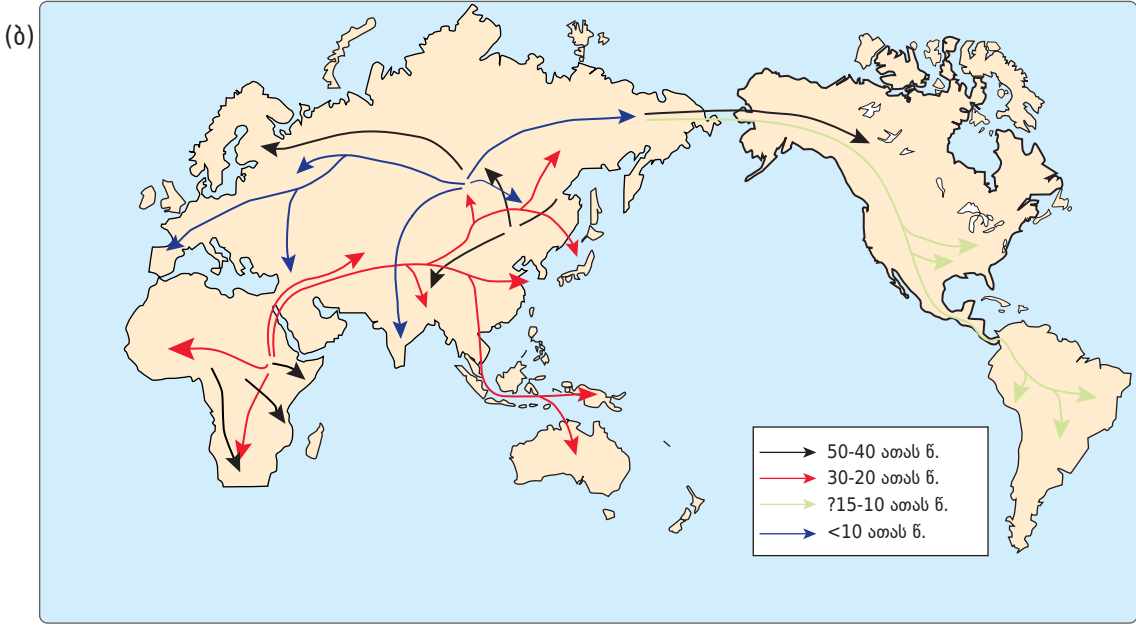
**სურ. 6.17.** გენების ხე დამყარებული მსოფლიოს ადამიანის პოპულაციის მიტოქონდრიული გენომის თანმიმდევრობების სრულ გამოფერაზე. აფრიკაში (მწვანე ფონი) მცხოვრები ინდივიდების ჰაპლოტიპები ფილოგენეტიკური ხის ფუძეშია, რაც ადამიანის სახეობის აფრიკიდან წარმოშობაზე მიუთითებს, და აჩვენებს თანმიმდევრობების მალალ ცვლაებადობას (ის წარმოდგენილია ტოტების სიგრძით). ჰაპლოტიპები, რომელიც მიიღეს მსოფლიოს დანარჩენ ნაწილში მცხოვრები ინდივიდებისგან (ყვითელი ფონი), ქმნიან ძალიან მსგავსი ჰაპლოტიპების ერთ კლადას (აღნიშნულია მოკლე ტოტებით), როგორც ეს მოსალოდნელი იყო, თუ ეს პოპულაციები ბოლო დროს წარმოიშვნენ მცირე წინაპარი პოპულაციისგან. ზოგიერთი პოპულაცია (მაგალითად ავსტრალიური), ერთზე მეტი ინდივიდით არის წარმოდგენილი. რიცხვები ბუტსტრეპის სიდიდის მნიშვნელობებია (იხ. მე-2 თავი, 2B ჩანართი) (After Ingman et al. 2000.)

ადამიანთა პოპულაციების გენეტიკური განსხვავებები და მსგავსებები ადამიანთა შემდგომი გადაადგილებების დასადგენად გამოიყენება. მაგალითად, Y ქრომოსომის (რომელიც მხოლოდ მამაკაცებს აქვთ) გენების კლასტერის (ჯგუფის) თანმიმდევრობების ცვლაებადობა მთელს მსოფლიოში შეისწავლება (Underhill et al. 2001). პოპულაციები განსხვავდებიან როგორც განსხვავებული ჰაპლოტიპების შეფარდებით, ასევე ამ ჰაპლოტიპების თანმიმდევრობების ერთმანეთისგან განსხვავების ხარისხით. ამგვარი მონაცემების ინტერპრეტაცია საკმაოდ რთულია, ნაწილობრივ, ვინაიდან ადამიანები მუდმივად გადადიან ერთი პოპულაციიდან სხვა პოპულაციებში და გენეტიკური სურათი ამის გამო ბუნდოვანი ხდება. თუ ისინი ადგილს არ შეიცვლიდნენ შეიძლება სხვა სურათი გვექონოდა. მიუხედავად ამისა, გენების გენეალოგიის ფუძეში განლაგებული Y ქრომოსომის ჰაპლოტიპების ორი ჯგუფი (I და II ჯგუფი 6.18ა სურათზე), მხოლოდ აფრიკაში გვხვდება, რაც ჩანაცვლების ჰიპოთეზას ადასტურებს. არააფრიკული პოპულაციების ჰაპლოტიპები განლაგებულია გენების ხის დარჩენილ ნაწილში, რომელიც რამდენიმე ჯგუფისგან შედგება. ყოველი მათგანი ერთ რეგიონში უფრო ფართოდ გავრცელებულია, ვიდრე მეორეში. მაგალითად, V ჯგუფი აბორიგენ ავსტრალიელებში გვხვდება, რომელთა წინაპრები ავსტრალიაში 50000 წლის წინ გამოჩნდნენ. დაახლოებით ამავე დროს სხვა ადამიანები ევრაზიაში გრცელდებოდნენ (სურ. 6.18ბ). ჰაპლოტიპების სხვა ჯგუფები გავრცელდნენ ევროპისა და ამის სხვადასხვა ნაწილებში, ციმბირის ჩათვლით. ისინი ერთი რეგიონიდან მეორეში გავრცელდნენ ადამიანების შემდგომი გადაადგილებების შედეგად. მაგალითად, X ჯგუფის ჰაპლოტიპი დაფიქსირებულია ციმბირის პოპულაციებში. მისი მალალი სიხშირე აღმოჩენილია როგორც სამხრეთი, ასევე ჩრდილოეთი ამერიკის აბორიგენულ პოპულაციებში. როგორც

ჩანს დაახლოებით 15000-12000 წლის წინ დაიწყო ჩრდილო-აღმოსავლეთ აზიაში მცხოვრები რამდენიმე პოპულაციის გადასვლა ჩრდილოეთ ამერიკაში. ეს გადასვლა ერთხელ არ მომხდარა. პოპულაციები სხვადასხვა დროს გრცელდებოდნენ (Santos et al. 1999). Y ქრომოსომების მიერ მოწოდებული ისტორია (რომელიც შესამჩნევად უფრო რთულია, ვიდრე ეს მოკლე აღწერა), სხვა გენეტიკური მონაცემებიდან ადრე მიღებულ სურათს ადასტურებს. პოპულაციებს შორის გენეტიკური ნათესაობა ლიგენსტიკური ნათესაობის პარალელურად ყალიბდებდებოდა, რაც ნიშნავს, რომ გენების და ენების დივერგენციის ისტორია იზოლაციის პირობებში საერთოა (Cavalli-Sforza et al, 1994.)



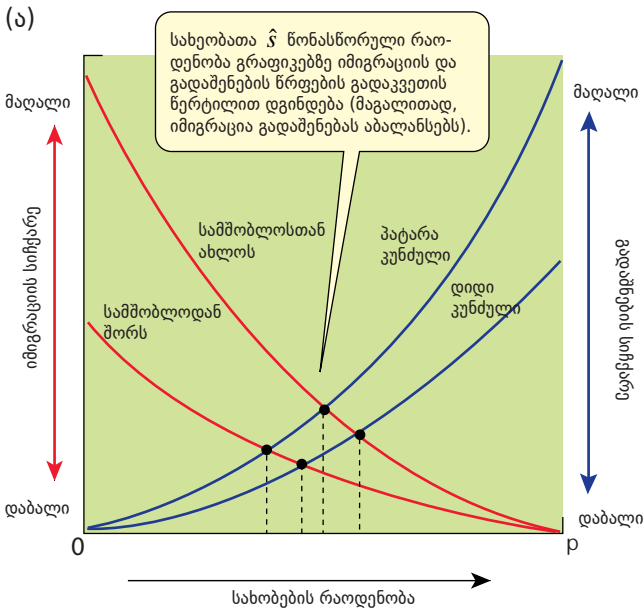
სურ. 6.18. ადამიანთა პოპულაციების მიგრაცია 50000-10000 წლის წინ. (ა) Y ქრომოსომების გენების ხეს 10 ძირითადი „ჯგუფი“ გააჩნია. ძირითადი ჯგუფები, რომლებიც აბორიგენულია მსოფლიოს ყოველი რეგიონისთვის პლეისტოცენით არის გამოსახული. (ბ) ადამიანთა პოპულაციის განსახლების ზოგიერთი მიმართულება გენეტიკურ მონაცემებს ეფუძნება, როგორცაა Y ქრომოსომების თანმიმდევრობების შესწავლა. (After Underhill et al. 2001.)



**ეკოლოგიური მიდგომაჰი ჰიოგეოგრაფიაში**

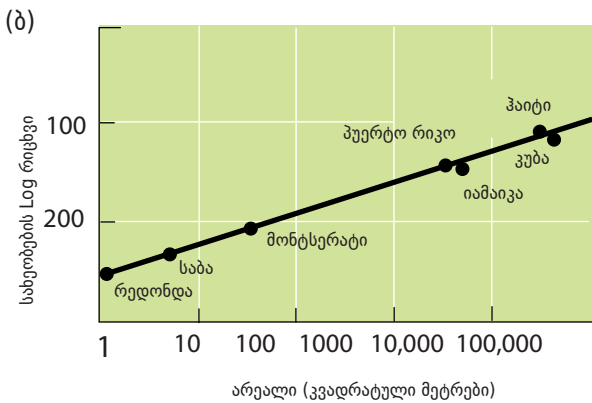
სისტემატიკოსები ტაქსონის გავრცელების მიზეზების დადგენისთვის ევოლუციურ ისტორიას აკვირდებიან, ხოლო ეკოლოგები ახლო წარსულში ან დღესდღეობით მოქმედ ფაქტორებს განიხილავენ. ისტორიული ან ეკოლოგიური მიდგომის ვარგისიანობა კონკრეტულ განსახილველ საკითხზე და გავრცელების სივრცობრივ შკალაზეა დამოკიდებული. მაგალითად, ფილოგენეტიკური ისტორია განმარტავს, თუ რატომ არის კაქტუსი ამერიკის ენდემური ჯგუფი, მაგრამ რატომ არის კარნეგია კაქტუსის (*Carnegiea gigantea*) გავრცელება მხოლოდ სონორის უდაბნოს გარკვეული რეგიონებით შემოფარგლული, ვერაფერს გვეუბნება. ეს მოვლენა ეკოლოგიური ფაქტორებით, როგორცაა სახეობის შემგუება წვიმისა და ტემპერატურისადმი ან კონკურენციის, ბალახისმჭამელებისა და პათოგენების ზეგავლენით, უნდა აიხსნას. ეკოლოგიური ფაქტორების გათვალისწინების შემდეგ შეიძლება დაგუშვათ, რომ სახეობათა გავრცელების არეალი წონასწორობაშია (ანუ არ იცვლება). ასევე შეგვიძლია შემოვიტანოთ გაუნონასწორებელი მდგომარეობის ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად,





სურ. 6.19. (ა) კუნძულის ბიოგეოგრაფიის თეორია. მოცემულ დროში ახალი სახეობების შემოსვლის (იმიგრაციის) და ძველი სახეობების გადაშენების სიჩქარის დამოკიდებულება კუნძულზე მცხოვრები სახეობების რაოდენობასთან. იმიგრაციის და გადაშენების სიჩქარეების სხვაობა, რომელიც შეიძლება დამოკიდებული იყოს მანძილზე, რომელიც კოლონიზატორმა უნდა გაიაროს თავისი თავდაპირველი მდებარეობიდან და კუნძლის ზომამდე შესაბამისად. ეს სხვაობა აისახება განსხვავებულ წონასწორულ მდგომარეობებში. (ბ) დასავლეთ ინდოეთის კუნძულზე მოზინადრე ამფიბიების და რეპტილიების სახეობების რაოდენობის დამოკიდებულება კუნძულის ზომამდე. გამოსახულია ორმაგი ლოგარითმული მასშტაბის გრაფიკზე. უფრო დიდ კუნძულებზე შედარებით დიდი რაოდენობის სახეობა ბინადრობს (After MacArthur and Wilson 1967.)

სახეობები გამყინვარების რეჟიმებიდან (თავშესაფრებიდან) დღემდე ვრცელდებიან. სახეობათა გავრცელების არეალის ლიმიტი ხანმოკლე პერიოდით წონასწორობას აღწევს, რაც ფიზიოლოგიური შეგუებლობით არის განპირობებული, ის შეიძლება ვერ მიაღწევს ევოლუციურ წონასწორობას, თუ მისი ტოლერანტობა დღემდე ვითარდება.



**კუნძულის ბიოგეოგრაფიის თეორია**

ევოლუციური ბიოგეოგრაფიის ერთ-ერთი მთავარი სფერო არის სახეობათა მრავალფეროვნების ცვალებადობა რეგიონებსა ან ჰაბიტატებში. მაგალითად, რა განსაზღვრავს კუნძულზე მოზინადრე სახეობების რაოდენობას? კუნძულებზე, როგორც წესი, ნაკლები სახეობა ბინადრობს, ვიდრე კონტინენტის იგივე ზომის ჰაბიტატებში. გაუნწონასწორებლობის ტრადიციული ჰიპოთეზის თანახმად, კონტინენტური სახეობების უმეტესობას კუნძულებისთვის არ მიუღწევია (მაგრამ მომავალში ალბათ მიაღწევენ).

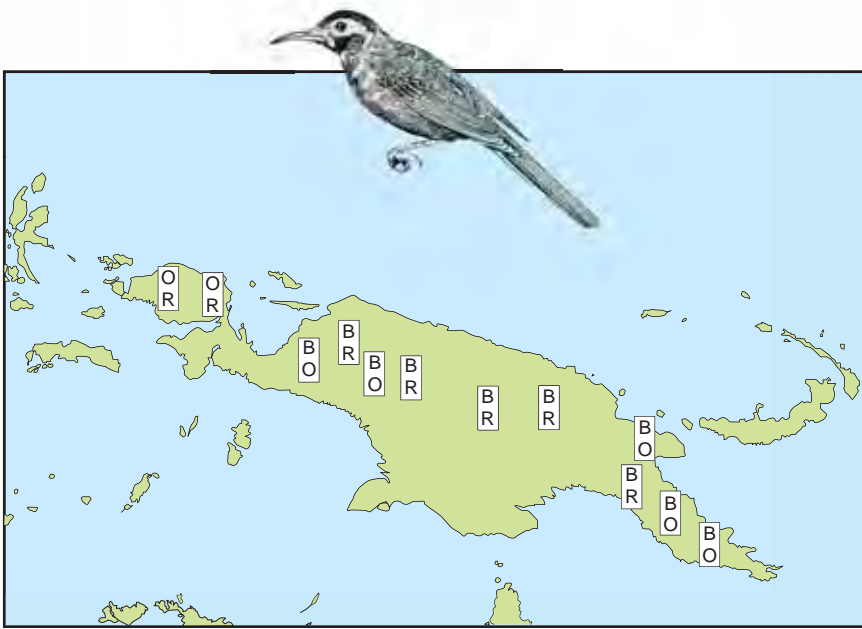
რობერტ მაკარტურმა და ედვარდ ო. უილსონმა (1967) ამის მაგივრად წონასწორობის ჰიპოთეზა წამოაყენეს (სურ. 6.19ა). მათი აზრით, კუნძულზე მოზინადრე სახეობების რაოდენობა ახალი კოლონიზაციის შედეგად იზრდება, მაგრამ გადაშენების შედეგად კლებულობს. როდესაც ახალი კოლონიზაციის სიჩქარე გადაშენების სიჩქარეს აღემატება, სახეობების რაოდენობა იზრდება, ხოლო როდესაც სიჩქარე თანაბარია, სახეობების რაოდენობა უცვლელი რჩება. სწორედ ეს არის წონასწორული მდგომარეობა. მაკარტური და უილსონი თვლიან, რომ მცირე კუნძულებზე გადაშენების სიჩქარე მაღალია, ვინაიდან მცირე რიცხოვანი პოპულაციები გაცილებით მეტი ალბათობით გადაშენდებიან. კუნძულის ბიოგეოგრაფიის ამგვარი თეორია კუნძულის ფართობსა და ადგილობრივი სახეობების რაოდენობას შორის კავშირს განმარტავს (სურ. 6.19ბ)

**ეკოლოგიური საზოგადოებების სტრუქტურა და მრავალფეროვნება**

ევოლოგები ხშირად კამათობენ, არის თუ არა სხვადასხვა თანასამოგადოებების სახეობების რაოდენობა წონასწორულ მდგომარეობაში. საზოგადოების მეტ-ნაკლებად სტაბილურ სტრუქტურას ურთიერთქმედება და სახეობათა შორის კონკურენცია განაპირობებს. კონკურენცია ისეთი სახეობების თანაბრებსობას ხელს უშლის, რომლებიც მსგავს რესურსებს მოიხმარენ. კონკურენციის შედეგად ვიღებთ სიმპატრიული სახეობების სტაბილურ რაოდენობას. ისინი რესურსებს თანაბრად მოიხმარენ. ახლო ნათესაური კავშირის და მსგავსი მოთხოვნილებების მქონე სახეობები ზოგჯერ ურთიერთგამომრიცხავი პრინციპით ვრცელდებიან. მაგალითად, ნექტარით მკვებავი მეთაფლიების სამი სახეობა ახალი გვინეის მთებში გვხვდება, მაგრამ მთის ყოველ რეგიონში ბინადრობს მხოლოდ ორი სახეობა, თანაც ამ სახეობების არეალები სხვადასხვა სიმაღლეზეა განლაგებული. რომელი სახეობა აკლდება მთის გარკვეულ რეგიონს, როგორც ჩანს შემთხვევითი მოვლენის შედეგად (სურ. 6.20).

**საზოგადოების კონვერგენცია**

ინდივიდუალური ტაქსონების კონვერგენტული ევოლუციის უამრავი მაგალითია ცნობილი. მაგალითად, უდაბნოს მცენარეებში მსგავსი მორფოლოგიური თვისებები დედამიწის ბევრ ნაწილში დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა (იხ. სურ. 6.1), ხოლო ფრინველების რამდენიმე ჯგუფმა ნექტარით კვებისთვის საჭირო თვისებები, მაგალითად გრძელი, წვრილი ნისკარტი, დამოუკიდებლად შეიძინა (იხ. სურ. 3.8). ისმის შეკითხვა, არის თუ არა ეს ინდივიდუალური შემთხვევები მთლიანი საზოგადოების კონვერგენციის უფრო დიდი მოვლენის ნაწილი? თუ ორი რეგიონი მოიცავს მსგავსი რესურსების და ჰაბიტატების სიმრავლეს, მოხდება თუ არა სახეობების



სურ. 6.20. სახეობათა განაწილება „ჭადრაკის დაფის“ ანალოგიურად, როდესაც სახეობები ერთმანეთს შემთხვევითი პრინციპით ანაცვლებენ. ახალი გვინების მთებში მეთაფლიების (*Melidectes*) სამი სახეობა (O, R და B) დაწყვილებულად არის გავრცელებული. თითოეულ წყვილში შემავალი სახეობები სხვადასხვა სიმაღლეზე ბინადრობენ. სამივე სახეობა ერთად მთის არც ერთ არეალში არ გვხვდება (After Diamond 1975.)

ეკოლუსია ისე, რომ ერთი და იგივე ხერხით მოიხმაროთ და გადაინაწილონ ეს რესურსები? თუ ასე მოხდება, მაშინ საზოგადოებამ მიაღწია ეკოლუსიური წონასწორობის მდგომარეობას.

საზოგადოების დონეზე მიმდინარე კონვერგენციის კარგი მაგალითია დასავლეთ ინდოეთში მობინადრე ანოლისები (*Anolis*) (Williams 1972; Losos 1990, 1992; Losos et al. 1998). ანოლისები არიან მწერებით მკვებავი, ნეოტროპიკული ხის ხელიკები. ეს ჯგუფი მდიდარია სახეობებით. (სურ. 6.21). სხვადასხვა სახეობები საკვებისთვის შედიან კონკურენციაში და ამგვარი კონკურენცია ანოლისების საზოგადოებების აგებულებაზე აისახება. მცირე ანტილის ყოველ კუნძულზე ამ ცხოველის ერთი, ან ორი სახეობა ბინადრობს. იქ სადაც მარტო ერთი სახეობაა, ხელიკები საშუალო ზომის არიან. შედარებით დიდ კუნძულებზე ორი სახეობა ბინადრობს. ერთი არის მცირე ზომის, მეორე კი დიდი. ასეთი თანაცხოვრების მიზეზი ის არის, რომ ეს სახეობები სხვადასხვა ზომის მსხვერპლით იკვებებიან და მათი მიკროჰაბიტატებიც განსხვავებულია. სხვადასხვა კუნძულზე მობინადრე მცირე ზომის სახეობები მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნიან, ასევე მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნიან დიდი ზომის სახეობებიც. აქედან გამომდინარე, თითოეულ კუნძულზე ცხოვრობს სახეობების წყვილი, რომელიც კომინირებულია მცირე ზომის და დიდი ზომის წარმომადგენლების კლადებისგან.

დიდი ანტილის კუნძულების უფრო დიდ კუნძულებზე (კუბა, ჰაიტი, იამაიკა, პუერტო რიკო) ანოლისების

(ა)



(ბ)



(გ)



(დ)



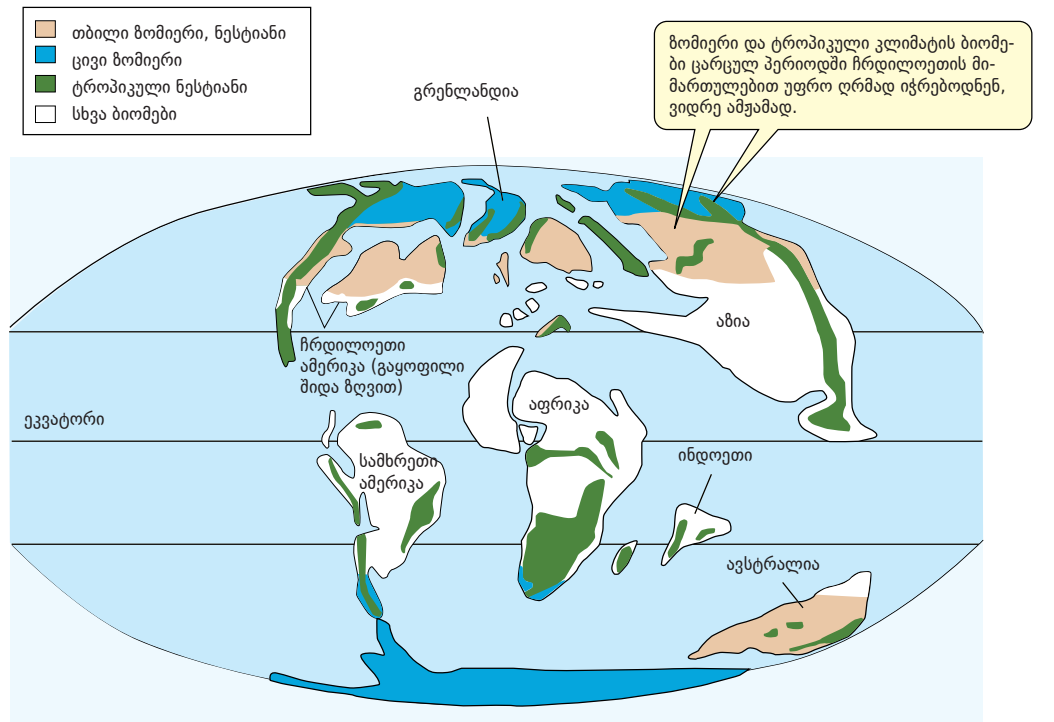
სურ. 6.21. დასავლეთ ინდოეთში მობინადრე ხელიკების, ანოლისების კონვერგენტული მორფები ანუ „ეკომორფები“. (ა) *Anolis lineatopus* იამაიკიდან. (ბ) *A. strahmi* ჰაიტიდან. ორივე სახეობას აქვს დიდი თავი, მკვრივი სხეული, გრძელი უკანა კიდურები და მოკლე კუდი, რაც ასოცირებულია ხის ქვედა ტოტებზე და მიწაზე ცხოვრებასთან. (გ) *Anolis valencienni* იამაიკიდან. (დ) *A. insulitus* ჰაიტიდან. ორივე სახეობა პატარა ხის ტოტებზე მობინადრე ანოლისია. მათ ვიწრო თავი და სხეული, მოკლე კიდურები და გრძელი კუდი აქვთ (Photographs by K. DeQueiroz and R. Glor, courtesy of J. Losos.)

უამრავი სახეობა ბინადრობს. ანოლისები გარკვეულ მიკროჰაბიტატებს იკავებენ, მაგალითად ხის კენწეროს, პატარა ტოტებს, კუნძებს. ეს ჰაბიტატები ყოველ კუნძულზე სავსეა სხვადასხვა სახეობებით. სხვადასხვა მიკროჰაბიტატის მობინადრეებს ეკომორფებს ეძახიან. მათ მდგრადი, ადაპტაციური მორფოლოგია ახასიათებთ (იხ. სურ. 6.21). ეკომორფები განმეორებითაც ვითარდებიან, ვინაიდან თითოეულ კუნძულზე მობინადრე სახეობები მონოფილეთურ ჯგუფს ქმნიან. ეს მონოფილეთური ჯგუფები კი განიცდიან რადიაციას სახეობებად, რომლებიც ეკოლოგიურად და მორფოლოგიურად სხვა კუნძულებზე მობინადრე სახეობების მსგავსნი (პარალელურები) არიან.

სამოგადოების პარალელური აგებულების და მრავალფეროვნების ასეთი ექსტრემალური ევოლუცია მიუთითებს, რომ წონასწორობა მიღწეულია, ვინაიდან, გარკვეული რაოდენობა „ნიშების“, ან რესურსების განაწილების გზების, ცხოველებისთვის მისაწვდომია, და ყველა ნიშა და გზა დაკავებულია. ყველა სამოგადოება სახეობებით გაჯერებული არ არის და ანოლისების გავრცელების მაგვარი სტრუქტურა საკმაოდ იშვიათია. მიუხედავად ამისა, ანოლისების შემთხვევიდან გამომდინარეობს, რომ სახეობებს შორის ურთიერთქმედების ძირითადი პრინციპები იძლევიან საშუალებას ვივარაუდოთ, თუ როგორი იქნება სახეობების ევოლუცია და ეკოლოგია.

### ისტორიის ზეგავლენა მრავალფეროვნების თანამედროვე სტრუქტურაზე

რა განაპირობებს სახეობათა რაოდენობის გეოგრაფიულ ცვალებადობას? რა თქმა უნდა, კონკურენცია და სხვა თანამედროვე ეკოლოგიური პროცესები თამაშობენ თავის როლს, თუმცა მრავალფეროვნების თანამედროვე სტრუქტურაზე ხანგრძლივი ევოლუციური მოვლენებიც აისახება (Ricklefs and Schluter 1993). ჩრდილოეთის ზომიერი კლიმატის ზონაში გავრცელებული ხეების სახეობების მრავალფეროვნება ზემოთ ნათქვამის კარგი მაგალითია (Latham and Ricklefs 1993). ზომიერად ტენიანი ტყეები უმეტესად ევროპაში, ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთში და აღმოსავლეთ აზიაში გვხვდება. ამ ტერიტორიებზე ხეების სახეობების რაოდენობის შეფარდება შესაბამისად 1:2:6, ანუ აზიაში სახეობათა რაოდენობა უდიდესია. სახეობათა განსხვავებულ მრავალფეროვნებას მაღალ ტაქსონომიურ დონეზე არსებული მრავალფეროვნებაც თან ერთვის. ამის ტაქსონების უმეტესი რაოდენობა ტროპიკულ ჯგუფებს მიეკუთვნება. ეს მაჩვენებელი ევროპის და ამერი-



სურ. 6.22. ცივი ზომიერი, თბილი ზომიერი და ტენიანი ტროპიკული ბიომების (გეგეტაციის ტიპების) გავრცელება ცარცული პერიოდის მიწურულს. ტენიანი ტროპიკული გეგეტაციის კორიდორი აღმოსავლეთი აზიის სამხრეთით ვრცელდება. ევროპასა და ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთში ეს ასე არ ხდება. ისინი ტროპიკული არელებისგან ძირითადად განცალკევებულნი არიან (After Latham and Ricklefs 1993.)



ვის შემთხვევაში ნაკლებია. განსხვავებები თანამედროვე კლიმატურ პირობებთან დაკავშირებული არ არის.

კაინოზოური ერის პირველი 40 მილიონი წლის განმავლობაში დედამიწაზე კლიმატი გაცილებით თბილი იყო, ვიდრე დღესდღეობით. ტყეები ჩრდილოეთ ამერიკასა და ევრაზიაში ყველგან იყო გავრცელებული, ხოლო ბევრი გვარის გავრცელების არეალი საკმაოდ ფართო იყო. ჩრდილოეთი ამერიკის ზომიერი კლიმატის ფლორა ამერიკის დანარჩენი ნაწილის ტროპიკული ფლორისგან განიერი ზღვით იყო განცალკევებული, ხოლო ევროპის ზომიერი კლიმატის ფლორა აფრიკული ფლორისგან ასევე გამიჯნული გახლდათ. მაგრამ ჩრდილოეთი ამიის ფლორა ციმბირიდან მალაის ნახევარკუნძულამდე უწყვეტად ვრცელდებოდა (ისევე, როგორც დღეს) და ტროპიკულ ფლორას წარმოადგენდა (სურ. 6.22). მაშასადამე, ამიაში გავრცელებულ ტროპიკულ ევოლუციურ შტოებს მეთი შანსი ჰქონდათ გავრცელების და უფრო ზომიერ კლიმატთან შეგუების. ალბათ ამიტომ, მესამეული პერიოდის აღმოსავლეთ ამიაში ხეების მეთი გვარი არსებობდა, ვიდრე ევროპაში ან ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთში.

გვიან მესამეულ და მეოთხეულ პერიოდში გლობალური აციება დაიწყო და კულმინაციას პლეისტოცენის პერიოდში მიაღწია. გამყინვარებამ ევროპის სამხრეთი და ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთი უფრო მეტად მოიცვა, ვიდრე ამია. მყინვარებმა ჩრდილოეთი ამერიკის და განსაკუთრებით ევროპის ფლორა გაანადგურა, თუმცა მყინვარების სამხრეთით გადაადგილებას ალპებმა, ხმელთაშუა ზღვამ და უდაბნოებმა ხელი შეუშალა. ამიურ ტროპიკებამდე გავრცელებული კორიდორი ამიური ფლორისთვის რეფუგიუმში გახდა. ამიასთან შედარებით, ევროპასა და ჩრდილოეთ ამერიკაში გვარების ბევრად დიდი რაოდენობა განადგურდა. აქედან გამომდინარე, რეგიონების მრავალფეროვნების განსხვავებულობა ორი ფაქტორით არის გამოწვეული: 1) განსახლების, ადაპტაციის და დივერსიფიკაციის განსხვავებული შესაძლებლობა კაინოზოურ ერაში და 2) განსხვავებული გადაშენების თანამედროვე ისტორია.

**რეზიუმე**

1. ორგანიზმების გეოგრაფიულმა გავრცელებამ დარჩენი და უოლესი ევოლუციის რეალურობაში მტკიცედ დააჩვენა.
2. ორგანიზმთა გეოგრაფიული გავრცელების შემსწავლელ დარგს ბიოგეოგრაფია ეწოდება და ის ისტორიული და ეკოლოგიური კომპონენტებისგან შედგება. ზოგიერთი ორგანიზმის გავრცელება ხანგრძლივი ევოლუციური ისტორიის შედეგია, ხოლო სხვებს თანამედროვე ეკოლოგიური ფაქტორები განაპირობებს.
3. მაღალი რანგის ტაქსონების გავრცელებაზე ზეგავლენას ახდენს ისტორიული პროცესები, როგორებიცაა გადაშენება, განსახლება და ვიკარიანსა (ბარიერის გაჩენის შედეგად უწყვეტი არეალის დანაწევრება). ეს პროცესები შეიძლება მიმდინარეობდეს გარემოს ცვლილებასთან, ადაპტაციებთან და სახეობათა წარმოქმნასთან ერთად.
4. დისპერსიის (განსახლების ან გავრცელების), ან ვიკარიანსას ისტორია ფილოგენეტიკური მონაცემების დახმარებით დგინდება. როცა სხვადასხვა არეალში მობინადრე სახეობების ფილოგენეტიკური ნათესაური კავშირის სტრუქტურები მრავალ ტაქსონში მეორდება, მოსალოდნელია, რომ საქმე გვაქვს საერთო ვიკარიანსასთან.
5. დიზიუნქტიური (განცალკევებული) გავრცელება ზოგიერთ შემთხვევაში გამოწვეულია ვიკარიანსათი და სხვა შემთხვევაში კი დისპერსიით.
6. სახეობების გენეტიკური სტრუქტურა, განსაკუთრებით სხვადასხვა გეოგრაფიული პოპულაციებისთვის დამახასიათებელი გენების ფილოგენეტიკური კავშირები, სახეობათა გავრცელების ისტორიულ ცვლილებებზე ინფორმაციას გვანვდის.
7. სახეობათა ადგილობრივ გავრცელებაზე ეკოლოგიური ფაქტორები აისახება, მათ შორის გარემოს აბიოტური ასპექტები და ბიოტური ასპექტები, როგორიცაა კონკურენცია ან მტაცებლობა
8. ლოკალურ რეგიონში სახეობების მრავალფეროვნება შეიძლება იყოს, ან არ იყოს წონასწორობის მდგომარეობაში. შიდასახეობრივი ურთიერთქმედება, განსაკუთრებით კონკურენცია, სახეობათა მრავალფეროვნებას ზღუდავს და მსგავსი სტრუქტურის მქონე სხვადასხვა სამოგადლოებების ჩამოყალიბებას იწვევს. ზოგიერთ შემთხვევაში სახეობები დამოუკიდებლად ვითარდებიან და რესურსებს ერთნაირად ინაწილებენ
9. რომელიმე რეგიონში მობინადრე მაღალი რანგის ტაქსონის სახეობების მრავალფეროვნება ხშირად თანამედროვე ეკოლოგიური ფაქტორების და ხანგრძლივი ევოლუციური ფაქტორების მოქმედების შედეგია

**ტერმინები და ცნებები**

ალობტონული  
 აუტოქტონური  
 ბიოგეოგრაფიული სამეფო  
 ბიოგეოგრაფია (ფიტოგეოგრაფია, ზოოგეოგრაფია)  
 დიზიუნქტიური (განცალკევებული) გავრცელება  
 დისპერსია (განსახლება)

ევოლოგიური ბიოგეოგრაფია  
 ენდემური  
 ისტორიული ბიოგეოგრაფია  
 ფილოგეოგრაფია  
 ვიკარიანსა (ორგანიზმთა განცალკევება გეოგრაფიული ბარიერებით)

## ღამაბეჯითი საკითხავი

- J. H. Brown and M. V. Lomolino: „*Biogeography*“ (Second Ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA., 1998) არის ბიოგეოგრაფიის სრული სახელმძღვანელო. უფრო მოკლე სახელმძღვანელო არის C. B. Cox and P. D. Moore: „*Biogeography: An ecological and evolutionary approach*“ (Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1993).
- R.E. Ricklefs and D. Schluter: „*Species diversity in ecological communities; Historical and geographical perspectives*“ (University of Chicago Press, Chicago, 1993). ავტორები ამავე დროს გამომცემლები არიან ამ ნაშრომის. წიგნში თავმოყრილია სახეობათა მრავალფეროვნების ეკოლოგიური და ისტორიული პერსპექტივების შემცველი სტატიები.
- ფილოგეოგრაფია სიღრმისეულად განხილულია J.C. Avise: „*Phylogeography*“ (Harvard University Press, Cambridge, Mass, 2000). ხოლო ადამიანის ფილოგეოგრაფიის შესახებ იხ. J. Klein and N. Takahata: „*Where do we come from? The molecular evidence for human descent*“ (Springer-Verlag, New York, 2002).

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. აქამდე ითვლებოდა, რომ მცენარეთა ოჯახი Dipterocarpaceae მხოლოდ ტროპიკულ აზიაში ვრცელდება, სადაც მრავალი სახეობა ეკოლოგიურად დომინანტური ხეა. მოგვიანებით მეცნიერებმა ამ ოჯახის ხემცენარეთა ახალი სახეობები კოლუმბიის წვიმიან ტყეებში, სამხრეთ ამერიკის ჩრდილოეთში აღმოაჩინეს. რომელი ჰიპოთეზა განმარტავს სამხრეთ ამერიკაში ამ სახეობის გავრცელებას და როგორ შეიძლება ამ ჰიპოთეზის შემოწმება?
2. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ციხილდების ფილოგენეზში უდრემსი დაყოფა დაახლოებით 60 მილიონი წლის წინ მოხდა (იხ. სურ. 6.12). ციხილდების ყველაზე ადრეული ევოლუციური შტო მხოლოდ მადაგასკარში და ინდოეთში გვხვდება. იქვე ციხილდების რამდენიმე სხვა შტოც გვხვდება. თუ ჯგუფის ასეთი „პრიმიტიული“ გავრცელება გონდვანას დაყოფის შედეგი არ არის, რატომ არის ეს ჯგუფი მხოლოდ ამ ტერიტორიებზე გავრცელებული? რატომ არ გვხვდება იგივე ევოლუციური შტო აფრიკასა და სამხრეთ ამერიკაში? რა ფაქტები ახდენს შეგავლენას თქვენს ჰიპოთეზაზე?
3. ჰადრატმა და ბეიკერმა სირაქლეების ბიოგეოგრაფიის ანალიზის საფუძველზე დაასკვნეს, რომ სირაქლემას და კივის გავრცელების მიზეზი გონდვანას ფილებთან ერთად გადაადგილება არ არის. ჩამოაყალიბეთ ამ ფრინველების გავრცელების შესახებ ახალი ჰიპოთეზები და მოიყვანეთ ფაქტები, რომლებიც ჰიპოთეზას ადასტურებს ან უარყოფს. შემდეგ თქვენი ანალიზი ავტორების ანალიზს შეადარეთ.
4. ზოგიერთი ბიოგეოგრაფი „კლადისტიკური ვიკარიანსას“ აზროვნების სკოლას ეკუთვნის (Humpries and Parenti 1986). ისინი ამტკიცებენ, რომ ვიკარიანსა ყოველთვის უპირატესი ჰიპოთეზაა და დისპერსიის ფაქტორი მხოლოდ აუცილებლობის შემთხვევაში უნდა გამოვიყენოთ, ვინაიდან ვიკარიანსას ჰიპოთეზის უარყოფა შესაძლებელია (თუ ის არასწორია), ხოლო დისპერსია ნებისმიერ სტრუქტურაზე შეიძლება იყოს პასუხისმგებელი. რა ფაქტები მიუთითებს ამ შეხედულების სასარგებლოდ და საწინააღმდეგოდ?
5. ზოგიერთ შემთხვევაში მტკიცდება, რომ სახეობებს, საარსებო არეალის ფარგლებს მიღმა არსებული ტემპერატურის პირობებში ცხოვრება ფიზიოლოგიურად არ შეუძლიათ. ამტკიცებს თუ არა ეს ფაქტი, რომ ცივ რეგიონებში სახეობათა მრავალფეროვნება მკაცრი ბუნებრივი პირობების გამოა დაბალი?
6. მცენარეების, ფრინველების, ძუძუმწოვრების და ბევრი სხვა ტაქსონის სახეობების მრავალფეროვნება ტროპიკული რეგიონებიდან პოლუსებისკენ გადაადგილებასთან ერთად მცირდება. რა ჰიპოთეზა ხსნის ამგვარ განედურ გრადიენტს? რა ფაქტები ადასტურებს და უარყოფს ამ ჰიპოთეზას? (See Willing et al. 2003.)

# ბიომრავალფეროვნების ეკოლუცია

# 7

**ბ**იოლოგიური მრავალფეროვნების ანუ ბიომრავალფეროვნების შესწავლა ბიოლოგიაში ძალიან ბევრ საინტერესო შეკითხვას ბადებს. რატომ არსებობს მეტი მღრღნელების სახეობები ვიდრე პრიმატების სახეობები და რატომ არის უფრო მეტი ყვავილოვანი მცენარე, ვიდრე გვიმრა? რატომ ზოგიერთ რეგიონში, მაგალითად ტროპიკებში, უფრო მეტი სახეობა ცხოვრობს, ვიდრე ზომიერი კლიმატის პირობებში? რატომ იცვლება სახეობათა მრავალფეროვნება ეკოლუციის დროის განმავლობაში? მრავალფეროვნება მუდმივად იზ-



რდება თუ უკვე ზღვარს მიაღწია? სახეობათა მრავალფეროვნებაზე მრავალი ფაქტორი ახდენს ზეგავლენას, ამიტომ ეს შეკითხვები საინტერესოა და მათზე პასუხის გაცემა იოლი არ არის.

ბიომრავალფეროვნების შესწავლა შესაძლებელია ეკოლოგიის და ეკოლუციური ისტორიის ურთიერთშემავსებელი დარგების მეშვეობით (Ricklefs and Schluter 1993). ეკოლოგები ყურადღებას ამახვილებენ მცირე დროის განმავლობაში მოქმედ ფაქტორებზე, რომლებიც ლოკალური ჰაბიტატის ან რეგიონის მრავალფეროვნებაზე აისახებიან. მაგრამ ფაქტორები, რომლებიც დროის უფრო დიდი მონაკვეთის განმავლობაში

**თანამედროვე ბიომრავალფეროვნება.** ტროპიკული მარჯნის რიფები ათასობით სახეობას იფარავს. ეს სახეობებით მდიდარი ზღვის გარემოა. სურათზე გამოსახულია ფილიპინის რიფი, რომელზეც სხვადასხვა მარჯნები, ანემონები (Cnidaria), ზღვის ლილიები (Echinodermata) და თევზები (Vertebrata) ბინადრობენ (Photo © Photolibrary.com)



მოქმედებენ, როგორც კლიმატის ცვლილება და ევოლუცია, მრავალფეროვნებაზე აგრეთვე ახდენს ზეგავლენას. უკანასკნელი 50 წლის განმავლობაში მიმდინარე გლობალურმა დათბობამ, რაც ნამდვილად გამოწვეულია ადამიანის მიერ საწვავის ჭარბი გამოყენებით, მრავალი სახეობის გეოგრაფიულ გავრცელებაზე მნიშვნელოვანი ზეგავლენა მოახდინა (Parmesan et al. 1999; Root et al. 2001). გადაშენებამ, ადაპტაციამ, სახეობების გაჩენამ, კლიმატის ცვლილებებმა და გეოლოგიურმა ცვლილებებმა, რომლებიც მილიონობით წლის განმავლობაში მიმდინარეობენ სახეობათა სრულიად სხვაგვარი ჯგუფების წარმოშობა გამოიწვიეს. მე-7 თავში ჩვენ განვიხილავთ მრავალფეროვნების ხანგრძლივადიან ცვლილებას, რომელიც მილიონობით წლის განმავლობაში ხდება და ტაქსონების წარმოშობით და გადაშენებით არის განპირობებული. თანამედროვე სახეობების ეკოლოგიური და ევოლუციური კვლევა პალეონტოლოგიური ნიმუშების ინტერპრეტაციაში ძალიან გვეხმარება.

### ტაქსონომიური მრავალფეროვნების შეფასებულ ცვლილებაში

ყოველგვარი მეცნიერული მონაცემები, მათ შორის მონაცემები ნამარხების მრავალფეროვნების შესახებ, არასრული და შეცდომაში შემყვანია, თუ გარკვეული შეზღუდვების არსებობას არ გავითვალისწინებთ. პალეობიოლოგები მრავალფეროვნების შესაფასებლად დღემდე განაგრძობენ ნიმუშების შესწავლას (Alroy et al. 2001)

### მრავალფეროვნების შეფასება

ტაქსონომიური მრავალფეროვნების უმარტივესი გამოხატულება არის სახეობათა რაოდენობა (სახეობათა **სიმდიდრე**). სახეობათა მრავალფეროვნების შეფასება დროის ხანგრძლივ მონაკვეთზე ან დიდ ტერიტორიებზე ინფორმაციის შეგროვების გზით ხდება. ინფორმაციას შეიცავენ პუბლიკაციები ან სამუშეო ექსპონატები, რომლებიც შეგროვილია მრავალი მკვლევარის შრომის შედეგად. თაობების მანძილზე მკვლევარები ადგენდნენ ფლორის და ფაუნის სახეობების სიებს. მრავალფეროვნების პალეონტოლოგიური კვლევების უმეტესობა ეხება მაღალი რანგის ტაქსონებს, მაგალითად ოჯახებს და გვარებს, ვინაიდან მათ, როგორც წესი, უფრო სრული ნამარხები აქვთ, ვიდრე ცალკე აღებულ სახეობებს.

ნამარხების მეშვეობით ტაქსონების რაოდენობის გამოთვლა ხშირად არაზუსტია და შეცდომაში შეჰყავს მკვლევარები, ამიტომ მონაცემების ანალიზის დროს აუცილებელია შესწორების კოეფიციენტების გამოყენება (Raupn 1972; Signor 1985; Foote 2000a). მაგალითად, ნამარხი ტაქსონების აღწერა ხშირად ეტაპების დონეების მიხედვით ხდება. ეტაპებად ყოველი გეოლოგიური პერიოდი იყოფა. ამგვარი ეტაპების უმეტესობა 5 ან 6 მილიონი წლის განმავლობაში გრძელდება, ამიტომ ტაქსონის სიცოცხლის ხანგრძლივობა (პირველ და უკანასკნელ ნამარხს შორის) არაზუსტია. გეოლოგიური პერიოდები და ეტაპები სხვადასხვა ხანგრძლივობისაა. შედარებით თანამედროვე გეოლოგიური ეტაპები ნამარხების შემცველი ქანების დიდი მოცულობით ხასიათდება. აქედან გამომდინარე, ტაქსონების რაოდენობის დასადგენად გეოლოგიური დროის და ქანის მოცულობის გათვალისწინებაა საჭირო.

ნამარხები რეალურად მცხოვრები ორგანიზმის მცირე წილს შეადგენენ, ამიტომ ტაქსონი ხშირად მოიძებნება სხვადასხვა დროის ფენებში, მაგრამ არ არის უწყვეტი, ანუ შუალედურ ფენებში ხშირად არ აღირიცხება. ასევე ძნელია ტაქსონის წარმოშობის და გადაშენების რეალური დროის დადგენა. ის შესაძლოა სულაც არ შესაბამებოდეს უძველესი და უახლესი ნამარხის ასაკს. თუ მრავალი ტაქსონი დროის ერთ და იგივე შუალედში გადაშენდა, მათი ბოლო ნამარხის მდებარეობა – მათი გადაშენების *საგარაუდო* დრო შეიძლება ვრცელდებოდეს ასევე რამდენიმე უფრო ადრეულ ინტერვალზეც. და პირიქით, თუ მრავალი ტაქსონი ერთდროულად წარმოიშვა, მაშინ ზოგიერთი მათგანი შესაძლოა უფრო გვიან წარმოშობილის შთაბეჭდილებას ტოვებდეს.

ჩვენს მიერ დადგენილი თანამედროვე სახეობების რაოდენობა წარსული სახეობების რაოდენობასთან შედარებით გაცილებით უფრო ზუსტია, ხოლო შემორჩენილი ტაქსონების სიცოცხლის ხანგრძლივობა უფრო დიდია, გადაშენების სიჩქარე კი უფრო დაბალია, ვიდრე ეს გამოჩნდებოდა, თუ მხოლოდ ნამარხებიდან დავადგენდით მათი არსებობის ხანგრძლივობას. ჩვენ შეგვიძლია ვთქვათ, რომ ცოცხალი ტაქსონი უკანასკნელი 10 მილიონი წლის განმავლობაში არსებობს, როდესაც მისი უძველესი ნამარხი 10 მილიონი წლით თარიღდება. რაც უფრო ძველია ტაქსონი, მით ნაკლებადაა მოსალოდნელი, რომ ის დღემდე უცვლელი სახით არსებობს. ამიტომ ანმყოსთან მიახლოებასთან ერთად მრავალფეროვნება იზრდება. ეს არის ტენდენცია, რომელიც ცნობილია **თანამედროვეობის უპირატესობის სახელით**. ეს ტენდენცია შეიძლება შემცირდეს, თუ ყოველი ტაქსონისთვის მხოლოდ მისი ნამარხების კონკრეტულ ადგილებს დავთვლით და არ ავღნიშნავთ მის არსებობას დროის ყველა შუალედში, უძველეს ნამარხსა და უახლოეს ნამარხს შორის. პრაქტიკაში თანამედროვეობის უპირატესობა მრავალფეროვნების ისტორიის შეფასებაზე დიდ გავლენას არ ახდენს (Foote 2000a).

ზოგჯერ ნამარხის შენახვის უკეთესი პირობების არსებობის გამო, ან სხვა რაიმე შემთხვევითი მოვლენის გამო, ტაქსონი შეიძლება ავლრიცხვით მხოლოდ ერთი გეოლოგიური ეტაპიდან, იმ დროს, როცა რეალურად ის უფრო დიდხანს არსებობდა. თუ ნიმუშების აღება ნაკლებად სრულყოფილია, მაშინ ასეთი „ცალკეული ეგ-

გემპლიარები“ ტაქსონების დიდ რაოდენობას შეადგენენ, და უარყოფით გავლენას ახდენენ მონაცემებზე. უფრო მეტიც, ამგვარი ეგზემპლიარები გადაშენების და წარმოშობის დროს თუ სიჩქარის მცდარ კორელაციას იძლევიან, ვინაიდან გვეჩვენება, რომ ტაქსონი ერთი და იგივე დროის ინტერვალში წარმოიშვა და გადაშენდა. მრავალფეროვნება შეიძლება უფრო მუსტად დადგინდეს, თუ ამ ცალკეულ ეგზემპლიარებს არ მივიღებთ მხედველობაში და მხოლოდ ისეთ ტაქსონებს დავითვლით, რომლებიც ერთი გეოლოგიური ეტაპიდან მეორეზე გადადიან.

**სიჩქარეები**

მრავალფეროვნების ცვლილების სიჩქარე დამოკიდებულია ტაქსონების წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარეებზე. ბიოლოგიურ ლიტერატურაში ამგვარი სიჩქარეების რამდენიმე გამოხატულება არის მიღებული. ერთ-ერთი მათგანი მილიონი წლის (ან დროის რაიმე სხვა ერთეულის) განმავლობაში წარმოშობილი (ან გადაშენებული) ტაქსონების რაოდენობაა. განსაკუთრებით სასარგებლოა მაჩვენებელი, რომელიც აღრიცხავს ტაქსონომიურ ჯგუფში გადაშენებულ ან წარმოქმნის რაოდენობას დროის ერთეულში (Foote 2000a).

ტაქსონების რაოდენობა (N) იცვლება დროის განმავლობაში ახალი ტაქსონების წარმოშობის (ეგოლუციური შტოს დატოტვის შესაბამისად) და ძველის გადაშენების გამო. ეს მოვლენები პოპულაციაში ინდივიდუალური ორგანიზმების დაბადებასა და სიკვდილს გავს, ამიტომ პოპულაციის ზრდის მოდელები შეიძლება გამოვიყენოთ ტაქსონომიურ მრავალფეროვნებაში ცვლილებების აღსაწერად. დავუშვათ, თითოეული Dt დროის ინტერვალის დასაწყისში არსებული ტაქსონებიდან S რაოდენობის ახალი ტაქსონი წარმოიშვა, ხოლო E ამ ინტერვალში საწყისი ტაქსონებიდან გადაშენებული ტაქსონების რაოდენობაა. ამ შემთხვევაში DN ანუ N-ის ცვლილება უდრის „დაბადებების“ SN რაოდენობას გამოკლებული „გარდაცვალებების“ EN რაოდენობა, ხოლო მრავალფეროვნების ცვლილება (დიფერენციალის **სიჩქარე**) DN/Dt არის:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = SN - EN \text{ ან } \frac{dN}{dt} = RN$$

სადაც R=(S-E) არის ერთ სულზე ზრდის სიჩქარე. ტაქსონების რაოდენობის ზრდა დადებითია, როდესაც R>1.

დროის ინტერვალის დასაწყისსა (t<sub>0</sub> დროს) და დასასრულს (t<sub>1</sub> დროს) შორის „პოპულაცია“ იზრდება. ეს გამოითვლება მისი საწყისი ზომის გამრავლებით G ერთ სულზე ზრდის სიჩქარეზე (N<sub>1</sub>=N<sub>0</sub>R). თუ S და E სიჩქარეები თანაბარია, მაშინ შემდეგი Dt დროის ინტერვალის შემდეგ, პოპულაცია იქნება N<sub>2</sub>=N<sub>1</sub>R=N<sub>0</sub>R<sup>2</sup>. ზოგადად, t დროის ინტერვალის შემდეგ ტაქსონების რაოდენობა იქნება:

$$N_t = N_0 R^t$$

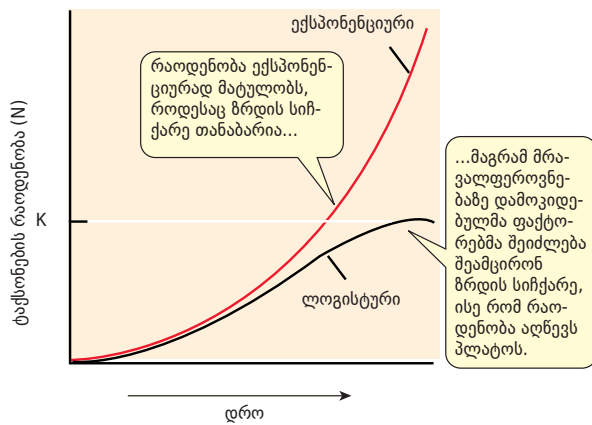
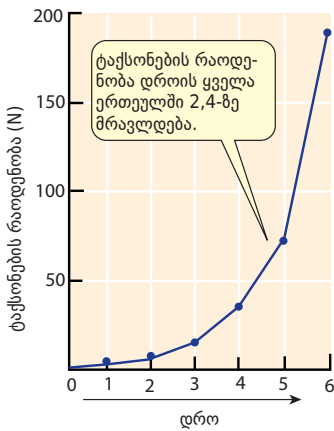
სანამ ერთ სულზე წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარე თანაბარი დარჩება. ეს განტოლება ტაქსონების (ან პოპულაციების ორგანიზმების) რაოდენობის **ექსპონენციურ ზრდას** ასახავს (სურ. 7.1ა). უწყვეტი ზრდისთვის (უფრო, ვიდრე დისკრეტულ შუალედებში ზრდისთვის) ექვივალენტური განტოლებებია:

$$\frac{dN}{dt} = rN \text{ და } N_t = N_0 e^{rt}$$

სადაც r არის ერთ სულზე მომენტალური ზრდის სიჩქარე.

მოდით ტაქსონების რაოდენობასა და პოპულაციაში შემავალი ორგანიზმების რაოდენობას შორის ანალოგია დავადგინოთ (როგორც ვიცით, პოპულაციაში დაბადებისა და სიკვდილიანობის სიჩქარე მუდმივი არ

- (ა) დისკრეტული ექსპონენციური ზრდა. ტაქსონების რაოდენობა, დრო
- (ბ) მუდმივი ექსპონენციური და ლოგისტური ზრდა.



**სურ. 7.1.** (ა) ტაქსონების რაოდენობის (N) თეორიული ზრდა,  $N_t = N_0 R^t$  განტოლების მიხედვით, სადაც R არის ყოველ დისკრეტულ დროის ინტერვალში ზრდის სიჩქარე (ამ მაგალითში  $R=2,4$ ). (ბ) ტაქსონების რაოდენობის ზრდა, როდესაც ცვლილება უწყვეტია. ტაქსონების რაოდენობა ექსპონენციალურად იზრდება, თუ ზრდის სიჩქარე (r) თანაბარია, მაგრამ თანაბრდება, თუ ზრდა ლოგისტურია. (მაგალითად, თუ ზრდის სიჩქარე მრავალფეროვნებაზე უარყოფითად არის დამოკიდებული)

არის). პოპულაციის სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებლად ისეთი ფაქტორები, როგორცაა მაგალითად მკაცრი კლიმატი, ცვლიან ამ სიჩქარეს. საპირისპიროდ, **სიმჭიდროვისგან დამოკიდებულმა ფაქტორებმა** შეიძლება პოპულაციის ზრდასთან ერთად გამოიწვიონ ფარდობითი შობადობის შემცირება და/ან სიკვდილიანობის ზრდა. ამის შედეგად, პოპულაციის ზრდა ნელდება და პოპულაციის სიმჭიდროვემ სტაბილურ წონასწორობას შეიძლება მიიღწიოს (სურ. 7.1ბ). სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორებია მაგალითად, სივრცისთვის ან საკვებისთვის კონკურენცია. ეკოლოგიაში, სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პოპულაციის ზრდა აისახება **ლოგისტური ზრდის** განტოლებით:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN(K - N)}{K}$$

სადაც K „პოტენციური მოცულობა“ ანუ პოპულაციის წონასწორული სიმჭიდროვეა, როდესაც პოპულაციის ზრდა ნულამდეა დასული. პალეობიოლოგების თანახმად, სახეობების ან მაღალი რანგის ტაქსონების რაოდენობის ცვლილებაზე, **მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული ფაქტორებიც** აისახება. ისინი სახეობების რაოდენობის ზრდასთან ერთად წარმოშობის სიჩქარეს ამცირებენ, ან გადაშენების სიჩქარეს ზრდიან. ამგვარი ზეგავლენა აქვს მაგალითად სახეობების კონკურენციას რესურსებისთვის.

ტიმოთი უოლკერს და ჯეიმს ვალენტაინს (1984) სახეცვლილი ლოგისტური მოდელი ეკუთვნით, რომელშიც ეკოსისტემას სახეობების სტაბილური, წონასწორული რაოდენობა ახასიათებს. ის მაქსიმალურ შესაძლო რაოდენობაზე ნაკლებია. უოლკერის და ვალენტაინის მოდელში (სურ. 7.2) გადაშენების E სიჩქარე მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული არ არის, მაგრამ ახალი სახეობების წარმოშობის S სიჩქარე მცირდება სახეობების რაოდენობის (N) მაქსიმალურთან ( $N_{max}$ ) (რომელთა დატევა გარემოს შეუძლია), მიხლოებასთან ერთად. მაშასადამე:

$$S = S_0 \left( 1 - \frac{N}{N_{max}} \right)$$

სადაც  $S_0$  არის სახეობების წარმოშობის უმაღლესი შესაძლო სიჩქარე. სახეობებათა რაოდენობის ცვლილების სიჩქარის შემაჯამებელი განტოლება არის:

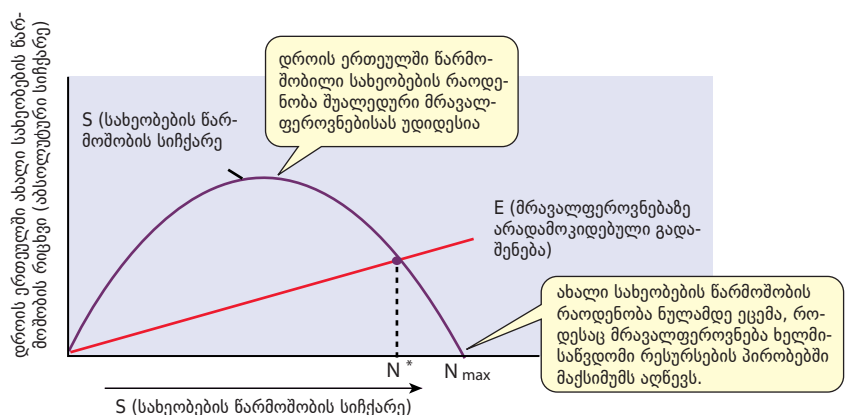
$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (S - E)N = \left[ S_0 \left( 1 - \frac{N}{N_{max}} \right) - E \right] N$$

როცა  $DN/Dt=0$ , სახეობების წონასწორული ( $N^*$ ) რაოდენობა არის:

$$N^* = \left( 1 - \frac{E}{S_0} \right) N_{max}$$

ასე, რომ სახეობათა წონასწორული რაოდენობა შეიძლება დაევიანოთ იქამდე, თუ რამდენ სახეობას შეუძლია თანაარსებობა, და ეს დამოკიდებულია ახალ სახეობათა წარმოშობის და გადაშენების შეფარდებაზე.

**სურ. 7.2.** ევოლუციური დროის განმავლობაში წონასწორობაში მყოფი სახეობების რაოდენობის მოდელი. დროის ერთეულში წარმოშობილი სახეობების რაოდენობა (S) შუალედური მრავალფეროვნებისას უდიდესია, ვინაიდან პოტენციური წინაპრების რაოდენობასთან ერთად იზრდება. მაგრამ მაღალი მრავალფეროვნების დროს ახალი სახეობების რაოდენობა მცირდება და მრავალფეროვნების მაქსიმუმზე საბოლოოდ ნულს აღწევს, რაც რესურსების შემლუღელობით არის განპირობებული. დროის ერთეულში გადაშენების სიჩქარე უმაღლესია, როდესაც არის სახეობების ჭარბი რაოდენობა. სახეობების რაოდენობა წონასწორობას ( $N^*$ ) აღწევს, როდესაც  $S=E$  ანუ სახეობათა წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარე თანაბარია. წონასწორული მრავალფეროვნება მცირეა, თუ E წრფე ანუ გადაშენების სიჩქარე უფრო დახრილია (After Walker and Valentine 1984).

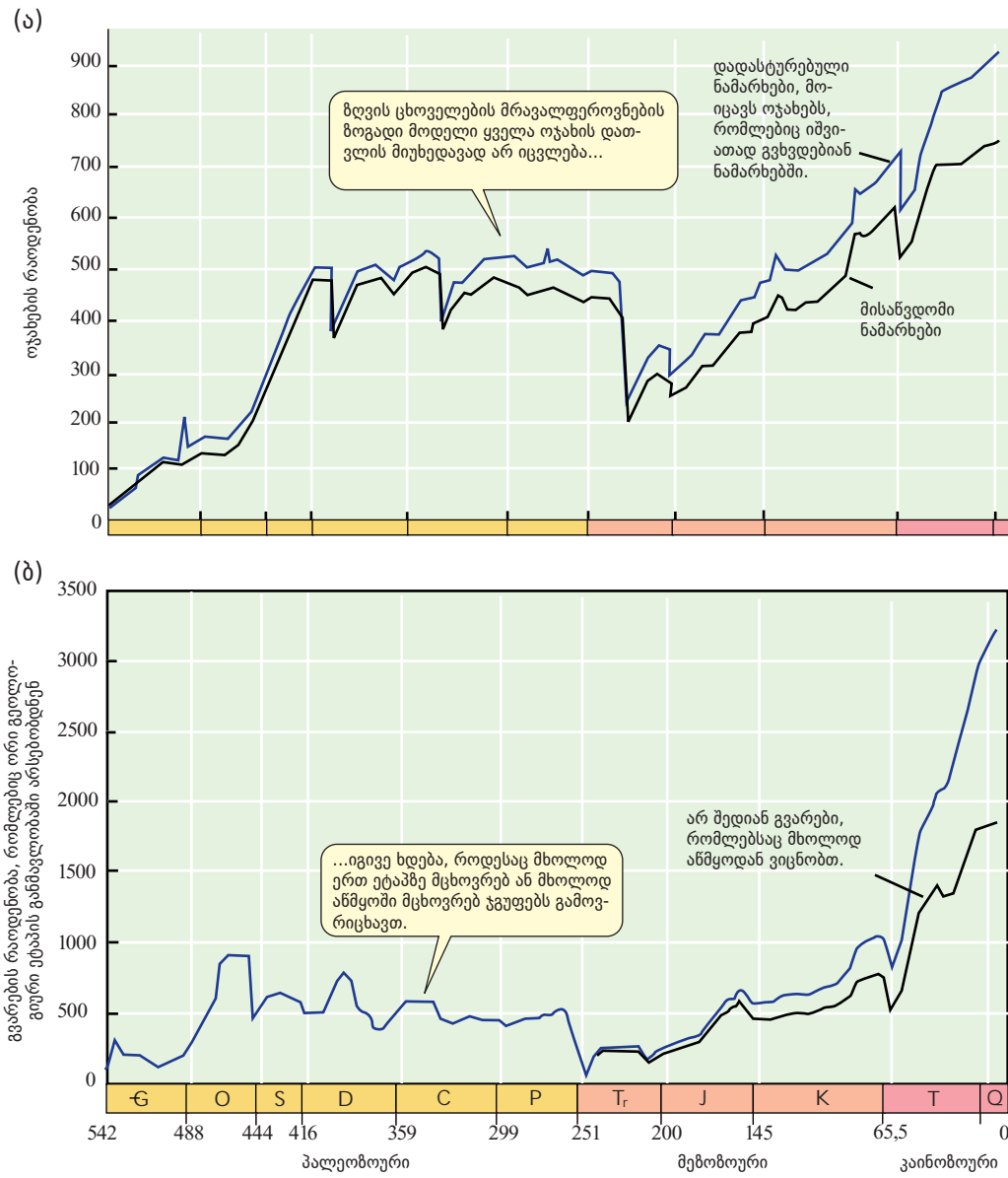




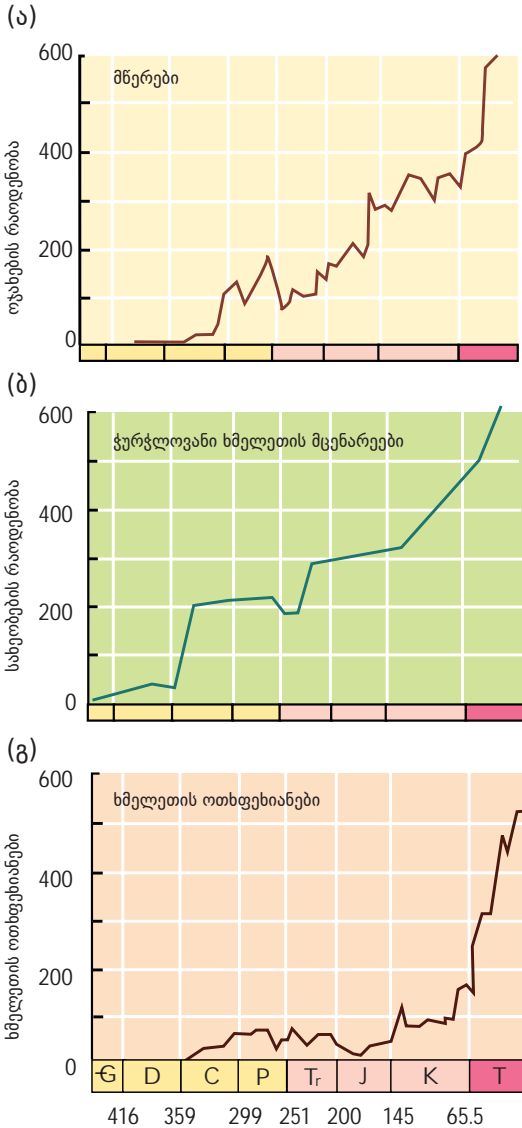
**ტაქსონომიური მრავალფეროვნება ფანეროზოულ დროში**

მყარი ნაწილების (ნიჟარების ან ჩონჩხის) მქონე ზღვის ცხოველებს ყველაზე სრული ნამარხები ეკუთვნით. ჯეკ სეპკოსკიმ (1984, 1993) პალეონტოლოგიური ლიტერატურის დახმარებით სტრატეგრაფიული არეალის 4000-ზე მეტი ზღვის ოჯახის და 20000-მდე გვარის გაქვავებული ნაშთების მონაცემები შეაგროვა. ამან მოიცვა ფანეროზოული დროის 542 მილიონი წელი. სეპკოსკიმ ოჯახების მრავალფეროვნების (სურ. 7.3ა) გრაფიკი ააგო, სადაც ჩანს, რომ ვემბრიულ და ორდოვიკულ პერიოდებში სწრაფი მატება იყო, პალეოზოური ერის დანარჩენ პერიოდში მდგომარეობა დიდწილად უცვლელი დარჩა, მემოზოურ და კაინოზოურ ერებში კვლავ მყარი ზრდა იყო, ხოლო მრავალფეროვნებამ პიკს გვიან მესამეულ პერიოდში მიაღწია. ამ სურათში გარკვეული დისონანსი შეაქვს მასიურ გადაშენებებს. ისინი მრავალფეროვნების შემცირებას იწვევენ. მრავალფეროვნების მთლიანი სტრუქტურა არ იცვლება, თუ მონაცემების შესწორება ხდება ცალკეული ეტაპებიდან აღრიცხული ტაქსონების გავლენის ეფექტის, და თანამედროვე ტაქსონებიდან მიღებული მონაცემების გათვალისწინებით, როგორც ეს ადრე იყო აღწერილი (სურ. 7.3ბ). საეჭვოა, იყო თუ არა სხვა სახის გავლენები სრულად მიღებული მხედველობაში. ზოგიერთი ავტორი თვლის, რომ პალეოზოური ერის მრავალფეროვნება პოსტპალეოზოური ერის მრავალფეროვნებას უფრო გაეს, ვიდრე ამას მონაცემები გვატყობინებს (Alroy et al, 2001). მეცნიერები ამ საკითხს დღემდე ენერგიულად იკვლევენ.

ხმელეთზე მრავალფეროვნება ასევე გაიზარდა. პერმული პერიოდის შემდეგ მწერების ოჯახების რაოდენობა სტაბილურად იზრდებოდა (სურ. 7.4ა), ხოლო ყვავილოვანი მცენარეების, ფრინველების და ძუძუმწოვ-



**სურ. 7.3.** (ა) გაქვავებული ზღვის ცხოველების ოჯახების ტაქსონომიური მრავალფეროვნება ფანეროზოულ დროში. თითოეულ გეოლოგიურ ეტაპზე (ეტაპი გეოლოგიური პერიოდის მონაკვეთია. მათი უმეტესობა 5-6 მილიონი წლის განმავლობაში გრძელდება) შეტანილი ტაქსონების რაოდენობა აერთიანებს ყველა ორგანიზმს, რომლებიც ამ ეტაპის განმავლობაში ცხოვრობდნენ. ლურჯი მრუდი ცუდად შემონახულ ოჯახებს ასახავს. შავი მრუდი უფრო საიმედო ნამარხების მქონე ოჯახებზე მიუთითებს. დღესდღეობით ზღვის ცხოველების დაახლოებით 1900 ოჯახია შემორჩენილი, მათ შორის ისინი, ვინც იშვიათად გვხვდება ნამარხებში. (ბ) ზღვის ცხოველების 25049 გვარის ტაქსონომიური მრავალფეროვნება დადგენილი ნამარხებიდან. გათვალისწინებულია მხოლოდ ისეთი გვარები, რომლებიც ორი ან მეტი ეტაპის განმავლობაში არსებობდნენ. მხოლოდ ერთი ეტაპის განმავლობაში დაფიქსირებული გვარები უგულვებელყოფილია. შავი მრუდი მხოლოდ ნამარხებში წარმოდგენილი გვარების მრავალფეროვნებას ასახავს (ანუ ამ გვარების ანმყოფი არსებობა უგულვებელყოფილია) (ა after Sepkoski 1984; ბ after Foote 2000ა.)



სურ. 7.4. მკვლევარებისთვის ცნობილი (ა) მწერების ოჯახების, (ბ) ჭურჭლოვანი ხმელეთის მცენარეების სახეობების და (გ) მტკნარი წყლის და ხმელეთის ოთხფეხიანი ხერხემლიანების ოჯახების რაოდენობის ცვლილება (ა after Labandeira and Sepkoski 1993; ბ და გ after Benton 1990.)

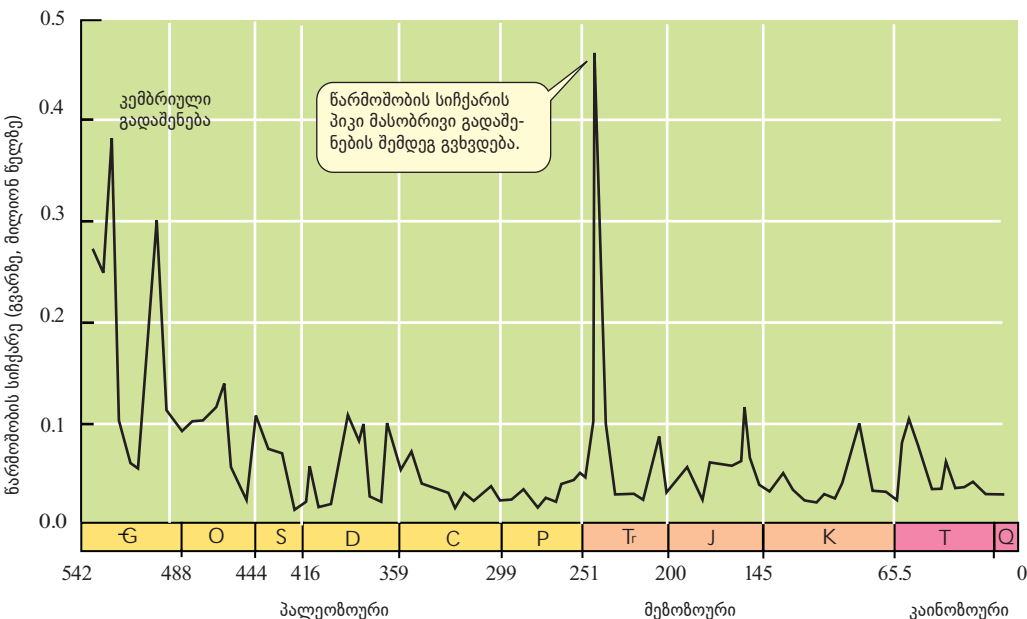
რების დივერსიფიკაცია (მრავალფეროვნების ზრდა) ჭურჭლოვანი მცენარეების (სურ. 7.4ბ) და ხმელეთის ხერხემლიანების (სურ. 7.4გ) მრავალფეროვნების მკვეთრ ზრდას განაპირობებდა. ამგვარი ტენდენცია შუა ცარცის პერიოდიდან შეინიშნება.

**წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარე**

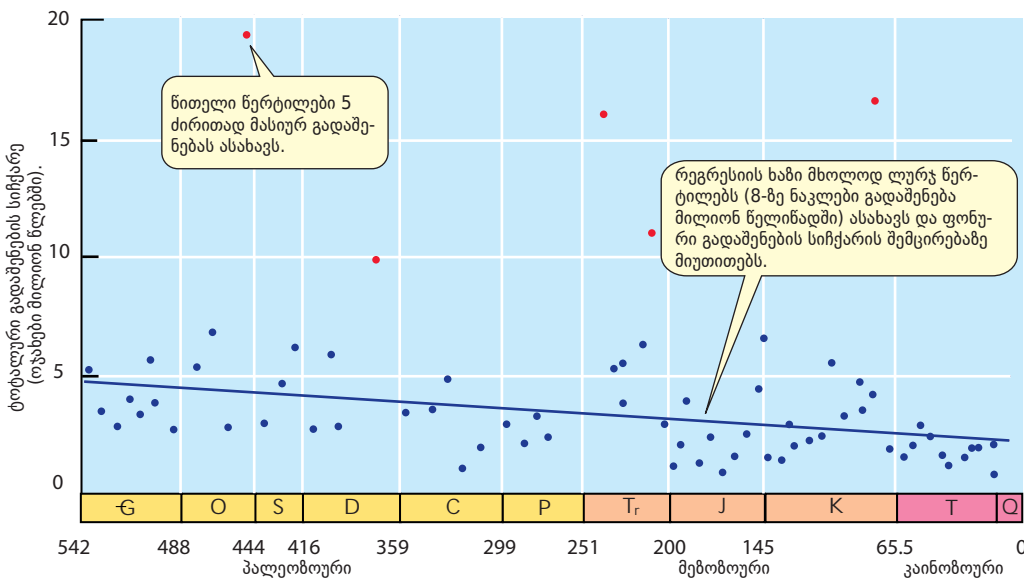
ტრიასული პერიოდის შემდეგ ზღვის ცხოველების ტაქსონების წარმოშობის სიჩქარე გადაშენების სიჩქარეს აღემატებოდა და ამიტომ მემოზოურ და კაინოზოურ ერებში მრავალფეროვნება გაიზარდა. მიუხედავად ამისა, ფანეროზოული ისტორიის განმავლობაში ორივე სიჩქარე ხშირად იცვლებოდა. კემბრიულ და ორდოვიკულ პერიოდებში, ასევე ადრეულ მესამეულ პერიოდსა და პერმული გადაშენების შემდგომ პერიოდებში ახალი ოჯახების წარმოშობის სიჩქარე ყველაზე მაღალი იყო იმ სიჩქარეებს შორის, რომლებიც ცხოველთა ევოლუციაში დაფიქსირდა (სურ. 7.5). გადაშენების სიჩქარეები ისტორიის განმავლობაში მკვეთრად იცვლებოდა. ხშირად ასხვავებენ ეპიზოდებს, რომელთა განმავლობაში განსაკუთრებით დიდი რაოდენობის ტაქსონები გადაშენდნენ და ამ მოვლენას **მასიურ გადაშენებას** უწოდებენ. ზოგიერთ პერიოდს ე.წ. „ჩვეულებრივ“ **ფონური გადაშენება** ახასიათებს (სურ. 7.6.). ისტორიაში ხუთი ძირითადი მასობრივი გადაშენებაა ცნობილი: ორდოვიკული პერიოდის მიწურულს, გვიან დევონურ პერიოდში, პერმული და ტრიასული პერიოდების ზღვარზე (გადაშენება პერმული პერიოდის მიწურულს), ტრიასული პერიოდის მიწურულს და ცარცისა და მესამეული პერიოდების ზღვარზე (K/T გადაშენება). გარდა ამისა, სხვა შედარებით მცირე მასშტაბის გადაშენებებიც არის ცნობილი.

მცენარეების და ცხოველების ტაქსონები, რომელთაც წარმოშობის მაღალი სიჩქარე ახასიათებთ, გადაშენების მაღალი სიჩქარითაც ხასიათდებიან (Niklas et al. 1983; Stanley 1990). ეს ნიშნავს, რომ მათ **განახლების** მაღალი უნარი აქვთ. მაგალითად, ამონიოდებში და ტრილობიტებში S და E სიჩქარეები უფრო მაღალია, ვიდრე მუცელფეხიანებში ან ორსაგდულიანებში. გადაშენების და წარმოშობის სიჩქარეების ასეთი ურთიერთდამოკიდებულების რამდენიმე მიზეზი არსებობს (Stanley 1990; იხ. აგრეთვე მე-16 თავი):

1. **ეკოლოგიური სპეციალიზაციის ხარისხი.** ეკოლოგიურად სპეციალიზირებული სახეობები გარემოს ცვლილებისადმი უფრო მგრძობიარენი არიან, ვიდრე გენერალისტი სახეობები (Jackson 1974). მათ აქვთ ახალი სახეობების წარმოქმნის მეტი ალბათობაც, ვინაიდან დიდ ტერიტორიებზე ვრცელდებიან. თავის მხვრივ ახლად წარმოქმნილი სახეობები სხვადასხვა რესურსებზე სპეციალიზირდებიან, რაც სხვა სახეობებთან კონკურენციას ამცირებს;



სურ. 7.5. ზღვის ცხოველების გვარების წარმოშობის სიჩქარე ფანეროზოული დროის 107 ეტაპზე. სურათზე ნაჩვენებია ახალი გვარების ფარდობითი რაოდენობა მილიონი წლის განმავლობაში. დათვლილია მხოლოდ ისეთი გვარები, რომლებიც ორი ან მეტი ეტაპის განმავლობაში არსებობდნენ (After Foote 2000a)



სურ. 7.6. მღვის ცხოველების ოჯახების გადაშენების სიჩქარე ფანეროზოულ დროში. ეს სიჩქარე გამოსახულია ოჯახების რაოდენობით მილიონ წელიწადში. რეგრესიის წრფე ლურჯი წერტილებს განაწილებას ეყრდნობა. ლურჯი წერტილები მილიონ წელიწადში 8-ზე ნაკლებ გადაშენებას ასახავს. წითელი წერტილები, რომლებიც მნიშვნელოვნად გადახრილია საერთო ჯგუფისგან, ხუთ ძირითად მასიურ გადაშენებას ასახავს. ესენია: 1) ორდოვიკული, 2) დევონური, 3) პერმული, 4) ტრიასული და 5) ცარცის პერიოდის გადაშენებები (After Raup and Seploski 1982.)

2. პოპულაციის დინამიკა. სახეობები, რომელთა პოპულაციის ზომა მცირე ან მერყევია, გადაშენებას უფრო ექვემდებარება. ზოგიერთი ავტორი თვლის, რომ სახეობათა წარმოშობას პოპულაციის მცირე ან მერყევი ზომა ხელს უწყობს, თუმცა ეს ჰიპოთეზა აშკარად წინააღმდეგობრივია;
3. გეოგრაფიული გავრცელების არეალი. გეოგრაფიული გავრცელების ფართო არეალის მქონე სახეობებისთვის გადაშენების რისკი ნაკლებია, რადგან ისინი მხოლოდ გარემოს ადგილობრივ ცვლილებაზე არ არიან დამოკიდებულნი. ასეთი სახეობების წარმოქმნის სიჩქარე დაბალია (Jablonski and Roy 2003), რისი მიზეზიც, სავარაუდოდ, გაბნევის კარგი უნარია.

გადაშენების და წარმოშობის მაღალი სიჩქარეების მქონე სახეობებისგან შემდგარი ტაქსონები „ცვალებადები“ ანუ მათი მრავალფეროვნება მკვეთრად იცვლება და გადაშენებასაც იოლად ექვემდებარებიან. მრავალი ასეთი ჯგუფის ადრეული გადაშენება შესაძლოა დაკავშირებულია დაკვირვებასთან, რომლის ასხნა ბოლომდე ვერ მოხერხდა, ანუ ფანეროზოულ დროში წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარის გრძელვადიან შემცირებასთან (Foote 2000b; იხ. სურათები 7.5 და 7.6).

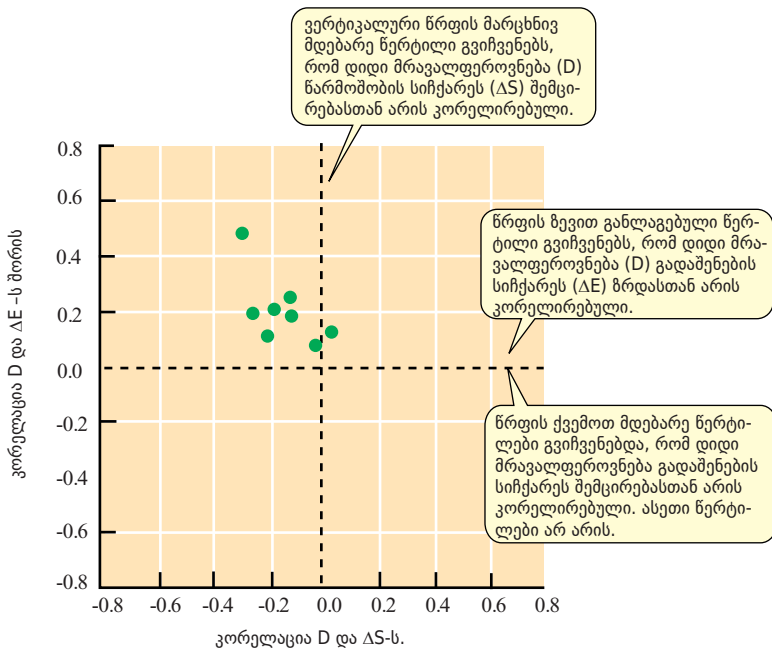
წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარე ერთ-ერთი მტკიცებულებაა, რომ სახეობათა ურთიერთქმედება მრავალფეროვნების სტაბილიზაციისკენ არის მიმართული. მაიკ ფუტემ შეისწავლა (2000b) მღვის ცხოველების მრავალფეროვნების ცვლილება ფანეროზოული დროის 107 ეტაპზე. მან ის დააკავშირა წარმოშობის სიჩქარის (S) და გადაშენების (E) სიჩქარის ცვლილებასთან, ერთი ეტაპიდან მეორეზე გადასვლის დროს. მან აღმოაჩინა, რომ S-ის ზრდისას მრავალფეროვნება უფრო იზრდება, ხოლო E-ის ზრდისას უფრო მცირდება, ვიდრე E იზრდება. გადაშენებას მრავალფეროვნების ცვლილებაზე უფრო დიდი გავლენა ჰქონდა, ვიდრე პალეობოთურ ერაში მიმდინარე წარმოშობას, თუმცა მეგობოთურ და კაინობოთურ ერებში მიმდინარე წარმოშობა მრავალფეროვნებაზე მეტად აისახა.

ფუტემ მოგვიანებით შეამოწმა კორელაცია დროის თითოეული ინტერვალის დასაწყისში არსებულ მრავალფეროვნებას და დროის ამ ინტერვალსა და წინა ინტერვალს შორის არსებული წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარის ცვლილებებს შორის. თუ ამ სიჩქარის ცვლილება მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული, მაშინ მრავალფეროვნებასა და წარმოშობის სიჩქარეს შორის უარყოფითი კორელაციაა, ხოლო გადაშენების სიჩქარესთან კორელაცია დადებითია. მოსალოდნელი კავშირები მოიძებნა. ისინი ადასტურებენ ჰიპოთეზას, რომ მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული ფაქტორები, როგორცაა სახეობათა შორის კონკურენცია, ცდილობს მრავალფეროვნების სტაბილიზირებას წონასწორობის წერტილის გარშემო (სურ. 7.7).

ამავე დროს სეპკოსკიმ (1984) სტატისტიკურად განასხვავა სამი ძირითადი, ტაქსონომიურად განსხვავებული „ეკოლუსიური ფაუნა“, რომლებიც დომინირებდნენ მღვებში ფანეროზოული დროის განმავლობაში (სურ. 7.8). შემდეგ მცენიერმა ამ ფაუნებს შორის კონკურენციის მოდელი შექმნა ისე, თითქოს ესენი სამი სახეობის პოპულაციები ყოფილიყვნენ, და აღმოაჩინა, რომ სამივე ფაუნაში ოჯახების მრავალფეროვნების მატება და კლება მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული კონკურენციით შეიძლება აიხსნას.

ასეთი კვლევები მრავალ შეკითხვას აჩენს. რატომ მცირდება გადაშენების და წარმოშობის სიჩქარე დროთა განმავლობაში? როგორ გაიზარდა მრავალფეროვნება პერმული პერიოდის მიწურულის გადაშენების შემდეგ, თუ მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული ფაქტორები მისი სტაბილიზაციისკენ არის მიმართული?





**სურ. 7.7.** კავშირი გეოლოგიურ ეტაპზე არსებულ მრავალფეროვნებასა (D) და წარმოშობისა (DS) და გადაშენების (DE) სიჩქარეების ცვლილებებს შორის შუა იურული პერიოდიდან კაინოზოურ ერამდე. თითოეული წერტილი ორ კორელაციას ასახავს. ყოველი მათგანი შეიძლება იყოს დადებითი ("შირდაპირი" კორელაცია, >0) ან უარყოფითი ("შებრუნებული" კორელაცია, <0). დიდი მრავალფეროვნება დაკავშირებულია გადაშენების სიჩქარის ზრდასთან და წარმოშობის სიჩქარის შემცირებასთან. მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული, მრავალფეროვნების ზრდის ჩახშობის მტკიცებულება. (After Foote 2000ბ.)

რა მეგავლენა აქვს მასიურ გადაშენებას სიცოცხლის ისტორიაზე? წარმოშობის და გადაშენების დეტალური კვლევა ამ შეკითხვებზე პასუხის გაცემაში დაგვეხმარება.

**გადაშენების მიზეზები**

გადაშენება ოდესმე მცხოვრებ თითქმის ყველა სახეობას შეეხო, თუმცა მისი კონკრეტული მიზეზების შესახებ ბევრი არაფერია ცნობილი. ბიოლოგები თანხმდებიან, რომ გადაშენება გარემოს ცვლილებებთან ადაპტაციის უუნარობით არის გამოწვეული. თანამედროვე პოპულაციების და სახეობების ეკოლოგიური კვლევებიდან გამომდინარე, გადაშენების ყველაზე ხშირი მიზეზი საცხოვრებელი ადგილის, ანუ ჰაბიტატის განადგურებაა, ხოლო ზოგიერთ შემთხვევაში გადაშენებას მტაცებლების, ავადმყოფობების და კონკურენტების შემოსვლა იწვევს (Lawton and May 1995).

სახეობის საცხოვრებელი გარემოს გაუარესებისას ზოგიერთი პოპულაცია გადაშენებას განიცდის და სახეობათა გეოგრაფიული გავრცელების არეალი მცირდება, თუ მანამდე გამოუსადეგარი საცხოვრებელი ადგილები კოლონიზაციისთვის (პოპულაციის დამაარსებლები) გამოსადეგი არ გახდა და ამ ადგილებზე ახალი პოპულაციები არ დასახლდნენ. როდესაც გარემოს ცვლილება პოპულაციის შემცირებას იწვევს, ამ პოპულაციის და შესაძლებელია მთლიანი სახეობის გადარჩენა ადაპტაციურ (შეგუებით) გენეტიკურ ცვლილებებზე დამოკიდებული ხდება. გადაშენების თავიდან აცილების შანსი დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად სწრაფად იცვლება გარემო (მაშასადამე, ოპტიმალური ფენოტიპი) გარკვეული თვისებების ევოლუციის სიჩქარესთან შედარებით. ევოლუციის სიჩქარე დამოკიდებულია მუტაციის მიერ გენეტიკური ცვლილებებით მომარაგების სიჩქარეზე და პოპულაციის ზომამზე, ვინაიდან მცირე ზომის პოპულაციებში მცირე რაოდენობის მუტაცია ხდება. აქედან გამომდინარე, გარემოს ცვლილება, რომელიც ამცირებს პოპულაციის ზომას, ამცირებს მის მიმართ ადაპტაციის შანსსაც (Lynch and Lande 1993). გარემოს რომელიმე ფაქტორის, მაგალითად ტემპერატურის, ცვლილება სხვა ფაქტორებსაც ცვლის (მაგალითად, იმ ადგილას მობინადრე სახეობათა შემადგენლობას). ამ შემთხვევაში სახეობების გადარჩენა რამდენიმე თვისების ევოლუციურ ცვლილებას საჭიროებს.

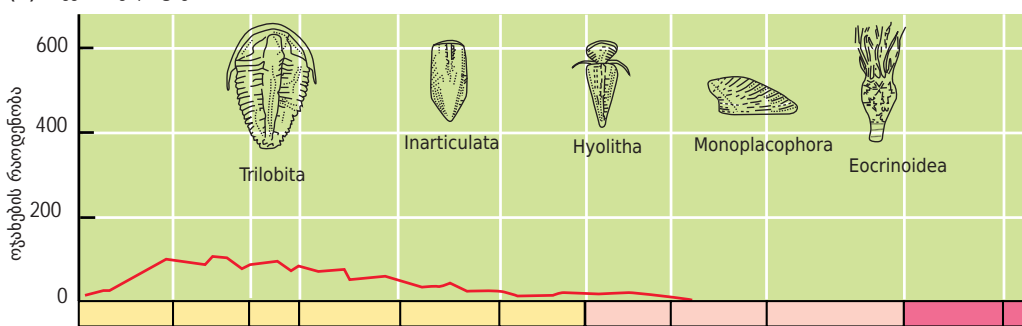
აბიოტური და ბიოტური ცვლილებები გადაშენებას ნამდვილად იწვევს. მაგალითად, პლიოცენის პერიოდში ორსაგდელიანების და მუცელფეხიანების გადაშენების სიჩქარე უმეტესად ჩრდილოეთის მხარეებში გაიზარდა. გადაშენების სიჩქარის ზრდას ტემპერატურის შემცირება დაემთხვა და გადაშენება გამოიწვია (Sepkoski 1996ბ). მოგვიანებით, ამ თავში ჩვენ გადაშენების პროცესში კონკურენტის როლსაც შევისწავლით.

**გადაშენების შემცირებული სიჩქარეები**

ლოგიკურად უდერს, რომ ორგანიზმთა გენეალოგიური (ევოლუციური) შტოები დროთა განმავლობაში გადაშენებას ნაკლებად ექვემდებარება, ვინაიდან ორგანიზმები უკეთესად ადაპტირებულნი ხდებიან გარემოს მიმართ. ევოლუციურ თეორიაში ეს პროგნოზი ხანდახან არ მართლდება, ვინაიდან ბუნებრივ გადარჩევას არ ძალუძს წინასწარმეტყველება და ის სახეობებს, გარემოს ცვლილებებისადმი არ ამზადებს. თუ გარემოს ცვლილებები, რომლებიც იწვევენ გადაშენებას, ბევრია ჩვენ არ უნდა ველოდოთ, რომ „გადაშენებისადმი მდგრადი“ თვისებების გამომუშავება ყველა ცვლილებას შეეხება. მაშასადამე, უნდა ველოდოთ, რომ ნებისმიერ t დროში სახეობების (ან მაღალი რანგის ტაქსონის) გადაშენების ალბათობა იქნება ერთი და იგივე. მნიშვნელობა არა აქვს იმას, თუ სახეობა ბებერია (t დრომდე დიდი ხნით ადრე წარმოიშვა) ან ახალგაზრდაა (t დრომდე ცოტა ხნით ადრე წარმოიშვა).

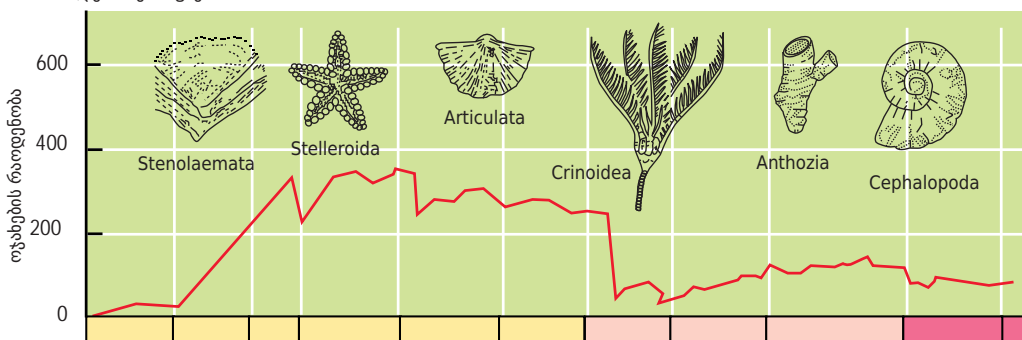
ნამარხებში ტაქსონების გადაშენების გაანალიზება დროის სხვადასხვა მონაკვეთიდან შემორჩენილი ტაქსონების გრაფიკის გამოსახვის მეშვეობით არის შესაძლებელი (ე.ი. მათი ასაკი გადაშენებისას). თუ გადაშენების ალბათობა ასაკზე დამოკიდებული არ არის, ხანგრძლივი დროის განმავლობაში გადარჩენილი ტაქსონების პროპორციული რაოდენობა ექსპონენციალურად შემცირდება (ისევე როგორც რადიოქტური დაშლისას „გადარჩენილი“ მშობელი ატომების პროპორციული რაოდენობა; იხ. სურ. 4.2). ლოგარითმული გრაფიკის მი-

(ა) კემბრიული ფაუნა

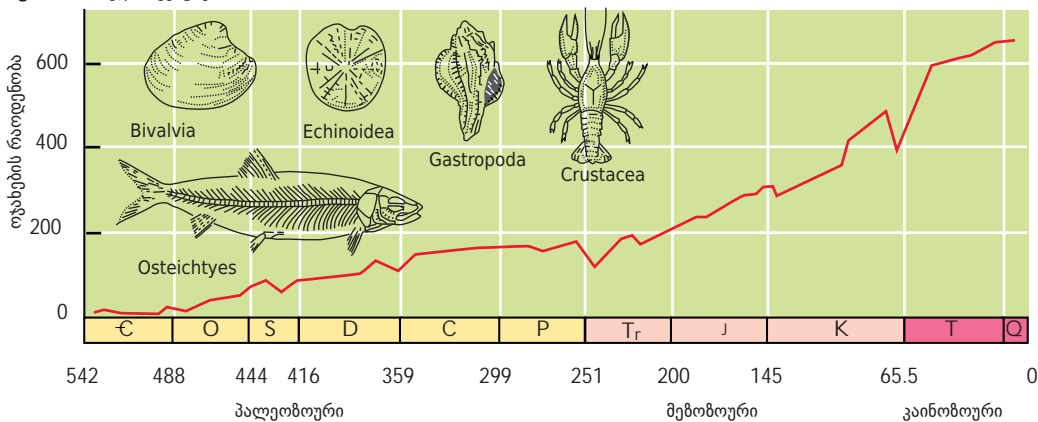


სურ. 7.8. ზღვის ნამარხების სამი „ეკოლუციური ფაუნის“ მრავალფეროვნების ისტორია. სურათზე ნაჩვენებია ძირითადი ფორმები (მრავალფეროვნების სამი პროფილი 7.3ა სურათზე გამოსახულ ჯამურ მრავალფეროვნებას გვაძლევს) (After Sepkoski 1984.)

(ბ) პალეოზოური ფაუნა



(გ) თანამედროვე ფაუნა

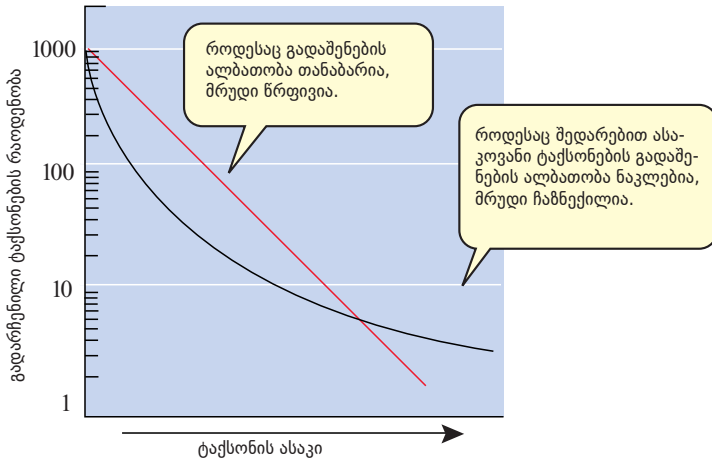


ხედავთ მრუდი სწორი ხაზი გახდება. თუ ტაქსონებში ასაკის მატებასთან ერთად გადაშენების სანჩაალმდეგო თვისებები ყალიბდება, ლოგარითული გრაფიკი ამოიზიწება და გრძელი კუდი ექნება (სურ. 7.9ა).

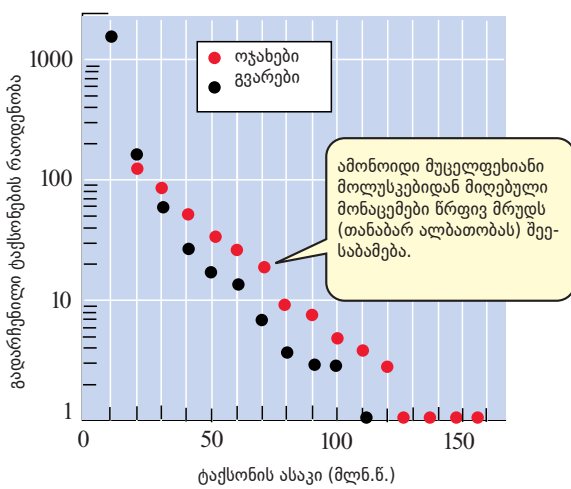
ლეი ვან ვალენმა (1973) ტაქსონების გადარჩენის პროცესი ამ მეთოდით გაანალიზა და მიიღო გრაფიკები, რომლებზეც ამომწვეილობა თითქმის არ ვლინდება, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ გადაშენების ალბათობა საკმაოდ თანაბარია (სურ. 7.9ბ). მაშასადამე, გარემოს ცვლილებები ორგანიზმებს მუდმივად ანადგურებს და ყველა ცვლილება ორგანიზმს ემუქრება გადაშენებით. ვან ვალენის აზრით, ტაქსონის საცხოვრებელი გარემო სხვა ტაქსონების ეკოლუციის შედეგად მუდმივად უარესდება. ვალენს ეკუთვნის წითელი დედოფლის ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად, ისევე როგორც ლუის კეროლის ნაწარმოების პერსონაჟი, წითელი დედოფალი, ყველა სახეობა რაც შეიძლება სწრაფად უნდა გაიქცეს (ანუ განვითარდეს), რათა ადგილზე დარჩეს (ანუ გადარჩეს), ვინაიდან მისი კონკურენტები; მტაცებლები და პარაზიტები მუდმივად ვითარდებიან. ყოველთვის არსებობს საკმაოდ მუდმივი ალბათობა, რომ სახეობა ამის გაკეთებას ვერ შეძლებს.

თუ გადაშენებისადმი წინააღმდეგობის უნარი დროთა განმავლობაში არ ვითარდება, მაშინ რატომ მცირდება ფანეროზოული დროის განმავლობაში ფონური გადაშენების სიჩქარე (იხ. სურ. 7.6)? ერთ-ერთი ჰიპოთეზის თანახმად, ოჯახზე მოსული სახეობების საშუალო რაოდენობა დროთა განმავლობაში იზრდება. ასეთი ზრდა გადაშენების სიჩქარეს ამცირებს, ვინაიდან დიდი ოჯახის სახეობების გადაშენება, მცირე ოჯახის სახეობების გადაშენებასთან შედარებით, მეტ დროს საჭიროებს (Flessa and Jablonski 1985). როგორც ვნახეთ შე-

(ა) ჰიპოთეტური მრუდები



(ბ) მონაცემები Ammonoidea



სურ. 7.9. ტაქსონომიური გადარჩენის გრაფიკები. თითოეული მრუდი ან წერტილთა მიმდევრობა მოცემული დროის განმავლობაში ნამარხებში შემორჩენილი ტაქსონების რაოდენობას ასახავს და გეოლოგიურ დროში მათი წარმოშობის დროსთან კავშირი არა აქვს. (ა) გადარჩენის ჰიპოთეტური მრუდები. ნახევრად ლოგარითულ გრაფიკზე მრუდი წრფივია, როდესაც გადაშენების ალბათობა მუდმივია. გრაფიკი ჩაზნექილია, როდესაც გადაშენების ალბათობა ტაქსონის ასაკის მატებასთან ერთად მცირდება, თითქოს ადაპტაციამ გადაშენების ხანგრძლივადიანი ალბათობა შეამცირა. (ბ) ტაქსონომიური გადარჩენის გრაფიკები ამონოიდების ოჯახებისა და გვარებისთვის (ბ after Van Valen 1973)

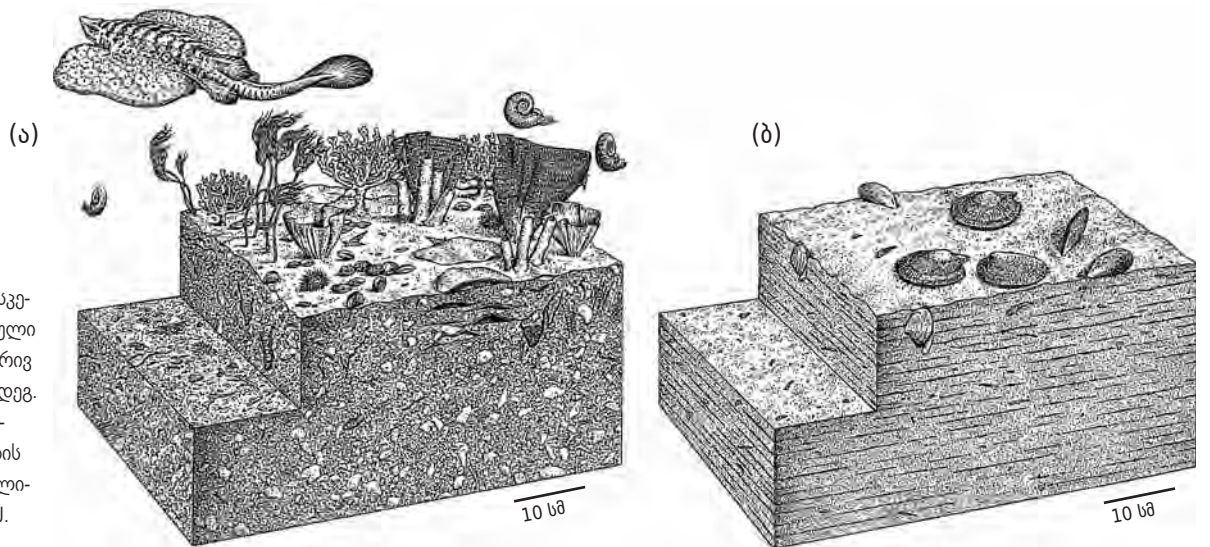
საძლებელია, რომ გარკვეული თვისებების (მაგალითად, განსახლების უნარის ან ჰაბიტატის) გამო, გადაშენებას მეტად დაქვემდებარებული მაღალი რანგის ტაქსონები გაქრნენ ფანეროზოული დროის ადრეულ პერიოდში. პალეოზოოლ ფაუნაში დომინანტი ჯგუფების უმეტესობას, როგორც არიან ზღვის ლილიები და მხარფეხიანები, გადაშენების და რეორგანიზაციის უფრო მაღალი სიჩქარე ახასიათებს, ვიდრე ორსაგდულიანებს, მუცელფეხიანებს და პოსტპალეოზოოლ პერიოდში დომინანტ სხვა ტაქსონებს (Erwin et al. 1987).

**მასობრივი გადაშენებები**

გადაშენების ისტორიაში ზემოთ ნახსენები ხუთი მასობრივი გადაშენებაა ცნობილი. პერმული პერიოდის მიწურულის გადაშენება ყველაზე ინტენსიური (სურ. 7.10) იყო და ზღვის ოჯახების დაახლოებით 54%, გვარების 84% და სახეობების 80-90% შეიწირა (Erwin 1993). ხმელეთზე მცენარეთა შემადგენლობა მკვეთრად შეიცვალა, მწერების რამდენიმე რიგი გადაშენდა, ხოლო დომინანტი ამფიბიები და თერაპსიდები, თერაფსიდების ახალმა ჯგუფებმა (მათ შორის ძუძუმწოვრების წინაპრებმა) და დაფსიდების (მათ შორის დინოზავრების წინაპრებმა) შეცვალეს. ტაქსონების შეცვლის თვალსაზრისით და სიძლიერით მეორე მასობრივი გადაშენება ორდოვიკული პერიოდის მიწურულს მოხდა. ნაკლებად ინტენსიური, მაგრამ უფრო ცნობილი გადაშენება (K/T) ცარცის პერიოდის მიწურულს მიეკუთვნება. მან ზღვისა თუ ხმელეთის მცენარეების და ცხოველების, მათ შორის დინოზავრების (ფრინველების გარდა), გადაშენება გამოიწვია.

**მასობრივი გადაშენების მიზეზები.** K/T გადაშენება ცნობილი გახდა ნამდვილად დრამატული ჰიპოთეზის გამო, რომელიც ვალტერ ალვარესს და მის კოლეგებს (1980) ეკუთვნის. მცენიერების ამრით, დინოზავრები გადაშენდნენ დედამიწასთან არამიწიერი სხეულის — ასტეროიდის ან დიდი ზომის მეტეორის შეჯახების შედეგად. ალვარესი და სხვები თვლიან, რომ ეს სხეული დედამიწას დიდი ძალით შეეჯახა, ატმოსფეროში

სურ. 7.10. უძველესი ზღვის ფსკერის რეკონსტრუქცია (ა) პერმული პერიოდის მიწურულის მასობრივ გადაშენებამდე და (ბ) მის შემდეგ. სოროების მთხრელი, ეპიფაუნური და მცურავი ორგანიზმების მდიდარი ფაუნა თითქმის მთლიანად განადგურდა (Artwork © J. Sibbick.)





მტვრის ბული დააყენა, ცა დააბნელა და ტემპერატურის კლება გამოიწვია, რამაც ფოტოსინთეზი მკვეთრად შეამცირა. გეოლოგები ასეთი შეჯახების რეალურობაზე თანხმდებიან და დღეისთვის შეჯახების სავარაუდო ადგილიც არის აღმოჩენილი. ეს არის მექსიკის იუკატანის ნახევარკუნძულის სანაპიროსგან მოშორებული ჩიქსულუბის კრატერი. პალეონტოლოგების უმეტესობა თვლის, რომ შეჯახებამ K/T-ს საზღვარზე მასობრივი გადაშენება გამოიწვია, თუმცა ზოგიერთი მეცნიერის თანახმად, სხვადასხვა ტაქსონების გადაშენება მანამდეც მიმდინარეობდა. მრავალი მეცნიერის აზრით ყოველგვარი გადაშენება კატასტროფით განპირობებული არ არის. შეჯახება გარემოს ცვლილებებიდან მხოლოდ ერთ-ერთია, რამაც K/T გადაშენება განაპირობა (MacLeod 1996).

ყველაზე ინტენსიური მასობრივი გადაშენება პერმული პერიოდის მიწურულს ფიქსირდება. ამ გადაშენების მრავალი სავარაუდო მიზეზი არსებობს. დღესდღეობით პოპულარულია ის ჰიპოთეზა, რომელიც გადაშენების მიზეზად ვულკანის მასიურ ამოფრქვევას ასახელებს (Benton and Twitchett 2003). პერმული პერიოდის მიწურულის გადაშენება მყისიერად დაიწყო და ვულკანების ამოფრქვევას დაემთხვა, რის შედეგად თანამედროვე აღმოსავლეთი რუსეთის მთლიანი ტერიტორია ლავით დაიფარა. ეს ტერიტორია მთელი ევროპის ტერიტორიის ტოლია (სტრუქტურა, რომელიც ცნობილია ციმბირული მახის სახელით). ამოფრქვევების შედეგად გლობალური დათბობა დაიწყო და ოკეანეების დინებების მიმართულება შეიცვალა, რამაც ღრმა წყლებში ჟანგბადი თითქმის გააქრო. გლობალურმა დათბობამ დიდი რაოდენობით მეთანის გამოყოფაც გამოიწვია, რის შედეგადაც დათბობის პროცესი კიდევ უფრო ინტენსიური გახდა და სიცოცხლე დედამიწაზე „251 მილიონი წლის განმავლობაში თითქმის სრულ განადგურებამდე მივიდა“ (Benton and Twitchett 2003).

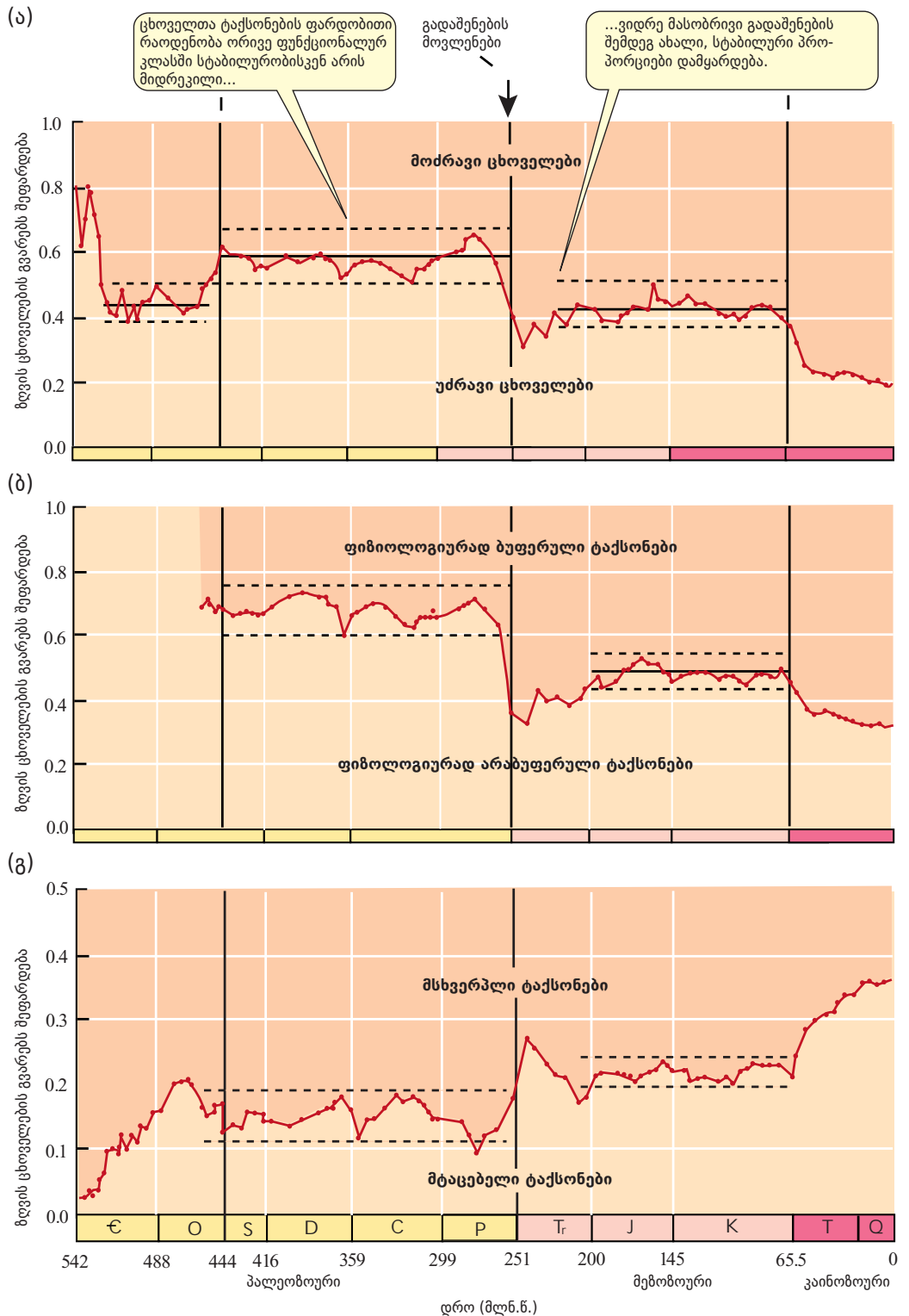
**მსხვერპლი, გადარჩენილები და შედეგები.** მასობრივი გადაშენებები „სელექციური“ პროცესები გახლდათ და ზოგიერთი ტაქსონის გადარჩენის ალბათობა უფრო მაღალი იყო. მაგალითად, პერმული პერიოდის მიწურულის გადაშენება მუცელფეხიანების ისეთ სახეობებს ნაკლებად შეეხო, რომლებიც გეოგრაფიულად და ეკოლოგიურად უფრო ფართოდ იყვნენ გავრცელებულნი, და იმ გვარებს, სადაც უფრო მეტი სახეობა შედიოდა (Erwin 1993). გადაშენება აღმოჩნდა შემთხვევითი სხვა თვისებების მიმართ, მაგალითად კვების ტიპის მიხედვით. მასობრივი გადაშენების სელექციურობის ხარისხი ფონური გადაშენების იგივე ხარისხის იდენტური იყო. ხოლო ფართო გეოგრაფიული გავრცელების მქონე მუცელფეხიანების და სხვა ტაქსონების გადაშენების სიჩქარე შედარებით ნაკლები გახლდათ, ვიდრე ვიწრო არეალის მქონე სახეობების (Boucot 1975). ცარცის პერიოდის მიწურულის მასობრივი გადაშენების პირობებში გადარჩევის სურათი „ჩვეულებრივი“ დროისგან განსხვავებული იყო (Jablonski 1995). ფონური გადაშენების პირობებში გვიანი ცარცის პერიოდის ორსაგლეულიანების და მუცელფეხიანების გადარჩენის უნარი მეტი იყო პლანქტონური განვითარების მქონე ტაქსონებში (ლარვა დიდ ფართობზე ვრცელდებოდა დინებით), ასევე, მრავალი სახეობისგან შემდგარი და ფართო გეოგრაფიული გავრცელების მქონე გვარები უკეთესად გადარჩნენ. სამაგიეროდ, ცარცის პერიოდის მიწურულის მასობრივი გადაშენებისას პლანქტონური და არაპლანქტონური ტაქსონების გადაშენების სიჩქარე განსხვავებული არ ყოფილა და გვარების გადარჩენის ალბათობაზე სახეობათა სიმდიდრეს გავლენა არ მოუხდენია, თუმცა გადარჩენის ალბათობას განსახლების დიდი არეალი მრდიდა. აქედან გამომდინარე, გადარჩენასთან კორელირებული თვისებები, როგორც ჩანს განსხვავდებოდა იმავე თვისებებისგან „ჩვეულებრივ“ დროში.

მასობრივი გადაშენების პერიოდებში ზოგიერთი ტაქსონი, რომელსაც სხვა თვალსაზრისით კარგი ადაპტაციური თვისებები ჰქონდა, გადაშენდა, ვინაიდან კონკრეტულ პირობებში გადაშენების თავიდან აცილებისთვის საჭირო რომელიმე კრიტიკული თვისება არ აღმოაჩნდა. „ჩვეულებრივ“ დროში მიმდინარე ევოლუციური ტრენდები გადაშენებამ ადრეულ სტადიებზე გაანადგურა. მაგალითად, ტრიასულ პერიოდში მუცელფეხიანების გენეალოგიურ შტოში ორსაგლეულიანი მოლუსკების ნიჭარის გახვრეტის და შიგთავსით კვების უნარი ჩამოყალიბდა, ხოლო გვიანი ტრიასული პერიოდის მასიურმა გადაშენებამ ამ გენეალოგიური შტოს გაქრობა გამოიწვია და აღწერილი თვისებაც ისტორიას ჩაბარდა (Fürsich and Jablonski 1984). იგივე თვისება 120 მილიონი წლის შემდეგ სხვა გენეალოგიურ შტოში ჩამოყალიბდა და ამ გენეალოგიურმა შტომ ხამანკებით მკვებავ სახეობებს დაუღო საფუძველი. ახალი ადაპტაცია, რომელსაც ტრიასულ პერიოდში, ადაპტაციური რადიაციისთვის საფუძველის ჩაყრა შეეძლო, ასე ვთქვათ ჩანასახშივე მოისპო.

მასობრივი გადაშენების შემდეგ, სავარაუდოდ, გარემოს ფიზიკური და ბიოტური პირობები მკვეთრად შეიცვალა. სწორედ ამიტომ ძირითადი გადაშენების შემდეგ მრავალმა ტაქსონმა კიდევ დიდ ხანს განაგრძო შემცირება (Jablonski 2002), ხოლო სხვებმა, ხშირად ადრე ნაკლებად მრავალფეროვანი ჯგუფების წევრებმა, დივერსიფიკაცია ან მოლიდიფიკაცია განიცადეს. მრავალფეროვნების აღდგენას მილიონობით წელი სჭირდება. პერმული პერიოდის მიწურულს მომხდარი უბედურების შემდეგ ამ პროცესს თითქმის 100 მილიონი წელი დასჭირდა.

მასიურმა გადაშენებებმა, განსაკუთრებით პერმული პერიოდის მიწურულის და K/T გადაშენებებმა, სიცოცხლის შემდგომ ისტორიაზე დიდი ზეგავლენა მოახდინა, ვინაიდან სიცოცხლის ისტორია ლამის სუფთა ფურცლიდან დაიწყო. სტივენ ჯეი გულდის (1985) თანახმად, ევოლუციური ცვლილებები „იერარქია, ან დონე-

ბი“ არსებობს და ევოლუციის ისტორიის სრულყოფილად აღქმისთვის აუცილებელია იერარქიის თითოეული საფეხურის გააზრება. იერარქიის პირველი საფეხური *პოპულაციებში და სახეობებში* მომხდარი მიკროევილუციური ცვლილებებია. მეორე საფეხური „სახეობათა გადარჩევა“, კერძოდ „ჩვეულებრივ“ გეოლოგიურ პერიოდში *სახეობების განსხვავებული გამრავლება და გადაშენება*. ეს პროცესი სხვადასხვა თვისებების მქონე გენეალოგიური შტოების ფარდობით მრავალფეროვნებაზე აისახება (იხ. მე-11 თავი). მესამე საფეხური *მასობრივი გადაშენების შედეგად ბიოტის ჩამოყალიბებაა*. ამ პროცესმა მრავალფეროვანი ტაქსონების განადგურება და ახალი ევოლუციური რადიაციისთვის ნიადაგის შემზადება გამოიწვია. შედეგად ახალი ევოლუციური ისტორია დაიწყო, რომელიც წინა ისტორიისგან საკმაოდ განსხვავდებოდა.



სურ. 7.11. ფანეროზოულ დროში მცხოვრები, სამი ფუნქციონალური კრიტერიუმის მიხედვით კლასიფიცირებული ზღვის ცხოველების გვარების შეფარდების ცვლილება. შეფარდება მასიურ გადაშენებებს შორის სტაბილურია (დამტრიხული ხაზები). ორდივიკული, პერმული და ცარცის პერიოდის მიწურულს მომხდარი მასობრივი გადაშენების შემდეგ ის ახალ სტაბილურ მდგომარეობაში მყისიერად გადადის (შავი ხაზები). (ა) მოძრავი და უძრავი ცხოველები. (ბ) ფიზიოლოგიური მარაგის მქონე და არამქონე ცხოველები. მარაგის მქონე ტაქსონებს ფიზიოლოგიური სისტემები (მაგალითად, ლაყუნები და მიმოქცევის სისტემები) აქვთ და უკეთესი ჰომეოსტატიკური კონტროლი ახასიათებთ. (გ) მტაცებლები და არამტაცებლები (After Bambach et al. 2002)

ბამბახის და სხვების (2002) კვლევის შედეგებმა გულის მოსაზრების სისწორე დაადასტურა. მეცნიერებმა ფანეროზოთული დროის ზღვის ცხოველთა გვარების კლასიფიკაცია სამი ფუნქციონალური კრიტერიუმის მიხედვით მოახდინეს. კრიტერიუმები გახლდათ: ცხოველის პასიურობა (უძრავი ცხოველები, მაგალითად Cirripedia), ან აქტიურობა (მოძრავი ცხოველები); ფიზიოლოგიური „მარაგი“ (კარგად განვითარებული ლაყჩები და მიმოქცევის სისტემა, მაგალითად კიბოსნაირები), ან ამ თვისებების უქონლობა (მაგალითად, კანეკლიანები) და მტაცებლობის უნარი ან უუნარობა. სამივე ფუნქციონალურ დაჯგუფებაში შემავალი ტაქსონების პროპორციული რაოდენობა 200 მილიონი წლის განმავლობაში სტაბილური დარჩა, თუმცა ზღვის ფაუნის მრავალფეროვნება და ტაქსონომიური შემადგენლობა მკვეთრად შეიცვალა (სურ. 7.11). ერთი სტაბილური მდგომარეობიდან მეორეზე გადასვლა ორდივიკული, პერმული და ცარცის პერიოდების მიწურულს მომხდარ მასიურ გადაშენებებთან ასოცირდება და ეს ნიშნავს, რომ დიდი ხნის განმავლობაში გავრცელებული ტაქსონების გადაშენება ახალი თანასამოგადოების ჩამოყალიბებას შესაძლებელს ხდის.

ერთი ჯგუფის გადაშენება სხვა ჯგუფების გამრავლებას უწყობს ხელს. ეს ფაქტი მასობრივი გადაშენების ზეგავლენის მაგალითია და წარმოშობის და დივერსიფიკაციის ანალიზისას ხშირად გამოიყენება.

**წარმოშობა და დივერსიფიკაცია (მრავალფეროვნების ზრდა)**

ამჯერად გავარკვევთ შემდეგ საკითხებს: რატომ ზოგიერთი გენეალოგიური შტოს მრავალფეროვნება უფრო სწრაფად იზრდება, ვიდრე სხვების და დროის ზოგიერთი მონაკვეთის განმავლობაში უფრო სწრაფად იზრდება, ვიდრე სხვა მონაკვეთებში. იმასაც გავიგებთ, თუ რატომ გაიზარდა მრავალფეროვნება პერმული პერიოდის მიწურულს მომხდარი გადაშენების შემდეგ. დივერსიფიკაციის წამახალისებელი ფაქტორებიდან უმთავრესია კონკურენციის შემცირება, ეკოლოგიური დივერგენცია, კოევილუცია და პროვინციალურობა (არეალის პერიფერიაზე ყოფნა) (Signor 1990; Benton 1990).

**კონკურენციისგან განთავისუფლება.** ცოცხალი და გადაშენებული ორგანიზმების კვლევები ადასტურებს, რომ გენეალოგიური შტოების დივერსიფიკაცია ყველაზე სწრაფად ეკოლოგიური შესაძლებლობების გაჩენისას ხდება. ეკოლოგიური შესაძლებლობა არის „ეკოლოგიური სივრცე“ ანუ „ვაკანტური ნიშა“, რომელიც სხვა სახეობას ჯერ არ დაუკავებია. ბევრ იზოლირებულ კუნძულზე და წყლის სათავსოებში საწყისი კოლონიზატორი (დამაარსებელი) სახეობებიდან, მხოლოდ რამდენიმე სახეობის მრავალფეროვნება გაიზარდა. მათ დაიკავეს ეკოლოგიური ნიშები, რომლებიც სხვა ადგილას არამონათესავე ორგანიზმებს უკავიათ. მსგავსი ადაპტაციური რადიაციის მაგალითებია აღმოსავლეთი აფრიკის დიდ ტბებში მცხოვრები ციხლიდები, ჰავაის კუნძულებზე მცხოვრები გვარი Cyanerpes წარმომადგენლები — მეთაფლიები, და გალაპაგოსის კუნძულებზე მცხოვრები დარვინის სკვინჩები (იხ. სურ. 3.22). კუნძულები და ზოგი სხვა ჰაბიტატი ტაქსონომიურად ლატაკი ბიოტის მქონეა. ეს ჰაბიტატები ჩვეულებრივ ისეთ ორგანიზმებს იფარავს, რომლებიც ცხოვრების განსხვავებული ნირით ხასიათდებიან. მაგალითად, თითქმის ყველა ჩრჩილის და პეპლის მატლი ბალახით იკვებება, თუმცა ჰავაის კუნძულზე ჩრჩილის *Eupithecia* გვარის მატლი მტაცებელია (სურ. 7.12; Montgomery 1982). ასეთი უჩვეულო ფორმები ალბათ ისეთ ადგილებზე დომინირებს, სადაც სახეობების მრავალფეროვნება რედუცირებულია ცხოვრების ახალი გზის მიმართ ადაპტაციის ადრეულ, შედარებით არაეფექტურ ეტაპზე მტაცებლების ან კონკურენტების ნაკლებობის გამო.

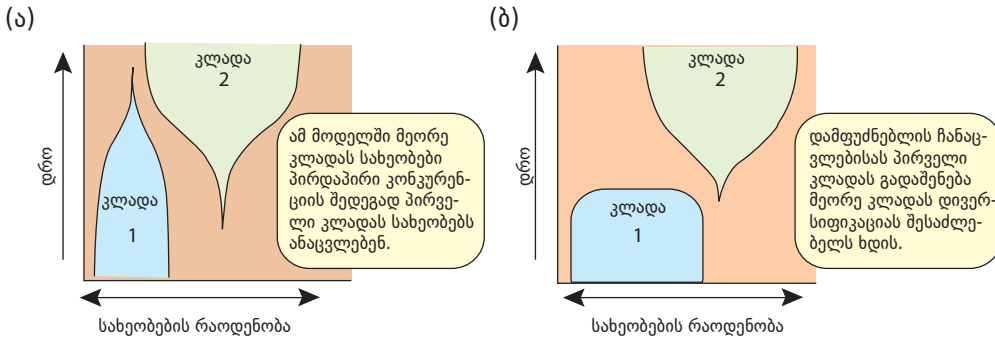
ნამარხები ხშირად ავლენს მაგალითებს, როდესაც ორგანიზმთა ერთი ჯგუფის შემცირებას ან გადაშენებას ეკოლოგიურად მსგავსი ჯგუფის გამრავლება მოჰყვა, ან თან ახლდა. მაგალითად, წიწვოვანი მცენარეები და სხვა შიშვლეთესლოვანების რაოდენობა შემცირდა, როდესაც ფარულეთესლოვანების (ყვავილოვანი მცენარეების) დივერსიფიკაცია მოხდა, ხოლო ძუძუმწოვრების რადიაცია გვიანი ცარცის პერიოდში ხმელეთის დინოზავრების გადაშენების შემდეგ დაიწყო.

ეკოლუციის ასეთი მოდელის შესახებ რამდენიმე ჰიპოთეზა არსებობს (Benton 1996; Sepkoski 1996a). ორი ჰიპოთეზა ორ კლადში შემავალ სახეობებს შორის კონკურენციას ეხება. ზოგ-

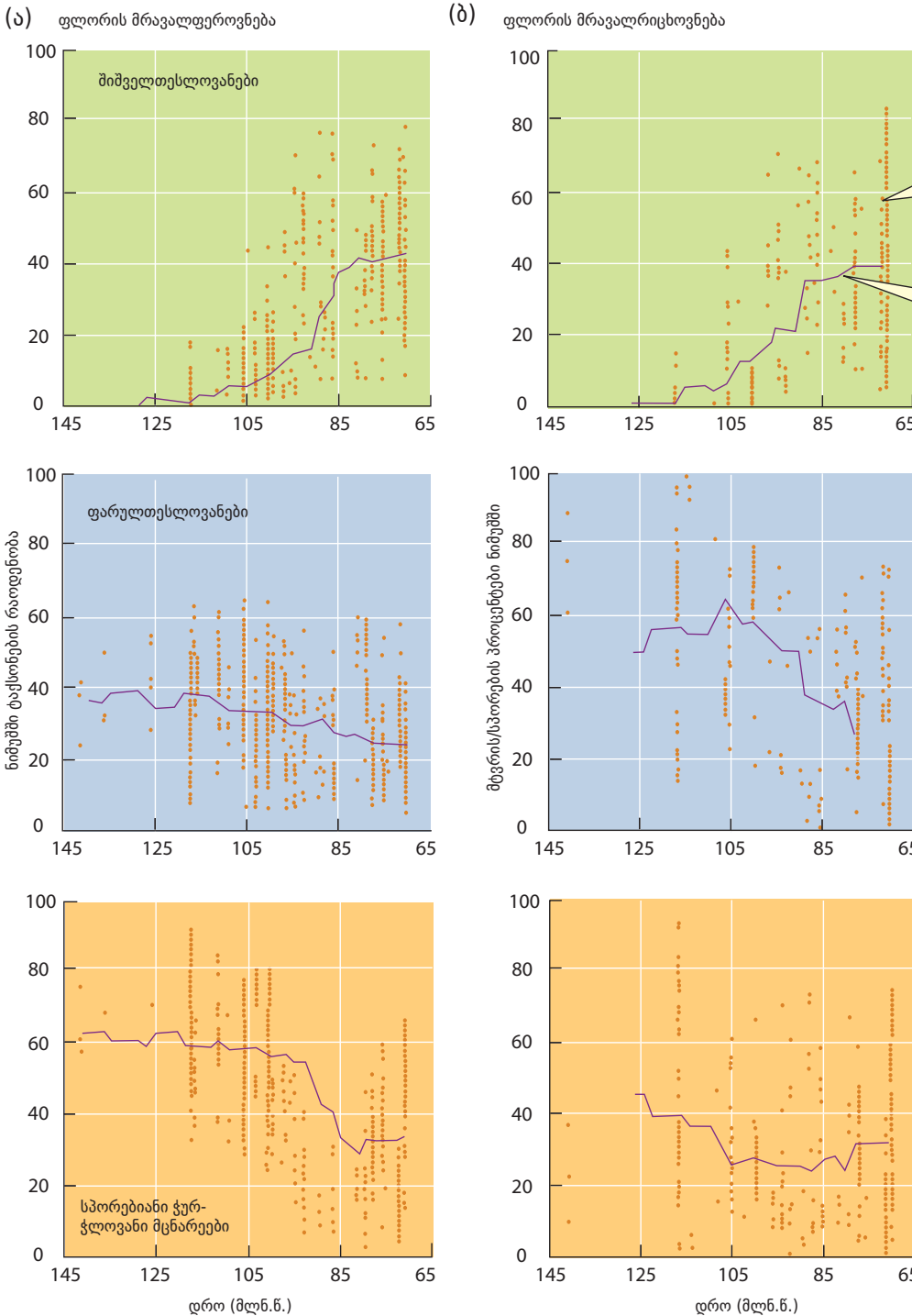


სურ. 7.12. ჰავაის კუნძულებზე მცხოვრები ჩრჩილის მტაცებელ მუხლუხოს (*Eupithecia*) დროზოფილა უჭირავს, რომელიც მან გამორჩეულად გრძელი კიდურებით დაატყვევა. ქერცლფრთიანების რიგისთვის მტაცებლობა ძალიან უჩვეულოა (Photo by W. P. Mull, courtesy of W. P. Mull and S. L. Montgomery.)





სურ. 7.13. კონკურენციული განდევნის და ჩანაცვლების მოდელები. თითოეულ დიაგრამაზე გამოსახული ფიგურების სიგანე სახეობების რაოდენობას ასახავს. (ა) კონკურენციის გამო ჩანაცვლება, რომლის დროს მეორე კლავას მრავალფეროვნების ზრდა პირველი კლავას მრავალფეროვნების შემცირებას იწვევს, პირდაპირი კონკურენციული განდევნით არის განპირობებული. (ბ) დამფუძნებლის ჩანაცვლებისას პირველი კლავას გადაშენება მეორეს კლავას დიფერსიფიკაციას შესაძლებელს ხდის. (After Sepkoski 1996 ა)



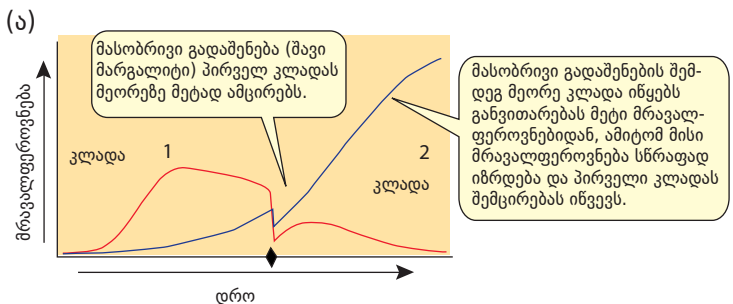
სურ. 7.14. ჭურჭლოვანი მცენარეების ძირითადი ჯგუფების (ა) მრავალფეროვნების და (ბ) მრავალრიცხოვნების ცვლილება ცარცის პერიოდის ნამარხების მიხედვით. ყვავილოვანი მცენარეების მრავალფეროვნების და მრავალრიცხოვნების ზრდა აისახება სპოროვანი მცენარეების (მაგალითად, გვიმრების) შემცირებაში. გარდა ამისა, შიშველთესლოვანების (მაგალითად, წიწვოვანი მცენარეების) რაოდენობაც მცირდება. მიღებული მოდელი კონკურენციით ჩანაცვლების შედეგია (After Lupia et al. 1999.)

ჭერ გვიანდელი ჯგუფი ადრეული ჯგუფის გადაშენებას ინვეს კონკურენციის შედეგად, და ამ პროცესს კონკურენციით ჩანაცვლება ეწოდება (სურ. 7.13ა). გარდა ამისა, ზოგჯერ ამ ადგილას დაფუძნებული ტაქსონი, ეკოლოგიურად მსგავსი ტაქსონის დივერსიფიკაციას ხელს უშლის. დაფუძნებული ტაქსონის გადაშენება „ნიშის სივრცეს“ ანთავისუფლებს. ამის შედეგად შესაძლებელი ხდება მეორე ტაქსონის რადიაცია (სურ. 7.13ბ). ამ პროცესს როზენცვიგი და მაკკორდი დამფუძნებლის ჩანაცვლებას უწოდებენ (1991). მათი აზრით, მეორე ტაქსონს უკეთესი ადაპტაციური თვისებები შეიძლება ჰქონდეს, მაგრამ ძველ ტაქსონს კონკურენციის შედეგად მაინც ვერ ჩანაცვლებს. სეპკოსკის (1996ა) ეკუთვნის მათემატიკური მოდელი, რომელშიც ორ კლადში შემავალი სახეობების რაოდენობაზე კონკურენცია ისევე აისახება, როგორც ის აისახება ორი კონკურენტი სახეობის პოპულაციებში შემავალი ინდივიდების რაოდენობაზე. ამ ლოგისტურ, „პოპულაციის ზრდის“, მოდელში ორი კლადის სახეობების მრავალფეროვნების ცვლილებაში ნათლად ჩანს გადაადგილება და დამფუძნებლის ჩანაცვლება.

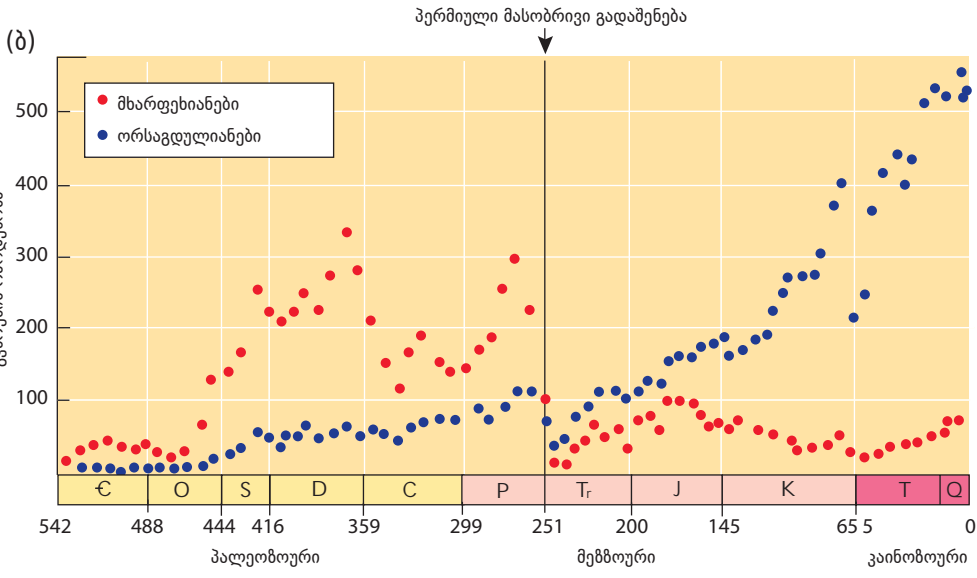
არსებობს მრავალი სარწმუნო არგუმენტი, რომ სახეობათა შორის კონკურენცია ინვეს მრავალფეროვნების ცვლილებას (Sepkoski 1996a). მრავალფეროვნების ზრდის სიჩქარე განსაკუთრებით მაღალია დროის იმ შუალედებში, როცა მრავალფეროვნება უჩვეულოდ მცირეა; მაგალითად კემბრიულ პერიოდში და მასობრივი გადაშენებების შემდეგ. გარდა ამისა, არსებობდა დროის შუალედები (200 მილიონ წელზე მეტი), როდესაც მრავალფეროვნება საკმაოდ სტაბილური იყო (მაგალითად, გვიან პალეოზოურ ერაში). მაგრამ სადავოა, თუ როგორ მოქმედებდა კონკურენცია მრავალფეროვნების ცვლილებაზე.

კონკურენციით განდევნა შედარებით იშვიათად ხდება (Benton 1996). კონკურენციით ჩანაცვლების მოდელი არ ეწინააღმდეგება კონკურენციით განდევნის მოდელს, თუ ძველი და ახალი ტაქსონები ერთ და იგივე ადგილზე ერთ და იგივე დროს ცხოვრობენ, და ერთ და იგივე რესურსებს იყენებენ და თუ ძველი ტაქსონი მასიურმა გადაშენებამ არ გაანადგურა და თუ ახალი ტაქსონის მრავალფეროვნება და მრავალრიცხოვნობა ძველი ტაქსონის შემცირებასთან ერთად გაიზარდა (Lupia et al. 1999). ჭურჭლოვანი მცენარეები, რომლებიც სივრცისა და სინათლისთვის იბრძვიან, ცარცის პერიოდის განმავლობაში ზუსტად ამ მოდელს გვაძლევენ, მაშინ როცა ყვავილოვანი მცენარეების მრავალფეროვნება და მრავალრიცხოვნობა არაყვავილოვანი მცენარეების, განსაკუთრებით კი სპოროფიტების, (მაგალითად გვიმრების), ხარჯზე იზრდება (სურ. 7.14). კონკურენციით განდევნის კიდევ ერთი მაგალითია ორსაგდულიანების მრავალფეროვნების ზრდა პერმული პერიოდის მიწურულის მასობრივი გადაშენების შემდეგ, რასაც თან ახლდა ეკოლოგიურად მსგავსი მხარფეხიანების მრავალფეროვნების შემცირება. ამგვარი ნიმუში კონკურენციით განდევნის თეორიულ მოდელთან შესაბამისობაშია (სურ. 7.15; Sepkoski 1996a.)

დამფუძნებლის ჩანაცვლება უფრო ხშირი მოვლენაა, ვიდრე კონკურენციით განდევნა. ადრეულ კამბრიულ ერაში პლაკენტალური ძუძუმწოვრების დიდი რაოდენობა უკანასკნელი ხმელეთის დინოზავრების და სხვა დიდი ზომის



სურ. 7.15. ორსაგდულიანების მიერ მხარფეხიანების კონკურენციული ჩანაცვლება. (ა) ამ მოდელის მიხედვით, ორ კონკურენტ კლადში შემავალი სახეობების რაოდენობა ლოგისტურად იზრდება, ვიდრე გადაშენების მიხედვით მოვლენა ერთი კლადის მრავალფეროვნებას მეორეზე მეტად შეამცირებს. გადაშენების შემდეგ მეორე კლადის გაზრდა პირველი კლადის შემცირებას ინვეს. (ბ) ფანეროზოული დროის გეოლოგიურ ეტაპებზე ორსაგდულიანების და მხარფეხიანების გვარების რაოდენობა. ორსაგდულიანების რაოდენობა სწრაფად გაიზარდა, როდესაც პერმული პერიოდის მიწურულის მასობრივი გადაშენების შემდეგ მხარფეხიანების მრავალფეროვნება შემცირდა. მხარფეხიანებმა უწინდელი მრავალფეროვნება ვეღარ აღიდგინეს. აღწერილი მოვლენების მოდელები გრაფიკებზეა ასახული. ცვლილებები კონკურენციით განდევნის ჰიპოთეზის მიხედვით ხდება (After Sepkoski 1996a.)



(ა)

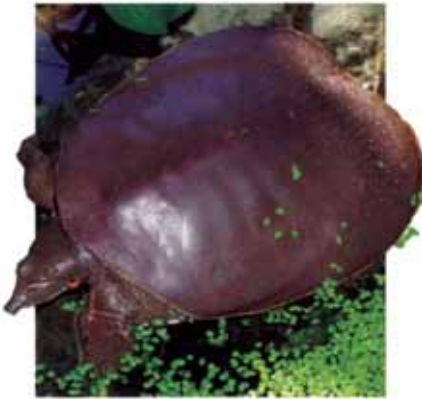


(ბ)



სურ. 7.16. Pleurodiran და Cryptodiran კუმ დამფუძნებელი ამფიცელიდი კუ ჩანაცვლეს, ხოლო ისინი სრულად გადაშენდნენ. (ა) ამფიცელიდების აღდგენილი ჩონჩხი, უძველესი ცნობილი კუს (*Proganochelys quenstedtii*, გვიანი ტრიასული პერიოდი) მიხედვით. ამ სახეობას ბაკანში თავის შეყოფა და დაცვა არ შეეძლო. (ბ) ახალი გვინეის გველვისერა pleurodiran კუ (*Chelodina novaguineae*) კისერს ლატერალურად დრეკს. (გ) ეკლიანი რბილტანიანი კუ (*Apalone spinifera*), cryptodiran კუ, რომელიც მალავს თავს, კისრის ვერტიკალური დაგრეხვის მეშვეობით. (ა courtesy of E. Gaffney, American Museum of Natural History; ბ © Cliff and Dawn Frith/ANTPhoto.com; გ © William Flaxington.)

(გ)



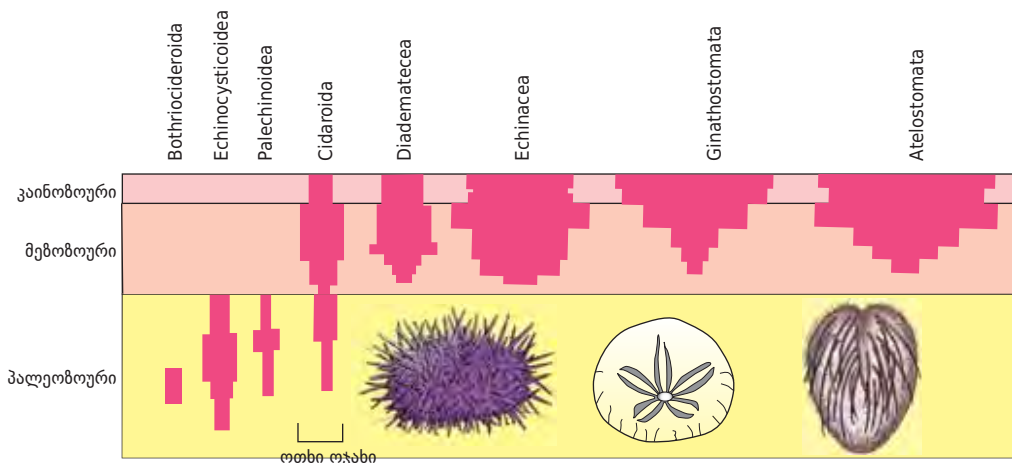
„რეპტილიების“ K/T გადაშენებას მიეწერება. ეს არსებები თრეზნავდნენ ძუძუმწოვრების გავრცელებას როგორც კონკურენციის გამო, ასევე მტაცებლობის გამო. ამ ფაქტის კიდევ უფრო კარგი მტკიცებულება განმეორებადი ჩანაცვლებები. მაგალითად, კუს „მშობელ ჯგუფ“ ამფიცელიდებს არ შეეძლოთ ბაკანში თავის და კისრის შეყოფა (სურ. 7.16). თანამედროვე კუს ორმა სახეობამ, რომელიც თავს იცავს კისრის დამალვით ბაკანში, ან ბაკანის ქვემოთ, ამფიცელიდები მსოფლიოს სხვადასხვა ნაწილებში 4-5-ჯერ ჩანაცვლეს. განსაკუთრებული ინტენსიურობით ეს ხდებოდა K/T გადაშენებისას. თანამედროვე ჯგუფებს ამფიცელიდების გადაშენებამდე რადიაცია არ შეეძლოთ. ამგვარი ჩანაცვლება სხვადასხვა ადგილებსა და დროში პარალელურად მოხდა და კონკურენციისგან განთავისუფლების კარგი მაგალითია (Rosenzweig and McCord 1991).

**ეკოლოგიური დივერგენცია.** საკვანძო ადაპტაცია არის ადაპტაცია, რომლის მეშვეობით ორგანიზმი სრულიად ახალი ეკოლოგიური ნიშის დაკავებას ახერხებს, რისთვისაც ხშირად ახალ რესურსს ან საცხოვრებელ ადგილს იყენებს. ამ ტერმინიდან გამომდინარე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ადაპტაცია ჯგუფის დივერსიფიკაციას შესაძლებელს ხდის. ჯგუფი მოგჭერ **ადაპტაციის ზონას** იკავებს. ადაპტაციის ზონა მსგავსი ეკოლოგიური ნიშების სიმრავლეა. მაგალითად, ღამის აქტიურობის მქონე მწერიჭამია და ხილით მკვებავი ღამურების მრავალი სახეობა ორ ადაპტაციურ ზონას იკავებს, რომლებიც განსხვავდებიან დღის აქტიურობის მქონე ხილით მკვებავი და მწერიჭამია სახეობების ზონებისგან. ადაპტაციური ზონების სიმრავლეს მოგჭერ **ეკოლოგიურ სივრცეს** უწოდებენ.

ახალი რესურსების ან ჰაბიტატების გამოყენების უნარის ევოლუცია დროის განმავლობაში მრავალფეროვნების ზრდას ხელს უწყობს (Niklas et al. 1983; Bambach 1985). მაგალითად, ზღვის ზღარბების (Echinoidea) სამი რიგის მრავალფეროვნება ადრეული მეზოზოური ერის დასაწყისში მკვეთრად გაიზარდა (სურ. 7.17). Echinacea-ს კანეკლიანების რიგში ძლიერი ყბები ჩამოყალიბდა, რისი მეშვეობითაც ცხოველები უფრო მრავალფეროვან საკვებს მოიხმარდნენ, ხოლო გულის ფორმის ზღვის ზღარბები (Aletostomata) და ბრტყელი ზღვის ზღარბები (Gnathostomata) ქვიშაში თხრაზე გადაერთდნენ, რა დროსაც ისინი ორგანული ნალექის ნაწილაკებით იკვებებოდნენ. წამყვანი ადაპტაცია, რომლის საშუალებით მოხდა ახალი ჰაბიტატების დაკავება და რაციონის ცვლილება, მოიცავს ბრტყელ ფორმას და მილიესბერი, ძლიერ მოდიფიცირებული კიდურების მრავალფეროვნებას, რომელთა მეშვეობითაც ცხოველები ნაწილაკებს აგროვებენ და შემდეგ პირისკენ მიაქვთ. ფანეროზოულ დროში ზღვის ცხოველების მრავალფეროვნების ზრდა დიდწილად ეკოლოგიური სივრცის ზრდით იყო განპირობებული, რასაც ევოლუციური სიახლეები, იგივე შებრტყელებული ზღვის ზღარბების გაჩენა, თან ახლდა (Bambach 1985). ახალი ჰაბიტატების დაკავება და კვების ნიშის შეცვლა ოთხფეხა ხერხემლიანების უმეტესი ოჯახის დივერსიფიკაციის მიზეზია. მაგალითად: ბაყაყების, გველების და ფრინველების სხვადასხვა ჯგუფების (Benton 1996).

ზღვის ბრტყელ ზღარბების შემთხვევაში კლადას დივერსიფიკაცია ხშირად დამაჯერებლად შეგვიძლია მივანროთ წამყვან ადაპტაციას. ამის ჩვენება ძალიან ძნელია ცალკეული შემთხვევებისთვის, რადგან მრავალფეროვნებას სხვა მიზეზებიც შეიძლება ჰქონდეს. დივერსიფიკაციის მიზეზი უფრო იოლად დგინდება, როდესაც დივერსიფიკაციის სიჩქარე სხვადასხვა კლადებში დამოუკიდებლად ჩამოყალიბებულ თვისებასთან კავშირს ავლენს. ამგვარი ტესტები უმეტესად თა-



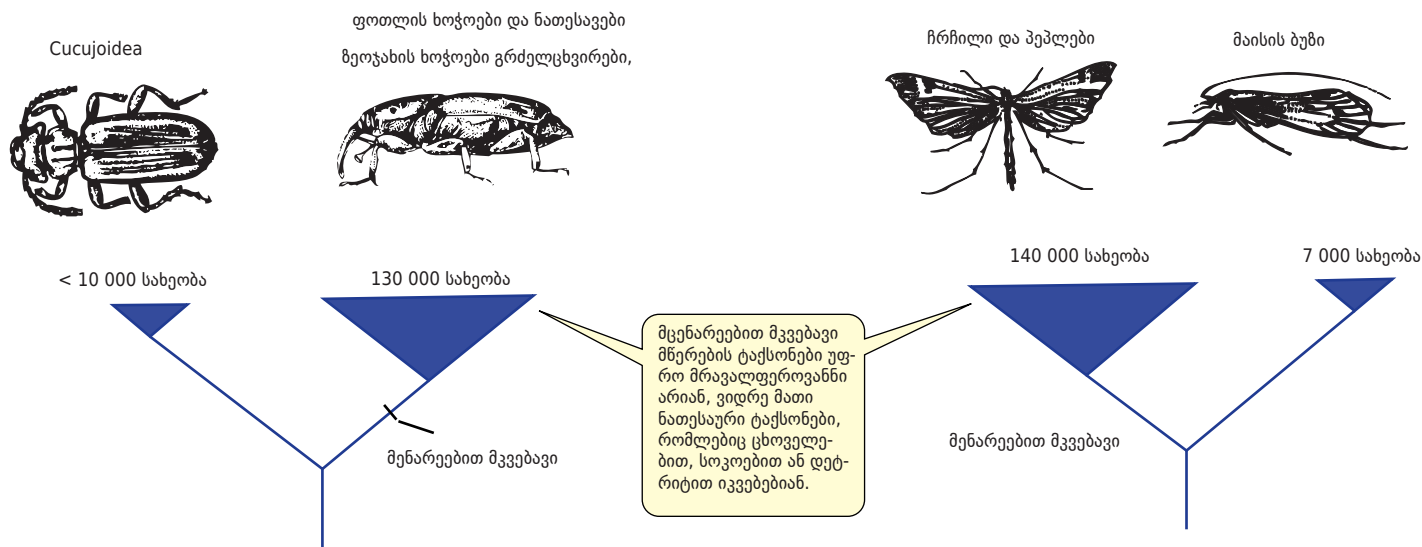


სურ. 7.17. კანეკლიანების მრავალფეროვნება კაინოზოურ და მეზოზოურ ერაში გაიზარდა, რისი მიზეზიც სავარაუდოდ ამ თავში აღწერილი საკვანძო ადაპტაციაა. ზღვის ზღარბების (*Echinacea rigi*), ბრტყელი ზღვის ზღარბების (*Gnathostomata*) და გულის ფორმის ზღვის ზღარბების (*Atelostomata*) დივერსიფიკაციამ კანეკლიანების მრავალფეროვნება გაზარდა. თითოეული ჯგუფისთვის ჯგუფში შემავალი ოჯახების რაოდენობას ასახავს წარმატებული დროის განმავლობაში სიმეტრიული კონტურის სიგანე (After Bambach 1985).

ნამედროვე ორგანიზმებზე ტარდება. ახალი თვისების მქონე კლადების მრავალფეროვნება წინაპარი თვისების მქონე ნათესაური ჯგუფების მრავალფეროვნებასთან დარდება. სახეობების რაოდენობის განსხვავება დივერსიფიკაციის განსხვავებული სიჩქარით არის განპირობებული და არა ასაკით, რადგანაც ნათესაური ტაქსონების ასაკი თანაბარია. თუ კონვერგენტულად განვითარებული თვისება შესაბამისად ასოცირებულია დიდ მრავალფეროვნებასთან, ჩვენ ვიღებთ იმ ჰიპოთეზის მტკიცებას, რომ სწორედ ეს თვისება იწვევს დივერსიფიკაციის მაღალ სიჩქარეს.

ჩარლზ მიტერმა და მისმა კოლეგებმა (Mitter et al. 1988; Farrel et al. 1991) მეზოთ აღწერილი მეთოდი გამოიყენეს მცენარეებისთვის და მცენარეებით მკვებავი მწერებისთვის და განმეორებადი უახლოესი ნათესავების შედარება უწოდეს. მწვანე მცენარეების გვეტაციური ქსოვილებით კვების თვისება მწერებში სულ მცირე 50-ჯერ განვითარდა, ძირითადად მტაცებელი ან დეტრიტებით მკვებავი წინაპრებისგან. ფილოგენეტიკურმა კვლევებმა მცენარეებით მკვებავი 13 კლადას ბალახით არამკვებავი ნათესაური ჯგუფი გამოავლინა. 11 შემთხვევაში ბალახით მკვებავების ევოლუციურ შტოში უფრო მეტი სახეობა შედიოდა, ვიდრე ნათესაურ ჯგუფში (სურ. 7.18). ეს მნიშვნელოვანი კორელაცია ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომ ბალახით მკვებავების ადაპტაციურ ზონაში მოხვედრა დივერსიფიკაციას ხელს უწყობს. შემდეგ მკვლევარებმა მცენარეების 16 კლადას სახეობათა მრავალფეროვნება გამოიკვლიეს. ყველა კლადაში განვითარდა რეზინის ლატექსის (რძის მსგავსი წვენის გამომყოფი მცენარეები) ან ფისის (მაგალითად, ფიჭვი) წარმოქმნის თვისება. ორივე ნივთიერების მეშვეობით ხდება მცენარეებით მკვებავი მწერების შემოტევის მოგერიება. გამოკვლეული კლადებიდან მე-13-ში უფრო მეტი სახეობა შედიოდა, ვიდრე ნათესაურ კლადებში, რომელთაც ლატექსი ან ფისი არ გააჩნდათ. თავდაცვითმა თვისებებმა დივერსიფიკაციას ხელი შეუწყო.

სურ. 7.18. მცენარეებით მკვებავი მწერების ორი განმეორებადი და-ჯგუფის შედარება მათ ნათესაურ კლადებთან, რომლებიც იკვებებიან ცხოველებით, სოკოებით, ან დეტრიტით (Data from Mitter et al. 1988)



თანამედროვე ორგანიზმების კვლევებიდან ვიცით, რომ დიდი მრავალფეროვნება ჩნდება მრავალ მონათესავე სახეობებს შორის, და ის ამცირებს მათ კონკურენციას რესურსებისთვის, ამ რესურსების ათვისებაში მცირე განსხვავებების წყალობით. მაგალითად, კუნძულზე ერთად მობინადრე ანოლისები სხვადასხვა მიკრო-ჰაბიტატებში იკვებებიან (იხ. სურ. 6.21). ზოგიერთი პალეონტოლოგის აზრით, ნიშების დაყოფა დროთა განმავლობაში იზრდება, ვინაიდან ერთეული გეოლოგიური ეტაპის ნამარხებში, რომლებიც როგორც წესი ასახავენ ადგილობრივ ორგანიზმებს, მეტი სახეობა დაფიქსირებულია თანამედროვეობასთან უფრო ახლო გეოლოგიურ პერიოდებში, ვიდრე ადრეულ გეოლოგიურ პერიოდებში (Benton 1990). ზრდის ძირითადი ფორმების ან ადაპტაციურ ზონების რაოდენობასთან შედარებით, სახეობათა რაოდენობა სწრაფად იზრდება, ანუ სახეობების სულ უფრო დიდი რაოდენობა ახერხებს თანაარსებობას და მსგავსი რესურსის უკეთესად გამოყენებას.

**კომპლუცია.** სახეობათა ურთიერთქმედება მრავალფეროვნების ევოლუციას რამდენიმე გზით უწყობს ხელს. სახეობა სხვა სახეობებისთვის რესურსია, ამიტომ ერთი ჯგუფის დივერსიფიკაცია მოკავშირე სახეობის დივერსიფიკაციას უწყობს ხელს. მაგალითად, ლეღვის ხის 700-ზე მეტი სახეობა დამმტვერავი ლეღვის ბზის სხვადასხვა სახეობების ერთადერთი რესურსია, ხოლო ამ მწერის პარაზიტი თავის მხრივ ნემატოდაა.

მტაცებლების და მათი მსხვერპლის კოევილუცია მრავალფეროვნებას აგრეთვე ზრდის. მემოზოური ერის ზღვის ცხოველების რევილუციის დროს მტაცებლის და მსხვერპლის ტაქსონომიური და მორფოლოგიური მრავალფეროვნება მნიშვნელოვნად გაიზარდა (Vermeij 1987). კიბოსნაირებმა და თევზებმა მოლუსკის ნიჟარის მტვრევის უამრავი მეთოდი შეიმუშავეს, ხოლო მოლუსკებმა ახალი მტაცებლების წინააღმდეგ თავდაცვის საშუალებები გააძლიერეს. მათ სქელი ნიჟარა გაუხდათ ან ეკლები განუვითარდათ (იხ. სურ. 17.10).

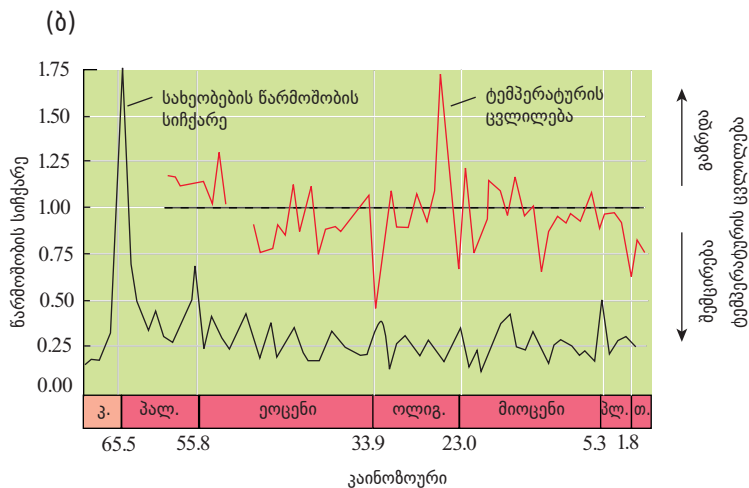
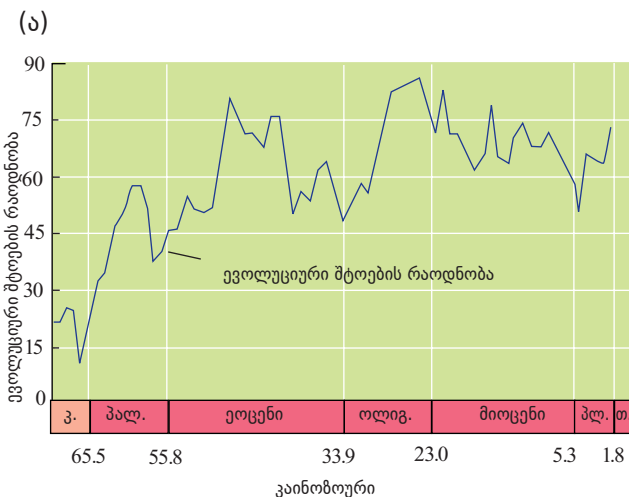
**არეალის პერიფერიაზე ყოფნა — პროვინციალურობა.** მსოფლიო ბიოტის გეოგრაფიულ რეგიონებში განაწილების ხარისხს პროვინციალურობა ეწოდება. ფაუნის ან ფლორის პროვინცია რეგიონია, რომელიც განსხვავებული, ლოკალიზებული ტაქსონების დიდ რაოდენობას შეიცავს (იხ. მე-6 თავი). თანამედროვე მსოფლიოს ფლორა და ფაუნა მრავალ პროვინციად იყოფა და დღეს მათი რაოდენობა უფრო მეტია, ვიდრე მსოფლიოს ისტორიის რომელიმე მონაკვეთში. მემოზოურ და კაინოზოურ ერაში ტაქსონების კოსმოპოლიტური გავრცელება ლოკალიზებული გავრცელებით იცვლება. ეს ფაქტი პალეონტოლოგების უმეტესობისთვის იმ დროს მომხდარი მრავალფეროვნების გლობალური ზრდის ყველაზე მნიშვნელოვანი მიზეზია (Valentine et al. 1978; Signor 1990).

პალეოზოური ერის უმეტეს მონაკვეთში ზღვის ცხოველების ფაუნის პროვინციების რაოდენობა საკმაოდ მცირე გახლდათ, ხოლო ადრეულ ტრიასულ პერიოდში უმცირეს ნიშნულს მიაღწია. ამ პერიოდში პერიოდული პერიოდის მიწურულის მასობრივი გადაშენებისგან გადარჩენილი მაღალი რანგის ტაქსონების უმეტესობა საკმაოდ კოსმოპოლიტური იყო და ამიტომ ბევრი პალეონტოლოგი ამ პერიოდში მხოლოდ ერთი, მსოფლიო მასშტაბის პროვინციის არსებობას აღიარებს. იურულ, ცარცის და განსაკუთრებით მესამეულ პერიოდებში, ზღვის ცხოველები გავრცელებულნი იყვნენ განედების მიხედვით განლაგებული პროვინციების მზარდ რაოდენობას შორის, რომლებიც მდებარეობდნენ როგორც წყნარი ოკეანის, ასევე ატლანტიკის ოკეანის ტერიტორიაზე. ამის მსგავსად, გვიან მემოზოურ და კაინოზოურ ერაში ხმელეთის ხერხემლიანების განსხვავებული ფაუნა თითოეულ კონტინენტზე ჩამოყალიბდა და დინოზავრების თუ სხვა მემოზოური ჯგუფების განედის მიხედვით ფართო გავრცელება საფუძვლად დაედო თანამედროვე ხერხემლიანების შედარებით გაცილებით უფრო ვიწრო განედურ გავრცელებას.

ტექტონური ფილების გადაადგილების პროცესების შედეგად კონტინენტების განაწილების ცვლილება გემოთ აღწერილი პროცესის არსებითი მიზეზია. ტრიასულ პერიოდში პანგეას დაყოფის შემდეგ კონტინენტები პოლუსიდან პოლუსამდე ფართოდ გაიშალა. ისინი გაიშალნენ უფრო ფართე განედური სივრცის გასწვრივ, ვიდრე ოდესმე ადრე დედამიწის ისტორიაში. ამ დაყოფის შედეგად შეიქმნა ორი ოკეანური სისტემა, რომელთა განცალკევება იზრდებოდა: ინდოეთ-წყნარი და ატლანტიკური. ამ ოკეანეთა დინებების მიმოქცევის სისტემის მოდელი შეიქმნა, რამაც განედების მიხედვით ტემპერატურის ძლიერი გრადიენტი შექმნა. ადრე ასეთი არ არსებობდა (Valentine et al. 1978). არა მარტო გარემოს მრავალფეროვნებამ მოიმატა, არამედ კონტინენტების ფრაგმენტებად დაყოფამ დივერსიფიკაციულ ევოლუციას შეუწყო ხელი და სახეობათა ურთიერთქმედებას ხელი შეუშალა, რასაც კონკურენციის ან მტაცებლობის შედეგად მრავალფეროვნების შემცირება შეეძლო.

## გარემოს ცვლილების როლი

გზები, რომლითაც კლიმატის და სხვა გარემო ფაქტორების ცვლილება მოქმედებს წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარის ცვლილებაზე, საკმაოდ მრავალფეროვანი და რთულია. კლიმატის ძირითადი ცვლილებები ასოცირებულია გადაშენების ზრდასთან და ჰაბიტატების და ვეგეტაციის ტიპების გავრცელების ცვლილებასთან. ამგვარი ცვლილებები ტაქსონების გავრცელების ცვლილებას იწვევს, რაც ხშირად დივერსიფიკაციით მთავრდება (Rothschild and Lister 2003). ასეთ დროს ახალი ადაპტაციების მქონე ახალი ტაქსონების წარმოშობა უფრო ამ ბიოტური ცვლილებების შედეგია, ვიდრე კლიმატის. მაგალითად, შუა ეოცენის პერიოდში ანუ



დაახლოებით 50-40 მილიონი წლის წინ, კლიმატი ცივი და მშრალი გახდა, სუბტროპიკული ტყეები ზომიერი კლიმატის ზონის უმეტეს ნაწილში სავანამ შეცვალა, ხოლო პრიმატების და სხვა ხეზე მცხოვრები ძუძუმწოვრების მრავალფეროვნება დიდი ზომის ბალახის მჭამელების მრავალფეროვნების მატებასთან ერთად შემცირდა (Janis 1993). მთლიანობაში, მესამეულ პერიოდში ძუძუმწოვრების წარმოშობის და გადაშენების სიჩქარის ცვლილება ტემპერატურის ცვლილებასთან მჭიდრო კავშირში არ იყო (სურ. 7.19). მრავალფეროვნების ევოლუციაში კლიმატის ცვლილების მნიშვნელობა, ბიოტურ ურთიერთქმედებასა და საკვანძო სიახლეებთან შედარებით, ბოლომდე გარკვეული არ არის (Alroy et al. 2000).

**სურ. 7.19.** კაინომორფი ერის ჩრდილოეთი ამერიკის ძუძუმწოვრების ტაქსონომიური მრავალფეროვნების ცვლილება. (ა) მრავალფეროვნების დადგენილი ისტორია. (ბ) ახალი გენეალოგიური შტოების წარმოშობის სიჩქარეს (შავი მრუდი) ცვლილების დამოკიდებულება ტემპერატურის თანმდევი ცვლილებაზე (წითელი მრუდი). ტემპერატურის ცვლილებას წარმოშობის სიჩქარესთანთან კავშირი არ აქვს, თუმცა ზოგიერთი ცვლილება მრავალფეროვნების შემცირებას ემთხვევა, (After Alroy et al. 2000.)

### ბიომრავალფეროვნების მოხაზვა

როგორც უკვე ვნახეთ, მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული ფაქტორები, როგორცაა კონკურენცია, მრავალფეროვნების წონასწორულ ღონეს განაპირობებს. მართლაც, მრავალფეროვნებამ წონასწორობას დედამიწის ისტორიაში რამდენჯერმე მიაღწია. მიუხედავად ამისა, ზღვის და ხმელეთის მრავალფეროვნება ტრიასული პერიოდიდან პლიოცენის პერიოდამდე აშკარად გაიზარდა. ერთი შეხედვით ადგილი აქვს ურთიერთგამომირცხავ მოვლენებს, თუმცა ეს ასე არ არის. სისტემა გარემო პირობების შეცვლისას ერთი წონასწორული მდგომარეობიდან მეორეში გადადის. ორგანიზმთა საცხოვრებელ გარემოზე სულ მცირე სამი ტიპის ცვლილება მოქმედებს: 1) ფიზიკური გარემოს ცვლილება, მათ შორის იმის, რომელიც ზრდის პროცინციალურობას; 2) მასობრივი გადაშენების შემდეგ დომინანტური ტაქსონები ძველი დომინანტი ტაქსონებისგან განსხვავდებიან. მათ უნდა მიაღწიონ მრავალფეროვნების სხვა ღონეს, კონკურენციის და სხვა შემოქმედების ახალ პირობებთან დაკავშირებით. მაგალითად, არ უნდა ველოდოთ, რომ დიდი ზომის ბალახისმჭამელი და მტაცებელი ცხოველების მრავალფეროვნება ერთი და იგივე იქნება, იმ პირობებში, როდესაც არსებობენ მხოლოდ ძუძუმწოვრები, ან როცა დინოზავრებიც არსებობენ; 3) ტაქსონები განვითარებასთან ერთად ახალ რესურსს და ჰაბიტატებს იყენებენ, რაც ცვლის სახეობების რაოდენობას, რომლის უზრუნველყოფაც პლანეტას რესურსით შეუძლია.

აღწევდა ოდესმე თუ არა ორგანიზმთა მრავალფეროვნება უდიდეს შესაძლო მნიშვნელობას? სავარაუდოდ არა. ზღვის ცხოველების მრავალფეროვნება პლიოცენის პერიოდში უდიდესი იყო (Sepkoski 1996). მას შემდეგ არ გასულა იმდენი დრო, რათა მუსტად ვთქვათ, მიაღწია თუ არა მრავალფეროვნებამ პლატოს. როგორც არ უნდა იყოს ბიოლოგიური მრავალფეროვნების მოხაზვა, დედამიწაზე ადამიანის დომინირება სულ უფრო აშკარაა და ეს ფაქტი მრავალფეროვნებაზე აუცილებლად უარყოფითად აისახება. ჩვენ საფუძველი დავედეთ ახალ მასიურ გადაშენებას (A ჩანართი) და თუ სასწრაფოდ რაიმე არ მოვიმოქმედებთ, ცოცხალი სამყაროს დიდებული მრავალფეროვნება ისე სწრაფად გაქრება, თითქოს პლანეტას კიდევ ერთი ასტეროიდი შეეჭახა და სიკვდილი დაეთსა.



## ჩანართი 7A. შემდგომი მასობრივი გადაშენება უკვე დაწყებულია

წარსულში მომხდარი მასობრივი გადაშენებები ერთი სახეობის მოქმედებას არ გამოუწვევია, ხოლო დღესდღეობით სწორედ ასეთ მოვლენასთან გვაქვს საქმე. სიცოცხლის მრავალფეროვნება შემდგომი რამდენიმე საუკუნის განმავლობაში ნამდვილად უმცირეს ნიშნულამდე დაეცემა.

დედამიწის ბიომრავალფეროვნებას ადამიანი უქმნის საფრთხეს და საფრთხე ტექნოლოგიების სრულყოფასთან და ადამიანის პოპულაციის ექსპონენციალურ ზრდასთან ერთად იზრდება. ადამიანის პოპულაციამ 2004 წელს 6,4 მილიარდს მიაღწია და წელიწადში დაახლოებით 76 მილიონით იზრდება. პოპულაციის ზრდის სიჩქარე განვითარებად ქვეყნებში, რომლებიც ძირითადად ტროპიკულ და სუბტროპიკულ რეგიონებში მდებარეობენ, ძალიან მაღალია, თუმცა სამყაროს გარემოზე უდიდეს გეგავლენას ინდუსტრიული ქვეყნები ახდენს. მაგალითად, საშუალო ამერიკელი გარემოზე 140-ჯერ უფრო ძლიერად მოქმედებს, ვიდრე საშუალო კენიელი, ვინაიდან აშშ რესურსების (ამერიკა მთელი მსოფლიოს რესურსებს მოიხმარს), და ენერჯის (კარიერები, წყლების ნავთობით დაბინძურება, მწერების სანინალმდეგო საშუალებები და „ორანჯერეების აირები“) უდიდესი მოხმარებელია. ყველაფერი ეს გარემოს გაუარესებას და გლობალურ დატობას იწვევს.

ზოგიერთი სახეობა ნადირობის ან თევზაობის გამო საფრთხის ქვეშ არის, ხოლო სხვებს ადამიანების მიერ მათ საცხოვრებელ რეგიონებში შემოყვანილი სახეობების უნდა ეშინოდეთ. მმაგრამ დღემდე გადაშენების უმთავრესი მიზეზი საცხოვრებელი ადგილების განადგურებაა. სწორედ ამ მიზეზით ჩრდილოეთამერიკული მტკნარი წყლის თევზების თითქმის 29% გადაშენდა ან გადაშენების პირასაა, ხოლო მსოფლიოს ფრინველების სახეობების თითქმის 10% ფრინველების დაცვის საერთაშორისო საბჭოს მიერ გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფად ითვლება.

გადაშენების პირას მყოფი სახეობების უდიდესი რაოდენობა ტროპიკულ ტყეებზე მოდის, რომელთა განადგურება არანორმალური სიჩქარით მიმდინარეობს. ე.ო. უილსონი (1992) ამბობს: „1989 წელს ტროპიკული ტყეები აშშ-ს 48 შტატის ტოლ ტერიტორიებზე იყო გავრცელებული, ხოლო მას შემდეგ ამგვარ ტყეებს ყოველ წელიწადს თითქმის ფლორიდის ზომის ფართობი აკლდება“. რამდენიმე მეცნიერმა გამოთვალა, რომ ტროპიკული ტყეების სახეობების 10-დან 25%-მდე, რაც დედამიწის სახეობების მრავალფეროვნების 5-10%-ია, უახლოეს 30 წელიწადში გადაშენდება. ამას უნდა დავუმატოთ სახეობებით მდიდარი მარჯნის რიფების განადგურება, ზღვის საცხოვრებელი ადგილების დაბინძურება და სხვა უამრავი საცხოვრებელი ადგილის, მაგალითად მადაგასკარის და სამხრეთი აფრიკის კეიპის პროვინციის განადგურება, სადაც აქამდე უამრავი ენდემური სახეობა ცხოვრობდა.

ბიომრავალფეროვნებას საფრთხეს ხანგრძლივადინ პერსპექტივაში გლობალური დატობა უქმნის, რაც თავის მხრივ განპირობებულია სანვავის ჭარბი მოხმარებით, რის შედეგად ჭარბად გამოიყოფა CO<sub>2</sub>-ი და „ორანჯერეების“ სხვა გაზები. გასული საუკუნის განმავლობაში დედამიწის კლიმატი დაახლოებით 0,6°C-ით დათბა და დატობის სიჩქარე წელიწადში მატულობს. კლიმატის ცვლილება სხვადასხვა რეგიონებში ერთნაირი არ არის, (ზოგ რეგიონში პირიქით აცივებას აქვს ადგილი), თუმცა თოვლის საფარი, მყინვარები და პოლარული ყინული სწრაფად ღვდება, ხოლო ტროპიკული ტერიტორიები სიმშრალისკენ მიდის. აღწერილი ცვლილებები წარსულში მომხდარ კლიმატურ ცვლილებებზე ბევრად სწრაფად მიმდინარეობს. ზოგიერთი სახეობა გენეტიკური ცვლილების შედეგად ადაპტაციას გაივლის, თუმცა აშკარაა, რომ სახეობების უმეტესობა გავრცელების არეალს შეიცვლის. ამავე დროს გავრცელების არეალის ცვლილება მთებში და არქტიკაში გავრცელებული სახეობებისთვის, ისევე როგორც მრავალი სხვა სახეობისთვის ძალიან ძნელია, და ხშირად შეუძლებელია, ვინაიდან მათი ჰაბიტატები და ჰაბიტატების „დერეფნები“, რომელთა გასწვრივ მათ გადაადგილება შეუძლიათ, განადგურებულია. დატობის სიჩქარის და სახეობათა განსხვავებული გადნაცვლების უნარის გათვალისწინებით შექმნილი კომპიუტერული მოდელები მიუთითებს, რომ მომდევნო 50 წლის განმავლობაში სახეობათა 18-დან 35%-მდე „გადაშენებისთვის იქნება განწირული“ ანუ მათი აღდგენა შეუძლებელი გახდება (Thomas et al. 2004).

თუ მასობრივი გადაშენებები წარსულში ბუნებრივად ხდებოდა, რატომ ვვლავთ ასე? ადამიანებს ამ შეკითხვაზე განსხვავებული პასუხები აქვთ და ისინი პრობლემას პრაქტიკული, ესთეტიკური ან სულიერი თვალსაზრისით უდგებიან. ზოგიერთი პრაქტიკულ მხარეს ხედავს, და იმ სახეობაზე მიუთითებს, როგორც არის მაგალითად საჭმელად ვარგისი სახეობები, ბოჭკოები, მცენარეული ნამლები და ა.შ. დღეს მათ ადამიანები მთელს მსოფლიოში

იყენებენ. სხვებს ეკოტურიზმის ეკონომიკური მნიშვნელობა და ფრინველების თვალყურების პოპულარობა აწუხებთ. ბიოლოგების ამრით, მრავალი ათასი სახეობა პარაზიტების გავრცელებას აკონტროლებს, სამედიცინო თვალსაზრისით მრავალი სახეობა სხვადასხვა ქიმიური შენაერთების, ან ინდუსტრიაში გამოსადეგი ნივთიერებების წყაროა. თუ არ ჩავთვლით რამდენიმე ვარგად ცნობილ ჯგუფს, როგორებიცაა ხერხემლიანები და ჭურჭლოვანი მცენარეები, სახეობათა უმეტესობა აღწერილიც კი არ არის. მათი ეკოლოგიური და სოციალური ღირებულება კი უცნობია.

ბიომრავალფეროვნების შენარჩუნების სურვილი მხოლოდ რაციონალურ-სამომხმარებლო არ არის. ბევრ ადამიანს (მათ შორის ამ წიგნის ავტორს) ვერ წარმოუდგენია, რომ მრავალი თაობები ვერ ნახავენ ცოცხალ ვეფხვს, ზღვის კუს ან თუთიყუშ არას. ამ ადამიანებს უდიდეს სულიერ სიამოვნებას ანიჭებთ ხელუხლებელი ბუნების არსებობა. გარდა ამისა, დედამიწაზე ჩვენთან ერთად მცხოვრები სახეობების განადგურება გლობალური თვალსაზრისითაც უსამართლობაა.

კონსერვაცია ძალიან რთული საკითხია და საჭიროებს არა მარტო სხვადასხვა სახეობების, არამედ ასევე იმ ადამიანების რეალური ინტერესების გათვალისწინებას, რომელთა სიცოცხლე ტყეების და გარემოს სხვა კომპონენტების მოხმარებამა დამოკიდებულია. ჩვენ არა მხოლოდ ბიოლოგია, არამედ გლობალური და ადგილობრივი ეკონომიკა, პოლიტიკა და სოციალური საკითხები უნდა გავითვალისწინოთ, რომლებიც მოიცავენ ქალთა უფლებებს, მოსახლეობის და მათი ხელისუფლებების რეაქციას და დასავლური სამყაროს ელიტარულ იდეებს. სახეობების დაცვის საკითხზე მომუშავე ადამიანმა ასეთი რთული საკითხები მხედველობაში უნდა მიიღოს. მიუხედავად ამისა, ყველას შეუძლია სასარგებლო ფუნქციის შესრულება, ჩვენ უნდა ვცადოთ რომ ნაკლებად მფლანგველები ვახდეთ, სხვა ადამიანებს მივუთითოთ ადამიანის პოპულაციის სწრაფი ზრდის უარყოფით შედეგებზე (სხვებთან შედარებით, ნამდვილად ძალიან მძიმე საკითხია), მხარი დაუჭიროთ ბუნების დამცველ ორგანიზაციებს, ვუპატრონოთ საქმიანობას, რომელიც გარემოს დაცვასთან არის დაკავშირებული. ვიცოდეთ თანამედროვე ეკოლოგიური საკითხების შესახებ და ყველა დონის არჩეულ სახელისუფლებო პირებს გავაგებინოთ ჩვენი მოსაზრებები. განათლებული მოქალაქის აქტიურობა ძალიან მნიშვნელოვანია

**რეზიუმე**

1. ნამარხებში მრავალფეროვნების ანალიზი ნამარხების არასრულობით გამონვეული გადახრების შესწორებას საჭიროებს.
2. ზღვის მყარი ნაწილების მქონე ცხოველების ნამარხები, კემბრიული პერიოდის დასაწყისში მრავალფეროვნების სწრაფ ზრდაზე მიუთითებს. ამის შემდეგ წელი ზრდა იწყება და მიახლოებითი წონასწორული მდგომარეობა იქმნება, რომელიც პალეოზოური ერის 2/3-ზე მეტხანს გრძელდება. პერმული პერიოდის მიწურულს მასობრივი გადაშენება ხდება, ხოლო მეზოზოური ერის დასაწყისიდან მრავალფეროვნების (წყვეტილი) ზრდა იწყება და კაინოზოურ ერაში ზრდის სიჩქარე მატულობს. ხმელეთის მცენარეების და ხერხემლიანების ისტორია მსგავსია, თუმცა მათი მრავალფეროვნება მეზოზოური ერის უმეტეს ნაწილში სტაბილური იყო. პლიოცენის პერიოდში ოჯახების და დაბალი რანგის ტაქსონების მრავალფეროვნება სიცოცხლის ისტორიის ძველ პერიოდთან შედარებით მაღალია.
3. გადაშენების „ფონური“ სიჩქარე (მასობრივ გადაშენებებს შორის) ფანეროზოულ დროში მცირდება, რისი მიზეზიც, სავარაუდოდ, გადაშენებას დაქვემდებარებული მაღალი რანგის ტაქსონების მანამდე გაქრობაა.
4. სიცოცხლის ისტორიაში ხუთი ძირითადი მასობრივი გადაშენება (ორდოვიკული, დევონური, პერმული, ტრიასული და ცარცის პერიოდის მიწურულის) და რამდენიმე შედარებით ნაკლებად ცნობილი გადაშენება მოხდა. ცარცის პერიოდის მიწურულს მრავალი ტაქსონის გადაშენება უზარმაზარი არამიწიერი სხეულის დედამიწასთან შეჯახებამ გამოიწვია. გადაშენებულ ტაქსონებს შორის იყვნენ ხმელეთის დინოზავრები. პერმული პერიოდის მიწურულს მომხდარი მსახვრალი გადაშენების ზუსტი მიზეზი ცნობილი არ არის, თუმცა სავარაუდოდ მიზეზი ვულკანის ამოფრქვევის შედეგად გამოდგენილი ლავის მიერ გამოწვეული გლობალური დათბობაა.
5. ტაქსონის მიერ მასობრივი გადაშენების გადატანის ალბათობა ფართო გეოგრაფიულ და ეკოლოგიურ გავრცელებაზე დამოკიდებული და არა „ჩვეულებრივ“ გარემო პირობებთან შეგუებაზე. მრავალი გადარჩენილი გენეალოგიური შტოს დივერსიფიკაციას სხვა ტაქსონების გადაშენებამ შეუწყო ხელი, რომლებიც მსგავს ადაპტაციურ მონებში ცხოვრობდნენ. ახლად დივერსიფიცირებული ჯგუფები ზოგჯერ პირდაპირი კონკურენციის გზით სხვა ტაქსონებს განდევნიან, თუმცა უკვე დაფუძნებული ტაქსონების ჩანაცვლება უმეტესად მათი გადაშენების შემდეგ ხდება.
6. დროთა განმავლობაში მრავალფეროვნების ზრდა ვაკანტურ ან არასრულად გამოყენებულ ეკოლოგიურ ნიშებთან („ეკოლოგიურ სივრცეებთან“) ადაპტაციის შედეგია, რაც უმეტესად საკვანძო ადაპტაციების ევოლუციის და პროვინციალურობის (სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონებში ბიოტის დივერსიფიკაციის) ზრდის შედეგია. ამ ორი ფაქტორის მოქმედების მიზეზი მეზოზოურ და კაინოზოურ ერებში კონტინენტების განცალკევება და მას შემდეგ კლიმატის განედური ცვალებადობა იყო. მრავალფეროვნების ზრდას სავარაუდოდ კოეგოლოგიაც უწყობს ხელს.
7. ტაქსონების გადაშენების და წარმოშობის სიჩქარე მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული. მრავალფეროვნება წონასწორობისკენ მიისწრაფის. წონასწორობა გეოლოგიურ დროში იცვლება, ვინაიდან კლიმატი და კონტინენტების განლაგება ცვალებადია და ორგანიზმები საცხოვრებელ ადგილებს და რესურსებს ახლებურად იყენებენ.
8. შემდგომი მასობრივი გადაშენება უპრეცედენტო მასშტაბის იქნება და უკვე დაწყებულია

**ტერმინები და ცნებები**

|  |                              |
|--|------------------------------|
| ადაპტაციური ზონა                       | ექსპონენციური ზრდა           |
| ფონური გადაშენება                      | დამფუძნებლის ჩანაცვლება      |
| ბიომრავალფეროვნება                     | საკვანძო ადაპტაცია           |
| კონკურენციული განდევნა                 | ლოგისტური ზრდა               |
| სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორი      | მასობრივი გადაშენება         |
| დივერსიფიკაციის სიჩქარე                | პროვინციალურობა              |
| მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული ფაქტორი | წითელი დედოფლის შიპოთეზა     |
| ეკოლოგიური სივრცე                      | სახეობათა განახლების სიჩქარე |

## ღამატიკოთი საკითხავი

მრავალფეროვნების ისტორიის მოკლე მიმოხილვა, რომელიც თქვენთვის სასარგებლო შეიძლება იყოს, შეგიძლიათ იხილოთ შემდეგ სტატიებში: P.W. Signor ("The geological history of diversity," *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 509-539, 1990) და M. J. Benton ("Diversification and extinction in the history of life," *Science* 268: 52-58, 1995). წიგნის ხელა მიმოხილვა ეკუთვნის: J. W. Valenine (ed.), *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution* (Princeton University Press, 1985), და D. Jablonski et al. (eds.), *Evolutionary paleobiology* (University of Chicago Press, 1996). ორგანიზმა მრავალი ჯგუფის დივერსიფიკაციის საკითხს ეხება შემდეგი წიგნი: P.D. Taylor and G. P. Larwood (Eds.), *Major evolutionary radiations* (Clarendon Press, Oxford, 1990). მასობრივი გადაშენებების საკითხი განხილულია: A. Hallam and P. B. Wignall's *Mass extinctions and their aftermath*, Oxford University Press, 1996) და M. J. Benton's *When life nearly died: The greatest mass extinction of all time* (Thames & Hudson, New York, 2003)

ბიომრავალფეროვნების მომავლის შესახებ დასაბუთებული და ინფორმაციით გაჯერებული წიგნია: E.O. Wilson's *The diversity of life* (W. W. Norton, New York, 1999). იგივე საკითხი უფრო აკადემიურად განხილულია წიგნში: *Principles of conservation biology*, edited by G. K. Meffe and C.R. Carroll (Sinauer Associates, Sunderland, M.A., 1997).

## ამოცანები და სადისკუსიო თემატიკა

1. განასხვავეთ მაღალი რანგის ტაქსონში სახეობების წარმოშობის სიჩქარე და დივერსიფიკაციის სიჩქარე. რა კავშირი შეიძლება ჰქონდეს ტაქსონში შემავალი სახეობების რაოდენობას, სახეობების გაჩენის სიჩქარეს და დივერსიფიკაციის სიჩქარეს?
2. რა ფაქტორები განაპირობებს ტაქსონებში გადაშენებული სახეობების განსხვავებულ რაოდენობას? მოიყვანეთ მეთოდები, რომელთა დახმარებით განსხვავებაზე ნამდვილად პასუხისმგებელი ფაქტორის გამოვლენა ხერხდება.
3. ერლიჩის და რეივენის (1964) თანახმად, მცენარეებით მკვებავი მწერების დიდი მრავალფეროვნების მიზეზი მცენარეებთან თანაევოლუციაა, ხოლო მიტერმა და სხვებმა (1988) დაამტკიცეს, რომ მცენარეებით მკვებავების ევოლუცია მწერების დივერსიფიკაციის გამრდილ სიჩქარესთან ასოცირდება. მიუხედავად ამისა, ნამარხებში მწერების ოჯახების რაოდენობის ზრდის სიჩქარე ყვავილოვანი მცენარეების ძლიერ დივერსიფიკაციასთან ერთად არ იზრდებოდა (Labandeira and Sepkoski 1993). მოიყვანეთ ჰიპოთეზა, რომელიც აშკარა წინააღმდეგობას განმარტავს და ამ ჰიპოთეზის შემოწმების მეთოდებიც მოიფიქრეთ.
4. დროთა განმავლობაში სახეობების რაოდენობის ზრდაზე პასუხისმგებელი ფაქტორია რესურსების მოხმარების მზარდი სპეციალიზაციის ევოლუცია, რის შედეგადაც სახეობების უფრო დიდი ნაწილი ახერხებს თანაარსებობას და რესურსების გადანაწილებას. მოიფიქრეთ მეთოდები რომელთა საშუალებით, ნამარხების ან შემორჩენილი ორგანიზმების გამოყენებით შეიძლება შემოწმდეს ჰიპოთეზა, რომ კლავდა შედგება ევოლუციური დროის განმავლობაში გამრდილი სპეციალიზაციის მქონე სახეობებისგან.
5. ზღვის უხერხემლოების რამდენიმე ტიპში ახალი რიგების სახით კლასიფიცირებული გენეალოგიური შტოები გვხვდებიან მეჩხერწყლიანი გარემოდან ამოღებულ ნამარხებში, ღრმა წყლებში კი თავისი არსებობის უფრო გვიან ეტაპზე გვხვდებიან (Jablonski and Bottjer 1990). რა განაპირობებს ამ მოვლენას? (მინიშნება: მეცნიერებს ეს მოვლენა სრულყოფილად არ აუხსნიათ, ამიტომ წარმოსახვა გამოიყენეთ.)
6. რა მეგავლენას ახდენს გლობალური დათბობა ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაზე? მხედველობაში მიიღეთ სხვადასხვა გეოგრაფიული რეგიონის განსხვავებული კლიმატი, ზღვის დონე, სახეობათა გეოგრაფიული არეალი, სახეობების მიერ გარემოს ცვლილებასთან ადაპტაციის შესაძლებლობა და გადაშენების შესაძლო მიზეზები (See Walther et al. 2002; Parmesan and Yohe 2003.)

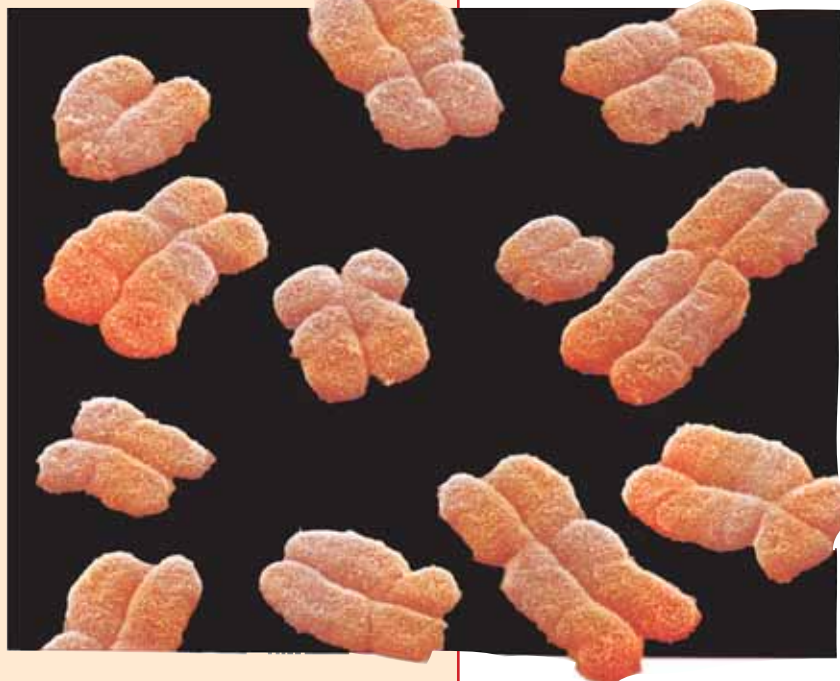


# გენეტიკური სვალეზადობის საფუძველი

# 8

მეცნიერების ისტორიაში ერთ-ერთი ყველაზე ღირსშესანიშნავი მოვლენაა 2001 წლის თებერვალში ერთდროულად გამოქვეყნებული ორი ნაშრომი. ნაშრომებში აღწერილია ადამიანის გენომის სრული სექვენირების (გაშიფვრის) შედეგები. ერთი ნაშრომი გამოაქვეყნა ადამიანის გენომის სექვენირების საერთაშორისო კონსორციუმმა (2001), მეორე კი კერძო კომპანიამ (Venter et al. 2001). გამ ნაშრომებში გამოქვეყნებული გენომის გაშიფვრის მონაცემები მაინც არ არის სრულყოფილი, და მრავალი გაშიფრული გენის თანმიმდევრობების ფუნქცია არ არის ცნობილი. თუმცა ეს მონაცემები ადამიანის გენომის და მისი ევოლუციური ისტორიის შესახებ მნიშვნელოვან ინფორმაციას გვანვლის.

დღესდღეობით ასზე მეტი სახეობის დნმ-ის თანმიმდევრობები სრულიად არის გაშიფრული. ამ სახეობებს შორის არიან *Arabidopsis thaliana* (ზოგჯერ მღოგვის ბალახად წოდებული), დროზოფილა *Drosophila melanogaster*, ნემატოდა *Caenorhabditis elegans*, სოკო *Saccharomyces cerevisiae* და ბაქტერია *Escherichia coli*, ასევე რამდენიმე სხვა ბაქტერია, ვირუსი და არქეა. თანმიმდევრობების შედარება ევოლუციის ისტორიისა და პროცესების შესახებ უპრეცედენტოდ დიდი მოცულობის ინფორმაციას გვანვლის. თანმიმდევრობათა შორის განსხვავებების და აქედან გამომდინარე, ორგანიზმთა ფენოტიპური განსხვავებების ჩამოყალიბების მიზეზების გააზრება მუტაციის პროცესიდან იწყება.



ადამიანის ქრომოსომები. ელექტრონულ ფოტოსურათზე ნაჩვენებია ადამიანის ქრომოსომები რეპლიკაციის შემდეგ. ცენტრომერებთან გაერთიანებული ქრომატიდების იდენტური წყვილებით. ევოლუციური ცვლილებების საფუძველს წარმოქმნის თითოეული ქრომოსომის ათასობით გენის მუტაცია და რეკომბინაცია (Photo © Andrew Syred/Photo Researchers, Inc.)

თითოეული ჩვენთაგანი სულ მცირე 300 ახალი მუტაციით იბადება და სწორედ ამიტომ განსხვავდება ჩვენი დნმ მშობლების დნმ-სგან. სულ მცირე ერთი ან ორი მუტაცია პოტენციურად საზიანოა, განსაკუთრებით თუ მუტაცია ჰომოზიგოტურია (გენის ორივე ასლზე არსებობს). მეცნიერებმა ადამიანთა დაახლოებით 4500 განსხვავებული გენი აღწერეს, რომელთა მუტაციური ფორმა მემკვიდრეობით დაავადებებს ან დეფექტებს იწვევს. მომავალში კიდევ ათასობით ამგვარი გენის გამოვლენა მოხერხდება.

ჩვენ მუტაციის უარყოფით მხარეზე ვისაუბრეთ. ამ თემას ისევ დავუბრუნდებით. თუმცა ამ თავის დიდი ნაწილი მუტაციის მიერ ევოლუციაში შესრულებულ დადებით როლს მიეძღვნება. ყველა გენი, დნმ-ის ყველა ვარიანტი, სახეობის ყოველი თვისება და თავად სახეობა მუტაციური პროცესების წყალობით არსებობს. მუტაციის როლი ევოლუციაში არ აღემატება სანვავის როლს მანქანის ძრავაში. თუმცა სანვავიც აუცილებელია მანქანის მოძრაობისთვის. მუტაცია ევოლუციის ერთ-ერთი აუცილებელი პირობაა. მუტაცია ფუნდამენტურ ფუნქციას ასრულებს, ამიტომ ევოლუციის მიზნების ანალიზს სწორედ მისი აღწერით ვინწყებთ.

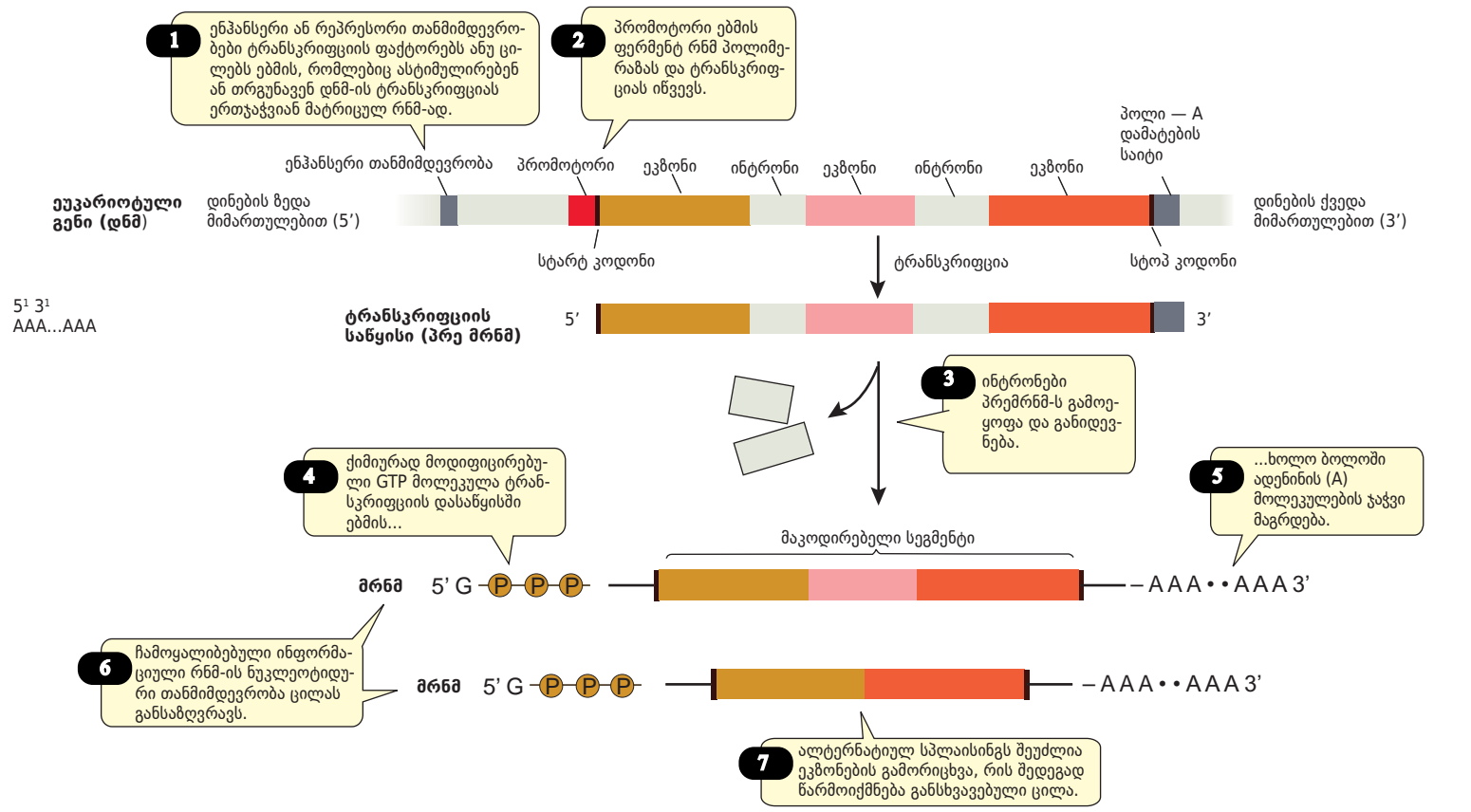
**სურ. 8.1.** ეუკარიოტული გენი, მისი ტრანსკრიფციის საწყისი პროდუქტი (პრემრნ) და მომწიფებული პროდუქტი მრნმ (ინფორმაციული ან მატრიცული რნმ). ტრანსკრიფციის მარეგულირებელი ცილები ებმის ენჰანსერ (გამაძლიერებელ) ან რეპრესორ თანმიმდევრობებს, ამ სურათზე ისინი ნაჩვენებია მაკოდირებული თანმიმდევრობების 5'-დან 3'-ის (დინების) მიმართულებით. ტრანსკრიფცია მიმდინარეობს 5'-დან 3'-ის მიმართულებით. ამ დროს ხდება ინტრონების გადაწერა (ტრანსკრიფცია), მაგრამ ამავე დროს ხდება მათი პრემრნ-დან სპლაისინგი და ამოვარდნა. ჩამოყალიბებული (მზა) მრნმ-ის მაკოდირებელი სეგმენტები შეესაბამება გენის ეკზონს. ზოგ გენში ალტერნატიული სპლაისინგის შედეგად წარმოიქმნება რამდენიმე განსხვავებული მრნმ.

**გენები და გენოები**

ჩვენ მუტაციის აღწერას მოლეკულურ დონეზე ვინწყებთ, თუმცა მანამდე გენეტიკურ მასალას და მის შემადგენლობას მიმოვიხილავთ.

ორგანიზმთა გენოები, (თუ არ ჩავთვლით რამდენიმე ვირუსს, რომლის გენეტიკური ნივთიერება რნმ-ია (რიბონუკლეინის მჟავა)), დნმ-ისგან (დეოქსირიბონუკლეინის მჟავისგან) შედგება. დნმ შედგება ნუკლეოტიდების ფუძე წყვილების თანმიმდევრობისგან, ხოლო თავად ფუძე წყვილები პურინისგან (A ადენინი ან G გუანინი) და პირიმიდინისგან (T ტიმინი ან C ციტოზინი) შედგება. *Drosophila melanogaster*-ის ჰაპლოიდური (გამეტური) გენომი  $1,5 \times 10^8$  ფუძე წყვილს შეიცავს, ხოლო ადამიანის გენომის F ფუძე წყვილების რაოდენობა არის  $3,2 \times 10^9$  (3,2 მილიარდი). დნმ-ის შემცველობა ორგანიზმებში მკვეთრად განსხვავებულია. განსხვავება ზოგჯერ ასტერადია. მაგალითად, სალამანდრას ზოგიერთ სახეობაში დნმ-ის რაოდენობა ადამიანთან შედარებით 1000-ჯერ მეტია. ერთჯერადიანი *Amoeba dubia* პროტისტის გენომის ზომა ადამიანის გენომის ზომას 200-ჯერ აღემატება!

თითოეული ქრომოსომა დნმ-ის ერთ გრძელ, ხშირად მჭიდროდ დახვეულ მოლეკულას ატარებს, რომლის სხვადასხვა ნაწილებში სხვადასხვა გენებია განლაგებული. **გენი**, როგორც წესი, დნმ-ს თანმიმდევრობის



ბას ნიშნავს, რომლის ტრანსკრიფცია (გადაწერა) რნმ-ში ხდება, ხოლო არატრანსკრიბირებადი რეგიონები სხვა რეგიონებთან ერთად ამ ტრანსკრიფციას არეგულირებს. ტერმინი **ლოკუსი** ეხება ქრომოსომის ადგილს, რომელსაც ერთი გენი იკავებს. მაგრამ ხშირად ამ ტერმინს გენის მიმართ ხმარობენ. ადამიანის გენომში შემავალი ათასობით გენი რიბოსომულ და სატრანსპორტო რნმ-ს აკოდირებს, (ინფორმაციის გადათარგმნა, რომელსაც რნმ-ი და სატრნმ-ი შეიცავენ, არ ხდება ცილების შესაქმნელად). ცილების მაკოდირებელი გენების რაოდენობა *Arabidopsis*-ში დაახლოებით 26000-ია, *Saccharomyces*-ში — 6000, *Drosophila*-ში — 13000, ხოლო თავგებსა და ადამიანებში — 30000.

ცილების მაკოდირებელი გენების ერთი ჯაჭვის ტრანსკრიფცია რნმ-ში ხდება და ეს პროცესი **კონტროლის რეგიონების** მიერ რეგულირდება. კონტროლის რეგიონი წარმოადგენს არატრანსკრიბირებად თანმიმდევრობებს (ენჰანსერები – გენი მოდიფიკატორები და რეპრესორები), რომელთაც სხვა გენების მიერ სინთეზირებული მარეგულირებელი ცილები ებმის. გენს მრავალი განსხვავებული ენჰანსერი თანმიმდევრობა შეიძლება ჰქონდეს. ეუკარიოტებში გენის ტრანსკრიბირებადი თანმიმდევრობა შედგება მაკოდირებელი რეგიონებისგან (ეკზონები), რომლებიც ერთმანეთისგან განცალკევებულია არამაკოდირებელი (ინტრონების) რეგიონებით (სურ. 8.1). საშუალოდ ადამიანის გენი მაკოდირებელი თანმიმდევრობის 1340 ფუძე წყვილს შეიცავს (რომლებიც 445 ამინომჟავას აკოდირებენ). ის დაყოფილია 8,8 ეკზონად, რომლებსაც ერთმანეთისგან აცალკევებს ინტრონების 3365 ფუძე წყვილი. გენის ტრანსკრიფციის შემდეგ ეკზონებიდან ტრანსკრიბირებული ინფორმაციის მატარებელი პორციები თავსდება ინფორმაციულ რნმ-ში. ეს ხდება ინფორმაციის მატარებელი იმ პორციების სპლაისინგის შედეგად, რომელთა ტრანსკრიფცია ინტრონებიდან მოხდა. ალტერნატიული სპლაისინგი, (რომლის შედეგად მზა რნმ შეესაბამება ეკზონების ცვალეხად რაოდენობას), გამოიხატება იმაში, რომ რამდენიმე ცილას ერთი გენი აკოდირებს. ადამიანის გენების სულ მცირე 35% ალტერნატიულ სპლაისინგს გადის, ამიტომ ცილების შესაძლო რაოდენობა გენების რაოდენობას ბევრად აღემატება.

რიბოსომების, ენზიმების და სატრანსპორტო რნმ-ების მოქმედებების შედეგად ხდება ინფორმაციული რნმ-ის გადათარგმნა ცილებში ან პოლიპეპტიდებში. ეს პროცესი **გენეტიკური კოდის** საფუძველზე მიმდინარეობს, სადაც ფუძეების ტრიპლედი (კოდონი) აკოდირებს კონკრეტული ამინომჟავის ადგილს მზარდ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში. რნმ-ის კოდი (სურ. 8.2) დნმ-ს კოდის კომპლემენტარულია და 4<sup>3</sup>=64 კოდონისგან შედგება. ისინი მხოლოდ 20 ამინომჟავას აკოდირებენ. ამინომჟავები 8.1 ცხრილშია ჩამოთვლილი და გარკვეული ბიოქიმიური თვისებების მიხედვით არის დაჯგუფებული. ეს თვისებები ცილების ევოლუციაზე აისახება და ამ საკითხს მე-19 თავში დავუბრუნდებით.

ამინომჟავების უმეტესობის კოდირება ორი ან მეტი სინონიმური კოდონის მეშვეობით ხდება. კოდონის მესამე პოზიცია ყველაზე „გადაგვარებულია, ანუ ნაკლებად მნიშვნელოვანია. მაგალითად, ოთხივე CC-კოდონი (CCU, CCC, CCA, CCG) პროლინს აკოდირებს. მეორე პოზიცია ყველაზე ნაკლებად გადაგვარებულია. ამ პოზიციაზე ერთი ფუძის მეორეთი ჩანაცვლება ცილაში ამინომჟავების ჩანაცვლებას იწვევს. 64 კოდონიდან სამი «სტოპ» („ჯაჭვის ბოლოს“) სიგნალია და ტრანსლაციას წყვეტს. სხვა ოთხი კოდონის მესამე პოზიციაზე მომხდარმა ჩანაცვლებამ შეიძლება «სტოპ» კოდონის წარმოქმნა გამოიწვიოს, რომელიც არასრულ, ხშირად უფუნქციო ცილის კოდირებას აწარმოებს.

გენეტიკური კოდი უნივერსალურია. გასაოცარია, მაგრამ ის საკმაოდ მსგავსია ვირუსებში, ბაქტერიებში, ანანასებსა თუ ძუძუმწოვრებში. მეტიც, ამ განსხვავებულ ორგანიზმებში ტრანსკრიფციის და ტრანსლაციის მექანიზმები ერთნაირია. მაგალითად ზღვის ზღარბის დნმ-ის, ან ინფორმაციული რნმ-ის ცილებად გადათარგმნა ხდება იმ შემთხვევაშიც, თუ ისინი ბაყაყის დნმ-ში ან რნმ-შია შეტანილი. K გენეტიკური კოდის ასეთი ერთგვარონება მარცვლოვანი მცენარეების გენეტიკური ინჟინერიის საფუძველია. გენეტიკური ინჟინერიის გამოყენების დროს იმ ბაქტერიის გენის შეტანა ხდება მცენარეების გენებში, რომელიც ბუნებრივ ინსექციტიდებს აკოდირებს.

ეუკარიოტებში დნმ-ის უმეტეს ნაწილს აშკარა ფუნქცია არ გააჩნია. დღეს ითვლება, რომ ადამიანის გენომის მხოლოდ 28%-ის ტრანსკრიფცია ხდება. გენომის მეტი ნაწილი ინტრონებისგან შედგება, ასე რომ გე-

**სურ. 8.2.** გენეტიკური კოდი, რომელიც ინფორმაციულ რნმ-ში მუშაობს. 64 კოდონიდან სამი «სტოპ» (ჯაჭვის ბოლო) სიგნალის ფუნქციას ასრულებს. სხვა კოდონები ცილებში აღმოჩენილ 20 ამინომჟავას აკოდირებს. მრავალი კოდონი, (განსაკუთრებით მხოლოდ მესამე პოზიციით განსხვავებული კოდონები სინონიმურია. ამინომჟავების სამ ასოიანი აბრევიატურები 8.1 ცხრილშია მოყვანილი. იგივე ცხრილში ტრიპლეტების ფერთა კოდირებაა განმარტებული.)

მეორე ნუკლეოტიდი

|   | U         | C         | A              | G              |                  |
|---|-----------|-----------|----------------|----------------|------------------|
| U | UUU } ფე  | UCU } სერ | UAU } ტირ      | UGU } ციზ      | U<br>C<br>A<br>G |
|   | UUC } ფე  | UCC } სერ | UAC } ტირ      | UGC } ციზ      |                  |
|   | UUA } ლეუ | UCA } სერ | UAA } სტოპ ტრზ | UGA } სტოპ ტრზ |                  |
| C | CUU } ლეუ | CCU } პრო | CAU } პის      | CGU } არგ      | U<br>C<br>A<br>G |
|   | CUC } ლეუ | CCC } პრო | CAC } პის      | CGC } არგ      |                  |
|   | CUA } ლეუ | CCA } პრო | CAA } გლნ      | C GA } არგ     |                  |
| A | AUU } ილე | ACU } თრ  | AAU } ასნ      | AGU } სერ      | U<br>C<br>A<br>G |
|   | AUC } ილე | ACC } თრ  | AAC } ასნ      | AGC } სერ      |                  |
|   | AUA } მეტ | ACA } თრ  | AAA } ლიზ      | AGA } არგ      |                  |
| G | GUU } ვალ | GCU } ალა | GAU } ასპ      | G GU } გლი     | U<br>C<br>A<br>G |
|   | GUC } ვალ | GCC } ალა | GAC } ასპ      | G GC } გლი     |                  |
|   | GUA } ვალ | GCA } ალა | GAA } გლე      | G GA } გლი     |                  |
|   | GUG } ვალ | GCG } ალა | GAG } გლე      | G GG } გლი     |                  |

პირველი ნუკლეოტიდი

მესამე ნუკლეოტიდი

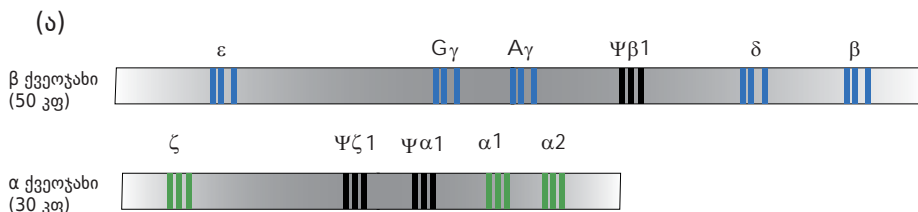


**ცხრილი 8.1. ამინომჟავები**

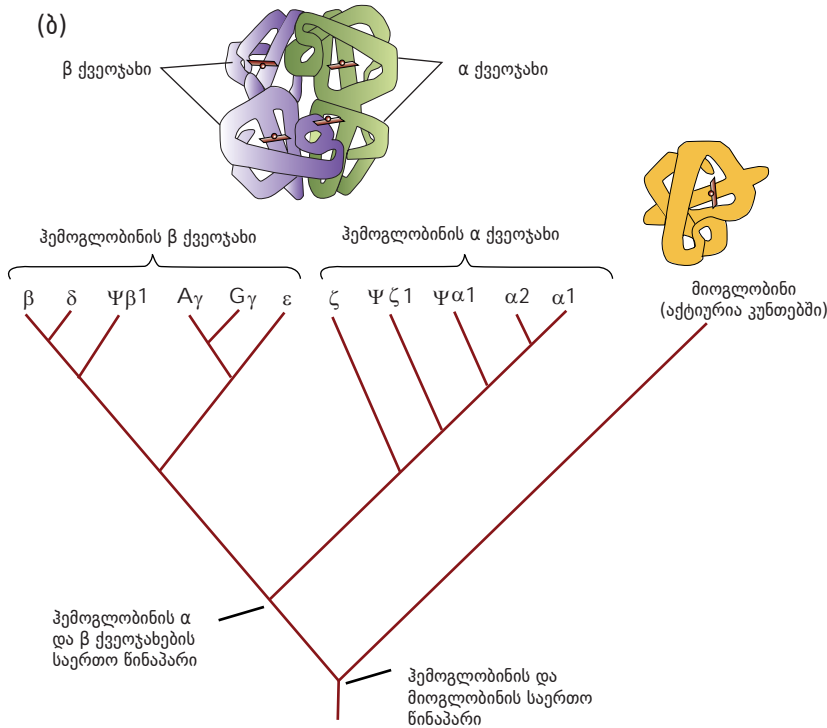
| ამინომჟავა   | აბრევიატურა<br>(ერთი ასო)       | აბრევიატურა<br>(სამი ასო)  | ბიოქიმიური თვისებები<br>ასახავენ ცილის აგებულებას   |
|--|---------------------------------|--|---|
| <b>პოლარული, დამუხტული</b><br>დადებითად დამუხტული (ფუძე)<br>არგინინი<br>ჰისტიდინი<br>ლიზინი<br>უარყოფითად დამუხტული (მჟავური)<br>ასპარაგინის მჟავა<br>გლუტამინის მჟავა | R<br>H<br>K<br>D<br>E           | Arg არგ<br>His ჰის<br>Lys ლიზ<br>Asp ასპ<br>Glu გლუ                      | ელექტრულად დამუხტული გვერდითი ჯაჭვები წყალს (არიან ჰიდროფილურები) და სანინაალმდეგოდ დამუხტულ იონებს იზიდავენ  |
| <b>პოლარული, დაუმუხტავი</b><br>სერინი<br>თრეონინი<br>ასპარაგინი<br>გლუტამინი<br>ტიროზინი   | S<br>T<br>N<br>Q<br>Y           | Ser სერ<br>Thr თრ<br>Asn ასან<br>Gln გლნ<br>Tyr ტირ                      | დაუმუხტავი, პოლარულ-ლი, გვერდითი ჯაჭვები წყალთან და სხვა პოლარულ ან დამუხტულ ნივთიერებებთან ერთად წყალბადის სუსტ ბმებს ქმნის; უმეტესად ჰიდროფილურია   |
| <b>არაპოლარული</b><br>ალანინი<br>ფენილალანინი<br>ლეიცინი<br>იზოლეიცინი<br>მეთიონინი<br>ტრიპტოფანი<br>ვალინი  | A<br>F<br>L<br>I<br>M<br>W<br>V | Ala ალა<br>Phe ფე<br>Leu ლეუ<br>Ile ილე<br>Met მეთ<br>Trp ტრპ<br>Val ვალ | არაპოლარული, ნახშირ-წყალბადის გვერდითი ჯაჭვები (ჰიდროფობური) ცილის ცენტრთან ჯგუფდება და უჯრედის ციტოპლაზმის წყლიან გარემოს შორდება  |
| <b>განსაკუთრებული შემთხვევები</b><br>გლიცინი<br>პროლინი<br>ცისტეინი  | G<br>P<br>C                     | Gly გლი<br>Pro პრო<br>Cys ცის  | უმცირესი ამინომჟავა; გვერდითი ჯაჭვი წარმოდგენილია წყალბადის ერთი ატომით მოდიფიცირებული ამინო ჯგუფი „რგოლი“, ზღუდავს წყალბადურ ბმებს და როტაციულ (ბრუნვით) შესაძლებლობებს. შეუძლია დისულფიდური ბმების შექმნა სხვა ცისტეინთან |

ნომის 5%-ზე (ზოგადად დათვლილი) ნაკლები ცილებს აკოდირებს. ადამიანის გენომის სულ მცირე 45% განმეორებადი თანმიმდევრობებისგან შედგება. გენომში თითქმის 4,3 მილიონი განმეორებადი ელემენტი, მათ შორის არიან **განმეორებადი თანმიმდევრობები**. ყოველი მათგანი რამდენიმე ფუძე წყვილისგან შედგება. ამგვარი თანმიმდევრობებია **მიკროსატელიტები, ტანდემური განმეორებები** (აქ შედიან მოკლე თანმიმდევრობების კლასტერები, რომლებიც ზოგიერთ სახეობაში 2 მილიარდჯერ მეორდება), 100-400 ფუძე წყვილისგან შემდგარი მოკლე, გაბნეული განმეორებები, 5 კილოფუძის (კილოფუძე ტოლია 1000 ფუძე წყვილის) ტოლი გრძელი გაბნეული განმეორებები და ღნმ-ის ტრანსპოზონები. უკანასკნელი სამი კატეგორიის ელემენტებს ახლა, ან მომავალში შეუძლიათ განვლონ (ან უკვე გაიარეს) ფორმირების პროცესი **ტრანსპოზიციის** საშუალებით. ეს არის პროცესი, როცა აშენებული ასლები ჯდება გენომის ახალ ადგილებში. ღნმ-ის თანმიმდევრობებს, რომლებმაც შეუძლიათ ტრანსპოზიცია, **ტრანსპოზიციურ ელემენტებს (ტე)** ეძახიან.

მრავალი ცილის მკოდირებელი გენი (შესაძლოა ადამიანის გენომის სულ მცირე 40%) **გენების ოჯახის** წევრია. გენების ოჯახი მსგავსი თანმიმდევრობების და ნათესაური ფუნქციების მქონე გენების ჯგუფია. მაგალითად, ადამიანის ჰემოგლობინის გენების ოჯახი a და b ქვეოჯახებს შეიცავს, რომლებიც სხვადასხვა ქრომოსომებზე მდებარეობენ (სურ. 8.3). a და b განსხვავებული პოლიპეპტიდების კომბინაციის შედეგად წარმოიქმნება ჰემოგლობინის განსხვავებული ფორმები ადამიანის დაბადებამდე, და დაბადების შემდეგ. a და b ქვეოჯახები ჰემოგლობინის **ფსევდოგენებსაც** აერთიანებს. ფსევდოგენები არის თანმიმდევრობები, რომლებიც გვანან ფუნქციონალურ გენებს, მაგრამ მათში ფუძე წყვილების საიტების (ადგილების) რიცხვი განსხვავებულია და მათი ტრანსკრიფცია არ ხდება, ვინაიდან ისინი შეიცავენ ინტერნულ „ჩ.“ კოდონებს. გენების ოჯახები განმეორებადი თანმიმდევრობების მაგალითია, რომლებიც დროთა განმავლობაში დივერსიფიცირდება. გენების ზოგიერთ ოჯახში 1000-ზე მეტი ფუნქციონალური წევრი შედის. ამის მაგალითია ძუძუმწოვრების მხედველობითი რეცეპტორების გენების ოჯახი.



**სურ. 8.3.** ადამიანის ჰემოგლობინის გენების ოჯახი სხვადასხვა ქრომოსომაზე განლაგებული  $\alpha$  (მწვანე) და  $\beta$  (ლურჯი) ქვეოჯახებისგან შედგება. (ა) თითოეული ფუნქციონალური გენი სამი ხაზითაა აღნიშნული, რაც მის სამ ეგზონს ასახავს. ფსევდოგენები აღნიშნულია ყ სიმბოლოთი. (ბ) გენების ხე ჰემოგლობინის გენების ოჯახისთვის. მიოგლობინი გარეჯგუფია. მიოგლობინი ერთი ცილოვანი ერთეულისგან შედგება. ჰემოგლობინის ცილა (რომელიც შედის სისხლის წითელი უჯრედების შემადგენლობაში და ჟანგბადი გადააქვს) ოთხი ქვეერთეულისგან შედგება. ორ-ორი ერთეული  $\alpha$  და  $\beta$  ქვეოჯახებს ეკუთვნის (ა after Lewin 1985; ბ after Hartwell et al. 2000.)



**გენის მუტაცია**

სიტყვა **მუტაცია** ერთდროულად გენების ან ქრომოსომის და მათი პროდუქტის ცვლილების პროცესს, და გენის ან ქრომოსომის შეცვლილ მდგომარეობას ნიშნავს. სიტყვის ხმარებისას მისი მნიშვნელობა, როგორც წესი, ნათელია.

მოლეკულური გენეტიკის ჩამოყალიბებამდე მუტაცია ფენოტიპურ თვისებაზე მოხდენილი გავლენით დგინდებოდა. ეს ნიშნავდა, რომ მუტაცია არის ახლად მომხდარი ცვლილება ორგანიზმის მორფოლოგიაში, სიცოცხლისუნარიანობაში, ქცევაში ან რაიმე სხვა თვისებაში, რომელიც მემკვიდრეობითია და მისი დარუკება ქრომოსომის სპეციფიკურ ლოკუსზე არის შესაძლებელი. ფენოტიპზე მოხდენილი ზეგავლენის მიხედვით მუტაციების აღმოჩენა, დახასიათება და დასათაურება დღესაც მიმდინარეობს. აქედან გამომდინარე, ჩვენ „მუტაციას ვუწოდებთ გენის ცვლილებას ერთი ფორმიდან ანუ **ალელიდან** სხვა ფორმაზე. ალელების განსხვავება ფენოტიპური გამოვლენის მიხედვით ხდება. მოლეკულურ ბიოლოგიაში გენის მუტაცია დნმ-ის თანმიმდევრობის ცვლილებაა, რომელიც შეიძლება არ აისახოს ფენოტიპზე. დნმ-ის კონკრეტულ თანმიმდევრობას, რომელიც ერთი ან რამდენიმე მუტაციით განსხვავდება ჰომოლოგიური თანმიმდევრობისგან, **ჰაპლოტიპი** ეწოდება. ჩვენ ასევე ხშირად ვახსენებთ **გენეტიკურ მარკერებს**. ეს არის მუტაციები, რომელთა შენიშვნა შესაძლებელია, და რომლებსაც გენეტიკოსები იყენებენ ქრომოსომების ან გენების სპეციფიკური რეგიონების გამოსაცნობად.

მუტაციას მხოლოდ მაშინ აქვს ევოლუციური შედეგები, როდესაც ის შემდგომში წარმატებულ თაობებს გადაეცემა. სომატურ (უსქესო) უჯრედებში მომხდარი მუტაციები ზოგიერთ ცხოველსა და მცენარეში მემკვიდრეობითია. ეს ხდება ისეთ ორგანიზმებში, რომელთა რეპროდუქციული სტრუქტურები სომატური მერისტემებიდან ყალიბდება. მაგრამ თუ ჩანასახოვანი ხაზი სომატურ ქსოვილებს განვითარების ადრეულ სტადიაზე გამოეყოფა, მაშინ მუტაცია მემკვიდრეობითი მხოლოდ მაშინ იქნება, თუ ის ჩანასახოვანი ხაზის უჯრედებში მოხდება. მუტაცია უმეტესად დნმ-ის რეპლიკაციის დროს ხდება, ხოლო რეპლიკაცია უჯრედების დაყოფას ახ-

ლავს თან. ადამიანებში სპერმას ხუთჯერ მეტი ახალი მუტაცია გააჩნია, ვიდრე კვერცხუჯრედს, ვინაიდან ერთი ასაკის ადამიანების ჩანასახოვან ხაზში სპერმატოგენეზის დაწყებამდე უჯრედების მეტი დაყოფა ხდება, ვიდრე ოოგენეზის დაწყებამდე (Makova and Li 2002).

დნმ ფიზიკური და ქიმიური მოვლენების შედეგად ხშირად მიანდება და ამის შედეგად ფუძე წყვილების თანმიმდევრობა იცვლება. დნმ-ის პოლიმერაზა და „კორექტორი ფერმენტები ბევრ ასეთ ცვლილებას ასწორებს, თუმცა არა ყველას. ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა ასეთ ცვლილებებს ანუ მუტაციებს შეცდომად თვლის. ეს ნიშნავს, რომ მუტაციის პროცესი არ ითვლება ადაპტაციად, ის გამოუსწორებელი მიანის შედეგია (იხ. მე-17 თავი).

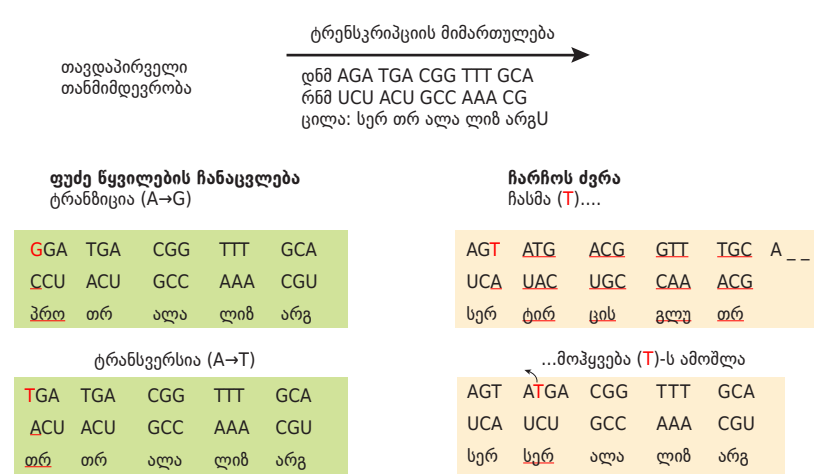
კონკრეტული მუტაცია ერთი ინდივიდის ორგანიზმის ერთ უჯრედში ხდება. თუ უჯრედი ჩანასახოვან ხაზში მდებარეობს, მაშინ შეიძლება მუტაციის მატარებელი ერთი, ან უფრო ხშირად რამდენიმე გამეტა შეიქმნას. ეს გამეტები შეიძლება რამდენიმე შთამომავალს მემკვიდრეობით გადაეცეს. ასეთ მუტანტურ „ჯგუფებს“ მნიშვნელოვანი ევოლუციური შედეგები შეიძლება ჰქონდეთ (Woodruff et al. 1996). თავდაპირველად მუტაცია სახეობის პოპულაციის ინდივიდების მცირე პროცენტულ რაოდენობას აქვს. თუ ბუნებრივი გადარჩევის ან გენების მიმოცვლის შედეგად ის ფიქსირდება (ანუ მისი მატარებელი თითქმის მთელი პოპულაცია ხდება), მაშინ მუტაციას **ჩანაცვლება** ეძახიან. მნიშვნელოვანია განვასხვავოთ მუტაცია, რომელიც სტანდარტულ თანმიმდევრობებთან შედარებით გენის შეცვლილ ფორმას წარმოადგენს, და ჩანაცვლება. მუტაციების უმეტესობა ჩანაცვლებებს არ ქმნის, ანუ მუტაცია არ არის ევოლუციის ეკვივალენტური.

**მუტაციის სახეობები**

**ნერტილოვანი მუტაცია.** დნმ-ის თანმიმდევრობის მუტაციური ცვლილება ძალიან ბევრია. უმარტივესი მუტაცია არის **ფუძე წყვილის ჩანაცვლება** (სურ. 8.4). კლასიკურ გენეტიკაში გენის ერთ ლოკუსზე მომხდარ მუტაციას **ნერტილოვანი მუტაცია** ეწოდება. თანამედროვე გაგებით ეს ტერმინი ერთი ფუძე წყვილის ჩანაცვლებას ნიშნავს. **ტრანზიციცია (გადასვლა)** პურინის პურინზე (A↔G) ან პირიმიდინის პირიმიდინზე (C↔T) ჩანაცვლებას ნიშნავს. რვა შესაძლებელი ტიპის **ტრანსვერსია** წარმოადგენს პურინის პირიმიდინით ან პირიქით (A ან G ↔ C ან T) ჩანაცვლებას. ამ ჩანაცვლების რვა სახეობა არსებობს.

მუტაციის ფენოტიპური შედეგად აქვს, თუ ის რიბოსომული ან სატრანსპორტო რნმ-ის მაკოდირებელ გენებში, გადაუთარგმნელ რეგულატორულ თანმიმდევრობებში (მაგალითად ენჰანსერებში), ან ცილის მაკოდირებელ რეგიონში ხდება. გენეტიკური კოდი ჭარბ მასალას მოიცავს. ამის გამო მაკოდირებელ რეგიონში მომხდარი მრავალი მუტაცია **სინონიმურია**. სინონიმურ მუტაციებს პოლიპეტიდის ან ცილის ამინომჟავურ თანმიმდევრობაზე გავლენა არა აქვთ. **არასინონიმური მუტაციები** ამინომჟავის ჩანაცვლებას იწვევს. მათ პოლიპეტიდის ან ცილის ფუნქციურ თვისებებზე ზოგჯერ მცირე ან ნულოვანი გავლენა აქვთ. აქედან გამომდინარე ისინი ფენოტიპზე არ აისახებიან. მართალია, ზოგჯერ მათ არსებითი შედეგები ახლავთ თან. მაგალითად, რნმ-ის GAA ტრიპლეტის GUA-ით ჩანაცვლება ცილის შემადგენლობაში გლუტამინის მჟავის ნაცვლად, ამინომჟავის ვალინის ჩასმას იწვევს. ადამიანებში ამგვარი მუტაცია ერითროციტის ნამგლისებრი უჯრედის ჰემოგლობინში არანორმალური (-ჰაჭვის გაჩენას იწვევს, რაც მრავალ ფენოტიპურ შედეგს განაპირობებს. ჰომოზიგოტებში ეს თვისება ლეტალურია (სასიკვდილო).

თუ დნმ-ის თანმიმდევრობაში ერთი ფუძე წყვილი ჯდება ან იქიდან იშლება, ტრიპლეტის ამოკითხვის ჩარჩო ერთი ნუკლეოტიდით იძვრება (გადაადგილდება). ეს ნიშნავს, რომ დინების ქვედა მიმართულებით (3'—5') ტრიპლეტები სხვა კოდონების სახით იკითხება და მათი გადათარგმნა სხვა ამინომჟავებად ხდება



**სურ. 8.4.** ნერტილოვანი მუტაციების ინფორმაციულ (მატრიცულ) რნმ-ებზე და ამინომჟავურ თანმიმდევრობებზე გეგავლენის მაგალითები. (ნაჩვენებია დნმ-ის მხოლოდ ტრანსკრიბირებადი ჯაჭვი). მარცხნივ გამოსახულ მართკუთხედებში ფუძე წყვილის ორი სახის ჩანაცვლება არის ნაჩვენები. ესენია ტრანზიციცია და ტრანსვერსია პირველი ფუძის პოზიციაზე. მარჯვნივ გამოსახულ მართკუთხედებში ნაჩვენებია გენეტიკური კოდის ჩარჩოს ძვრის მუტაციის ორი ტიპი.



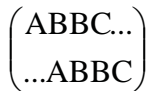
(სურ. 8.4). ამგვარი ჩასმა ან წაშლა **გენეტიკური კოდის ჩარჩოს ძვრის მუტაციას** იწვევს. როგორც წესი გენის, მკვეთრად შეცვლილი პროტეინი ვერ ფუნქციონირებს, თუმცა ამ განზოგადოებიდან გარკვეული გამონაკლისებიც არსებობს.

ჩარჩოს ძვრის მუტაციის დაახლოებით მსგავს მოვლენას **რეპლიკაციის შეპარვა** ეწოდება. ის ცვლის მიკროსატელიტებში მოკლე განმეორებების რაოდენობას. დნმ-ის ჯაჭვის მზარდი (3') ბოლო, რომელიც რეპლიკაციის განმავლობაში წარმოიქმნება, მატრიცულ ჯაჭვს გამოეყოფა და მარყუჟს ქმნის. ამიტომ მატრიციდან დასაკოპირებელი შემდეგი განმეორება ის განმეორება იქნება, რომელიც უკვე დაკოპირებული იყო. აქედან გამომდინარე, მზარდ ჯაჭვში ზედმეტი განმეორებები იქმნება. მიკროსატელიტების „ალელები“, რომელთა ასლების რაოდენობა განსხვავებულია, რეპლიკაციის შეპარვის შედეგად მაღალი სიჩქარით იზრდება რაოდენობაში.

**თანმიმდევრობის ცვლილება რეკომბინაციის შედეგად.** მეიოზის დროს მიმდინარე რეკომბინაცია ჰომოლოგიურ ქრომოსომებზე დნმ-ის თანმიმდევრობების ზუსტ განლაგებას ეფუძნება. როდესაც დნმ-ის ჰომოლოგიური თანმიმდევრობები ორი ან მეტი ფუძე წყვილით განსხვავდება, მათ შორის **ინტრაგენური რეკომბინაცია** დნმ-ის ახალი თანმიმდევრობების წარმოშობას იწვევს, ისევე, როგორც გენთა შორის კროსინგოვერი გენების ახალ კომბინაციებს ქმნის. დნმ-ის თანმიმდევრობებში ცვლილების მრავალ მაგალითს ვხვდებით, რომლებიც ხდება ინტრაგენური რეკომბინაციის შედეგად.

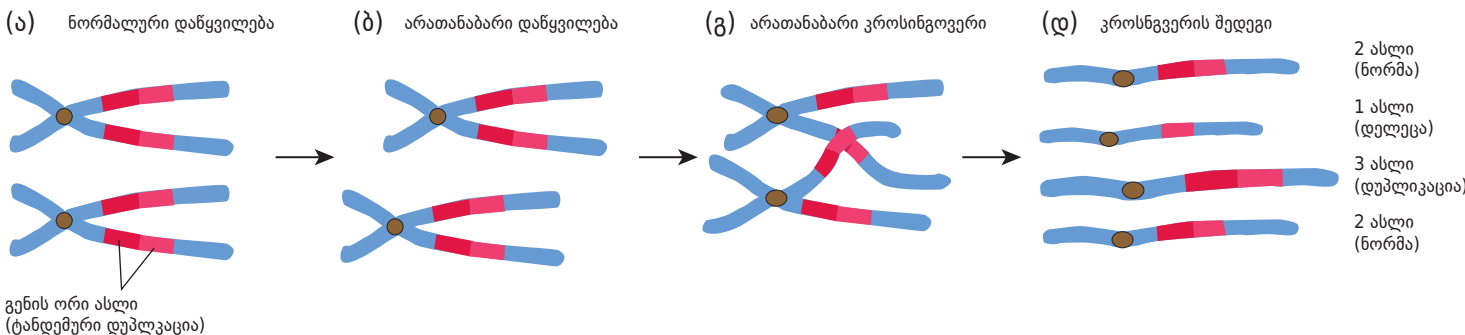
რეკომბინაცია სპეციფიური მუტაციური ფენომენის მიზეზია, რომელსაც გენების კონვერსია ეწოდება. ეს მოვლენა განსაკუთრებით კარგად სოკოებში არის შესწავლილი. ჰეტერომიგოტის გამეტებს საკუთარი ორი ალელი (A1, A2), 1:1 –თან შეფარებით უნდა ჰქონდეთ. პერიოდულად შეფარდება განსხვავებულია. მაგალითად ის 1:3 არის. ამ შემთხვევაში A1 ალელი A2 ალელით არის შეცვლილი და არა რაიმე სხვა ალელით, რომლის ფორმის მიღება მას მუტაციის შედეგად შეეძლო. ანუ A1 ალელი A2 ალელად არის გარდაქმნილი. ეს მოვლენა მაშინ ხდება, როდესაც ერთი ქრომოსომის დნმ-ის დაზიანებული ჯაჭვის შეკეთება ფერმენტების მიერ ხდება. ფერმენტები სვამენ ფუძეებს, რომლებიც დაზიანებული ჰომოლოგიური ქრომოსომის თანმიმდევრობების კომპლემენტარულია.

**არათანაბარი კროსინგოვერი** (არათანაბარი გაცვლა) ორ ჰომოლოგიურ თანმიმდევრობას ან ქრომოსომას შორის ხდება, როდესაც ისინი არ არიან ზუსტად თანაბარნი. ამ შემთხვევაში რეკომბინაცია, რეკომბინაციის ერთ პროტეინებზე **ტანდემურ დუპლიკაციას** იწვევს, ხოლო მეორეზე დელეციას (სურ. 8.5). შეცვლილი რეგიონის სიგრძე მერყეობს ერთი ფუძე წყვილის სიგრძიდან, ლოკუსების მოზრდილი ბლოკის სიგრძემდე (სემინტური დუპლიკაცია), რაც დამოკიდებულია ორ არათანაბარ ქრომოსომას შორის გაცვლების რაოდენობაზე. ყველაზე არათანაბარი კროსინგოვერი ხდება იმ თანმიმდევრობებს (მაგალითად, ABBC-ს) შორის, რომლებიც უკვე შეიცავენ ტანდემურ დუპლიკაციებს, ვინაიდან დუპლიკაციის რეგიონები „□□—††“ ფარგლებს გარეთ წყვილდება:

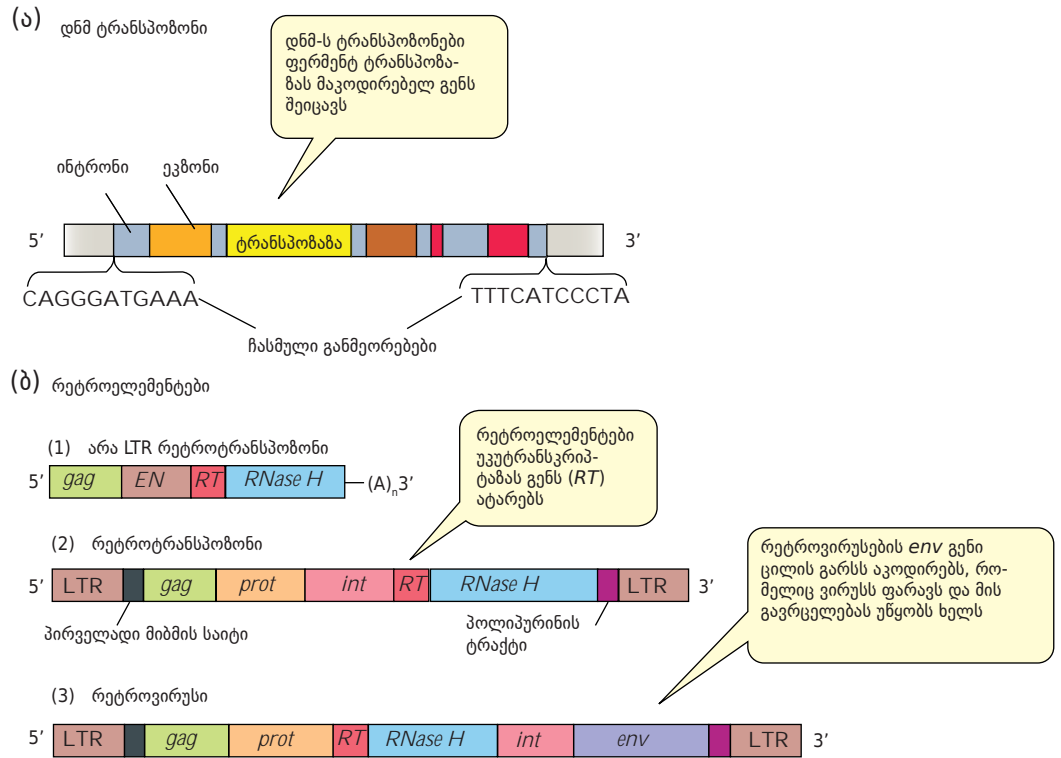


ამგვარი დაწყვილება შემდგომ დუპლიკაციას იწვევს (ABBBC). არათანაბარი კროსინგოვერი ის პროცესია, რომლის შედეგად არაფუნქციონალური თანმიმდევრობების ასლების ძალიან დიდი რაოდენობა წარმოიქმნება. ასეთი თანმიმდევრობებისგან შედგება ეუკარიოტების დნმ-ის მეტი ნაწილი. არათანაბარმა კროსინგოვერმა დასაბამი მისცა გენების მრავალი ოჯახის წარმოქმნას. მას ფუნქციონალური გენებისა თუ მთლიანი დნმ-ების ევოლუციაში ძალიან მნიშვნელოვანი როლი აქვს (იხ. მე-19 თავი).

**სურ. 8.5.** არათანაბარი კროსინგოვერი ყველაზე ხშირად ხდება მაშინ, როდესაც ორი განმეორებული გენი ან თანმიმდევრობა თავიანთ ჰომოლოგებთან არ არის გათანაბრებული. ამ შემთხვევაში კროსინგოვერი ერთ ქრომატიდაზე ერთ-ერთი თანმიმდევრობის დელეციას იწვევს, ხოლო სხვა ქრომატიდაზე თანმიმდევრობის დუპლიკაციას. აქედან გამომდინარე ამ თანმიმდევრობის სამ ასლს ვიღებთ. დუპლიკირებული თანმიმდევრობა გენის ან ერთი ნაწილის, ან რამდენიმე სრული გენის კოდირებას ახდენს (After Hartl and Jones 2001.)



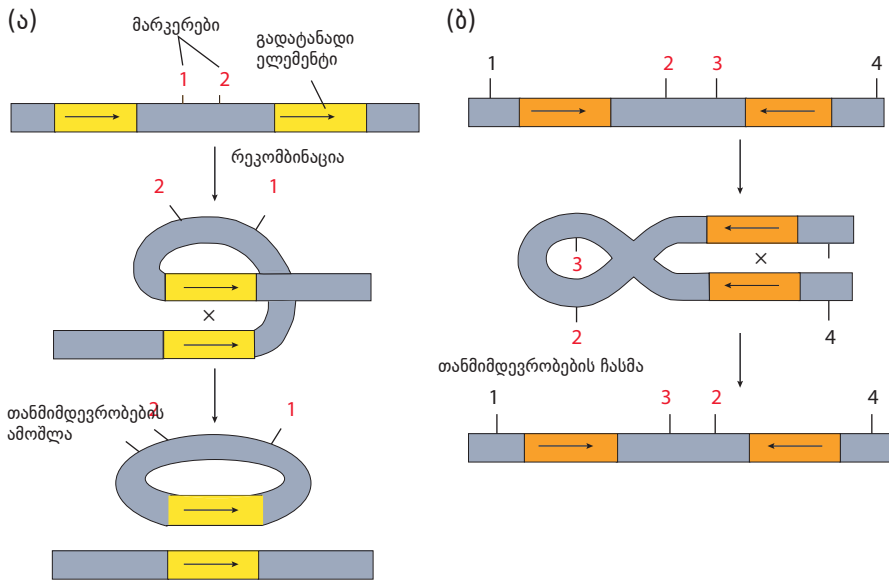
**სურ. 8.6.** გადატანადი ელემენტების რამდენიმე სახეობა. (ა) დნმ-ის გადატანადი ელემენტებს გვერდებზე აქვთ ჩასმული განმეორებები. ამგვარი ელემენტები აკოდირებენ რამდენიმე გენს და იმ გენსაც რომელიც აკოდირებს ფერმენტ ტრანსპოზიციის განსახორციელებლად არის საჭირო. (ბ) რეტროელემენტები უკუტრანსკრიპტაზას მაკოდირებელ გენს (*RT*) შეიცავს. უკუტრანსკრიპტაზა რნმ-ის ასლს დნმ-ში ტრანსკრიბირებს, ეს დნმ კი შემდეგ გენომში ჯდება. ნაჩვენებია რეტროელემენტების სამი სახეობა. (1) LTR-ის (LTR – long terminal repeats – გრძელი ტერმინალური განმეორებები) არ შემცველი რეტროტრანსპოზონი, რომელიც მოიცავს LINE-ს და არ გააჩნია გრძელი ტერმინალური განმეორებები. 2) რეტროტრანსპოზონები, როგორცაა  *copia Drosophila*-ში, მისი მსგავსია, თუმცა LTR-ები გააჩნიათ. 3) რეტროვირუსები ყველაზე რთული რეტროელემენტებია, იმ გენის (*env*) ჩათვლით, რომელიც აკოდირებს ცილის გარსს.



**გადატანადი ელემენტების მიერ გამოწვეული ცვლილებები.** გადატანადი ელემენტების უმეტესი ნაწილი ასლებს წარმოქმნის, რომლებსაც გენომის მრავალი ადგილიდან ნებისმიერ სხვა ადგილზე შეუძლიათ გადაადგილება. ზოგჯერ ამ ასლებს მათ სიახლოვეს განლაგებული გენებიც თან მიაქვთ. დნმ-ის ამგვარი თანმიმდევრობები იმ ფერმენტების, რომლებიც ასრულებენ ტრანსპოზიციას (მოძრაობას), მაკოდირებელ გენებს შეიცავს. გადატანადი ელემენტების (სურ. 8.6) რამდენიმე მაგალითია ინსერციის (ჩასმის) თანმიმდევრობები, რომლებიც მხოლოდ ტრანსპოზიციის გამომწვევ ფერმენტებს აკოდირებენ; ტრანსპოზონები, რომლებიც სხვა ფუნქციონალურ გენებსაც აკოდირებენ და რეტროელემენტები, მათ მიჰყავთ გენი, რომელიც ფერმენტ უკუტრანსკრიპტაზას აკოდირებს. რეტროელემენტების ტრანსკრიფცია თავდაპირველად ჯერ რნმ-ში ხდება. ის შემდგომ უკან დნმ-ის ასლში (აღნმ) (უკუტრანსკრიფცია) გადაწერება და გენომში ჯდება. ზოგიერთი რეტროელემენტი რეტროვირუსია (მათ შორის შიდსის გამომწვევი ვირუსი) რომლის რნმ-ის ასლებს შეუძლიათ უჯრედის საზღვრების გადაკვეთა. რეტროტრანსპოზონები [(რომლებშიც შედის ზოგი სიგრძეში განლაგებული ბირთვული ელემენტი, ანუ (LINE — long interspersed nuclear elements)], ზემოთ აღწერილის მსგავსი თვისებების მქონე რეტროელემენტებია, ოღონდ ისინი უჯრედის საზღვრებს არ კვეთენ და მათი კოპირება მასპინძელში, მხოლოდ უჯრედების დაყოფის შედეგად ხდება.

გადატანადი ელემენტები ხშირად ტოვებენ საიტს, სადაც ადრე მდებარეობდნენ, მაგრამ ამ საიტზე რჩება მათი თანმიმდევრობის ფრაგმენტები. ამ ფრაგმენტებით ვიგებთ ამ ელემენტების ყოფილი ადგილმდებარეობის შესახებ. ეს და მრავალი სხვა მტკიცებულება არსებობს, რომ გადატანად ელემენტებს დიდი ზეგავლენა აქვთ გენომებზე (Kazazian 2004; Bennetzen 2000):

- კოდირებულ რეგიონში ჩასმის შედეგად, ისინი მოქმედებენ ცილის ფუნქციაზე და როგორც წესი ანადგურებენ ფუნქციას იმით, რომ იწვევენ ჩარჩოს ძვრას ან ცვლიან სპლაისინგის თვისებებს;
- კონტროლის რეგიონებში ან მათთან ახლოს ჩასმისას მათ შეუძლიან ჩაერთონ ან შეცვალონ გენის ექსპრესია (გამოხატულება) (ე.ი. ტრანსკრიფციის დრო ან რაოდენობა);
- მასპინძელი გენების მუტაციის სიჩაქრეს მრდიან;
- მათ შეუძლიათ გამოიწვიონ გადაადგილებები მასპინძელის გენომში, რაც იმ რეკომბინაციის შედეგია, რომელიც ხდება სხვადასხვა საიტებზე ლოკალიზებული გადაადგილებადი ელემენტების ორ ასლს შორის (სურ. 8.7). ისევე, როგორც გენების ოჯახებს შორის მიმდინარე არათანაბარ კროსინგოვერს შეუძლია დუპლიკაციების და დელეციების წარმოქმნა, ასევე ამის გაკეთება შეუძლია რეკომბინაციას, რომელიც ხდება მრნმ-ის არაპრომოლოგიურ საიტებზე ლოკალიზებული გადატანადი ელემენტების ასლებს შორის. ერთი და იგივე პოლარობის თანმიმდევრობების მქონე გადატანადი ელემენტების ორ ასლს შორის რეკომბინაციას შეუძლია წაშალოს მათ შორის მდებარე რეგიონი, იმ დროს, როცა საპირისპირო პოლარობის ორ ასლს შორის



სურ. 8.7. გადატანადი ელემენტების ასლებს შორის რეკომბინაცია წაშლას (დელეციას) და ჩასმას (ინვერსიას) იწვევს. ისრების შემცველი მართკუთხედები გადატანად ელემენტებს ასახავს, ხოლო ისარის მიმართულება ფუძე წყვილების თანმიმდევრობების პოლარობას გვიჩვენებს. (ა) ორ პირდაპირ (ანუ იგივე პოლარობის მქონე) განმეორებას შორის რეკომბინაცია (x) ერთ განმეორებას ჭრის და ორ ასლს შორის თანმიმდევრობის წაშლას იწვევს. (ბ) ორ შებრუნებულ (სანიააღმდეგო პოლარობის მქონე) განმეორებას შორის რეკომბინაცია მათ შორის თანმიმდევრობას სვამს (After Lewin 1985.)

რეკომბინაციას შეუძლია მათ შორის რეგიონის ჩასმა;

- გადატანადი ელემენტები, რომლებიც უკუტრანსკრიპტაზას აკოდირებენ, ზოგჯერ დნმ-ის ასლებს (აღნმ) არა მხოლოდ საკუთარ რნმ-ში სვამენ, მაგრამ ასევე გენომში განლაგებული სხვა გენების რნმ-ის ტრანსკრიპტებში. ამ რნმ-ის აღნმ-ის ასლები (რეტროთანმიმდევრობები) გენომის სხვა ნაწილში განლაგებული წინაპარი გენის ეკზონებს მოგვაცვენებენ, მაგრამ კონტროლის რეგიონები და ინტრონები არ გააჩნიათ. რეტროთანმიმდევრობების უმეტესობა გარდაქმნილი ფსევდოგენებია და გენის ფუნქციონალურ პროდუქტს არ წარმოქმნის;
- გადატანადი ელემენტების რაოდენობა იზრდება ტრანსპოზიციის და არათანაბარი კროსინგოვერის შედეგად. მაშასადამე იზრდება გენომის ზომაც.

ასეთი გადატანადი ელემენტები იწვევენ ეფექტებს, რომლებსაც ისეთი ექსპერიმენტული ორგანიზმების პოპულაციებში ნახულობენ, როგორცაა სიმინდი (*Zea mays*) და *Drosophila melanogaster*. სხვადასხვა რეტროელემენტების ტრანსპოზიციის სიჩქარე *Drosophila*-ს ბუნებრივ ხაზში ერთ ასლზე  $10^{-5}$ -დან  $10^{-3}$ -დე მერყეობს და მუტაციის საგრძნობ სიჩქარეს განაპირობებს (Nuzhdin and Mackay 1994). გადატანადი ელემენტების მიერ გამოწვეული ყველა სახის ცვლილება ერთი და იგივე, ან სხვადასხვა სახეობის ორგანიზმების გენების და გენომების შედარების გზით დგინდება. მაგალითად, თავგებსა და ადამიანებში L1 (LINE1) რეტროტრანსპოზონების ჩასმას ავადმყოფობის გამომწვევი მრავალი მუტაცია ახლავს თან (Kazazian 2004), ხოლო *Petunia*-ის ორი სახეობის ყვავილების განსხვავებული ფერი ტრანსპოზონის ჩასმით და შემდგომი არასრული ამოკვეთით არის განპირობებული, რამაც ანთოციანის პიგმენტის წარმოების მაკონტროლებელი გენი გააუქმა (Quattrocchio et al. 1999).

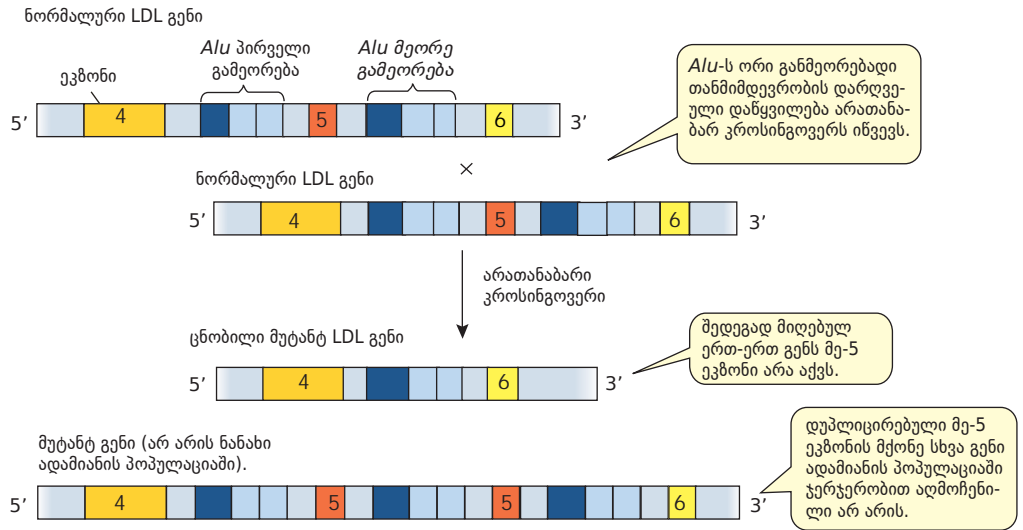
### მუტაციის მაგალითები

გენეტიკოსებმა როგორც ზოგადად ბუნების, ასევე მუტაციის ბუნების შესახებ უზარმაზარი ინფორმაცია მიიღეს ისეთი ორგანიზმების შესწავლის შედეგად, როგორებიც არიან *Drosophila* და *E. coli*. ადამიანის მრავალი მუტაციის დახასიათება მათ მიერ ჭანმრთელობაზე მოხდენილი ზეგავლენით ხდება. ამგვარი მუტაცია საკმაოდ იშვიათია. შესაძლებელია მისი შედარება გენების ნორმალურ ფორმებთან. ზოგჯერ ახლად გაჩენილი მუტაცია პაციენტის არც ერთ მშობელში არ გვხვდება.

ერთი ფუძე წყვილის ჩანაცვლება, ჩვენს მიერ უკვე აღწერილ, ნამგლისებრი უჯრედის ანემიას და ნაადრევ სქესობრივ მომწიფებას განაპირობებს. უკანასკნელ შემთხვევაში ლუტროპინის (ჰორმონის) რეცეპტორში ერთი ამინომჟავის შეცვლა სქესობრივი მომწიფების ნიშნებს 4 წლის ასაკის ბიჭებში აჩენს. ვინაიდან ცილის მრავალი სხვადასხვა ცვლილება იწვევს მისი ფუნქციების მოშლას, ამიტომ ერთი და იგივე ფენოტიპური გამოვლინება გენების სხვადასხვა მუტაციებით შეიძლება იყოს გამოწვეული. მაგალითად, ჩრდილოეთ ევროპაში 2500 დაბადებული ბავშვიდან ერთი კვდება ცისტოზური ფიბროზის გამო. ეს ავადმყოფობა გამოწვეულია გენის მუტაციით, რომელიც აკოდირებს ნატრიუმის არხის ცილას. ამგვარი მუტაციებიდან ყველაზე გავრცელებულია მე-3-ე ფუძე წყვილის ამოშლა, რაც ცილის ერთ ამინომჟავას შლის. სხვა გავრცელებული მუტაცია გარდაქმნის არგინინის კოდონს «სტოპ» კოდონად. კიდევ ერთი მუტაცია ცვლის სპაისინგს ისე, რომ ინფორმაციული რნმ-იდან ეკზონი იკარგება. ნატრიუმის არხის ცილის მაკოდირებელ გენში აღმოჩენილია ფუძე წყვილების



**სურ. 8.8.** ადამიანებში მუტირებული, ნაკლებად კონცენტრირებული ლიპოპროტეინის (LDL) გენი არ შეიცავს 5 ეკზონს. ითვლება რომ ეს მოხდა არათანაბარი კროსინგოვერის შედეგად გენის ორ ნორმალურ ასლს შორის, რაც თავის მხრივ მოხდა ინტრონებში ორი განმეორებადი თანმიმდევრობის (ლორჯი მართკუთხედების სახით გამოსახული *Alu*) დაწყვილების დარღვევის შედეგად. *D*-დანომრილი მართკუთხედები ეკზონებია (After Hobbs et al. 1986.)

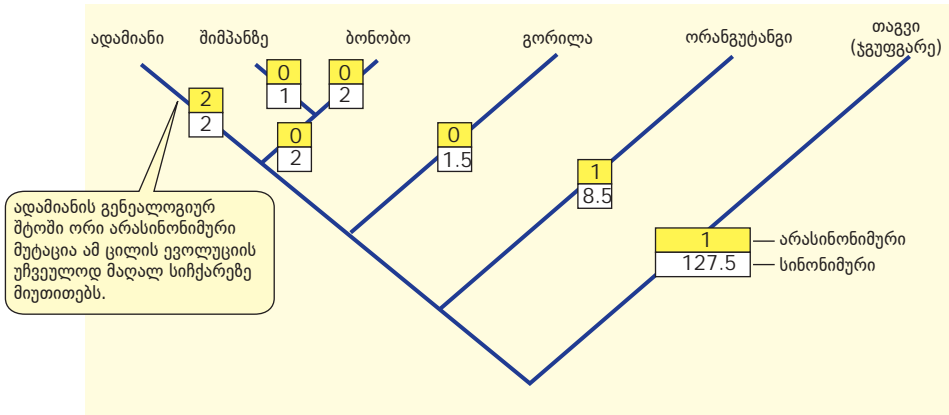


500 ჩანაცვლება. მათი უმეტესი ნაწილი როგორც ჩანს ასევე იწვევენ ავადმყოფობას (Zielenski and Tsui 1995). სხვადასხვა გენის, რომლებიც თვისების ნორმალურ გამოვლინებაზე არიან პასუხისმგებლები, მრავალი მუტაცია ფენოტიპურად მსგავსად ვლინდება. მაგალითად, რეტინიტის პიგმენტოზას (ბადურის გადაგვარებას) შეიძლება იწვევდეს ადამიანის ჰაპლოიდური გენომის 23 ქრომოსომიდან რვა ქრომოსომაზე განლაგებული გენების მუტაციები (Avisé 1998).

ჰემოფილიას იწვევს ორი სხვადასხვა გენის მუტაცია, რომლებიც აკოდირებენ სისხლის შემადღებელ ცილას. ორივე გენში, ფუძე წყვილების მრავალი სხვადასხვა ჩანაცვლება და ამის გარდა ჩარჩოს ძვრის გამომწვევი მცირე დელეციები და დუბლიკაციები, იწვევენ ამ ავადმყოფობას. ჰემოფილია-A-ს შემთხვევებიდან დაახლოებით 20% გამოწვეულია ერთ-ერთ გენში გრძელი თანმიმდევრობის ინვერსიით (Green et al. 1995). პანტიგტონის დაავადება, სასიკვდილო ნევროლოგიური დარღვევაა. ის ძირითადად შუა ხნის ადამიანებს ემართებათ. ამ ავადმყოფობას CAG თანმიმდევრობების განმეორებების ჭარბი რაოდენობა იწვევს. ნორმალურ გენში დაახლოებით 10-30 განმეორებაა, ხოლო მუტანტი გენი 75-ზე მეტ განმეორებას შეიცავს. (-ჰემოგლობინის მაკოდირებელ ორ, ერთმანეთის მიყოლებით განლაგებულ გენს შორის არათანაბარი კროსინგოვერი (იხ. სურ. 8.3) სამი ტანდემური ასლის (გაორება) და ერთი ასლის (წაშლა) მქონე გენის გაჩენას იწვევს. ერთ-ერთი ლოკუსის წაშლა (-თალასემიას იწვევს, რაც საკმაოდ ძლიერი ანემიაა. წაშლის კიდევ ერთი მაგალითია ლიპოპროტეინის ნაკლებად კონცენტრირებულ გენში მე-5 ეკზონის არარსებობა. ის ქოლესტერინის მაღალ დონეს იწვევს. ამ დელეციის წარმოქმნას მიაწვრენ არათანაბარ კროსინგოვერს. მას მოკლე, ხშირად განმეორებადი *Alu* თანმიმდევრობა უწყობს ხელს, რომელიც ამ გენის ინტრონში და გენომის მრავალ სხვა ადგილზეა განლაგებული (სურ. 8.8).

მოყვანილი მაგალითებიდან გამომდინარე, მუტაცია ცუდი სიახლეა. უმეტეს შემთხვევაში ეს მართლაც ასეა, მაგრამ არა ყოველთვის. სახეობათა გენომებში მრავალი დადებითი მუტაცია გვხვდება (ფიქსირდება). ამ შემთხვევაში ვამბობთ, რომ გენომი მოიცავს **ველური ტიპის**, ანუ ნორმალურ გენებს. მაგალითად, ინფორმაციული რნმ-იდან უკუტრანსკრიფციის შედეგად წარმოქმნილი გენების უმეტესობა არაფუნქციონალური ფსევდოგენია, თუმცა (სულ მცირე) ერთი მათგანი არის ადამიანის გენომის ფუნქციონალური წევრი. ფოსფოგლიცერატის კინაზას კოდირება ორი გენით ხდება. ერთი მათგანი განლაგებულია X ქრომოსომაზე და ნორმალურ მდგომარეობაში 11 ეკზონსა და 10 ინტრონს მოიცავს. მეორე გენი აუტოსომაზე გვხვდება, ინტრონები არა აქვს და წარმოიქმნება X-თან მიბმული გენისგან უკუტრანსკრიფციის შედეგად. ამ გენის გამოვლინება ხდება მხოლოდ კაცის სასქესო ჯირკვალის ქსოვილში, რომელიც ფუნქციონირების ახალ თვისებებს იძენს. აქედან გამომდინარეობს, რომ გენმა ახალი ფუნქციონალური როლი შეიძინა (see Li 1997).

ხშირად ბიოლოგები კონკრეტული თვისების ევოლუციაში მონაწილე გენებს ეძებენ. ამ შემთხვევაში ისინი ზემოთ აღწერილ, იშვიათ, საზიანო მუტაციებს იშველიებენ. ამგვარი მუტაციები შეიძლება იყოს იმ გენებში, რომლებიც მეცნიერებს აინტერესებთ, ანუ კანდიდატ გენებში. მაგალითად, იშვიათი მუტაცია ადამიანის FOXP2 გენში, (*forkhead box 2*, რომელიც აკოდირებს ტრანსკრიფციის ფაქტორს), მეტყველების მოშლას იწვევს. იანჟი ჟენგის (Zhang et al. 2002) და სვანტე პააბოს (Enard et al. 2002), მკვლევარების ორმა ჯგუფმა დამოუკიდებლად აღმოაჩინა, რომ ამ გენმა ადამიანის ევოლუციურ შტოში განიცადა ორი არასინონიმური (ამინომჟავის შემცვლელი) ჩანაცვლება ადამიანის და შიმპანზეს ევოლუციური შტოების დივერგენციის შემდეგ (7 მილიონ წელზე ნაკლები დრო). ეს არის ცილის ევოლუციის მოსალოდნელზე გაცილებით მეტი სიჩქარე, თუ გავითვალისწინებთ, რომ მხოლოდ ერთი ამგვარი ჩანაცვლება მოხდა ამ სახეობებსა და თავის შორის,



სურ. 8.9. Hominoidea-ს და მისი დივერგენციის ფილოგენეტიკური რეკონსტრუქცია. ჭგუფარე სახეობა თაგვია. თითოეული მართკუთხედი FOXP2 გენში არასინონიმური (ყვითელი მართკუთხედები) და სინონიმური (თეთრი მართკუთხედები) ჩანაცვლებების რაოდენობას გვიჩვენებს. ადამიანის ევოლუციურ შტოში ორი არასინონიმური ჩანაცვლება FOXP2 ცილის ევოლუციის უჩვეულოდ მაღალ სიჩქარეზე მიუთითებს, და შეიძლება წარმოადგენდეს მუტაციების მაგალითს, რომლებიც მნიშვნელოვანია ენის და მეტყველების ევოლუციაში. (After Zhang et al. 2002)

რომლებიც გამოყენებენ ერთმანეთს თითქმის 90 მილიონი წლის წინ (სურ. 8.9). მკვლევარების ორივე ჯგუფი თვლის, რომ ეს ჩანაცვლებები ადამიანის გენეალოგიურ შტოში დაახლოებით 200000 წლის წინ მოხდა და ისინი ადამიანის მეტყველების ევოლუციაში მნიშვნელოვანი საფეხურებია.

**მუტაციის სიჩქარეები**

განმეორებითი მუტაცია კონკრეტული მუტაციის განმეორებით წარმოქმნებს ნიშნავს, ხოლო მუტაციის სიჩქარე, ჩვეულებრივ, განმეორებითი მუტაციების მიხედვით იზომება: დამოუკიდებელი წარმოქმნების რაოდენობა, რომელიც მოდის გენის ერთ ასლზე (მაგალითად, გამეტაზე) ერთ თაობაში ან დროის ერთეულში (მაგალითად, წელიწადში). მუტაციის სიჩქარე აბსოლუტური სიდიდე არ არის. მას ადგენენ კონკრეტული შემთხვევებისთვის. მუტაციის დადგენილი სიჩქარე იმ მეთოდზეა დამოკიდებული, რომელსაც იყენებენ მისი აღმოჩენისთვის. კლასიკურ გენეტიკაში მუტაცია მის მიერ გამოწვეული ფენოტიპური გამოვლინებით ამოიცნობა. ასეთი გამოვლინების მაგალითია *Drosophila*-ს წითელი ან თეთრი თვალები. მსგავსი მუტაცია ლოკუსის ნებისმიერი საიტის (ადგილის) ცვლილებითაც შეიძლება იყოს გამოწვეული. ფუძე წყვილების მრავალ ცვლილებას ფენოტიპური ეფექტი საერთოდ არა აქვს. აქედან გამომდინარე, ფენოტიპის მიხედვით გამოვლენილი მუტაციის სიჩქარე რეალურად ლოკუსზე მომხდარი მუტაციის რაოდენობაზე მცირეა. მუტირებული დნმ-ის თანმიმდევრობების დადგენა პირდაპირ არის შესაძლებელი თანამედროვე მოლეკულური მეთოდების გამოყენებით. ასე რომ მუტაციის სიჩქარე შეიძლება გამოისახოს ერთ წყვილ ფუძე ნუკლეოტიდებში.

**მუტაციის სიჩქარის გამოთვლა.** მუტაციის სიჩქარის გამოთვლის რამდენიმე მეთოდი არსებობს (Drake et al. 1998). შედარებით პირდაპირი მეთოდი ლაბორატორიულ ნიმუშებში (ჩვეულებრივი, ჰომოზიგოტებში) გამოვლენილი მუტაციების რაოდენობის დათვლას გულისხმობს, ან მათი ფენოტიპური გამოვლენის მიხედვით, ან მოლეკულური მეთოდებით. არაპირდაპირი მეთოდი (ჩანართი A) დამყარებულია სხვადასხვა სახეობების ჰომოლოგიური გენების ფუძე წყვილების რაოდენობის სხვაობის შეფარდებაზე, თაობების იმ რაოდენობასთან, რომლებიც გავიდნენ საერთო წინაპრისგან მათი გამოყოფის შემდეგ. ეს მეთოდი მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალურ თეორიას ეყრდნობა. ნეიტრალურ თეორიას მე-10 თავში განვიხილავთ.

მუტაციის სიჩქარე გენებში და გენების სხვადასხვა რეგიონებშიც კი განსხვავებულია, თუმცა, როგორც ეს ფენოტიპური ეფექტით გამოიხატება, ლოკუსის მუტირების სიჩქარე საშუალოდ არის  $10^{-6}$ - $10^{-5}$  მუტაცია ერთ თაობის ერთ გამეტაზე (ცხრილი 8.2). ერთ ფუძე წყვილზე მუტაციის საშუალო სიჩქარის გამოთვლა დაფუძნებულია ძირითადად სხვადასხვა სახეობების დნმ-ის თანმიმდევრობების შედარების არაპირდაპირ მეთოდებზე. პროკარიოტებში ის შეადგენს დაახლოებით  $10^{-11}$ - $10^{-10}$  ერთ რეპლიკაციაზე (იხ. ცხრილი 8.3) და ეუკარიოტებში  $10^{-9}$ . ერთი სქესობრივი გამრავლების შედეგად მიღებულ თაობაზე. მუტაციის სიჩქარე ადამიანის გენომში არის  $4,8 \times 10^{-9}$  ერთ ფუძე წყვილზე ერთ თაობაზე (Lynch et al. 1999).

**ცხრილი 8.2. სპეციფიკური გენების სპონტანური მუტაციების სიჩქარეები ფენოტიპური გამოვლენის მიხედვით**

| სახეობები და ლოკუსები             | მუტაციების რაოდენობა 100000 უჯრედზე ან გამეტაზე |
|-----------------------------------|---|
| <i>Escherichia coli</i>           |   |
| რეზისტენტულობა სტრეპტომიცინისადმი | 0,00004   |
| რეზისტენტულობა T1 ფაგისადმი       | 0,003   |
| დამოუკიდებლობა არგინინისგან       | 0,0004  |
| <i>Salmonella typhimurium</i>     |   |
| დამოუკიდებლობა ტრიპტოფანისგან     | 0,005   |
| <i>Neurospora crasa</i>           |   |
| დამოუკიდებლობა ადენინისგან        | 0,0008-0,029                                    |
| <i>Drosophila melanogaster</i>    |   |
| ყვითელი სხეული                    | 12  |
| ყავისფერი თვალები                 | 3   |
| თვალების არარსებობა               | 6   |
| <i>Homo sapiens</i>               |   |
| რეტინობლასტინომა                  | 1,2-2,3   |
| აქონდროპლაზია                     | 4,2-14,3  |
| ჰანტინგტონის ქორეა                | 0,5   |

Source: After Dobzhansky 1970

**ჩანართი 8A. მუტაციის სიჩქარის გამოთვლა სახეობათა შედარების მეთოდით**

მე-10 თავში ჩვენ მოლევკულური ევოლუციის ნეიტრალურ თეორიაზე ვისაუბრებთ. ეს თეორია სრულიად ნეიტრალური მუტაციების ხვედრს აღწერს, რომლებიც სახეობის წარმატებაზე არ აისახებიან. ასეთი მუტაცია შეიძლება სრულიად შემთხვევით დაფიქსირდეს გენომში, ანუ მისი სიხშირე 1 გახდეს. ამ მოვლენის ალბათობა  $u$ -ს ტოლია. ეს არის ნეიტრალური მუტაციების გაჩენის სიჩქარე. აქედან გამომდინარე, ყოველ თაობაში არსებობს  $u$  ალბათობა, რომ წარსულში მომხდარი მუტაცია მომავალში ფიქსირებული გახდება.  $t$  თაობის გასვლის შემდეგ ფიქსირებული მუტაციების ხვედრითი წილი  $ut$ -ის ტოლი იქნება.

თუ ორი სახეობა საერთო წინაპრისგან  $t$  თაობის წინ განცალკევდა, მაშინ ფიქსირებული მუტაციების ფრაქცია ორივე სახეობაში არის  $D=2ut$ , ვინაიდან ორივე გენეალოგიურ შტოში სხვადასხვა მუტაციები ფიქსირდება. თუ მუტაცია ფუძე წყვილის ჩანაცვლებაა, მაშინ გენის ფუძე წყვილის  $D=2ut$  ფრაქცია სახეობებში უნდა განსხვავდებოდეს, იმ დაშვებით, რომ ყველა ფუძე წყვილი ერთნაირი ალბათობით მუტირებს. მაშასადამე, ერთ თაობაზე და ერთ ფუძე წყვილზე მუტაციის საშუალო სიჩქარე  $u=D/2t$ .

ზემოთ ნათქვამიდან გამომდინარე, ჩვენ  $u$ -ს გამოთვლას შევძლებთ. თუ შეგვიძლია გავზომოთ იმ გენების ფუძე წყვილების ფრაქცია (ნი-

ლი), რომლებიც განსხვავდებიან ორ სახეობაში (D), და თუ ჩვენ შეგვიძლია გამოვთვალოთ თაობების რაოდენობა, რომელიც გავიდა იმის შემდეგ, რაც ორი სახეობა საერთო წინაპრის გამოყოფა (t). ამ უკანასკნელის გამოსათვლელად თაობის სისციცხლის ხანგრძლივობა უნდა დავადგინოთ. ამისთვის ნამარხებიდან საერთო წინაპრის არსებობის აბსოლუტური დრო უნდა გავიგოთ, და თანამედროვე და გადაშენებულ ტაქსონებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირები გავიზომოთ.

დნმ-ის თანმიმდევრობების მონაცემებისთვის ამ მეთოდის გამოყენებისას უნდა დავუშვათ, რომ ფუძე წყვილების ჩანაცვლებების დიდი ნაწილი ნეიტრალურია. ამავე დროს იმ ალბათობის კორექცია უნდა შევიტანოთ, რომ გენის იმავე საიტებზე ადრე მომხდარი ჩანაცვლებები, შემდგომში უფრო გვიანი ჩანაცვლებებით ჩანაცვლენენ („მრავლობითი მოხვედრა“). იმ დროის არცოდნა, რომელიც საერთო წინაპრისგან დივერგენციის შემდეგ გავიდა, ევოლუციის სიჩქარის გამოთვლისას შეცდომის მთავარ წყაროს შეადგენს.

მოლევკულურ დონეზე მუტაციის სიჩქარის მუსტი გამოთვლა ფსევდოგენების, სხვა არაგადათარგმნადი თანმიმდევრობების და ოთხჯერ გადაგვარებული მესამე ფუძის პოზიციის (რომელზეც ყველა მუტაცია სინონიმურია)

სახეობებს შორის შედარების გზით ხდება. ეს გენეტიკური ელემენტები ბუნებრივ გადარჩევას ყველაზე ნაკლებად ექვემდებარება (თუმცა მთლად მისგან თავისუფალი არ არიან). ძუძუმწოვართა სახეობების შედარების შედეგად დადგინდა, რომ ნუკლეოტიდური ჩანაცვლების საშუალო სიჩქარე არის 3,3-3,5 ნუკლეოტიდში ერთ საიტზე  $10^9$  წლის განმავლობაში, თუ მუტაციის სიჩქარე არის  $3,3\cdot 10^{-9}$  ერთ საიტზე წელიწადში (Li and Graur 1991). თუ შესწავლილი ევოლუციური შტოების არსებობის ისტორიის განმავლობაში ერთი თაობის საშუალო ხანგრძლივობა 2 წელია, მაშინ მუტაციის საშუალო სიჩქარე ერთ საიტზე უნდა იყოს დაახლოებით  $1,7\cdot 10^{-9}$  ერთ თაობაზე. ადამიანების და შიმპანზების თანმიმდევრობების შედარება ერთი წელიწადში და ერთ საიტზე  $1,3\cdot 10^{-9}$  სიდიდეს გვაძლევს (დივერგენციის დროდ 7 მილიონი წელია მიჩნეული). თუ ერთი თაობის საშუალო ხანგრძლივობა ამ გენეალოგიურ შტოებში არის 15-20 წელი, მაშინ მუტაციის სიჩქარე ერთ თაობაზე არის  $2\cdot 10^{-9}$ . ადამიანის დიპლოიდურ გენომში ნუკლეოტიდის  $6\cdot 10^9$  წყვილია, ამიტომ ერთ გენომში, ერთი თაობის განმავლობაში სულ მცირე 120 ახალი მუტაცია ხდება, რაც საკმაოდ მაღალი ციფრია (Crow 1993).

**უკუმუტაცია** „მუტანტი“ ალელის იმ ალელად (ჩვეულებრივ, ველური ტიპის) გარდაქმნაა, რომლისგანაც ის წარმოიშვა. უკუმუტაციების დადგენა ძირითადად ფენოტიპური გამოვლინების მიხედვით ხდება. მათი სიჩქარე, როგორც წესი, ფორვარდი მუტაციების (ველური ტიპიდან მუტანტზე) სიჩქარეზე დაბალია, ვინაიდან გენის ფუნქციის გაუარესება ბევრად მეტ ჩანაცვლებას შეუძლია, ვიდრე აღდგენა. მოლევკულურ დონეზე ფენოტიპურად გამოვლენილი უკუმუტაციების უმეტესი წილი სანწყისი თანმიმდევრობების აღდგენას არ ნიშნავს. ის შედეგია მეორე ამინომჟავის ჩანაცვლების იმავე, ან სხვა ცილის თანმიმდევრობაში. ასეთი ჩანაცვლება აღადგენს პირველი ჩანაცვლების შედეგად დარღვეულ ფუნქციას. სასარგებლო მუტაციები *E. coli*-ს ექსპერიმენტული პოპულაციის 200 თაობის განმავლობაში გამოვლინდა და სამიანი მუტაციების კომპენსაცია მოახდინა (Moore et al. 2000).

**მუტაციის სიჩქარის ჯეპაკუნა ეპოლუციაზე**. ერთ ლოკუსზე მოსული მუტაციების სიჩქარე საკმაოდ დაბალია, ამიტომ შეიძლება იფიქროთ, რომ მუტაცია იშვიათად ხდება და ევოლუციისთვის მნიშვნელოვანი არ არის. მიუხედავად ამისა, თუ ყველა გენისთვის მიღებულ მონაცემებს შევკრებთ, მუტაციის მიერ გამოწვეული ცვლილება საკმაოდ მკვეთრი აღმოჩნდება. თუ ადამიანის ჰაპლოიდურ გენომში  $3,2\cdot 10^9$  ფუძე წყვილია და მუტაციის სიჩქარე ერთ თაობაზე და ერთ ფუძე წყვილზე არის  $4,8\cdot 10^{-9}$ , მაშინ საშუალო ზიგოტაში დაახლოებით 317 ახალი მუტაცია იქნება. თუ გენომის მხოლოდ 2,5% შედგება ფუნქციონალური, ტრანსკრიბირებადი თანმიმდევრობებისგან, მაშინ ამ მუტაციებიდან 7 გამოვლენილი იქნება და ფენოტიპურ თვისებებზე ზეგავლენის მოხდენის პოტენციალი ექნება (Lynch et al. 1999). სხვა ავტორებმა გენომის ფუნქციონალური ნაწილში ერთ ზიგოტაზე ფუძე წყვილების ახალი ცვლილებების რაოდენობა გამოთვალეს და *Drosophila*-სთვის მიიღეს 0,14, თაგვებისთვის — 0,9, ხოლო ადამიანებისთვის — 1,6 (ცხრილი 8.3). მაშასადამე, 500000 ადამიანისგან შემდგარ პოპულაციაში ერთი თაობის განმავლობაში სულ მცირე 800000 ახალი მუტაცია ხდება. თუ მუტაციების მხოლოდ მცირე ნაწილია სასარგებლო, ადაპტაციისთვის შექმნილი „ნედლი მასალის“ რაოდენობა მაინც არსებითი არის. ეს მოვლენა განსაკუთრებით საგრძნობია როცა ათასობით ან მილიონობით წლის განმავლობაში ხდება.



**ცხრილი 8.3. მუტაციის სპონტანური სიჩქარე გაანგარიშებული ერთ გენომზე და ერთ ფუძე წყვილზე**

| ორგანიზმი                                 | მუტაციის სიჩქარე    |                               |                                      |  |                                      |   |
|---|---------------------|-------------------------------|--------------------------------------|--|--------------------------------------|---|
|   | ფუძე წყვილები       |                               | ერთ ფუძე წყვილზე და ერთ რეპლიკაციაზე | ერთ ჰაპლოიდურ გენომზე ერთ რეპლიკაციაზე | ერთ ეფექტურ გენომზე ერთ რეპლიკაციაზე | ერთ თაობაზე და ერთ ეფექტურ გენომზე <sup>ბ</sup> |
|   | ჰაპლოიდურ გენომში   | ეფექტური გენომში <sup>ა</sup> |                                      |  |                                      |   |
| T2, T4 ფაგი                               | 1,7X10 <sup>5</sup> | —                             | 2,4X10 <sup>-8</sup>                 | 0,0004                                 | —                                    | —   |
| <i>Escherichia coli</i>                   | 4,6X10 <sup>6</sup> | —                             | 5,4X10 <sup>-10</sup>                | 0,0025                                 | —                                    | —   |
| <i>Saccharomyces cerevisiae</i> (საფუარი) | 1,2X10 <sup>7</sup> | —                             | 2,2X10 <sup>-10</sup>                | 0,0027                                 | —                                    | —   |
| <i>Neurospora crassa</i> (პურის ობი)      | 4,2X10 <sup>7</sup> | —                             | 7,2X10 <sup>-11</sup>                | 0,0030                                 | —                                    | —   |
| <i>Caenorhabditis elegans</i>             | 8X10 <sup>7</sup>   | 1,8X10 <sup>7</sup>           | 2,3X10 <sup>-10</sup>                | 0,018                                  | 0,004                                | 0,036   |
| <i>Drosophila melanogaster</i>            | 1,7X10 <sup>8</sup> | 1,6X10 <sup>7</sup>           | 3,4X10 <sup>-10</sup>                | 0,058                                  | 0,005                                | 0,14  |
| თავი                                      | 2,7X10 <sup>9</sup> | 8X10 <sup>7</sup>             | 1,8X10 <sup>-10</sup>                | 0,49                                   | 0,014                                | 0,8   |
| ადამიანი                                  | 3,2X10 <sup>9</sup> | 8X10 <sup>7</sup>             | 5X10 <sup>-11</sup>                  | 0,16                                   | 0,004                                | 1,6   |

Source: After Drake et al. 1998

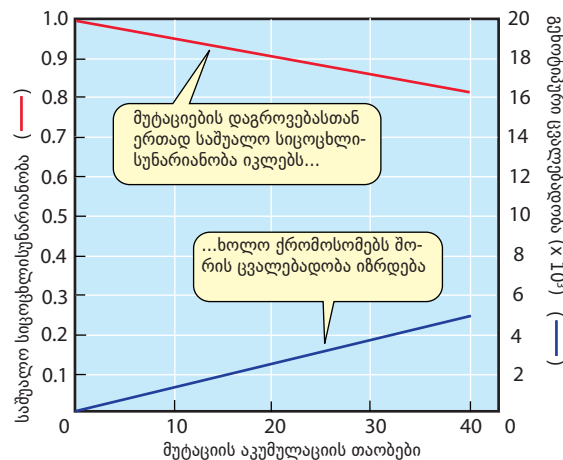
ა — ეფექტური გენომი ფუნქციონალურ თანმიმდევრობებში ფუძე წყვილების რაოდენობაა, რომელთაც პოტენციურად შეუძლიათ წარმატების შემამცირებელი მუტაციის განცდა  
 ბ — გამოთვლილია მრავალჯერდიანი ორგანიზმებისთვის, რომელთა დნმ-ის მრავალჯერადი რეპლიკაციები ზიგოტასა და გამეტოგენეზს შორის განვითარების პროცესში ხდება

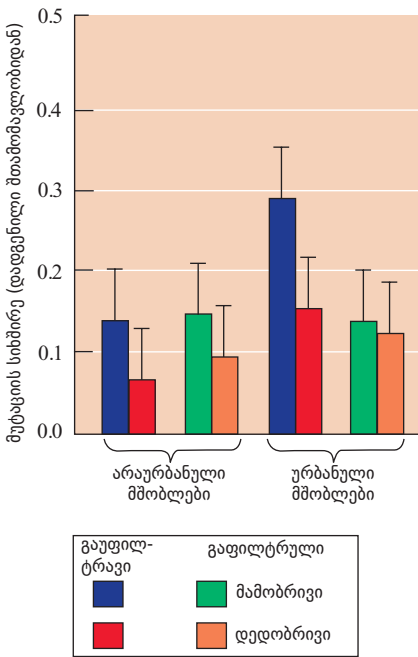
*Drosophila*-ზე ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა დაადასტურა, რომ ერთ გამეტაზე მოსული მუტაციების ტოტალური სიჩქარე საკმაოდ მაღალია. მაგალითად, ტერუმი მუკაიმ და მისი კოლეგებმა (1972) საკმაოდ შრომატევადი ექსპერიმენტები ჩაატარეს და 1,7 მილიონზე მეტი ბუმი დათვალეს, რათა მეორე ქრომოსომის მიერ დაგროვილი მუტაციების სიჩქარე გამოეთვალათ, რომლებიც ბუმის სიცოცხლისუნარიანობაზე კვერციდან ზრდასრულ ასაკამდე ზეგავლენას ახდენს (სიცოცხლისუნარიანობა). მეცნიერებმა გამოიყენეს ისეთი ტიპის შეჯვარება (სურ. 9.7), სადაც ველური ტიპის მეორე ქრომოსომის ასლები არის ჰეტერომოტურ მდგომარეობაში ანუ ბუნებრივი გადარჩევა საზიანო, რეცესიულ მუტაციებს ვერ გამოიჩინებენ. ყოველ 10 თაობაში ერთხელ მეცნიერები შეჯვარებას ახორციელებდნენ, რის შედეგად ამ ქრომოსომების დიდი რაოდენობა ჰომოზიგოტური გახდა. ამავე დროს ზომავდნენ იმ ქრომოსომების პროპორციას, რომლებიც ამცირებდნენ სიცოცხლისუნარიანობას. საშუალო სიცოცხლისუნარიანობა შემცირდა, ხოლო ცვალებადობა ქრომოსომებს შორის თანაბრად გაიზარდა (სურ. 8.10). მუკაიმ და სხვებმა საშუალო მნიშვნელოვნების და ცვალებადობის დახმარებით მუტაციის სიჩქარე გამოთვალეს და მეორე ქრომოსომის ერთ გამეტაზე 0,15 მნიშვნელობა მიიღეს. სწორედ ეს არის ქრომოსომის ყველა ლოკუსისთვის გამოთვლილი მუტაციების ჯამი, რომლებიც სიცოცხლისუნარიანობაზე ზეგავლენას ახდენენ. მეორე ქრომოსომა *Drosophila*-ს გენომის დაახლოებით მესამედს ატარებს, ამიტომ მუტაციის ჯამური სიჩქარე ერთ გამეტაზე არის დაახლოებით 0,50. მაშასადამე, თითქმის ყველა ზიგოტას ახასიათებს სულ მცირე ერთი ახალი მუტაცია, რომელიც სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს. შემდგომმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ *Drosophila*-ში მუტაციის სიჩქარე სულ მცირე ამ სიდიდის ტოლია და სიცოცხლისუნარიანობას ერთ თაობაში 1-დან 2%-მდე ამცირებს (Lynch et al. 1999). არაპირდაპირი გამოთვლების თანახმად, ადამიანების ერთ ზიგოტაში სიცოცხლისუნარიანობის ან გამრავლების უნარის შემამცირებელი დაახლოებით 1,6 ახალი მუტაცია არის (Eyre-Walker and Keightley 1999).

მუტაციის სიჩქარე გენების და ქრომოსომების სხვადასხვა რეგიონებში სხვადასხვა არის და მასზე გარემო ფაქტორებზეც ახდენს ზეგავლენას. მუტაგენებს (მუტაციის გამომწვევ აგენტებს) შორის არის ულტრაიისფერი გამოსხივება, რენტგენის სხივები, უამრავი ქიმიური ნივთიერება, მათ შორის გარემოს დამაბინძურებლები. მაგალითად, როდესაც ფრინველების და თავგების მუტაციის სიჩქარე ინდუსტრიულ არეალში გამოითვალა, აღმოჩნდა, რომ ჰაერის დაბინძურების პირობებში თავის მუტაციის სიჩქარე უფრო მაღალია, ვიდრე გაფილტრული ჰაერის ან სოფლის პირობებში მცხოვრები თავისთვის (სურ. 8.11).

8.12. სურათი გვიჩვენებს, რომ ტიპური ფენოტიპური თვისების ცვლილება პოლიგენურია ანუ რამდენიმე განსხვავებულ გენეტიკურ ლოკუსს ეფუძნება. რომელიმე ლოკუსის გამოყოფა და მუტაციის სიჩქარის ამ ლოკუსისთვის გამოთვლა ძალიან რთულია, თუმცა თვისების მუტაციური ცვალებადობის დადგენა პოპულაციაში, რომლებიც გამომწვეულია ახალი მუტაციებით ყოველ თაობაში, გამოთვლა საკმაოდ იოლია. მაგალითად, *Drosophila*-ს ბუსუსების რაოდენობის შესწავლამ გვიჩვენა, რომ მუტაციური ცვალებადობა საკმაოდ მაღალია და სანყისს ჰომოზიგოტურ პოპულაციას სულ რაღაც 500 თაობა სჭირდება რომ მიაღწიოს ბუნებრივი პოპულაციის გენეტიკური ცვალებადობის დონეს. მუტაციური ცვალებადობის

**სურ. 8.10.** სპონტანური მუტაციების დაგროვების ეფექტი *Drosophila melanogaster*-ის სიცოცხლისუნარიანობაზე (კვერციდან მოზრდილი ბუმის სტადიამდე). ახალი რეცესიული მუტაციების მატარებელი, მეორე ქრომოსომის მიხედვით ჰომოზიგოტური ბუმების საშუალო სიცოცხლისუნარიანობა შემცირდა, ხოლო ქრომოსომებს შორის ცვალებადობა გაიზარდა. მუტაციის სიჩქარე ამ მონაცემებზე დაყრდნობით არის გამოთვლილი (After Mukai et al. 1972)





სურ. 8.11. მუტაციის სიხშირე თაგვებში. სიჩქარე გამოთვლილია შთამომავლობის ორი ლოკუსის დნმ-ის თანმიმდევრობებიდან. თაგვები 10 კვირის განმავლობაში სოფლის ტერიტორიაზე, და ფოლადის ქარხნებისა და მაგისტრალის სიახლოვეს ამყოფეს, სადაც იცინი დაბინძურებულ ჰაერს ან გაფილტრულ ჰაერს სუნთქავდნენ. აღმოჩნდა, რომ გაუფილტრავმა ჰაერმა მუტაციის სიჩქარე გამარდა (After Somers et al. 2004.)

მაგნიტუდა (აბსოლუტური მნიშვნელობა) თვისებებსა და სახეობებში ცვლავებდა (Lynch 1988). საბოლოო ჯამში, ნებისმიერი კონკრეტული მუტაცია იშვიათი მოვლენაა, თუმცა მთლიანი გენომის და ინდივიდუალური პოლიგენური თვისების ახალი გენეტიკური ვარიაციის წარმოშობის სიჩქარე საგრძობია. მიუხედავად ამისა, მხოლოდ მუტაცია, თვისების ერთი ფორმის მეორეთი ცვლილებას არ იწვევს, ვინაიდან მისი სიჩქარე მეტისმეტად დაბალია. დავუშვათ,  $A_1$  და  $A_2$  ალელები ჰაპლოიდური სახეობის ალტერნატიულ ფენოტიპებს (მაგალითად, წითელ და მწვანე შეფერილობას) განსაზღვრავს. ინდივიდების ნახევარს  $A_1$  ალელი აქვს, ხოლო განმეორებითი მუტაციის სიჩქარე  $A_1$ -დან  $A_2$ -ზე ერთ გენზე ერთ თაობაში არის  $10^{-5}$ . ერთ თაობაში  $A_2$  გენების პროპორციული რაოდენობა 0,5-დან ხდება  $[0,5+(0,5)(10^{-5})]=0,50000495$ . თუ ეს სიჩქარე შენარჩუნდა, მაშინ 70000 თაობა გაგა, ვიდრე  $A_2$  გენები პოპულაციის 75%-ს ექნება, ხოლო 87%-ს კიდევ 70000 თაობის გასვლის შემდეგ მიაღწევს. სიჩქარე ძალიან დაბალია, ამიტომ განმეორებითი მუტაციისგან განსხვავებულ ფაქტორებს ალელის სიხშირეზე უფრო დიდი ზეგავლენა აქვს და ევოლუციურ ცვლილებაზე პასუხისმგებელი.

**მუტაციის ფენოტიპური ეფექტი**

მუტაცია ერთ ან რამდენიმე ფენოტიპურ თვისებაზე ახდენს ზეგავლენას, როგორცაა ზომა, შეფერილობა, ფერმენტების აქტიურობა და რაოდენობა. ამგვარი თვისებების შეცვლა სიცოცხლისუნარიანობაზე და გამრავლების უნარზე აისახება, რაც ორგანიზმის წარმატების ძირითადი კომპონენტია (იხ. მე-11 თავი). ხშირად პირობითია იმის განსხვავება, თუ როგორია მუტაციის ზეგავლენა წარმატებაზე ან სხვა თვისებებზე, თუნდაც მათ შორის კავშირი არსებობდეს.

სურ. 8.12. უწყვეტად ცვლადი თვისების მემკვიდრეობითობა. თამბაქოს მცენარეს *Nicotiana longiflora*-ს გვირგვინის ფოთლების სიგრძე.  $V_G$  და  $V_E$  შესაბამისად გენებით და გარემოს ზეგავლენით გამოწვეული ცვლადობაა. შეჯერება ადასტურებს, რომ გენეტიკური ცვლადობა მრავალი გენის მიერ არის გამოწვეული (პოლიგენური ცვლადობა) და არა ერთი ან ორი ლოკუსით. ორი მშობლიური ხაზი (P) ჰომოზიგოტური გენოტიპია.  $F_1$  ჰეტეროზიგოტულია, თუმცა გენეტიკურად ერთგვაროვანია.  $F_2$  განვრცობილ, უწყვეტ ცვლილებას გვიჩვენებს, რომელიც თვისებაზე ზეგავლენის მქონე ლოკუსების რეკომბინაციით არის განპირობებული. თუ მშობლიურ ხაზებს შორის განსხვავება ერთი ან ორი ლოკუსის მიხედვით არის, მაშინ  $F_2$  სიგრძის დისკრეტულ კატეგორიებს ასახავს. სურათზე იმ მშობლების ოთხი  $F_3$  ოჯახია ნაჩვენები, რომელთა საშუალო მნიშვნელობები ისრებით არის გამოსახული. ყოველი ოჯახის შთამომავლობის საშუალო მნიშვნელობა მშობლების საშუალო მნიშვნელობასთან ახლოსაა, რაც მიუთითებს, რომ  $F_2$  ფენოტიპებს შორის განსხვავებები მემკვიდრეობითია (After Mather 1949.)

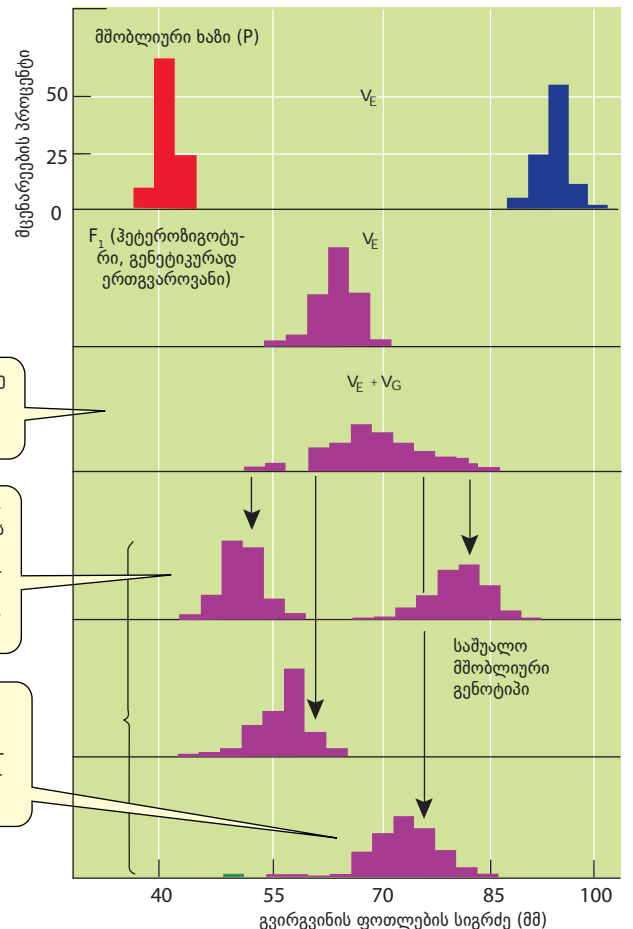


გვირგვინის ფოთლები

$F_2$ -ის მკვეთრი ცვლილება რამდენიმე ან მრავალ ლოკუსზე ალელების რეკომბინაციით და სეგრეგაციით არის გამოწვეული

ყოველი სისხირის განაწილება აჩვენებს ორი მშობლის შთამომავლობას გვირგვინის ფოთლების ერთი და იგივე ზომით. შთამომავლობის საშუალო, თითქმის ტოლია მშობლების საშუალოსი. რაც აჩვენებს, რომ სიგრძე მემკვიდრეობითი თვისებაა.

ორი მსგავსი მშობლის შთამომავლობა განსხვავებული ფენოტიპების დაყოფას არ ავლენს, რაც მოხდებოდა, რომ მხოლოდ ერთ ან ორ ძირითად გენს შიღო მონაწილეობა.

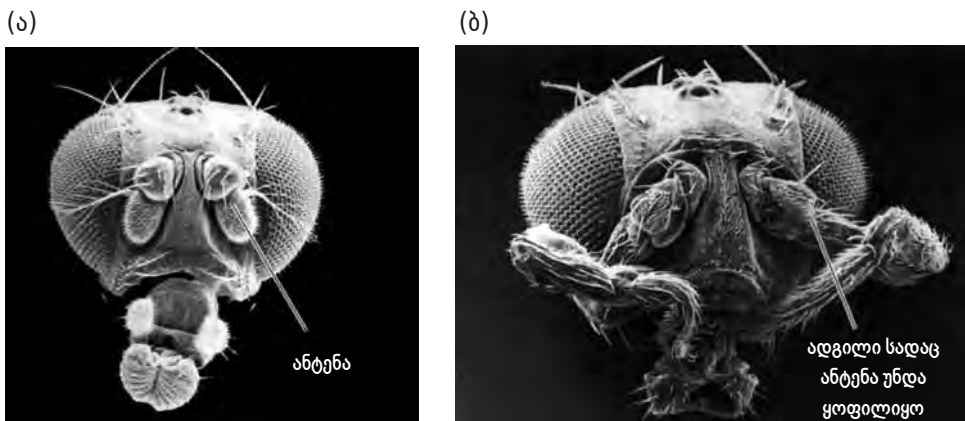
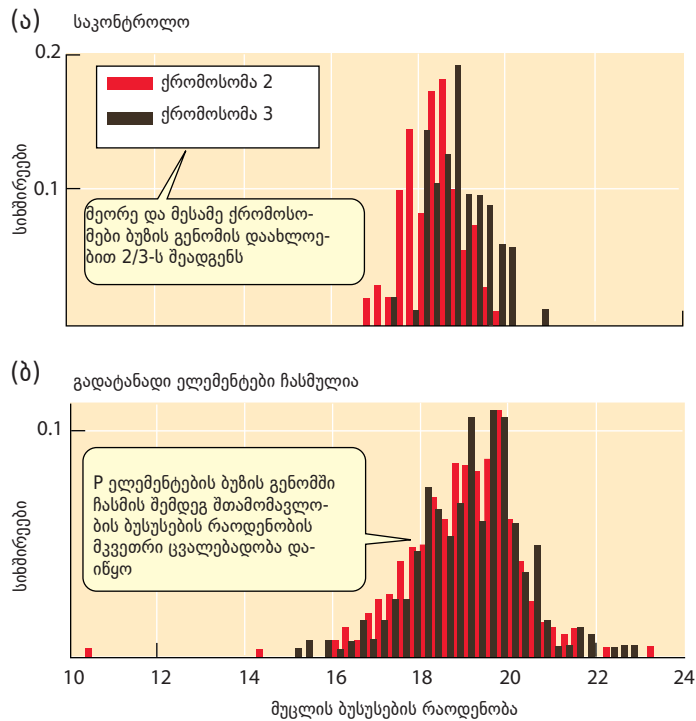


**სურ. 8.13.** მუცლის ბუსუსების რაოდენობის სიხშირეების განაწილება (ა) *Drosophila melanogaster*-ის 392 ჰომოზიგოტურ საკონტროლო ხაზებში და (ბ) 1094 ჰომოზიგოტურ ექსპერიმენტულ ხაზში, რომელშიც მუცელი გენეტიკურად გადატანილი ელემენტები (P ელემენტები) გამოიყენეს მეორე ან მესამე ქრომოსომაში მუტაციის გამოსაწვევად. მუტაციებმა საკონტროლო ხაზთან შედარებით ბუსუსების რაოდენობა გაზარდა და შეამცირა კიდევ (From Lyman et al. 1996.)

დნმ-ის თანმიმდევრობის მუტაციური ცვლილებების შედეგად ფენოტიპზე შეიძლება იყოს ნულოვანი, ან ძალიან მკვეთრი. ზოგჯერ ფუძე წყვილის სინონიმურ ცვლილებებს ცხადი ფენოტიპური ეფექტი არ მოჰყვება. იგივე ხდება მრავალი ამინომჟავის ჩანაცვლების შემთხვევაში, რაც ცილის ფუნქციაზე საერთოდ არ აისახება. მუტაციის ფენოტიპური გამოვლინება, რომელიც დაკავშირებულია პოლიგენურ თვისებებთან, როგორცაა *Drosophila*-ს ბუსუსების რაოდენობა, მერყეობს მცირედან საკმაოდ არსებითამდე. ერთ-ერთ კვლევაში აღმოჩნდა რომ გადატანილი ელემენტების ინსერციით გამოწვეული მუტაციები მუცლის ბუსუსების რაოდენობას საშუალოდ 0.9 — თი ცვლიან (სურ. 8.13).

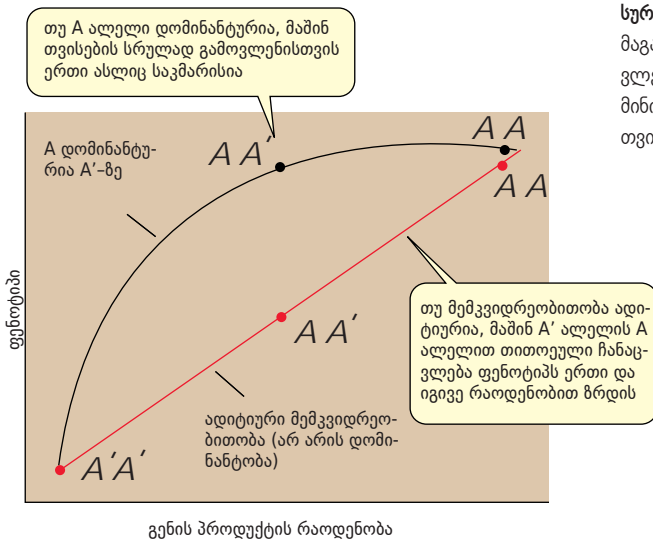
ყველაზე განსაკვივრებელ მუტაციებს შორის არის „ძირითად მაკონტროლებელ გენებში“ მომხდარი მუტაციები. მაკონტროლებელი გენები არეგულირებენ სხვა გენების ექსპრესიას ორგანიზმის განვითარების გზაზე (ჩვენ მათ დეტალურად მე-20 თავში განვიხილავთ). მაგალითად, ჰომოტური სელექტორი გენები ორგანიზმის სხეულის აგებულებას განსაზღვრავს და განვითარებადი სხეულის თითოეულ სეგმენტს განსხვავებულ იდენტობას დნმ-თან ბმული ცილების წარმოქმნის საშუალებით ანიჭებს, რომლებიც არეგულირებენ სხვა გენებს. ეს გენები კი თავის მხრივ განსაზღვრავენ ყოველი ასეთი სეგმენტის მომავალს. ასეთი გენების სახელწოდება *Drosophila*-ში მიმდინარე **ჰომოტური მუტაციიდან** მოდის, რომელიც სხეულის ერთი სეგმენტის ნაცვლად სხვა სეგმენტის განვითარებას იწვევს. მაგალითად, Antennapedia-ს (ანტენა კიდური) გენების კომპლექსი ანტენას ადგილზე კიდურების განვითარებას იწვევს (სურ. 8.14). კიდევ ერთი ძირითადი მაკონტროლებელი გენი *Pax6* დაახლოებით 2500 სხვა გენის გააქტიურებას იწვევს, რაც ძუძუმწოვრებში, მწერებში და სხვა ცხოველებში თვალის განვითარებას განაპირობებს (Gehring and Ikeo 1999). ამ გენის მუტაცია თვალის დაკარგვას ან ფუნქციონირების დაქვეითებას იწვევს.

**დომინანტობა** აღწერს ალელის ზეგავლენას ფენოტიპურ თვისებაზე, როდესაც ეს ალელი სხვა ალელთან ჰეტერომიგოტურ მდგომარეობაში წყვილდება. სრულად დომინანტური ალელი (დავუშვათ,  $A_1$ ) ჰეტერომიგოტურ მდგომარეობაში თრგუნავს მეორე ალელის ფენოტიპურ გამოვლინებას, ასე რომ ( $A_1A_2$ ) ჰეტერომიგოტას და ( $A_1A_1$ ) ჰომომიგოტას თითქმის ერთნაირი ფენოტიპური გამოვლინება ექნებათ.  $A_1$ -ის პარტნიორი ალელი ( $A_2$ ), ამ შემთხვევაში სრულად **რეცესიულია**. შეიძლება არასრული დომინირების ნებისმიერი ხარისხი გვექნოდეს. ის იმომება იმ ხარისხით, რომლითაც ჰეტერომიგოტა ჰგავს ერთ ან მეორე ჰომომიგოტას. მემკვიდრეობითობა **ადიტიურია (დამატებითი)**, როდესაც ჰეტერომიგოტას ფენოტიპი მუსტად ჰომომიგოტების ფენოტიპების შუალედურია. მაგალითად,  $A_1A_1$ -ს,  $A_1A_2$ -ს და  $A_2A_2$ -ს შეიძლება ჰქონდეს შესაბამისად 3, 2 და 1 ფენოტიპი; ნებისმიერი  $A_2$ -ის,  $A_1$ -ით ჩანაცვლების ეფექტი უბრალოდ ემატება უკვე არსებულს. ფუნქციის დაკარგვის მუტაციები, რომელთა დროს გენური პროდუქტის აქტიურობა რედუცირებულია, სულ მცირე, ნაწილობრივ რეცესიულები არიან, მაშინ, როცა დომინანტური მუტაციები ხშირად აძლიერებენ გენის პროდუქტის აქტივობას (სურ. 8.15).



**სურ. 8.14.** ჰომოტური მუტაციების, რომლებიც ცვლიან განვითარების მიმართულებას, მკვეთრი ფენოტიპური გამოვლინება. (ა) გელური სახეობის *Drosophila melanogaster*-ის თავის წინხედი. სურათზე ნორმალური ანტენა და პირის აპარატი ჩანს. (ბ) *Antennapedia* მუტაციის მქონე ბუსუსის თავი. მუტაცია ანტენებს კიდურებად აქცევს. *Antennapedia* გენი Hox გენების დიდი კომპლექსის ნაწილია. ის ცვლის სხეულის სეგმენტების იდენტურობას (იხ. მე-20 თავი) (Photographs courtesy of F. R. Turner.)





**სურ. 8.15.** ორი ალელის მქონე ერთ ლოკუსზე ფენოტიპისა და გენოტიპის შორის ორი კავშირის მაგალითი. თუ მემკვიდრეობითობა ადითიურია, მაშინ თითოეული A' ალელის A ალელით ჩანაცვლება გენური პროდუქტის რაოდენობას ზრდის და ფენოტიპიც შესაბამისად იცვლება. თუ A დომინირებს A'-ზე, მაშინ AA'-ს ფენოტიპი თითქმის AA-ს ფენოტიპის იდენტურია, რადგან მხოლოდ A-ს თვისების სრულად გამოხატვისთვის საკმარის გენურ პროდუქტს წარმოქმნის.

**მუტაციის ზეგავლენა წარმატებაზე**

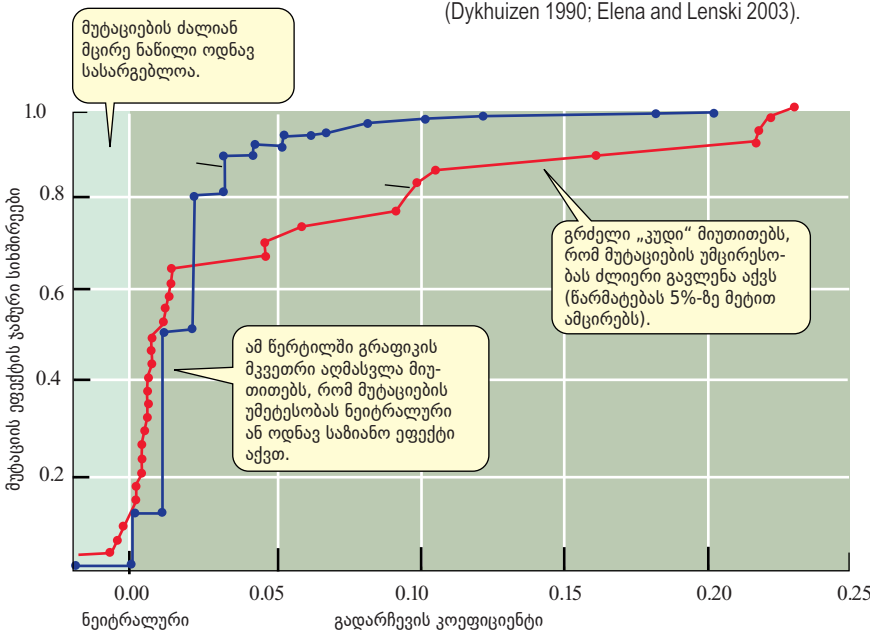
ახალი მუტაციის ზეგავლენა წარმატებაზე შეიძლება იყოს ძალიან სასარგებლო, ან ძალიან საშიანო, ან მათ შორის ყველა გრადაციას მოიცავდეს. გარდა ამისა, ბევრი მუტაცია ნეიტრალურია და წარმატებაზე ნაკლებად ან თითქმის არ აისახება (იხ. მე-10 თავი). წარმატებაზე ასახული მუტაციის საშუალო ან ჯამური ზეგავლენა საშიანოა. ეს ფაქტი მუკაის მიერ *Drosophila*-ზე ჩატარებული ექსპერიმენტის შედეგად დადასტურდა, რადგან ბუზების საშუალო სიცოცხლისუნარიანობა შემცირდა (იხ. სურ. 8.10). იგივე შედეგები დადგა *E. coli*-ს და საფუარის ექსპერიმენტულ პოპულაციებში (სურ. 8.16). ამ ექსპერიმენტებში რამდენიმე მუტაციამ წარმატება ოდნავ გაზარდა,

ზოგიერთმა მკვეთრად შეამცირა, ხოლო უმრავლესობამ მცირე საშიანო ზეგავლენა გამოიწვია. ზოგჯერ ოდნავ საშიანო მუტაცია თითქმის ნეიტრალური მუტაციის მსგავსად მოქმედებს და პოპულაციებში გროვდება. ამის შემდეგ ჯამური უარყოფითი ეფექტი უფრო ძლიერია, ვიდრე ის, რომელსაც იწვევს ერთი ძლიერი საშიანო მუტაცია. ვინაიდან ამ უკანასკნელის გაბათილებას ბუნებრივი გადარჩევა ახერხებს.

მუტაციის ეფექტის სიხშირეების განაწილება ფიქსირებული არ არის, ვინაიდან მრავალი მუტაციის წარმატების გამოვლინება პოპულაციის საცხოვრებელ გარემოზე და უკვე არსებულ გენეტიკურ შემადგენლობაზე დამოკიდებული. მაგალითად, ექსპერიმენტალურ *Drosophila*-ს პოპულაციაში ბუზების სიმჭიდროვე მაღალი იყო, და მათ უხდებოდათ მკაცრი კონკურენციის პირობებში ცხოვრება. ამ პირობებში ახალი მუტაციით გამოწვეული უარყოფითი ზეგავლენა წარმატებაზე 10-ჯერ მეტია, ვიდრე ჩვეულებრივი სიმჭიდროვის პოპულაციაში (Shabalina et al. 1997).

მუტაციების უმეტესობა პლეოტროპულია, ანუ ერთზე მეტ თვისებაზე აისახება. მაგალითად, *Drosophila*-ში *yellow* (ყვითელი) მუტაცია არა მხოლოდ სხეულის შეფერილობაზე ახდენს ზეგავლენას, არამედ მამრის საარშიყო ქცევის ზოგიერთ შემადგენელ კომპონენტსაც ცვლის. ზოგჯერ საშიანო პლეოტროპული ზეგავლენის საფუძველი ცნობილია. მაგალითად, *Drosophila*-ს ბუსუსების რაოდენობაზე მოქმედი მუტაცია ნერვული სისტემის განვითარებას აფერხებს და ბუსუსების არმქონე ლარვების სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს (Mackay et al. 1992).

ევოლუცია არ მოხდება, თუ რომელიმე მუტაცია სარგებლის მომტანი არ იქნება. სასარგებლო მუტაციები მრავალ ექსპერიმენტში გამოვლინდა, რომლებიც მიკროორგანიზმებზე: ფაგებზე, ბაქტერიებზე და საფუარზე ჩატარდა. მკვეთრად ეს სახეობები აირჩიეს, ვინაიდან ამ სახეობების ერთი თაობის სიცოცხლის ხანგრძლივობა ძალიან მცირეა და ამავე დროს შესაძლებელია პოპულაციების დიდი კულტურების შექმნა. (Dykhuizen 1990; Elena and Lenski 2003).



რადგანაც ბაქტერიების გაყინვა შესაძლებელი არის (ამ დროის განმავლობაში გენეტიკური ცვლილება არ ხდება), შემდგომ კი შეიძლება მათი გაცოცხლება, ამიტომ მეცნიერები განვითარებადი პოპულაციიდან სხვადასხვა დროს აღებულ ნიმუშებს ინახავენ და შემდეგ მათ წარმატებას პირდაპირ ადარებენ. ბაქტერიული გენოტიპის წარმატება განისაზღვრება, როგორც მისი რაოდენობის ზრდის სიჩქარე სხვა გენოტიპის ზრდის სიჩქარესთან შედარებით, რომელთანაც ის იგივე კულტურაში კონკურირებს. სხვა გენოტიპი

**სურ. 8.16.** ახალი მუტაციების წარმატებაზე ზეგავლენების ჯამური სიხშირეების განაწილება ბაქტერია *Escherichia coli*-სთვის და საფუარი *Saccharomyces cerevisiae*-სთვის. რაც უფრო დიდი გადარჩევის კოეფიციენტი, მით უფრო ამცირებს მუტაცია წარმატებას. სასარგებლო ზეგავლენები 0,0-იდან (ნეიტრალური) მარცხნივ აღნიშნული მნიშვნელობებია (After Lynch et al. 1999.)

გენეტიკური მარკერის მატარებელია, და ამიტომ მისი განსხვავება პირველი გენოტიპისგან ადვილად არის შესაძლებელი. დავუშვათ, კულტურა იწყებს არსებობას A და B გენოტიპების თანაბარი რაოდენობით, მაგრამ 24 საათის შემდეგ B გენოტიპი ორჯერ მეტი ხდება. თუ ბაქტერია  $x$  თაობის განმავლობაში იზრდება, თითოეული საწყისი უჯრედი  $2^x$  შთამომავლობას გვაძლევს. მაშასადამე, თუ A და B გენოტიპების ზრდის სიჩქარეები შესაბამისად  $2^5$  და  $2^2$  (ანუ 24 საათის განმავლობაში B ერთი თაობით მეტს შთამომავლობას წარმოქმნის), მაშინ ამ გენოტიპების ფარდობითი რაოდენობა იქნება 32:64 ანუ 1:2. გენოტიპების ფარდობითი წარმატება და ზრდის ფარდობითი სიჩქარე დღის განმავლობაში უჯრედის დაყოფის სიჩქარის მეშვეობით დგინდება და ამ შემთხვევაში არის 5:6 ანუ 1:1,2. თუ გენოტიპების ზრდის სიჩქარე თანაბარია და მაგალითად, არის  $2^5$ , მაშინ ორივე გენოტიპის რაოდენობა გაიზრდება და წარმატება თანაბარი იქნება.

რიჩარდ ლენსკიმ და მისმა კოლეგებმა მემოთ აღწერილი მეთოდის გამოყენებით *E. coli*-ს პოპულაციების წარმატების ზრდა 20000 თაობისთვის დაადგინეს. თითოეული პოპულაცია ერთი ინდივიდით იწყებდა არსებობას და ამიტომ გენეტიკურად ერთგვაროვანი იყო. მიუხედავად ამისა, წარმატება არსებითად იზრდებოდა — თავდაპირველად ძალიან სწრაფად, ხოლო შემდეგ სტაბილურად კლებადი სიჩქარით (სურ. 8.17ა). მსგავს ექსპერიმენტში (Bennet et al. 1992) *E. coli*-ს პოპულაციების რამდენიმე განსხვავებულ ტემპერატურაზე სწრაფი ადაპტაცია მოხდა (სურ. 8.17ბ,გ,დ).

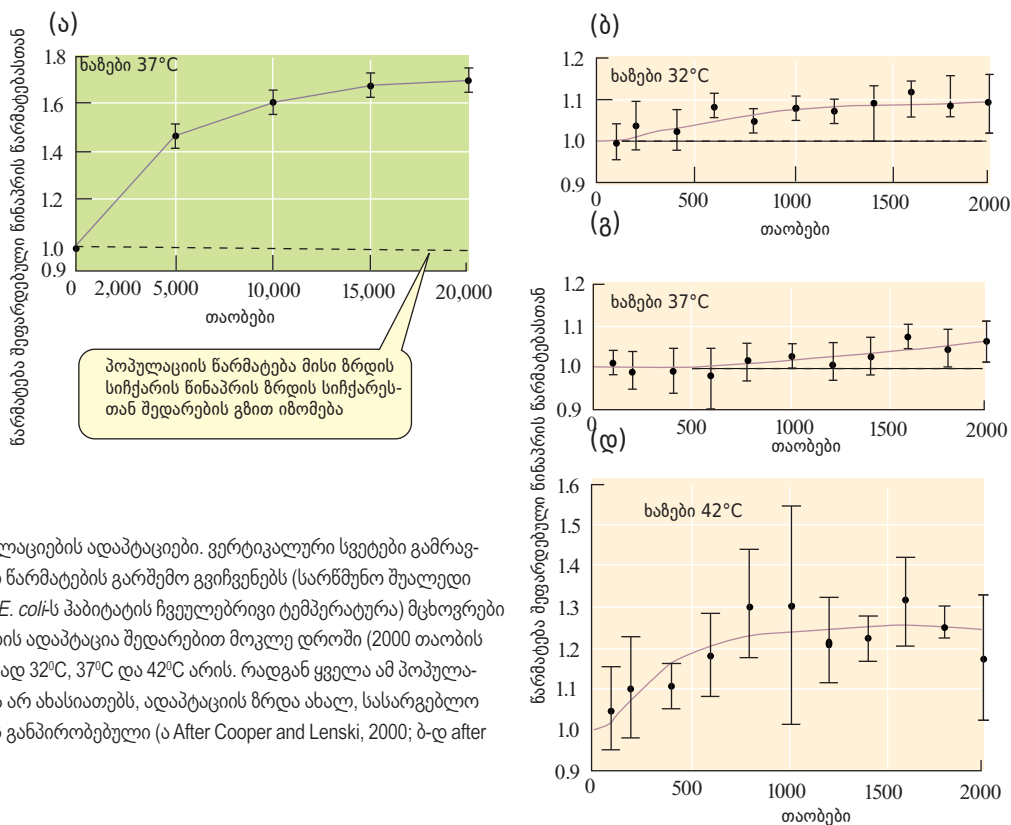
ბაქტერიის დაცვა მუტაციებისგან, რომლებიც მოქმედებენ მათ ბიოქიმიურ შესაძლებლობებზე, შესაძლებელია ისეთ გარემოში მოთავსებით, სადაც ბაქტერიების შტამი ვერ გაიზრდება. ასეთი გარემოა მაგალითად საჭირო ამინომჟავის ან რაიმე სხვა საკვები ნივთიერების არარსებობა. რა კოლონიაც არ უნდა მოხვდეს ასეთ გარემოში, ის იმ რამდენიმე უჯრედისგან დაიწყებს ზრდას, სადაც მუტაციამ ახალი ბიოქიმიური უნარი წარმოქმნა. მაგალითად, ბარი ჰოლმა (1982) (-გალაქტოზიდამას მავლირებელი *lacZ* გენის არმქონე *E. coli*-ს შტამი შესწავლა. (-გალაქტოზიდამა ფერმენტია, რომლის საშუალებით *E. coli* შაქრის ლაქტოზას ნახშირბადის და ენერჯის წყაროდ იყენებს. ჰოლმა გადაარჩინა პოპულაციები ლაქტოზაზე ზრდის შესაძლებლობის მიხედვით, რის შედეგად რამდენიმე მუტაცია წარმოიქმნა. სხვა გენში (*ebg*) მომხდარმა მუტაციამ ფერმენტი შეცვალა ისე, რომ მან შეძლო ლაქტოზას დაშლა. ეს გენი ჩვეულებრივად განსხვავებულ ფუნქციას ასრულებდა. მეორე მუტაციამ *ebg* გენის რეგულაცია შეცვალა, ხოლო მესამე მუტაცია *ebg* ფერმენტზე აისახა და ამ ფერმენტმა ლაქტოზას ლაქტულოზად გარდაქმნა დაიწყო, რამაც უჯრედის მიერ გარემოდან ლაქტოზის მიღების უნარი გაზარდა. სამივე მუტაციამ, საწყისი *lacZ* გენის წაშლის შედეგად გამქრალი მეტაბოლიზმის თვისება კვლავ აღადგინა. მაშასადამე, მუტაცია და გადარჩევა ერთობლივად საკმაოდ რთულ ადაპტაციებს იწვევს.

**მუტაციის საზღვრები**

ჩვენ დარწმუნებით ვერ ვიტყვი, რომ ყველაზე მკვეთრი მუტაციაც კი ერთი ან რამდენიმე მანამდე არსებული თვისების შეცვლას იწვევს. ფენოტიპური გამოვლინების მქონე მუტაციები ევოლუციურ პროცესებზე აისახება, მაგრამ მათ არ შეუძლიათ შეცვალონ

განვითარების ის საფუძვლები, რომლებიც ორგანიზმში არ არსებობენ. ჩვენ შეიძლება წარმოვიდგინოთ ფრთიანი ცხენები და ანგელოზები, მაგრამ მუტანტ ცხენებს ან ადამიანებს მხრებიდან ფრთები ვერასდროს გამოუვათ, ვინაიდან ფრთის განვითარების საფუძველი არ არსებობს.

ევოლუციის მიმართულება იმდენად, როდესაც რაიმე მუტაციის გაჩენის და ევოლუციაში მონაწილეობის ალბათობა უფრო მაღალია. მაგალითად, მწვანე წყალმცენარე *Volvox carteri*-ის ლაბორატორიულ კულტურაში ახალი მუტაციები მოქმედებენ იმ



**სურ. 8.17.** *Escherichia coli*-ს ექსპერიმენტული პოპულაციების ადაპტაციები. ვერტიკალური სვეტები გამრავლებადი პოპულაციების ცვალებადობას საშუალო წარმატების გარემოში გვიჩვენებს (სარწმუნო შუალედი 95%-ია). (ა) 20000 თაობის განმავლობაში 37°C-ზე (*E. coli*-ს ჰაბიტატის ჩვეულებრივი ტემპერატურა) მცხოვრები ბაქტერიის წარმატება იზრდება. (ბ-დ) პოპულაციების ადაპტაცია შედარებით მოკლე დროში (2000 თაობის განმავლობაში). ამჯერად ტემპერატურა შესაბამისად 32°C, 37°C და 42°C არის. რადგან ყველა ამ პოპულაციას თავდაპირველად გენეტიკური ცვალებადობა არ ახასიათებს, ადაპტაციის ზრდა ახალ, სასარგებლო მუტაციებზე მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევი არის განპირობებული (ა After Cooper and Lenski, 2000; ბ-დ after Bennet et al. 1992.)

ურთიერთკავშირზე, რომელიც არსებობს ემბრიონული უჯრედების ზომასა და რაოდენობას შორის. ამ თვისებების ტიპური მდგომარეობა, რომელიც *Volvox*-ის სხვა სახეობებში არსებობს, სხვა შეფარდებით არის წარმომადგენელი, ვიდრე ლაბორატორიულ, მუტირებულ კულტურაში (Koufopanou et al. 1991).

მუტაცია ევოლუციის სიჩქარეს ან მიმართულებას მკვეთრად არ ზღუდავს მაშინ, როცა ბევრი სხვადასხვა მუტაცია კონკრეტული ფენოტიპის წარმოშობას იწვევს. ასეთი შემთხვევაა რამდენიმე ან მრავალი ლოკუსის გავლენა ერთ თვისებაზე (პოლიგენეზი). მაგალითად, მცენარე ტუჩას *Mimulus guttatus*-ის სპილენძის ამტანი პოპულაციების შეჯვარებისას ცვალებადობა სპილენძის ამტანობის მიმართ  $F_2$  თაობაში უფრო ძლიერია, ვიდრე რომელიმე მშობლიურ პოპულაციაში. ეს ნიშნავს, რომ პოპულაციები განსხვავდებიან ამტანობის გამომწვევი ლოკუსის მიხედვით (Cohan 1984).

სასარგებლო ფენოტიპების წარმოქმნა მხოლოდ ძალიან მცირე რაოდენობის ლოკუსზე ან მხოლოდ ერთ ლოკუსზე მომხდარ მუტაციას შეუძლია. ასეთ დროს იშვიათი მუტაციების მარაგმა შეიძლება სახეობების ადაპტაციის უნარი შემლუდოს. აუცილებელი მუტაციების იშვიათობა არის ერთ-ერთი მიზეზი, რის გამოც სახეობები მაქსიმალურად წარმოსადგენი დომით ვერ ახერხებენ ადაპტაციას მრავალფეროვან გარემოსთან, რა დომითაც შეძლებდნენ, აუცილებელი მუტაციები იშვიათები რომ არ ყოფილიყვნენ. ეს იმის მიზეზიც არის, რომ ორგანიზმები არ არიან უფრო ადაპტირებულნი გარემოს მიმართ, ვიდრე დღეს ამას ვხედავთ (Bradshaw 1991). მაგალითად, *Drosophila melanogaster*-ის პოპულაციებში მწერების საწინააღმდეგო პრეპარატის დიელდრინისადმი ამტანობა ერთი და იგივე მუტაციის განმეორების შედეგია, მეტიც ის როგორც ჩანს იგივე გენს ეხება, რომელიც დიელდრინისადმი ამტანობას ბუმების სხვა ორ ოჯახში აკოდირებს (Charles ffrrench-Constant et al. 1990). ეს შესაძლოა ნიშნავდეს, რომ გენების ძალიან მცირე რაოდენობა, უფრო მეტიც, შეიძლება მხოლოდ ეს კონკრეტული გენი განიცდის მუტაციას, რომელიც დიელდრინისადმი ამტანობას განაპირობებს, ხოლო ასეთი მუტაცია ძალიან იშვიათი მოვლენაა.

ვიხიანა და სხვებმა (2000) მალალ ტემპერატურაზე, ახლო ნათესაური კავშირის მქონე  $\phi X174$  და S13 ბაქტერიოფაგების შტამების ექსპერიმენტული პოპულაციების ადაპტაციის უნარი 2 სახეობის მასპინძელი ბაქტერიის მიმართ შეისწავლეს. პოპულაციებში მომხდარი ამინომჟავური ჩანაცვლებების უმეტესობა განმეორებით, თანაც საიტების მცირე რაოდენობაზე მოხდა. ასეთი ჩანაცვლებები დიდწილად ფაგების ბუნებრივ პოპულაციებში მიმდინარე ცვალებადობას და მეტიც, სხვაობას ბუნებრივი ფაგების ორ ტიპს შორის შეესაბამებოდა (სურ. 8.18). აქედან გამომდინარე, ფაგების ბუნებრივი ევოლუციის მიმართულებების რაოდენობა შეზღუდულია და შეზღუდვას ქმნიან სასარგებლო მუტაციების შესაძლებელი ტიპები (Wichman et al. 2000)

## მუტაცია, როგორც შემთხვევითი პროცესი

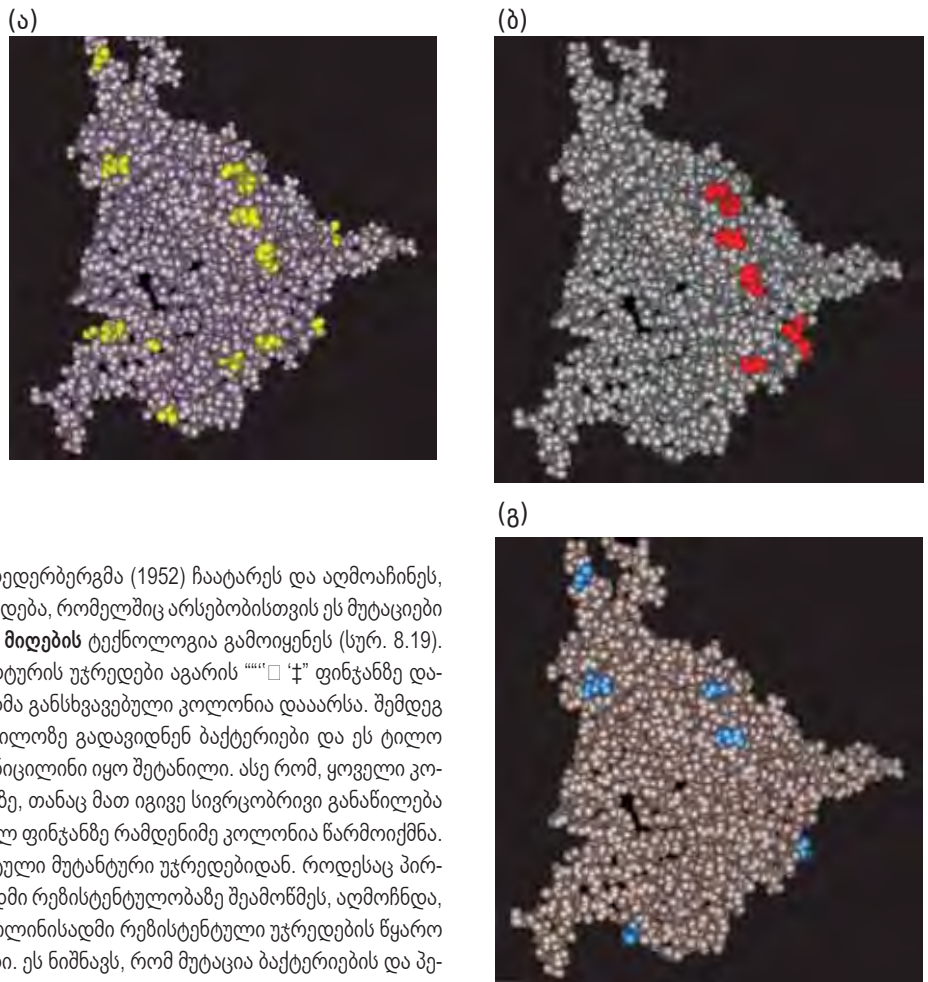
მუტაცია კანონზომიერების გარეშე ხდება. ჩვენ კარგად უნდა გავიაროთ, თუ რას გულისხმობს ან არ გულისხმობს ეს წინადადება. ეს არ ნიშნავს, რომ ყველა წარმოსადგენი მუტაცია შეიძლება მოხდეს, ვინაიდან მოგიერთი წარმოსახვითი გარდაქმნისთვის არ არსებობს მისი განვითარების საფუძველი. ეს არც იმას ნიშნავს, რომ ყველა ლოკუსი ან ლოკუსში არსებული ყველა რეგიონი თანაბრად ექვემდებარება მუტაციას, რადგან გენეტიკოსებმა ფენოტიპურ და მოლეკულურ დონეებზე აღწერეს სხვაობა მუტაციის სიჩქარეებში ლოკუსებს შორის და ლოკუსებში. გარდა ამისა, გარემო ფაქტორებს მუტაციის სიჩქარის შეცვლა შეუძლია. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ულტრააისფერი და სხვაგვარი გამოსხივება, ისევე როგორც ქიმიური მუტაგენები, მუტაციის სიჩქარეს ზრდის.

მუტაცია შემთხვევითია ორი თვალსაზრით. პირველ რიგში ჩვენ გარკვეული მუტაციის ალბათობის პროგნოზირება შეიძლება შეუძლოთ, მაგრამ წინასწარ ვერ გავიგებთ გენების ასლების უზარმაზარი რაოდენობიდან რომელში მოხდება მუტაცია. მუტაციის სპონტანური პროცესი უფრო შემთხვევითია, ვიდრე დეტერმინისტული. გარდა ამისა, მუტაცია შემთხვევითია, ვინაიდან *კონკრეტული მუტაციის ალბათობა არ იცვლება იმის მიხედვით, თუ როგორი იქნება ეს მუტაცია გარკვეულ გარემოში მცხოვრები ორგანიზმისთვის ანუ სარგებელს მოუტანს მას თუ არა*. ეს ნიშნავს, რომ გარემო ადაპტაციურ მუტაციას არ განაპირობებს. ჩვენთვის მართლაც რთულია წარმოვიდგინოთ მექანიზმი, რომლითაც გარემო ფაქტორები მუტაციის პროცესს გარკვეული მიმართულებით წარმართავს და უკარნახებს, რომ ზუსტად ამ კონკრეტული ფუძე წყვილების ცვლილებები უნდა მოხდეს.

ადაპტაციისკენ მიმართული მუტაციის არარსებობა თანამედროვე ევოლუციური თეორიის ფუნდამენტური პრინციპია. თუ ასეთი მუტაცია ხდება, მაშინ ევოლუციაში ლამარკისეული ელემენტი შემოდის, რადგან ორგანიზმები გარემოს პასუხად ადაპტაციურ, მემკვიდრეობით თვისებებს იძენენ. მსგავსი „ნეოლამარკისეული“ მოსაზრებები მე-20 საუკუნის 40-50-იან წლებში ბაქტერიებზე ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგად მთლიანად უარყოფილ იქნა, ვინაიდან ექსპერიმენტების შედეგების მიხედვით დადგინდა, რომ ადაპტაციის მიზეზი არის ბუნებრივი გადარჩევა, რომელიც შემთხვევით მუტაციას მოჰყვება, და არა გარემო ფაქტორების მიერ ნაკარნახევი მუტაცია.



**სურ. 8.18.**  $\phi$ X174 და S13 ფაგების შტამების ძირითადი კაპსიდის (ცილოვანი გარსის) ცილის (gpF) ზედაპირი. სურათზე ნაჩვენებია პარალელური ამინომჟავების ჩანაცვლებები. (ა) ამინომჟავები, რომელთა ჩანაცვლება ხდება ექსპერიმენტულ ხაზებში, ყვითელი ფერით არის გამოსახული. (ბ) წითელი ფერით გამოსახული ამინომჟავები ველური ფაგის ვარგისიანობაზე მოქმედებენ ბაქტერიის ორივე მასპინძელ სახეობაში. (გ) ფაგების ორ საწყის ხაზს  $\phi$ X174 და S13 შორის განსხვავებების წარმოქმნილი ამინომჟავები ლურჯი ფერით არის გამოსახული. ყურადღება მიაქცეთ, რომ ფაგების შტამებს შორის ბუნებრივად ჩამოყალიბებული განსხვავებები ექსპერიმენტულ შტამებშიც სახეზე არის (After Wichman et al. 2000).



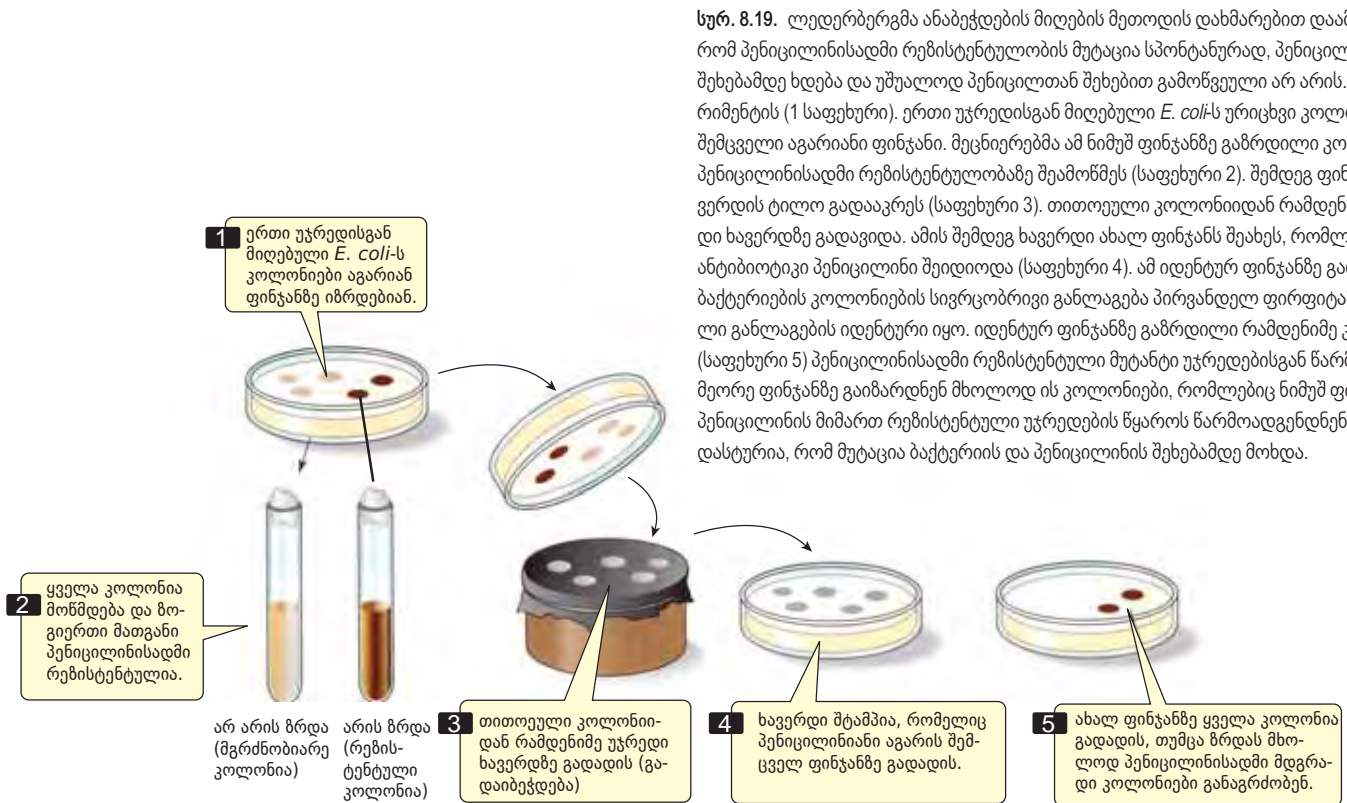
ერთ-ერთი ასეთი ექსპერიმენტი ჯოშუა და ესთერ ლედერბერგმა (1952) ჩაატარეს და აღმოაჩინეს, რომ სასარგებლო მუტაციები გარემოს ჩარევის გარეშე ხდება, რომელშიც არსებობს თვის ეს მუტაციები სასარგებლო იქნებოდა. ლედერბერგებმა ანაბეჭდების მიღების ტექნოლოგია გამოიყენეს (სურ. 8.19). მცნიერებმა *E. coli*-ს ერთი უჯრედისგან მიღებული კულტურის უჯრედები აგარის “+” ფინჯანზე დათესეს. აგარში არ იყო პენიცილინი. თითოეულმა უჯრედმა განსხვავებული კოლონია დააარსა. შემდეგ მცნიერებმა ფინჯანი ხავერდის ტილოთი დაფარეს, ტილოზე გადავიდნენ ბაქტერიები და ეს ტილო ახალ ფინჯანს შეახეს, რომლის აგარში ანტიბიოტიკი პენიცილინი იყო შეტანილი. ასე რომ, ყოველი კოლონიიდან რამდენიმე უჯრედი გადავიდა ახალ ფინჯანზე, თანაც მათ იგივე სივრცობრივი განაწილება ჰქონდათ, როგორც ძველ კოლონიებს შორის იყო. ახალ ფინჯანზე რამდენიმე კოლონია წარმოიქმნა. თითოეული გაიზარდა პენიცილინის მიმართ რეზისტენტული მუტანტური უჯრედებიდან. როდესაც პირველი “+” ფინჯანის ყველა კოლონია პენიცილინისადმი რეზისტენტულობაზე შეამოწმეს, აღმოჩნდა, რომ კოლონიები, რომლებიც იდენტურ ფინჯანზე პენიცილინისადმი რეზისტენტული უჯრედების წყარო იყო, თვითონ იყვნენ პენიცილინისადმი რეზისტენტულები. ეს ნიშნავს, რომ მუტაცია ბაქტერიების და პენიცილინის შეხებამდე მოხდა.

ბიოლოგები ამ და სხვა ექსპერიმენტების საფუძველზე მივიდნენ დასკვნამდე, რომ მუტაცია ადაპტაციურად შემთხვევითია და არა მიმართული. მიუხედავად ამისა, იმავე *E. coli*-ზე ჩატარებული რამდენიმე კვლევის შედეგებიდან გამომდინარეობს, რომ ზოგიერთი სასარგებლო მუტაცია თითქოს მაინც ნაკარნახევი გარემოს მიერ. ასეთი ინტერპრეტაცია მოგვიანებით სხვა მკვლევარებმა ეჭვქვეშ დააყენეს. საბოლოო ჯამში კონკრეტული მიმართულების მქონე მუტაციის არსებობის სარწმუნო მტკიცებულება დღეისთვის არ მოიპოვება (Sniegowski and Lenski 1995; Brisson 2003)

**რეკომბინაცია და ცვალებადობა**

ყოველგვარი გენეტიკური ცვალებადობის მთავარი საფუძველი მუტაცია არის, თუმცა პოპულაციებში მყისიერი გენეტიკური ცვალებადობის მიზეზი უმეტესად რეკომბინაცია ხდება. სქესობრივი გამრავლების მქონე ეუკარიოტებში გენეტიკური ცვალებადობა ორი პროცესის შედეგია: ეს პროცესებია გენეტიკურად განსხვავებული გამეტების გაერთიანება და ალელულების განსხვავებული კომბინაციების მქონე გამეტების წარმოქმნა, რაც არაპრომოლოგიური ქრომოსომების დამოუკიდებელი განცალკევებით და პრომოლოგიური ქრომოსომების კროსინგოვერით არის გამოწვეული.

რეკომბინაციით გამოწვეული გენეტიკური ცვალებადობა ძალიან ძლიერი შეიძლება იყოს. მაგალითად, თუ ინდივიდის ხუთი წყვილი ქრომოსომიდან ყოველი ქრომოსომის მხოლოდ ერთი ლოკუსი არის ჰეტეროზიგოტული, მაშინ მხოლოდ მეიოზის დროს მიმდინარე დამოუკიდებელი განცალკევება გამეტებში ალელულების  $2^5=32$  კომბინაციას წარმოშობს და ორი ამგვარი ინდივიდის დაწყვილების შემთხვევაში შთამომავლობაში  $3^5=243$  გენოტიპი წარმოიქმნება. თუ თითოეული ლოკუსი განსხვავებულ თვისებაზე მოქმედებს, მაშინ თვისებათა კომბინაციების უზარმაზარ რაოდენობას მივიღებთ. თუ ხუთივე ლოკუსი ერთ პოლიგენურ თვისებაზე (როგორიცაა ზომა) თანაბრად და ადითურად აისახება, მაშინ შთამომავლობის ცვალებადობის ხარისხი მშობლებს შორის განსხვავების ხარისხს მკვეთრად გადააჭარბებს. მაგალითად, თუ გენოტიპში + და — ალელულების თითოეული ჩანაცვლება ერთი ერთეული ფენოტიპის (ერთი თვისების) დამატებას ან შემცირებას იწ-



**სურ. 8.19.** ლედერბერგმა ანაბეჭდების მიღების მეთოდის დახმარებით დაამტკიცა, რომ პენიცილინისადმი რემისტენტულობის მუტაცია სპონტანურად, პენიცილთან შეხებამდე ხდება და უშუალოდ პენიცილთან შეხებით გამოწვეული არ არის. ექსპერიმენტის (1 საფეხური). ერთი უჯრედისგან მიღებული *E. coli*-ს ურიცხვი კოლონიის შემცველი აგარიანი ფინჯანი. მეცნიერებმა ამ ნიმუშ ფინჯანზე გამრავლი კოლონიები პენიცილინისადმი რემისტენტულობაზე შეამოწმეს (საფეხური 2). შემდეგ ფინჯანს ხავერდის ტილო გადააკრეს (საფეხური 3). თითოეული კოლონიიდან რამდენიმე უჯრედი ხავერდზე გადავიდა. ამის შემდეგ ხავერდი ახალ ფინჯანს შეაყეს, რომლის აგარში ანტიბიოტიკი პენიცილინი შეიღოდა (საფეხური 4). ამ იდენტურ ფინჯანზე გადასული ბაქტერიების კოლონიების სიფრცობრივი განლაგება პირვანდელ ფორმით არსებული განლაგების იდენტური იყო. იდენტურ ფინჯანზე გამრავლი რამდენიმე კოლონია (საფეხური 5) პენიცილინისადმი რემისტენტული მუტანტი უჯრედებისგან წარმოიშვა. მეორე ფინჯანზე გაიმარდნენ მხოლოდ ის კოლონიები, რომლებიც ნიმუშ ფინჯანზე პენიცილინის მიმართ რემისტენტული უჯრედების წყაროს წარმოადგენდნენ, რაც იმის დასტურია, რომ მუტაცია ბაქტერიის და პენიცილინის შეხებამდე მოხდა.

გვეს, მაშინ ორი, 20-ის ტოლი ზომის ხუთჯერადი პეტეროზომიოტური მშობელის (ხუთი წყვილი ქრომოსომის განსხვავებული ლოკუსებით) (ორივე  $++-+/-+--$ ) შთამომავლობის ზომა 15-დან (ხუთივე ლოკუსზე  $-/-$ ) 25-მდე (ხუთივე ლოკუსზე  $+/+$ ) მერყეობს (შეადარეთ გვირგვინის ფოთლების სიგრძეების  $F_1$ -ის და  $F_2$ -ის განაწილებას 8.12 სურათზე.)

მკვლევარების ჯგუფმა, დიდი პოპულაციური გენეტიკოსის თეოდორ დობჟანსკის ხელმძღვანელობით, რეკომბინაციით გამოწვეული ცვალებადობის შეფასებისთვის *Drosophila pseudoobscura*-ს გველური პოპულაციიდან „ამოღებული“ (შეგვარებების სერიების შედეგად) ქრომოსომების ეფექტი შეისწავლა (Spassky et al. 1958). ამ სახეობის ბუნებრივი პოპულაციებიდან მიღებული ჰომოზიგოტური ქრომოსომები ბუმის სიცოცხლისუნარიანობაზე კვრცხის სტადიიდან მოზრდილ სტადიაზე ძალიან განსხვავებულ ზეგავლენას ახდენს (იხ. სურ. 9.9). დობჟანსკიმ და მისმა გუნდმა 10 ჰომოლოგიური ქრომოსომა აირჩიეს, რომლებიც ჰომოზიგოტურობის შემთხვევაში თითქმის ჩვეულებრივ სიცოცხლისუნარიანობას განაპირობებენ. მკვლევარებმა ამ ქრომოსომების მატარებელი ბუმების ყველა შესაძლო შეგვარება გამოსცადეს. მდედრის  $F_1$ -ის შთამომავლებიდან, რომლებშიც მოხდა კროსინგოვერი მათ ამოიღეს რეკომბინანტი ქრომოსომები და გამოიშვეს მათი გავლენა სიცოცხლისუნარიანობაზე ჰომოზიგოტურ მდგომარეობაში. თუმცა თავდაპირველი 10 ქრომოსომა სიცოცხლისუნარიანობაზე თითქმის თანაბარ ზეგავლენას ახდენდა, ხოლო რეკომბინანტი ქრომოსომების სიცოცხლისუნარიანობაზე ზეგავლენის ცვალებადობა ჰომოზიგოტებს შორის არსებულ ცვალებადობას თითქმის 40%-ით აღემატებოდა, თან ქრომოსომების გაცილებით მეტი ნიმუშისთვის ბუნებრივი პოპულაციიდან, აღმოჩნდა, რომ სულ რაღაც 10 ქრომოსომას შორის მომხდარი რეკომბინაციის ერთი ეპიზოდიც კი გველური პოპულაციის მკვეთრ ცვალებადობას განაპირობებს. ზოგიერთი რეკომბინანტი ქრომოსომა „სინთეტიკური ლეტალია“, რაც ნიშნავს, რომ ორ ქრომოსომას შორის რეკომბინაცია (თუ ისინი ჰომოზიგოტურ მდგომარეობაში არიან), რომლებიც ნორმალურ სიცოცხლისუნარიანობას განაპირობებენ, მომავლდინებელ ქრომოსომებს იძლევა. აქედან შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ თითოეული თავდაპირველი ქრომოსომა ისეთ ალელს ატარებს, რომელიც თავის თავად სიცოცხლისუნარიანობას არ ამცირებს, მაგრამ სხვა ქრომოსომაზე და სხვა ლოკუსზე მდებარე ალელთან კომბინაციაში ორგანიზმის სიკვდილს იწვევს.

რეკომბინაციის გენეტიკური ცვალებადობის გაძლიერება და შესუსტება შეუძლია. სქესობრივი გზით გარავლებულ პოპულაციაში გენები შემდეგ თაობას გადაეცემა, მაგრამ გენოტიპები არ გადაეცემა. გენოტიპი ორგანიზმის სიკვდილთან ერთად ქრება და შემდეგ ახალ თაობაში ხელახლა ჩნდება. მაშასადამე, გენების უჩვეულო, წარმატებული კომბინაცია შეიძლება შემთხვევით გაჩნდეს რეკომბინაციის შედეგად, მაგრამ თუ მისი მატარებელი ინდივიდები პოპულაციის სხვა წევრებთან წყვილდებიან, ის მაშინვე იკარგება ისევე რეკომბინაციის

ნაციის შედეგად. თუ ზოგ ინდივიდს უმეტესად + ალელები აქვთ, რომლებიც სხეულის ზომას ზრდიან (+++/+++), და სხვებს კი ძირითადად – ალელები აქვთ, რომლებიც ზომას ამცირებენ (---/---), პოპულაციაში ზომის დიდი ცვალებადობა იქნება. რეკომბინაციის პირობებში შთამომავლობის უმეტესობას + და — ალელების ნარევი (მაგალითად, +-+/-+) გადაეცემა და სხეულის ზომა შუალედური და ერთმანეთის მსგავსი იქნება (8.12 სურათზე P თაობა  $F_1$ -ს და  $F_2$ -ს შეადარეთ).

რეკომბინაციის ცვალებადობაზე რთული ზეგავლენა აქვს. ის აფერხებს ადაპტაციას გენების სასურველი კომბინაციის მოშლით, ასევე ადიდებს ადაპტაციას იმით, რომ ბუნებრივ გადარჩევას ამარაგებს ალელების მრავალრიცხოვანი კომბინაციებით, ალელები კი მუტაციების შედეგად იცვლებიან.

## კარიოტიპის ცვლილება

ორგანიზმის კარიოტიპი ქრომოსომების ნაკრებს, კერძოდ ქრომოსომების რაოდენობას, ზომას, ფორმას და განლაგებას აღწერს. კარიოტიპის ცვლილებაზე საუბრისას უნდა გახსოვდეთ, რომ მთლიანი ქრომოსომის ან ქრომოსომის ძირითადი ნაწილის დაკარგვა ორგანიზმის ან გამეტის სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს, ვინაიდან ამ დროს გენები იკარგება. უფრო მეტიც, **ანეუპლოიდური** ანუ ქრომოსომების „დაუბალანსებელი“ ნაკრების მქონე ორგანიზმი ან გამეტა ხშირად სიცოცხლისუნარიანი არ არის, ან განვითარებას ვერ ახერხებს. ანეუპლოიდის მაგალითია, როდესაც ჩვეულებრივ დიპლოიდურ ორგანიზმს ერთ-ერთი ქრომოსომის სამი ასლი გააჩნია (მაგალითად, 21-ე ქრომოსომის სამი ასლის მქონე ადამიანები დაუნის სინდრომით არიან დაავადებულნი და ტვინის და სხვაგვარი დეფექტები აქვთ).

როგორც უკვე ვნახეთ, ქრომოსომის სტრუქტურას ცვლის დუბლიკაცია და დელეცია, ისინი გენეტიკური ნივთიერების რაოდენობას ცვლიან (იხ. სურ. 8.5). კარიოტიპის ცვლილების სხვა ტიპია ქრომოსომების ნაკრების რაოდენობის ცვლილება (პოლიპლოიდია) და ერთი ან რამდენიმე ქრომოსომის გადაწყობა.

## პოლიპლოიდია

დიპლოიდურ ორგანიზმს ჰომოლოგიური ქრომოსომების ორი ნაკრები გააჩნია (2N), ხოლო პოლიპლოიდურ ორგანიზმში ნაკრების რაოდენობა 2-ზე მეტია (ქრომოსომებზე საუბრისას N – ით ავლნიშნავთ გამეტურ ანუ ჰაპლოიდურ ნაკრებში განსხვავებული ქრომოსომების რაოდენობას, ხოლო ციფრი თითოეული აუტოსომის წარმომადგენლების რაოდენობაა). პოლიპლოიდები სხვადასხვა გზით წარმოიქმნება. განსაკუთრებით ხშირია შემთხვევა, როდესაც შეიღობი რედუქციული გაყოფა არ ხდება და დიპლოიდური გამეტები წარმოიქმნება (Ramsey and Schemske 1998). ქრომოსომების არა რედუცირებული რაოდენობის (2N ქრომოსომით) გამეტების და რედუცირებული (N ქრომოსომით) გამეტების გაერთიანება **ტრიპლოიდურ** (3N ქრომოსომით) ზიგოტას გვაძლევს. ტრიპლოიდების შთამომავლობის რაოდენობა ნაკლებია, ვინაიდან მათი გამეტების უმეტესობის ქრომოსომული ნაკრები ანეუპლოიდურია. დაყოფისას თითოეულმა შვილობილმა უკრედმა კონკრეტული ქრომოსომის ერთ ასლი შეიძლება მიიღოს და სხვა კონკრეტული ქრომოსომების ორი ასლი (სურ. 8.20ა). ტეტრაპლოიდური (4N ქრომოსომით) შთამომავლობა იქმნება, როდესაც ტრიპლოიდის შეუმცირებელი (3N ქრომოსომით) გამეტა დიპლოიდის ჩვეულებრივ (N ქრომოსომით) გამეტასთან ერთიანდება, ან როდესაც ტრიპლოიდური ან დიპლოიდური მშობლების ორი დიპლოიდური გამეტა ერთიანდება. სხვა ამგვარი გაერთიანების კომბინაციების შედეგად მიიღება ჰექსაპლოიდები (6N ქრომოსომით), ოქტოპლოიდები (8N ქრომოსომით) ან კიდევ უფრო მაღალი პლოიდის გენოტიპები.

ტეტრაპლოიდის ოთხი ჰომოლოგიური ქრომოსომის თითოეული ნაკრები მეიოზის მსვლელობისას კვარტეტად შეიძლება განლაგდეს და შემდეგ თანაბრად (ორი ორზე) ან უთანაბრად (ერთი სამზე) განცალკევდეს (სურ. 8.20ბ). ზოგიერთ ამგვარ პოლიპლოიდში ანეუპლოიდი გამეტები მიიღება და ნაყოფიერება მკვეთრად მცირდება. სხვა შემთხვევებში ოთხი ქრომოსომა კვარტეტის ნაცვლად ჩვეულებრივად ორ წყვილად ლაგდება, რომლებიც ნორმალურად ცალკევდებიან, რაც დაბალანსებულ (ეუპლოიდურ), სიცოცხლისუნარიან გამეტებს გვაძლევს. ამ შემთხვევაში ნაყოფიერება ჩვეულებრივი ან ჩვეულებრივთან მიახლოებულია. მემოთ ნათქვამიდან გამომდინარეობს, რომ არსებობს ქრომოსომების დიფერენციაციის მოთხოვნა, რათა მათ თავიანთი ჰომოლოგი ამოიციონ და მასთან დანაწილდნენ და არა დანარჩენ სამთან.

მცენარეების მრავალი სახეობა და კალმახების, ვასაკების და სხვა ცხოველების რამდენიმე სახეობა პოლიპლოიდის შედეგად წარმოიშვა (იხ. მე-16 თავი). პოლიპლოიდური ფარულთესლოვანების პროპორციული რაოდენობა 50-70%-მდე მერყეობს (Stace 1989). ზოგიერთი ახალი პოლიპლოიდი ერთი და იგივე სახეობის გაუყოფელი გამეტების დანაწილების შედეგად წარმოიშვა. ამგვარ ორგანიზმებს **აუტოპოლიპლოიდები** ეწოდება. ორგანიზმების უმეტესობა **ალოპოლიპლოიდია** ანუ ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების ჰიბრიდიზაციის შედეგად წარმოიშვა. ალოპოლიპლოიდებში მშობელი სახეობების ქრომოსომების უმეტესობა საკმარისად განსხვავებულია. თითოეული მშობლის ქრომოსომას თავისი სახეობის ქრომოსომის ამოცნობა და მასთან დანაწილება შეუძლია. აქედან გამომდინარე, მაგალითად ალოტეტრაპლოიდში მიმდინარე





**ინვერსია.** განვიხილოთ ქრომოსომის სეგმენტი, სადაც ABCDE ასოები გენების მაგვარი მარკერების თანმიმდევრობას აღნიშნავს. თუ მარჯვნივ ნარმოქმნება და გადაფარვის წერტილზე წყვეტა და შეერთება მოხდება, მაშინ ნარმოქმნება ახალი თანმიმდევრობა, მაგალითად ADCBE-ს (შებრუნებული თანმიმდევრობა ხაზგასმულია). გენების გადაადგილებული თანმიმდევრობების მქონე ასეთი **ინვერსია** პერიცენტრიულია, თუ ის ცენტრომერას შეიცავს, ხოლო ცენტრომერას არარსებობის შემთხვევაში პარაცენტრიულია.

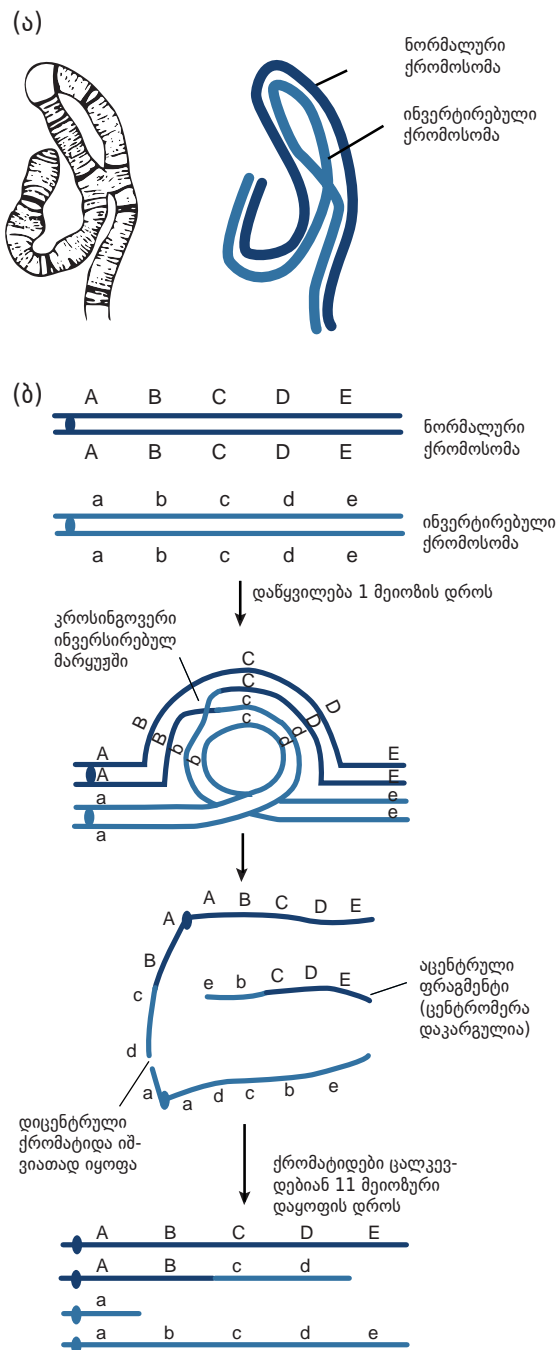
ინვერსიულ ჰეტერომიოტიპებში ნორმალურ და ინვერსირებულ ქრომოსომებზე გენების განლაგება მიტოზური კონიუგაციის მსვლელობისას ითხოვს მარჯვნივ ფორმირებას. მარჯვნივ დახება ხანდახან მიკროსკოპშია შესაძლებელი. (სურ. 8.21ა). დავეშვათ, B და C ლოკუსებს შორის კროსინგოვერი პარაცენტრიული ინვერსიის დროს ხდება (სურ. 8.21ბ). ამ შემთხვევაში ორი მოლეკულური ჯაჭვი ოთხიდან შეიცვლება. ერთ მოლეკულურ ჯაჭვს გენის გარკვეული რეგიონები (A) აკლია, არც ცენტრომერა გააჩნია, მას არ შეუძლია მოძრაობა არც ერთი პოლუსისკენ და ამიტომ ის იკარგება. მეორე შეცვლილი მოლეკულური ჯაჭვი არა მხოლოდ გენეტიკური ნივთიერების ნაკლებობას განიცდის, არამედ ორი ცენტრომერაც აქვს, რის გამოც ცენტრომერები იწყებენ მოძრაობას საწინააღმდეგო პოლუსებისკენ და ქრომოსომა წყდება. ამის შედეგად მიღებულ შვილობილ უჯრედებს გენის გარკვეული რეგიონები აკლია და სიცოცხლისუნარიან გამეტებს არ ქმნის. ინვერსიულ ჰეტეროკარიოტიპებში (და არა ჰომოკარიოტიპებში) ნაყოფიერება მცირდება, ვინაიდან მრავალი გამეტა სიცოცხლისუნარიანი არ არის, ხოლო რეკომბინაცია დათრგუნულია, რისი მიზეზიც იმაშია, რომ რეკომბინანტი ქრომოსომების მატარებელ გამეტებს აკლიათ გენეტიკური მასალა და სიცოცხლისუნარიანები აღარ არიან.

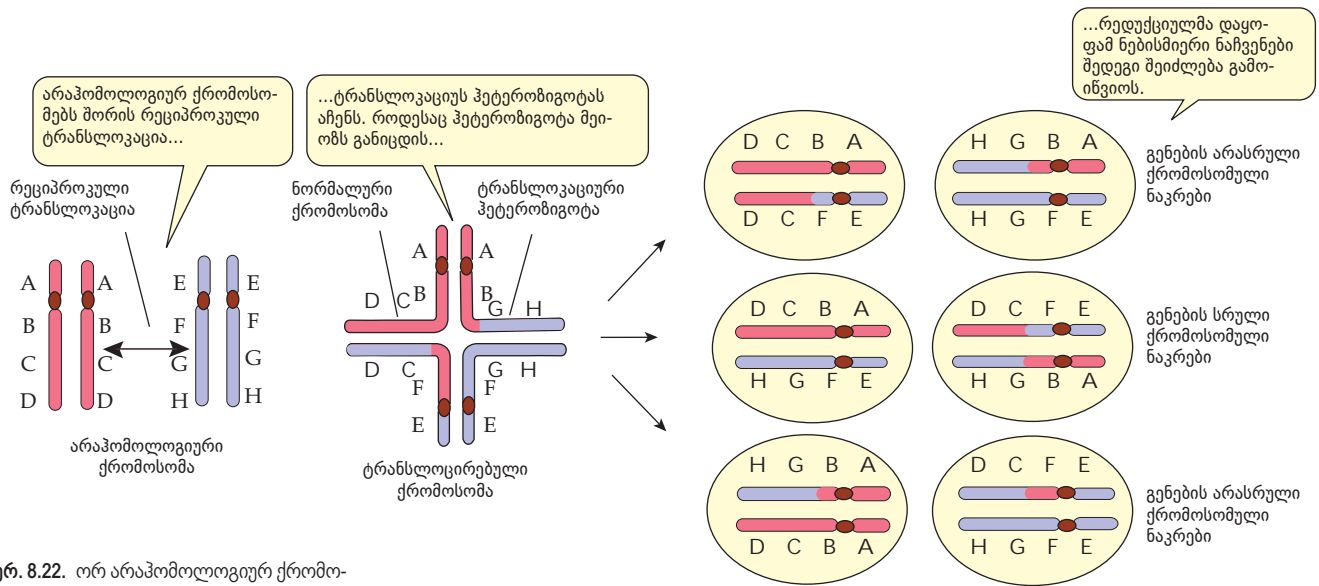
*Drosophila*-ში და ზოგიერთ სხვა ბუბში (Diptera) არასრული რეკომბინანტი ქრომოსომები მეიოზის განმავლობაში პოლარულ სხეულაკებში ისე ხვდებიან, რომ მდებარის ნაყოფიერება არ კლებულობს. *Drosophila*-ში და რამდენიმე სხვა ბუბში ინვერსიის შესწავლა მარტივია, ვინაიდან ლარვების სანერწყვე ჯირკვლები პერმანენტული კონიუგაციის მდგომარეობაში მყოფ გიგანტურ (პოლიტენია) ქრომოსომებს შეიცავს (ინვერსიის რკალების დანახვა ადვილია), და ქრომოსომები ბენდებს (რგოლებს) ქმნიან. თითოეული რგოლი ერთ გენს შეესაბამება. რგოლის სტრუქტურა ისეთივე განსხვავებულია, როგორც სუპერმარკეტის პროლექტზე დატანებული კოდი. გამოცდილი მკვლევარი სხვადასხვა თანმიმდევრობებს იოლად ამოიცნობს. **ინვერსიის პოლიმორფიზმი** *Drosophila*-ში გავრცელებულია. მაგალითად, *Drosophila pseudoobscura* სახეობაში მესამე ქრომოსომის 20-ზე მეტი სხვადასხვა ტიპის გადაწყობა (გადალაგება) არის აღმოჩენილი. ამგვარი გადაწყობების კვლევა როგორც გენეტიკური, ასევე ფილოგენეტიკური კუთხით ხდება.

**ტრანსლოკაცია.** წყვეტის და ხელმეორე გაერთიანების შედეგად ორმა არაჰომოლოგიურმა ქრომოსომამ შეიძლება სეგმენტები გაცვალოს, რაც **რეციპროკულ ტრანსლოკაციას** იწვევს (სურ. 8.22). მეიოზი ტრანსლოკაციურ ჰეტეროკარიოტიპში ხშირად ანეუპლოიდური გამეტების მაღალ პროპორციულ რაოდენობას ნარმოქმნის და ტრანსლოკაციის ჰეტეროკარიოტიპის ნაყოფიერება 50%-ით ან მეტით მცირდება. ამის შედეგად ბუნებრივ პოპულაციებში ტრანსლოკაციის პოლიმორფიზმი იშვიათია. მიუხედავად ამისა, ნათესაური კავშირის მქონე სახეობები ტრანსლოკაციის მიხედვით ხშირად განსხვავდებიან, რაც გამოიხატება გენების ჯგუფების გადაადგილებაში ერთი ქრომოსომიდან მეორე ქრომოსომაზე. მაგალითად, მამრი *Drosophila miranda*-ს Y ქრომოსომა ისეთ სეგმენტს შეიცავს, რომელიც ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობის ერთ-ერთი აუტოსომის ნაწილის ჰომოლოგიურია.

**დაყოფა და შერწყმა.** კარგია, რომ განვასხვავოთ აკროცენტრიული ქრომოსომები, სადაც ცენტრომერა ქრომოსომის ერთ კიდესთან ახლოს მდებარეობს, მეტაცენტრიული ქრომოსომების-

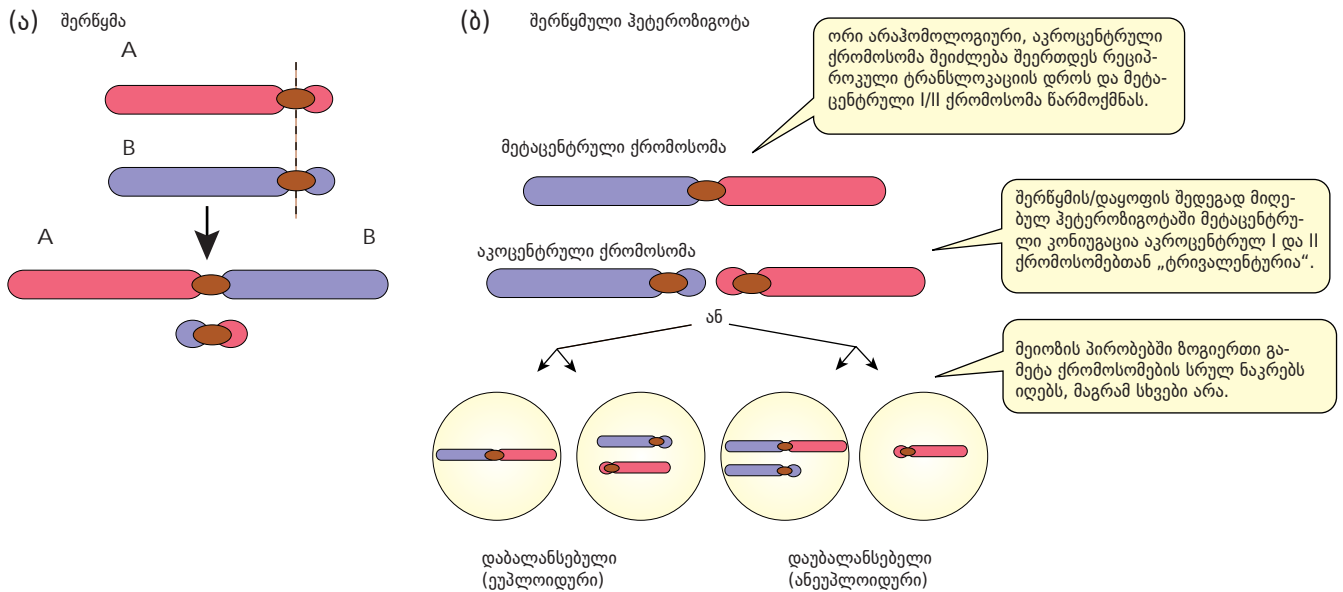
**სურ. 8.21.** ქრომოსომის ინვერსია. (ა) კონიუგირებული ქრომოსომა *Drosophila pseudoobscura*-ს ლარვის (მატლის) სანერწყვე ჯირკვლის უჯრედში ჰეტერომიოტიპური *სტანდარტული* და *ისრისთავიანი* განლაგების მიმართ. ორი ჰომოლოგიური ქრომოსომა იმდენად მჭიდროდ კონიუგირებულია, რომ ერთ ქრომოსომას წააგავს. „ხიდი“ დიაგრამაზე გამოსახულ მარჯვნივ ქმნის. მსგავსი კონიუგაცია ჩანასახოვანი ხაზის უჯრედებში ხდება, რომლებშიც მეიოზი მიმდინარეობს. (ბ) ორი ჰომოლოგიური ქრომოსომა B-D რეგიონის ინვერსიით განსხვავდება და კონიუგაციის დროს მიღებული კონფიგურაციით. ორ ქრომატიდას (B-ს და C-ს) შორის კროსინგოვერის შედეგად ვიღებთ ცენტრომერის ან გენების დიდი ბლოკების არმქონე პროლექტს. ამგვარი პროლექტი სიცოცხლისუნარიან გამეტებს არ ქმნის, ამიტომ კროსინგოვერი შეზღუდულია. მხოლოდ ის უჯრედები, რომლებიც იღებენ ორ ქრომატიდას, რომლებსაც კროსინგოვერი არ გაუვლიათ, სიცოცხლისუნარიან გამეტებს იძლევიან (After Strickberger 1968.)





**სურ. 8.22.** ორ არაჰომოლოგიურ ქრომოსომას შორის რეციპროკული ტრანსლოკაცია ტრანსლოკაციურ ჰეტერომიგოტას აჩენს. როდესაც ჰეტერომიგოტა მეიოზურ დაყოფას განიცდის, დაყოფის მრავალ პროდუქტს გენების არასრული ქრომოსომული ნაკრები უჩნდება.

**სურ. 8.23.** (ა) ორი აკროცენტრული ქრომოსომის მარტივი შერწყმა და A და B მხრების შექმნა. (ბ) მეიოზის მიმდინარეობის დროს შერწყმული ჰეტერომიგოტის განცალკევება ხშირად გენეტიკური მასალის ეუპლოიდურ (დაბალანსებულ) ან ანეუპლოიდურ (დაუბალანსებულ) ნაკრებს გვაძლევს.



გან, სადაც ცენტრომერა სადაც შუაშია განლაგებული და ქრომოსომას ორ მხრად ყოფს. როდესაც ორი არაჰომოლოგიური, აკროცენტრული ქრომოსომა რეციპროკულ ტრანსლოკაციას ცენტრომერებთან ახლოს განიცდის და ცენტრომერები მეტაცენტრულ ქრომოსომაში ერთიანდება ვიღებთ ქრომოსომული შერწყმის უმარტივეს ფორმას (სურ. 8.23ა). უფრო იშვიათად მეტაცენტრული ქრომოსომა იხლიჩება (იყოფა). მარტივი შერწყმული ჰეტეროკარიოტიპი არის მეტაცენტრული. ის AB – ით შეგვიძლია ავღნიშნოთ. მისი A და B მხრები ორი აკროცენტრის A-ს და B-ს ჰომოლოგიურია. AB, A და B ერთად კონიუგირებენ როგორც „ტრივალენტური“ (სურ. 8.23ბ). სიცოცხლისუნარიანი გამეტები და ზიგოტები ამ დროს მაინც ხშირად იქმნება, თუმცა ანეუპლოიდური გამეტების რაოდენობა საკმაოდ მაღალია. განსაკუთრებით ის მაღალია მაშინ, როდესაც შერწყმის უფრო რთული სტრუქტურა გვაქვს (იხ. მე-16 თავი). შერწყმით გამოწვეული ქრომოსომების განსხვავებული რაოდენობა, ხშირად განასხვავებს ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს, და ერთი და იგივე სახეობის გეოგრაფიულ პოპულაციებს.

**ქრომოსომების რაოდენობის ცვლილება.** თუ ადრე განხილულ საკითხებს შევაჯამებთ, პოლიპლოიდია, (განსაკუთრებით მცენარეებში) ტრანსლოკაცია და ქრომოსომების შერწყმა და დაყოფა წარმოადგენენ ქრომოსომების რიცხვის ევოლუციის მუტაციურ საფუძველს. მაგალითად, ჰაპლოიდური ქრომოსომების რაოდენობა თუხმუნოვრებში 3-დან 42-მდე მერყეობს (Lande 1979), ხოლო მწერებში 1-დან (ჭიანჭველებში) 220-მდე



**სურ. 8.24.** მუნტჯაკების ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ორი სახეობის დიპლოიდური ქრომოსომის ნაკრები (მოკროფოტოგრაფია). ეს ნაკრებები კარიოტიპების ერთ-ერთ ყველაზე მკვეთრ განსხვავებას ასახავს, რაც კი ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებშია ცნობილია. განსხვავებული კარიოტიპების მიუხედავად, სახეობები ფენოტიპურად ძალიან გვანან ერთმანეთს (*M. reevesii* photo © Mike Lane/Alamy Images; *M. muntiacus* © OSF/photolibrary.com)

*Muntiacus reevesii* (2N=46)



(პეპლებში), (ცხოველებში ეს ქრომოსომების უმაღლესი რაოდენობაა). ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების კარიოტიპები ზოგჯერ მკვეთრად განსხვავდება. ამ შემთხვევის ყველაზე აშკარა მაგალითია მუნტჯაკების (ირემი) ორი მსგავსი სახეობა *Muntiacus reevesii* და *M. muntiacus*. ამ სახეობების ჰაპლოიდური ქრომოსომების რაოდენობა შესაბამისად არის 23 და 3 ან 4 (სხვადასხვა პოპულაციებში) (სურ. 8.24). კარიოტიპის, ისევე როგორც ყველა თვისების ევოლუცია არა მხოლოდ მუტაციას, არამედ სხვა პროცესებსაც საჭიროებს (იხ. მე-16 თავი)

*Muntiacus muntiacus* (2N=8)



ქრომოსომების გადაჯგუფების (მაგალითად, რეციპროკული ტრანსლოკაციის) რომელიმე ტიპის წარმოშობის სპონტანური სიჩქარე საკმაოდ მაღალია და გამეტაზე დაახლოებით  $10^{-4}$ - $10^{-3}$ -ს შეადგენს (Lande 1979). თუმცა გადაჯგუფება, რომელიც რომელიმე გარკვეულ ადგილზე წყვეტას იწვევს, იშვიათად ხდება და უნიკალური მოვლენად ითვლება.

**რეზიუმე**

1. ქრომოსომების ან გენების მუტაცია არის ცვლილება, რომელიც შემდგომში მემორდება. მუტაცია, როგორც წესი, ახალ სახეობას არ ქმნის. ის უფრო სახეობებში ქრომოსომებს ან გენებს (ალელებს, ჰაპლოტიპებს) ცვლის.
2. მოლეკულურ დონეზე გენების მუტაცია ფუძე წყვილის ჩანაცვლებას, გენეტიკური კოდის ჩარჩოს ძვრას, ერთი ან მეტი ფუძე წყვილის (ან გენების შემცველი გრძელი თანმიმდევრობების) დუპლიკაციას ან დელეციას, ან სხვადასხვა ტიპის გადატანადი (მოძრავი) გენეტიკური ელემენტების ინსერციით (ჩასმით) გამოწვეულ ცვლილებებს მოიცავს. დნმ-ის ახალი თანმიმდევრობები შიდაგენური რეკომბინაციის შედეგადაც იქმნება.
3. კონკრეტული მუტაციის სიჩქარე საკმაოდ დაბალია. ფენოტიპური გამოვლენის მქონე მუტაციის სიჩქარე ერთ გამეტაზე არის საშუალოდ  $10^{-6}$ - $10^{-5}$ , ხოლო ფუძე წყვილზე —  $10^{-9}$ . მუტაციის სიჩქარე დაბალია იმისთვის, რომ თავისთავად ალელების სიხშირეების არსებითი ცვლილება გამოიწვიოს. მიუხედავად ამისა, მუტაციით გამოწვეული ჯამური გენეტიკური ცვალებადობა მთლიანი გენომისთვის ან ინდივიდუალური პოლიგენური თვისებებისთვის საკმაოდ საგრძნობია.
4. მუტაციით გამოწვეული მორფოლოგიური ან ფიზიოლოგიური თვისებების ცვლილებების მაგნიტუდა (ამლიტუდა) ნულიდან ძალიან მაღალ ნიშნულამდე მერყეობს. ნაწილობრივ, იმის გამო, რომ მუტაციების უმეტესობას პლეოტროპული ეფექტი ახასიათებს. წარმატებაზე მუტაციის ჯამური მოქმედება საშიანოა, თუმცა ზოგიერთი მუტაცია სასარგებლოც არის.
5. მუტაცია მანმადე არსებულ ბიოქიმიურ თვისებებს ან განვითარების მიმართულებას ცვლის, ამიტომ, პოტენციურად შესაძლებელი ყველა მუტაციური ცვლილება რეალურად არ ხორციელდება. ზოგიერთი ადაპტაციური ცვლილება კონკრეტული გენის კონკრეტული მუტაციის გარეშე შეუძლებელია. სწორედ ამიტომ, ევოლუციის სიჩქარე და მიმართულება ზოგ შემთხვევაში კავშირშია მუტაციის გაჩენის შესაძლებლობასთან.
6. მუტაციები შემთხვევითია, ვინაიდან მათი გაჩენის ალბათობა გარემოს ჩარევით არ განისაზღვრება და გარემო მუტაციას სასურველ მიმართულებას ვერ ანიჭებს. გარდა ამისა, კონკრეტული მუტაციების პროგ-

ნოზირება შეუძლებელია. მუტაციის გაჩენის ალბათობა მისგან მიღებულ სარგებელზე დამოკიდებული არ არის.

7. ალელების რეკომბინაციის შედეგად გენთა კომბინაციების ასტრონომიული რაოდენობა იქმნება. სქესობრივი გზით გამრავლებადი ორგანიზმების ერთ თაობაში რეკომბინაცია ბევრად ძლიერ გენეტიკურ ცვალებადობას იწვევს, ვიდრე მხოლოდ მუტაცია. გარდა ამისა, რეკომბინაცია გენების სასურველ კომბინაციებს შლის და პოლიგენური თვისებებით გამოწვეული ცვალებადობის რაოდენობას მზღდავს.
8. კარიოტიპის (ქრომოსომების ნაკრების) მუტაცია მოიცავს პოლიპლოდიას და სტრუქტურულ გადაჯგუფებას (მაგალითად, ინვერსიას, ტრანსლოკაციას, გახლეჩვას (დაყოფას), შერწყმას (შეერთებას). ამგვარი გადაჯგუფების შედეგად ჰეტერომიგოტულ მდგომარეობაში ნაყოფიერება უმეტესწილად მცირდება.

### **ტერმინები და ცნებები**

|                                       |  |
|---------------------------------------|--|
| ადიტიური მემკვიდრეობითობა             | ინტრონი                                      |
| ალელი                                 | ინვერსია                                     |
| ალთოპოლიპლოიდი                        | კარიოტიპი                                    |
| ანეუპლოიდი                            | მიკროსატელიტი                                |
| აუთოპოლიპლოიდი                        | მუტაცია                                      |
| უკუმუტაცია                            | მუტაციური ვარიანსა (ცვალებადობა)             |
| ფუძე წყვილის ჩანაცვლება               | არასინონიმური მუტაცია                        |
| ფუძე წყვილები                         | პლეოტროპია                                   |
| კოდონი                                | წერტილოვანი მუტაცია                          |
| კონტროლის რეგიონები (ენჰანსერები      | პოლიგენური                                   |
| — გენი-მოდულიკატორები და რეპრესორები) | პოლიპლოიდია                                  |
| დომინანტურობა                         | ფსევდოგენი                                   |
| ეუპლოიდი                              | რეცესიული                                    |
| ეკზონი                                | რეციპროკული ტრანსლოკაცია                     |
| ქრომოსომების გახლეჩვა (დაყოფა)        | განმეორებითი მუტაცია                         |
| გენეტიკური კოდის ჩარჩოს ძვრის მუტაცია | განმეორებითი თანმიმდევრობა                   |
| ქრომოსომების შერწყმა (შეერთება)       | ჩანაცვლება                                   |
| გენი                                  | სინონიმური მუტაცია                           |
| გენების ოჯახი                         | ტანდემური განმეორება                         |
| გენეტიკური კოდი                       | ტრანზიცია (გადაადგილება)                     |
| გენეტიკური მარკერი                    | გადატანადი გენეტიკური ელემენტი (ტრანსვერსია) |
| ჰაპლოტიპი                             | ტრანსპოზიცია                                 |
| ჰეტეროკარიოტიპი                       | ტრანსვერსია                                  |
| ჰომეოტური მუტაცია                     | არათანაბარი კროსინგოვერი                     |
| ჰომოკარიოტიპი                         | ველური ტიპის                                 |
| ინტრაგენური რეკომბინაცია              |  |

### **დაგატავითი საკითხავი**

W.-H. Li, *Molecular Evolution* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997) მუტაციის ევოლუციურ ასპექტებს მოლეკულურ დონეზე განიხილავს. მუტაციის ტემპის შესახებ იხ. J. W. Drake, B. Charlesworth, D. Charlesworth, and J.F. Crow, "Rates of spontaneous mutation" (1998, *Genetics* 148:1667-1686) და M. Lynch et al., "Perspective:

Spontaneous deleterious mutation" (1999, Evolution 53:645-663).

## ამოცანები და სადისკუსიო თეზები

- განვიხილოთ ორი შესაძლო ექსპერიმენტი. (ა) დაიჭირეთ ველური *Drosophila melanogaster*-ის 3000 მამრი და თითოეული მათგანი ლაბორატორიულ მდებარეობაში დააწყვილეთ, რომელიც აუტოსომური, რეცესიული *vg* (*vestigial*) ალელის მიმართ (ეს ალელი ჰომომიგოტურობის პირობებში პანაწინა ფრთების განვითარებას იწვევს), ჰეტერომიგოტულია. თითოეული მამრის შთამომავლობა გამოიკვლიეთ. აღმოჩნდება, რომ სამი მამრიდან ერთის შთამომავლობის ნახევარს მინიატურული ფრთები და *vgvg* გენოტიპი აქვს. (ბ) მეორე ექსპერიმენტში თქვენ ციტოქრომ b გენის 20 ასლის 1000 ფუძე წყვილის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა უნდა განსაზღვროთ. გენები 20 გარეული იხვიდან არის აღებული. აღმოჩნდება, რომ 30-დან ყოველი ნუკლეოტიდური საიტის ერთი ან სხვა გენების ასლს ყველა დანარჩენებისგან განსხვავებული ფუძე წყვილი გააჩნია. შეგიძლიათ თუ არა ამ მონაცემების გამოყენებით ველური სახეობიდან *vg* ალელამდე მუტაციის (ა ექსპერიმენტი) ან ერთი ფუძე წყვილიდან მეორეზე (ბ ექსპერიმენტი) მუტაციის სიჩქარის გამოთვლა?
- Drosophila*-ს ლაბორატორიული ხაზიდან, რომელიც *vestigial* ლოკუსის მიხედვით ჰომომიგოტური ველური ტიპია (++), 10000 შთამომავალს ვიღებთ, თითოეულ მათგანს ჰომომიგოტურ *vg vg* ბუმთან აწყვილებთ და მთლიანობაში მიღებულ 1 მილიონ შთამომავლობას იკვლევთ. ორი მათგანი *vgvg*-ია. გამოთვალეთ მუტაციის სიჩქარე გამეტებზე +დან *vg*-მდე. რა უნდა დაუშვათ, რომ ეს გამოთვალეთ?
- დნმ-ის შემდეგი თანმიმდევრობა *Drosophila simulans*-ის (Bodmer and Ashburner 1984) გენის ალკოჰოლდეჰიდროგენაზას (*Adh*) მაკოდირებელი რეგიონის დასაწყისია და კოდონებში არის განლაგებული: CCC ACG ACA GAA CAG TAT TTA AGG AGC TGC GAA GGT  
(ა) დაადგინეთ ინფორმაციული რნმ-ის შესაბამისი თანმიმდევრობა და 8.2 სურათის გამოყენებით ამინომჟავურ თანმიმდევრობასაც მიაკვლიეთ. (ბ) კვლავ 8.2 სურათის გამოყენებით თითოეული საიტისთვის განსაზღვრეთ შესაძლო მუტაციების (ინდივიდუალური ნუკლეოტიდების ცვლილების) რაოდენობა, რომლებიც ამინომჟავების შეცვლას გამოიწვევს. მთლიანი თანმიმდევრობისთვის შესაძლო მუტაციების რა პროპორციული რაოდენობაა სინონიმური და არასინონიმური? კოდონის პირველი, მეორე და მესამე ფუძის პოზიციებზე მუტაციების რა პროპორციული რაოდენობაა სინონიმური? (გ) რა გავლენას მოახდენს ამინომჟავების თანმიმდევრობაზე მეთავე და მეთერთმეტე საიტებს შორის დნმ-ის თანმიმდევრობაში ერთი G ფუძის ჩასმა? (დ) რა შედეგს მოიტანს მე-16 ნუკლეოტიდის წაშლა? ე) პირველი 15 საიტისთვის ყველა მუტაციის კლასიფიცირება მოახდინეთ, განსაზღვრეთ ტრანსვერსიულია თუ ტრანზიციურია ეს მუტაციები და დაადგინეთ შეცვლის თუ არა მუტაცია ამინომჟავას. განსხვავდება თუ არა სინონიმური მუტაციების პროპორციული რაოდენობა ტრანზიციასა და ტრანსვერსიას შორის?
- ანტარქტიკული *Channichtys* თევზის გვარს ჰემოგლობინი არ აქვს. მონათესავე *Trematomus*-ში ჰემოგლობინი თავის ფუნქციას ასრულებს. დაუშვათ, გენს რომელიც ჰემოგლობინს აკოდირებს *Channichtys*-ში ფუნქცია არა აქვს და არ გადაინერგება. როგორ უნდა განსაზღვროთ ამ ორ გვარს შორის ამ გენის ნუკლეოტიდური ცვალეზადობა?
- ულტრაისფერი გამოსხივება *Drosophila*-ს მაგვარ ორგანიზმებში მუტაციებს იწვევს. ის დნმ-ს და აქედან გამომდინარე, მნიშვნელოვან ფიზიოლოგიურ ფუნქციებს ამიანებს და შესაძლოა სიცოცხლისუნარიანობაზეც აისახოს. წარმოიდგინეთ, რომ *Drosophila*-ები ძლიერად დაასხივებთ ულტრაისფერი სხივებით და შემდეგ ამ ბუმების ზრდასრული შთამომავლობა გადაარჩინეთ ახალი მუტაციების მიხედვით. აღმოაჩინდა, რომ რამდენიმე შთამომავალს აქვს მუტაცია, რომელიც ზრდის მუქი პიგმენტის რაოდენობას. ეს პიგმენტი კი იცავს შინაგან ორგანოებს ულტრაისფერი დასხივებისგან. საკონტროლო ბუმების იგივე რაოდენობის შთამომავლობა, რომელიც არ იყო დასხივებული ულტრაისფერი სხივებით, არ ავლენს, ან ძალიან მცირე რაოდენობით ავლენს მუტაციებს, რომლებიც პიგმენტაციას ზრდიან. შეგიძლიათ თუ არა დაასკვნათ, რომ მუტაციის პროცესი არის რეაქცია გარემოსთან ადაპტაციის საჭიროებაზე?
- მკვლევარებმა ხელოვნური სელექციის (იხ. მე-9 თავი) გამოყენებით *Drosophila melanogaster*-ის ბევრი თვისება, მათ შორის ფრთების სიგრძე და ფოტოტაქტიკური ქცევა, შეცვალეს. ამავრამ, არავინ არ ცდილობდა ამ მცირე ზომის (დაახლოებით 2მმ) ბუმის გადარჩევას ისე, რომ დიდი, ხარაბუმას ზომის (30მმ) ბუმები მიეღოთ. შესაძლებელია თუ არა ამის გაკეთება? როგორ შეეცდებოდით მიზნის მიღწევას? თუ მცდელობა წარუმატებელი აღმოჩნდება, რა ჰიპოთეზით ახსნის ამ შედეგს? რა როლს შეასრულებს მუტაცია თქვენს ექსპერიმენტში?





# ცვალებადობა

# 9

**წ**ინა თავში აღწერილი მუტაციის და რეკომბინაციის პროცესები პოპულაციის ან სახეობის წევრებს შორის მრავალი თვისების გენეტიკურ განსხვავებას იწვევს. გენეტიკური ცვალებადობა ევოლუციის საფუძველია, ვინაიდან ორგანიზმებში დროთა განმავლობაში მომხდარი ცვლილებები და საერთო წინაპრისგან წარმოშობილ სახეობებს შორის განვითარებული განსხვავებები, სახეობებს შორის გენეტიკურ ცვალებადობას ქმნიან. ევოლუციური პროცესების გააზრება გენეტიკური ცვალებადობის და ევოლუციურ ცვლილებაზე მისი ზეგავლენის შესწავლას საჭიროებს. გარდა ამისა, გენეტიკური ცვალებადობის შესწავლისას მრავალ საკითხს შევხებით, იქნება ეს `გონებრივი შესაძლებლობების ტესტების~ თუ `რასის~ მნიშვნელობა, რაც ადამიანთა საზოგადოებაზე ღრმა კვალს ტოვებს. ბიოლოგიური მეცნიერებებიდან ცვალებადობის გაანალიზებას და გააზრებას ევოლუციური ბიოლოგია ცდილობს. ცვალებადობა ყველა ბიოლოგიური სისტემის მნიშვნელოვანი თვისებაა.



ერთი და იგივე სახეობის ინდივიდები ხშირად განსხვავებულად გამოიყურებიან. ერთ ლოკუსზე მდებარე ორი ალელი სამხრეთკალიფორნიული უდაბნოს მცენარე *Linanthus parryae*-ს ყვავილების შეფერილობაზე არის პასუხისმგებელი. ყვავილი შეიძლება იყოს ლურჯი და თეთრი. ევოლუციურმა ბიოლოგებმა ამგვარი ცვალებადობის შესწავლა 70 წელზე მეტია დაიწყეს (Photo © Larry Blakely.)

გენეტიკურ ცვალებადობას წიგნის დარჩენილ ნაწილში ხშირად დავუბრუნდებით, ამიტომ ძირითადი ტერმინების კარგად გააზრება აუცილებელია:

- ფენოტიპი ინდივიდუალური ორგანიზმის, ან მსგავსი ინდივიდების ჯგუფის თვისებაა. ფენოტიპური ცვალებადობა ინდივიდებს შორის გენეტიკური განსხვავებების შედეგია, თუმცა ორგანიზმის განვითარებაში გარემოს პირდაპირი მოქმედების შედეგიც შეიძლება იყოს. 9.1 სურათზე ნაჩვენებია ფენოტიპური ცვალებადობის ორივე სახეობის მაგალითი.
- გენოტიპი ინდივიდუალური ორგანიზმის, ან მსგავსი ორგანიზმების ჯგუფის, გენეტიკური შემადგენლობაა ერთ ან რამდენიმე ლოკუსზე, რომელიც გამოსაკვლევად არის გამოყოფილი.
- ლოკუსი ქრომოსომაზე არსებულ ადგილს ან ამ ადგილზე მდებარე გენს ეწოდება.
- ალელი გენის გარკვეული ფორმაა, რომელიც სხვა ალელებისგან ფენოტიპზე მოხდენილი ზეგავლენის მიხედვით განსხვავდება.
- ჰაპლოტიპი გენის ან დნმ-ის სეგმენტის ერთ-ერთი თანმიმდევრობაა, რომელიც ჰომოლოგიური თანმიმდევრობებისგან მოლეკულური მეთოდებით განირჩევა
- ჩვენ ტერმინს გენის ასლი ვიყენებთ, როდესაც გენის წარმომადგენლების რაოდენობას ვითვლით. დიპლოიდურ პოპულაციებში (მაგალითად, ადამიანებში) თითოეულ ინდივიდს ყოველი აუტოსომური გენის ორი ასლი გააჩნია, ანუ მაგალითად, 100 ინდივიდი გენის 200 ასლს ატარებს. ტერმინი გენის ასლი, ასლებს შორის ალელების ან თანმიმდევრობების განსხვავებას არ არჩევს. ჩვენ ამ მიზნისთვის ვიყენებთ ტერმინს ალელის ასლი. მაშასადამე, ჰეტეროზიგოტურ  $A_1A_2$  ინდივიდს A გენის ორი ასლი აქვს. ერთი ასლი  $A_1$  ალელისაა, ხოლო მეორე ასლი  $A_2$  ალელს ეკუთვნის.

**სურ. 9.1.** ფენოტიპური ცვალებადობა, რომელიც გამოწვეულია გენეტიკური განსხვავებებით და გარემოთი. (ა) თეთრი ბატის *Chen caerulescens*-ის თეთრი და „ცისფერი“ ფორმები ერთ ლოკუსზე მდებარე ორი ალელით არის განპირობებული. ორივე ფორმა ერთ პოპულაციაში გვხვდება და შეჭვარებას უპრობლემოდ მიმდინარეობს. (ბ) თეთრი კაკაბის *Lagopus lagopus*-ის განსხვავებული გარეგნობა სხვადასხვა გენოტიპებით განპირობებული არ არის და უფრო გარემოზე რეაქციას წარმოადგენს. ბუმბულის ცვენის შემდეგ კაკაბი ზამთრის თეთრი ბუმბულებით ან ზაფხულის ფერადი ბუმბულებით იმოსება, რაც ბუმბულის ცვენის სემონზე დამოკიდებულია (© Jim Zipp and John Bova/Photo Researchers, Inc.; ბ © Painet, Inc.)

(ა) გენეტიკური ცვალებადობა



(ბ) გარემოთი გამოწვეული ცვალებადობა



ცვალებადობა სხვადასხვა ფორმით არსებობს. უმარტივეს შემთხვევებში ორი ალელი მოცემულ ლოკუსზე ცვალებადობის უმეტეს ნაწილს განაპირობებს (ამის მაგალითია *Linanthus parryae*-ს ყვავილის ფერი ან 9.1 სურათზე გამოსახული თეთრი ბატის ფერი). ზოგჯერ პოპულაციაში სამი ან მეტი ალელი არსებობს. მაგალითად, აფრიკული მერცხლის კუდა პეპელა *Papilio dandanus*-ის გარეგნულად წააგავს ფრინველებისთვის უგემური პეპლების სახეობებს, თუმცა თვითონ გემრიელია (სურ. 9.2ა). ასეთ შემთხვევაში რამდენიმე განსხვავებული შეფერილობის მემკვიდრეობით შეიქმნა ხდება, თითქოს ლოკუსზე რამდენიმე ალელი მდებარეობს. ზოგჯერ ერთი ან მეტი ფენოტიპური თვისება ცვალებადია ორი ან მეტი ლოკუსის ალელური ცვალებადობის შედეგად. ეს ცვალებადობა კი ხდება ორ ან მეტ განცალკევებულ ლოკუსზე. ამის მაგალითია ხმელეთის ლოკოკინას *Capaea nemoralis*-ის ნიჭარის მოლები და ძირითადი შეფერილობა (სურ. 9.2ბ). მრავალი ლოკუსი მონაწილეობას იღებს უწყვეტ ცვალებადობაში, რომელიც ტიპურია უმეტესი ფენოტიპური თვისებებისთვის. ამის კარგი მაგალითებია ადამიანის თმის და კანის განსხვავებული ფერი (სურ. 9.2გ).

**ფენოტიპური ცვალებადობის განსხვავებული წყაროები**

ეგოლუცია პოპულაციის დროში მიმდინარე გენეტიკური ცვლილებებისგან შედგება, ამიტომ ეგოლუციურ ბიოლოგებს გენეტიკური საფუძვლის მქონე ცვალებადობა განსაკუთრებით აინტერესებთ. ინდივიდების ფენოტიპების განსხვავების მიზეზი შეიძლება იყოს გენეტიკური განსხვავება, გარემოს განსხვავება ან ორივე ერთად. ნებისმიერი განსხვავება, რომელიც გენეტიკური სხვაობით განპირობებული არ არის, გარემოს მოქმედების შედეგია. მაგალითად, ქცევის ინდივიდუალური განსხვავება, რაც დასწავლის შედეგი შეიძლება იყოს, ასევე გარემოს განსხვავებს მიეკუთვნება. ამგვარი განსხვავებების სპეციფიკურ კლასს დედობრივი ეფექტი ეწოდება. ეს ტერმინი გულისხმობს, რომ დედა შთამომავლობაზე ზეგავლენას არა მხოლოდ გენების გადაცემით, არამედ არაგენეტიკური მეთოდებით ახდენს, როგორცაა კვერცხის ყვითრის რაოდენობა ან შემადგენლობა, დედობრივი მზრუნველობის ხარისხი და რაოდენობა, ან მისი ფიზიოლოგიური მდგომარეობა, როცა ის კვერცხებს თუ ემბრიონებს ატარებს. არაგენეტიკური “□”-“†”-“—” ეფექტით ასევე აღწერილია რამდენიმე ორგანიზმისთვის.

თანდაყოლილი ანუ შინაგანი სხვაობა ინდივიდებს შორის, არის ის სხვაობა, რომელიც დაბადების დროს უკვე არსებობს. ის შეიძლება გამოწვეული იყოს გენებით, არაგენეტიკური “—”-“†” ეფექტით ან გარემოს



(ა)



(ბ)



(გ)



სურ. 9.2. ზოგიერთ გენეტიკურ ცვალებადობას მრავალი ალელი უდევს საფუძვლად. (ა) აფრიკული პეპელას *Papilio dardanus* სახეობა გემრიელია და მიკრიის უნარი აქვს. მამრ პეპელებს მიკრიის უნარი არ ახასიათებს და ერთმანეთს გვანან (ზედა სურათი). ქვემოთ ნაჩვენები პეპლები მდედრებია. თითოეულს განსხვავებული შეფერილობა აქვს და შორეულ მონათესავე, მომწვანე სახეობას მოგვაგონებს. *P. dardanus*-ის ცვალებადობა მხოლოდ მდედრებზე ვრცელდება და მემკვიდრეობით გადადის ისე, თითქოს ერთ ლოკუსზე მდებარე მრავალი ალელით იყოს განპირობებული, თუმცა სინამდვილეში ცვალებადობას მჭიდროდ შეჭიდული რამდენიმე გენი ინვესს. (ბ) ევროპული ხმელეთის ლოკოკინას *Cepaea nemoralis*-ის ნიჟარას შეფერილობის ცვალებადობაზე ერთი ლოკუსის პასუხისმგებელი, თუმცა ნიჟარაზე არსებული ზოლების სიგანეს და რაოდენობას რამდენიმე განსხვავებული ლოკუსი აკონტროლებს. ლოკოკინების პოპულაციაში ამ ცვალებადობის შემანარჩუნებელი ფაქტორების კვლევა დღემდე გრძელდება, თუმცა დღემდე ყველა მათგანი გაამრებული არ არის. (გ) *Homo sapiens*-ის რამდენიმე მრავალ განსხვავებულ ლოკუსზე მდებარე ალელები „ხარისხობრივი თვისებების“ ცვალებადობას განაპირობებს. ასეთი თვისებებია კანის პიგმენტაცია, თმის ფერი და ფორმა, ასევე სახის ნაკვთები. განსხვავება ადამიანებში, ისევე როგორც პეპლებსა და ლოკოკინებში, დაწყობილებას ხელს არ უშლის (ა Courtesy of Fred Nijhout; ბ, photo by the author; გ © Painet, Inc.)

ფაქტორებით, რომლებიც მოქმედებენ ემბრიონზე დაბადებამდე ან გამორჩევამდე. მაგალითად, ფეხმძივ ქალების მიერ ალკოჰოლის, თამბაქოს და ნარკოტიკის მოხმარება არაგენეტიკური დეფექტების რისკს ზრდის.

იმის დასადგენად, გამოწვეულია თუ არა ნიშან-თვისების ცვალებადობა გენეტიკური, გარემოს ან ორივე ფაქტორის მიერ, რამდენიმე მეთოდი გამოიყენება:

1. ფენოტიპების ექსპერიმენტული შეჯვარება, რის შედეგადაც  $F_1$ ,  $F_2$  და უკუშეჯვარების შედეგად მიღებული შთამომავლობა გვაქვს. შთამომავლობის ფენოტიპების მენდელის შეფარდებები (შეფარდებით, 3:1 ან 1:2:1) მარტივი გენეტიკური კონტროლის გამოხატვა;
2. შთამომავლობის და მშობლების საშუალო ფენოტიპებს შორის კორელაცია O(ან ნათესაური კავშირის არმქონე ინდივიდებთან შედარებით, და-ძმებს შორის არსებული მეტი მსგავსება) მიუთითებს, რომ გენეტიკური ცვალებადობა ფენოტიპურ ცვალებადობას უწყობს ხელს. გარდა ამისა, დედობრივი ეფექტიც უნდა გავითვალისწინოთ და დავრწმუნდეთ, რომ და-ძმები (ან ზოგადად ნათესავები), არ ბინადრობენ უფრო მსგავს გარემოში, ვიდრე ნათესაური კავშირის არმქონე ინდივიდები. მაგალითად, ადამიანის გენეტიკოსები აყვანილ ბავშვებს იკვლევენ, რათა დაადგინონ რითია გამოწვეული დების და ძმების მსგავსება: საერთო გენებით თუ საერთო გარემოს ზეგავლენით.
3. ფენოტიპურად განსხვავებული მშობლების შთამომავლობა ერთგვაროვან გარემოში შეიძლება გამოიზარდოს, რასაც **საერთო ბაღი** ეწოდება. განსხვავებული მშობლების შთამომავლობაში არსებული განსხვავებები საგარეოდ გენეტიკური საფუძვლის მქონეა. საერთო ბაღში საკმარისია სულ მცირე ორი თაობის გამრავლება, რათა გენეტიკური და დედობრივი ფაქტორების განსხვავება შევძლოთ.

**პოპულაციური გენეტიკური ცვალებადობის ფუნდამენტური წესები**

ჩვენ გენეტიკური ცვალებადობის და მასზე ზეგავლენის მქონე, ანუ სახეობებში ევოლუციის გამომწვევი ფაქტორების კვლევაზე გადავდივართ. აქ მოყვანილი განსაზღვრებები, ცნებები და წესები აუცილებელია ევო-

ლუციური თეორიის გააზრებისთვის. ჩვენ თავდაპირველად გენეტიკურ ცვალებადობასთან დაკავშირებულ ძირითად მოსაზრებებს მიმოვიხილავთ და შემდეგ ძალიან მნიშვნელოვან ზოგად მოდელს განვმარტავთ.

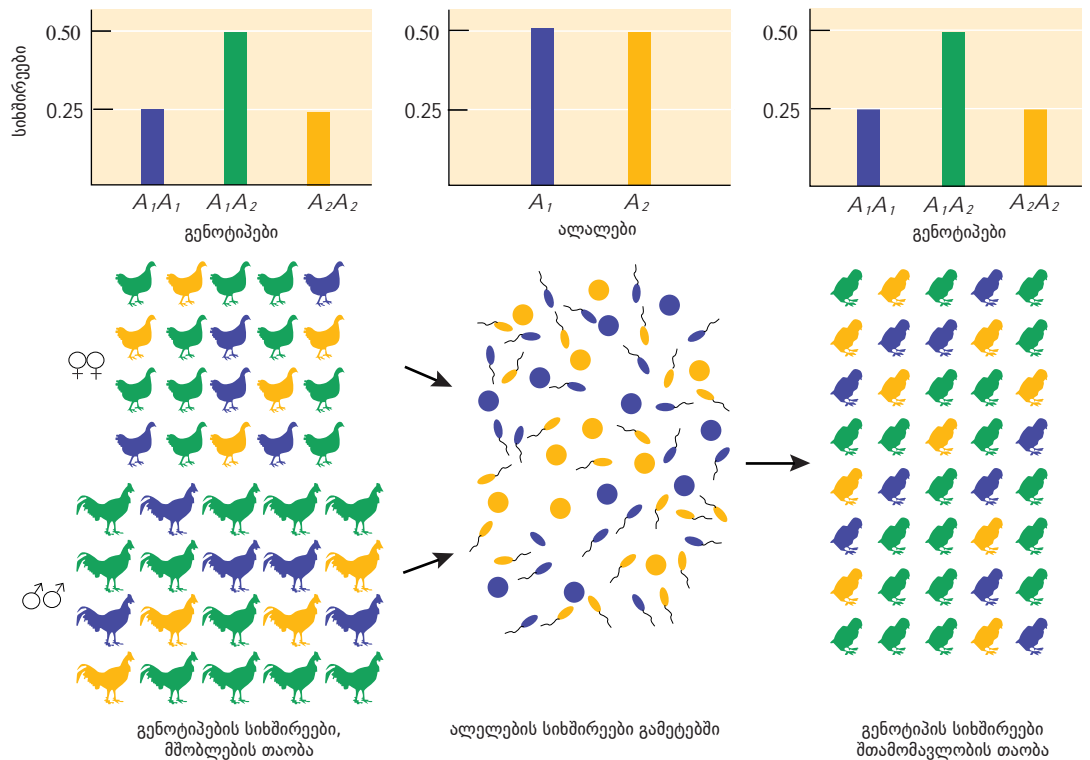
პოპულაციაში, გენის ნებისმიერ ლოკუსზე შეიძლება იყოს ორი ან მეტი ალელი, რომლებიც დროთა განმავლობაში მუტაციის შედეგად წარმოიშვა. ზოგჯერ ერთი ალელი პოპულაციაში უფრო გავრცელებულია (და მას ველური ტიპი შეგვიძლია ვწოდოთ), ხოლო სხვები საკმაოდ იშვიათები არიან. ზოგიერთ შემთხვევაში ორი ან მეტი ალელი ერთნაირად არის გავრცელებული. ალელის ფარდობით გავრცელებას, ან იშვიათობას, **ალელების სიხშირეს** ვწოდებთ (ზოგჯერ არასწორად გაგებულება, როგორც “□—“ ზ სიხშირეო). სქესობრივი გზით გამრავლებულ პოპულაციაში, ალელები, რომელთა მატარებლები არიან კვერცხუჯრედები და სპერმა, კომბინირების შედეგად ჰომოზიგოტურ (ერთი და იგივე ალელის ორი ასლი) და ჰეტეროზიგოტურ (ორი განსხვავებული ალელის თითო ასლი) გენოტიპებს ქმნიან. **გენოტიპის სიხშირე** არის გარკვეული გენოტიპის მქონე პოპულაციის პროპორციული რაოდენობა (სურ. 9.3). სხვადასხვა გენოტიპების პროპორციული რაოდენობა ალელის სიხშირესთან მარტივად არის დაკავშირებული, მაგრამ ეს კავშირი ძალიან მნიშვნელოვანია. თუ გენოტიპები ფენოტიპური თვისების მიხედვით განსხვავდება, მაშინ თვისების ცვალებადობის ხარისხი არა მხოლოდ გენოტიპების განსხვავების ხარისხზე იქნება დამოკიდებული, არამედ გენოტიპების ფარდობით სიმჭიდროვეზე (სიხშირეებზე), რაც თავის მხრივ ალელის სიხშირეებზეა დამოკიდებული.

ერთ თაობაში გენოტიპის სიხშირის ნებისმიერი ცვლილება პოპულაციის გამეტებში შემავალი ალელების სიხშირეზე აისახება და რეპროდუქციის შედეგად მომდევნო თაობის გენოტიპის სიხშირეებსაც ცვლის. *თაობიდან თაობამდე მიმდინარე ასეთი ცვლილება ევოლუციური ცვლილებების მთავარი პროცესია*. მიუხედავად ამისა, გენოტიპის და ალელის სიხშირეები თავისთავად არ იცვლება. მათი შეცვლა რაღაცამ უნდა გამოიწვიოს. *სიხშირეების ცვლილების გამომწვევი ფაქტორები ევოლუციის მიზეზებია*.

**ალელების და გენოტიპების სიხშირეები: ჰარდი-ვაინბერგის წესი**

წარმოდგინეთ, რომ დიპლოიდური პოპულაცია 1000 ინდივიდისგან შედგება და კონკრეტული გენის ლოკუსზე მხოლოდ  $A_1$  და  $A_2$  ალელი გვაქვს. მაშასადამე, ამ ლოკუსისთვის სამი შესაძლო გენოტიპი არსებობს. ესენია  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  (ორივე ჰომოზიგოტური) და  $A_2A_1$  (ჰეტეროზიგოტური).

დავუშვათ, 400 ინდივიდს  $A_1A_1$  გენოტიპი აქვს, 400 ინდივიდს —  $A_1A_2$ , ხოლო 200 ინდივიდს —  $A_2A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების სიხშირეებია შესაბამისად D, H და R, ხოლო  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეებია შესაბამის-



სურ. 9.3. სურათზე ორი ალელის ( $A_1$ ,  $A_2$ ) მქონე ლოკუსისთვის ნაჩვენებია სამი გენოტიპის სიხშირე ერთი თაობის მამრებსა და მდედრებში, კვერცხუჯრედებსა და სპერმაში ალელის სიხშირეები და შთამომავლობაში გენოტიპის სიხშირეები.

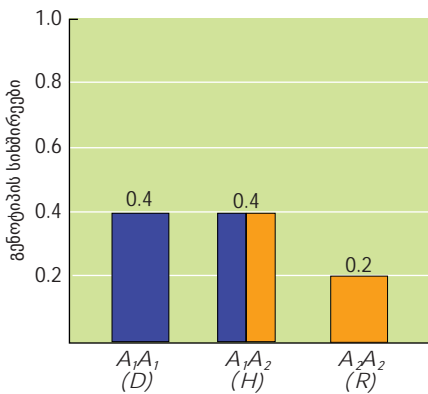
გენოტიპების სიხშირეები, მშობლების თაობა      ალელების სიხშირეები გამეტებში      გენოტიპის სიხშირეები შთამომავლობის თაობა

სად  $p$  და  $q$ . აქედან გამომდინარე, გენოტიპის სიხშირეებია  $D=0,4$ ,  $H=0,4$  და  $R=0,2$ , ხოლო ალელის სიხშირეებია  $p=0,6$  და  $q=0,4$  (სურ. 9.4ა,ბ).  $A_1$  ალელის სიხშირე არის ალელების ჯამი, რომელთა მატარებელია  $A_1A_1$  ჰომოზიგოტა პლუს იმის ნახევარი, რისი მატარებელიც არის ჰეტეროზიგოტა. მაშასადამე,  $p=D+H/2=0,6$ . ასეთივე ხერხით გამოანგარიშებულია  $A_2$  ალელის სიხშირე  $q=R+H/2=0,4$ .

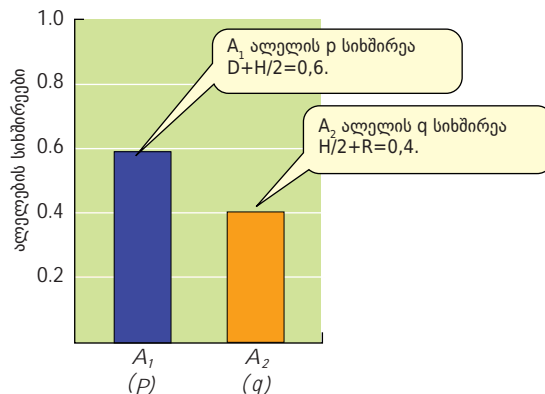
დავუშვათ, თითოეული გენოტიპი მდებარეობს და მამრებში თანაბრად არის წარმოდგენილი, *ინდივიდები კი კანონზომიერების გარეშე (შემთხვევით) წყვილებიდან* (სრულიად განსხვავებული მდგომარეობა გვაქვს გენეტიკის ელემენტარულ სავარჯიშოებში, სადაც მენდელის კლასიკური შეფარდებები ერთი გენოტიპის მქონე მდებარეობის ერთი გენოტიპის მქონე მამრებთან შეჯვარების შედეგად კანონზომიერად მიიღება). შემთხვევითი დანწყილება კვერცხუჯრედების და სპერმას შემთხვევით შერევას ნიშნავს. მაგალითად, ასე ხდება ზღვის ცხოველებში, რომლებიც გამეტებს წყალში უშვებენ. კვერცხუჯრედების  $p$  პროპორციული რაოდენობა  $A_1$  ალელს ატარებს, ხოლო  $q$  პროპორციული რაოდენობა —  $A_2$  ალელს. ასევე ხდება სპერმის შემთხვევაში. ალელების ყველა შესაძლო კომბინაციის ალბათობა 9.4გ სურათზეა ნაჩვენები, ხოლო შეჯვარების შედეგად მიღებული შთამომავლობის გენოტიპის და ალელის სიხშირეები 9.4 დ და ე სურათებზეა ნაჩვენები.

ახალ თაობაში ალელის სიხშირეები კვლავ არის  $p=D+H/2=0,6$  და  $q=H/2+R=0,4$ . *ერთი თაობიდან მეორეზე*

(ა) მშობლიური გენოტიპის სიხშირეები (არ არის წონასწორობაში)



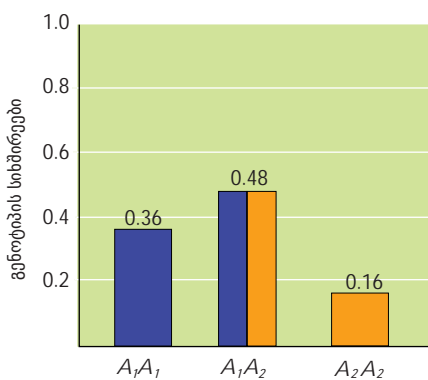
(ბ) მშობლიური ალელის სიხშირეები



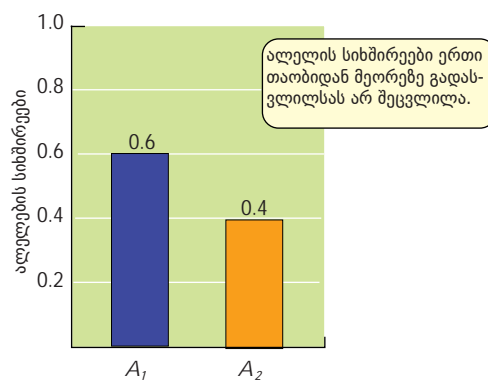
(გ) შთამომავლობის დაწყვილების ალბათობა, რომლის შედეგად გენოტიპებს ვიღებთ

|          |   |  |
|----------|---|--|
| $A_1A_2$ | $Pr[A_1 \text{ კვერ}] \times Pr[A_2 \text{ სპერმ}] = p \times q = pq$   | $0.6^2 = 0.36$                                     |
| $A_1A_2$ | $\left\{ \begin{array}{l} Pr[A_1 \text{ კვერ}] \times Pr[A_2 \text{ სპერმ}] = p \times q = pq \\ Pr[A_2 \text{ კვერ}] \times Pr[A_1 \text{ სპერმ}] = q \times p = pq \end{array} \right.$ | $0.6 \times 0.4 = 0.24$<br>$0.4 \times 0.6 = 0.24$ |
| $A_2A_2$ | $Pr[A_2 \text{ კვერ}] \times Pr[A_2 \text{ სპერმ}] = q \times q = q^2$  | $0.4^2 = 0.16$                                     |

(დ) შთამომავლობის გენოტიპის სიხშირეები



(ე) შთამომავლობის ალელის სიხშირეები



**სურ. 9.4.** შემთხვევითი დანწყილების შედეგად ერთი თაობის შემდეგ ჰარდი-ვაინბერგის გენოტიპის სიხშირეების მიღების ჰიპოთეტური მაგალითი. (ა) გენოტიპის სიხშირეები მშობლიურ პოპულაციაში. (ბ) ალელის სიხშირეები მშობლიურ პოპულაციაში. (გ) გენოტიპის სიხშირეების გამოთვლა შთამომავლობაში. (დ) გენოტიპის სიხშირეები შთამომავლობაში, როდესაც ჰარდი-ვაინბერგის წესის ყველა დაშვება სწორია. (ე) ალელის სიხშირეები შთამომავლობაში.



გადასვლისას ალელის სიხშირეები არ იცვლება, თუმცა ალელები სამ გენოტიპში განსხვავებული პროპორციებით ნაწილდება. ეს პროპორციები  $p^2$ ,  $2pq$  და  $q^2$  სიმბოლოებით აღინიშნება. ეს შეფარდებები გენოტიპის სიხშირეების ჰარდი-ვაინბერგის განაწილებას ქმნიან.

შემთხვევითი დაწყვილების შედეგად გენოტიპების ამგვარი სიხშირეებით განაწილების წესი გ.ჰ. ჰარდის და ვ. ვაინბერგის სახელს ატარებს, რომლებმაც 1908 წელს ერთი და იგივე შედეგი დამოუკიდებლად მიიღეს. ჰარდი-ვაინბერგის წესის თანახმად, იმისდა მიუხედავად, თუ როგორია ორი ალელის გენოტიპის საწყისი სიხშირეები, შემთხვევითი დაწყვილების ერთი თაობის შემდეგ გენოტიპის სიხშირეები  $p^2:2pq:q^2$  გახდება. უფრო მეტიც, გენოტიპის და ალელის ამგვარი სიხშირეები შემდგომ თაობებში არ შეიცვლება, თუ რაიმე გაუთვალისწინებელი ფაქტორები მათ არ შეეცვლის. როდესაც ლოკუსზე არსებულ გენოტიპებს აქვთ ჰარდი-ვაინბერგის წესით პროგნოზირებადი სიხშირეები, ამბობენ, რომ ეს ლოკუსი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია (**H-W**). A ჩანართში ნაჩვენებია იგივე შედეგების მიღების პროცესი, დაწყვილებების აღნუსხვის და შემდეგ თითოეული წყვილის შთამომავლობაში გენოტიპების პროპორციული რაოდენობის გამოთვლის გზით.

**მაგალითი: ადამიანის MN ლოკუსი**

ადამიანის წითელი სისხლის უკრედეტის მემკვიდრე არსებული ცილების ცვალებადობა დიდწილად MN ლოკუსზე მიმდინარე ცვალებადობის შედეგია. სისხლის ჯგუფის განსაზღვრისას განასხვავებენ ორ ალელს (*M*, *N*) და სამ გენოტიპს (*MM*, *MN*, *NN*). სიცილიის სოფელ დესელოში გამოიკვლიეს მცხოვრები 320 ადამიანი. ამის შედეგად (R. Ceppellini, in Allison 1955) თითოეული გენოტიპის მატარებელი ინდივიდების შემდეგი რაოდენობები დადგინდა:

|           |           |           |
|-----------|-----------|-----------|
| <i>MM</i> | <i>MN</i> | <i>NN</i> |
| 187       | 114       | 19        |

თითოეული გენოტიპის სიხშირე ამ გენოტიპის მატარებელი ინდივიდების პროპორციული რაოდენობაა. აქედან გამომდინარე:

$MM$ -ის სიხშირე =  $D = 187/320 = 0,584$

$MN$ -ის სიხშირე =  $H = 114/320 = 0,356$

$NN$ -ის სიხშირე =  $R = 19/320 = 0,059$

გაითვალისწინეთ, რომ სიხშირეების ანუ პროპორციული რაოდენობების ჯამი 1-ის ტოლი უნდა იყოს. ამჯერად ალელის სიხშირეების გამოთვლაც შეგვიძლია. თითოეულ ინდივიდს გენის ორი ასლი აქვს, ამიტომ 320 ადამიანს გენის  $320 \times 2 = 640$  ასლი გააჩნია. *MM* ჰომოზიგოტებს ორი *M* ალელი აქვთ, ხოლო *MN* ჰეტეროზიგოტას - მხოლოდ ერთი *M* ალელი, ამიტომ 320 ადამიანში *M* ალელების ჯამური რაოდენობაა  $(187 \times 2) + (114 \times 1) = 488$ , ხოლო *N*-ის ასლების რაოდენობაა  $(114 \times 1) + (19 \times 2) = 152$ . მაშასადამე:

*M*-ის სიხშირე =  $p = 488/640 = 0,763$

*N*-ის სიხშირე =  $q = 152/640 = 0,237$

გენოტიპის  $p$  და  $q$  სიხშირეების ჯამი 1-ის ტოლი უნდა იყოს. მოყვანილი რიცხვები პოპულაციაში გენოტიპის და ალელის ნამდვილ სიხშირეებს ასახავს, ვინაიდან საცდელ ნიმუშს ეფუძნება და არა სრულ გამოკვლევას. რაც უფრო დიდია ნიმუში, მით უფრო სარწმუნოა მიღებული მნიშვნელობები (თუ დავიშვებთ, რომ ნიმუში შემთხვევითია, ანუ კონკრეტული ნაირსახეობის შეგროვების ალბათობა, პოპულაციაში ამ ნაირსახეობის ნამდვილი სიხშირის ტოლია).

ჩვენი ჰიპოთეტური მაგალითიდან (იხ. სურ. 9.4) მტკიცდება, რომ ალელის სიხშირეების მოცემული სიმრავლისთვის პოპულაციას გენოტიპის ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორული სიხშირეები შეიძლება ან ჰქონდეს, ან არ ჰქონდეს (შთამომავლობაში 0,36, 0,48 და 0,16 სიხშირეები ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია, თუმცა მშობლიურ თაობაში 0,4, 0,4 და 0,2 სიხშირეებზე იგივეს ვერ ვიტყვით). ჩვენი რეალური მაგალითი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორული სიხშირით განაწილებას თითქმის ადასტურებს. *M* და *N* ალელების სიხშირეებია  $p=0,763$  და  $q=0,237$ . თუ ჩვენ ჰარდი-ვაინბერგის წესის გამოყენებით გენოტიპის მოლოდინულ სიხშირეებს გამოვთვლით და ნიმუშის ზომამე (320) გავამრავლებთ, მაშინ თითოეული გენოტიპის მქონე ინდივიდების მოსალოდნელი რაოდენობას მივიღებთ. ექსპერიმენტით მიღებული მნიშვნელობები რეალურ მნიშვნელობებთან ახლოსაა:

|   | გენოტიპი  |           |           |
|---|-----------|-----------|-----------|
|   | <i>MM</i> | <i>MN</i> | <i>NN</i> |
|   | $p^2$     | $2pq$     | $q^2$     |
| ჰარდი-ვაინბერგის მოსალოდნელი სიხშირე                                      | 0,582     | 0,362     | 0,056     |
| მოსალოდნელი რიცხვი (ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირე გამრავლებული ნიმუშის ზომამე) | 186       | 116       | 18        |
| რეალური რიცხვი  | 187       | 114       | 19        |

### ჩანართი 9A. ჰარდი-ვაინბერგის განაწილების მიღება

დავუშვათ,  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების სიხშირეებია შესაბამისად  $D$ ,  $H$  და  $R$ , ხოლო  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეებია შესაბამისად  $p$  და  $q$ . გენოტიპის და ალელის სიხშირეების ჯამი არის ერთი. ნებისმიერი ერთი გენოტიპის მქონე მდებარის და მამრის დაწყვილების ალბათობა ტოლია გენოტიპის სიხშირეების ნამრავლის. ორი განსხვავებული გენოტიპის რეციპროკული შეჯვარებისას, ალბათობების ჯამი უნდა ავიღოთ. დაწყვილების სიხშირეები და დაბადებული შთამომავლობა არის:

| დაწყვილება             | დაწყვილების ალბათობა* | შთამომავლობის გენოტიპი |
|------------------------|-----------------------|------------------------|
| $A_1A_1 \times A_1A_1$ | $D^2$                 | $A_1A_1$               |
| $A_1A_1 \times A_1A_2$ | $2DH$                 | $A_1A_2$               |
| $A_1A_1 \times A_2A_2$ | $2DR$                 | $A_2A_2$               |
| $A_1A_2 \times A_1A_1$ | $H^2$                 | $A_1A_1$               |
| $A_1A_2 \times A_1A_2$ | $2HR$                 | $A_1A_2$               |
| $A_1A_2 \times A_2A_2$ | $R^2$                 | $A_2A_2$               |

\* ყურადღება მიაქციეთ, რომ სულ 9 დაწყვილებაა შესაძლებელი — 3 მამრის გენოტიპი  $\times$  3 მდედრის გენოტიპი. ორი განსხვავებული გენოტიპის რეციპროკული შეჯვარება 2-ის ტოლია.

გავხსენოთ, რომ  $p=D+H/2$  და  $q=H/2+R$ . მაშინ შთამომავლობაში თითოეული გენოტიპის სიხშირე იქნება:  
 $A_1A_1$ :  $D^2+DH+H^2/4=(D+H/2)^2=p^2$   
 $A_1A_2$ :  $DH+2DR+H^2/2+HR=2[(D+H/2)(H/2+R)]=2pq$   
 $A_2A_2$ :  $H^2/4+HR+R^2=(H/2+R)^2=q^2$   
 იგივე შედეგს მივიღებთ, თუ გავითვალისწინებთ, რომ გენოტიპების

შემთხვევითი დაწყვილების პირობებში გამეტები, ესე იგი გენებიც, მიგოტების წარმოქმნისას შემთხვევით ერთიანდება. კვერცხუჯრედში და სპერმაში  $A_1$  ალელის არსებობის ალბათობა  $p$ -ია, ამიტომ  $A_1A_1$  შთამომავლობის მიღების ალბათობაა  $p^2$ . პანეტის კვადრატი თითოეული გამეტური გაერთიანების ალბათობას გვიჩვენებს:

|              |           | სუბერმა        |                |
|--------------|-----------|----------------|----------------|
|              |           | $A_1 (p)$      | $A_2 (q)$      |
| კვერცხუჯრედი | $A_1 (p)$ | $A_1A_1 (p^2)$ | $A_1A_2 (pq)$  |
|              | $A_2 (q)$ | $A_1A_2 (pq)$  | $A_2A_2 (q^2)$ |

ჰარდი-ვაინბერგის წესი მემკვიდრეობითობის უფრო რთულ სტრუქტურებზეც შეგვიძლია განვავრცოთ, მაგალითად მრავალ ალელზე. თუ  $k$  რაოდენობის ალელი გვაქვს ( $A_1, A_2, \dots, A_k$ ), ჰომოზიგოტების ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირე ნებისმიერი  $A_i$  ალელისთვის იქნება  $p_i^2$ , ხოლო ჰეტეროზიგოტების ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირე ნებისმიერი  $A_i$  და  $A_j$  ალელებისთვის იქნება  $2p_i p_j$ , სადაც  $p_i$  და  $p_j$  ალელების სიხშირეებია. ყველა ჰეტეროზიგოტის ერთიანი ჯამური სიხშირე ( $H$ ) მოგვჯერ ყველა ჰომოზიგოტური გენოტიპის სიხშირეების ჯამის სახით გამოისახება ანუ  $H=1-\sum p_i^2$ .  
 მაგალითად, თუ  $p_1, p_2$  და  $p_3$  სიხშირეების  $A_1, A_2$  და  $A_3$  ალელები გვაქვს, სამი შესაძლო ჰომოზიგოტის ( $A_1A_1, A_2A_2, A_3A_3$ ) ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირეები იქნება  $p_1^2, p_2^2$  და  $p_3^2$ , ხოლო ჰეტეროზიგოტების ( $A_1A_2, A_1A_3, A_2A_3$ ) ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირეები იქნება  $2p_1p_2, 2p_1p_3$  და  $2p_2p_3$ . ჰეტეროზიგოტების ჯამური სიხშირეა:

$$H=1-(p_1^2+p_2^2+p_3^2)$$

### ჰარდი-ვაინბერგის წესის მნიშვნელობა: ეპოლუციაში არსებული ფაქტორები

ჰარდი-ვაინბერგის წესი სექსობრივი გზით გამრავლებული ორგანიზმებისგან შემდგარი პოპულაციის გენეტიკის თეორიის, ანუ ევოლუციის გენეტიკური თეორიის საფუძველია. მისი მნიშვნელობის უარყოფა შეუძლებელია. ამ წესს ბუნებრივი გადარჩევის თეორიის და ევოლუციის სხვა მიმდებარე განხილვისას ხშირად შევხვდებით. ჰარდი-ვაინბერგის წესიდან ორი მნიშვნელოვანი დასკვნა გამომდინარეობს: 1) გენოტიპის სიხშირეები ჰარდი-ვაინბერგის მნიშვნელობას შემთხვევითი დაწყვილების დროს ერთი თაობის შემდეგ იცნენ. თუ წარსულში მოქმედებდა რაიმე ფაქტორმა გენოტიპის სიხშირეების ჰარდი-ვაინბერგის მნიშვნელობიდან გადახრა გამოიწვია, შემთხვევითი დაწყვილების შედეგად მიღებული ერთი თაობა წარსულის კვალს სრულად წაშლის; 2) ჰარდი-ვაინბერგის წესის თანახმად, გენოტიპის სიხშირეების გარდა, ალელის სიხშირეებიც თაობიდან თაობამდე არ იცვლება. მაგალითად, ახალი მუტაცია უსასრულოდ რჩება თავის საწყისს, ალელის ძალიან დაბალ სიხშირეზე.

ნებისმიერი მათემატიკური ფორმულირების ანალოგიურად, ჰარდი-ვაინბერგის წესი მხოლოდ გარკვეული დაშვებების პირობებში მოქმედებს. რადგანაც ალელის და გენოტიპის სიხშირეები ხშირად იცვლება (ანუ ევოლუცია მიმდინარეობს), ჰარდი-ვაინბერგის დაშვებები ხშირად სიმართლეს არ შეეფერება. აქედან გამომდინარე, გენეტიკური ევოლუციის კვლევა ნიშნავს იმის გარკვევას, თუ რა ხდება, როდესაც ერთი ან მეტი დაშვება სიმართლეს არ შეესაბამება.

- ჰარდი-ვაინბერგის წესის ყველაზე მნიშვნელოვანი დაშვებებია:
1. დაწყვილება შემთხვევითია. თუ პოპულაცია არ არის პანმიქტიური, ანუ პოპულაციის წევრები შემთხვევით არ წყვილდებიან, მაშინ გენოტიპის სიხშირეები არ ნაწილდება  $p^2:2pq:q^2$  შეფარდების მიხედვით;
  2. პოპულაცია უსასრულოდ დიდი ზომისაა (ან იმდენად დიდია, რომ უსასრულოდ შეგვიძლია ჩავთვალოთ). გამოთვლები ალბათობების საფუძველზე ხდება. თუ მოვლენების რაოდენობა სასრულია, რე-

ალური შედეგი პროგნოზირებული შედეგიდან გადახრილი იქნება. მაგალითად, თუ მონეტების უსასრულო რაოდენობას ჰაერში ავაგდებთ, ალბათობის თეორიის თანახმად, მათი ნახევარი ზედა ნაწილით (ავერსით) დაეცემა, მაგრამ, თუ მხოლოდ 100 მონეტას ავაგდებთ, მაშინ დიდი ალბათობა არის, რომ ზედა ნაწილით 50 მონეტზე მეტი ან ნაკლები დაეცემა. როდესაც შთამომავლობის რაოდენობა სასრულია, გენოტიპის და ალელის სიხშირეები წინა თაობაში არსებული სიხშირეებისგან *სრულიად შემთხვევით* განსხვავდება. მსგავს შემთხვევით ცვლილებებს **შემთხვევითი გენების დრეიფი (ნეიტრალური მუტაცია)** ეწოდება.

3. *გენები პოპულაციაში გარედან არ შედის.* სხვა პოპულაციიდან მოსულ იმიგრანტებს შესაძლოა  $A_1$  და  $A_2$  ალელები განსხვავებული სიხშირით ჰქონდეს. მათი და ძველი მობინადრეების შეჯვარების შედეგად ალელის და შემდეგ გენოტიპის სიხშირეებიც შეიცვლება. სხვადასხვა პოპულაციების ინდივიდების დაწყვილებას **გენების მიმოცვლა** ანუ **მიგრაცია** ეწოდება. აქედან გამომდინარე, დაშვება შეგვიძლია ასე ჩამოვყალიბოთ: გენების მიმოცვლა არ ხდება;
4. *გენები ერთი ალელური მდგომარეობიდან მეორეზე მუტაციას არ განიცდიან.* მუტაცია, როგორც უკვე ვნახეთ (მე-8 თავში), ალელის სიხშირეებს ცვლის, თუმცა ძალიან ნელა. ჰარდი-ვაინბერგის წესში მუტაცია დაშვებული არ არის;
5. *ყველა ინდივიდის გადარჩენის და გამრავლების ალბათობა თანაბარია.* თუ გენოტიპებს შორის ასეთი ალბათობები განსხვავებულია, მაშინ ერთი თაობიდან მეორეზე გადასვლისას ალელების და/ან გენოტიპების სიხშირეები შეიცვლება. აქედან გამომდინარე, ჰარდი-ვაინბერგის წესი უშვებს, რომ ლოკუსზე ზეგავლენის მქონე ბუნებრივი გადარჩევა არ არსებობს.

*ვინაიდან არაშემთხვევითი დაწყვილება, შემთხვევითობა, გენების მიმოცვლა, მუტაცია და გადარჩევა ალელების და გენოტიპების სიხშირეებს ცვლის, ისინი არიან პოპულაციაში ევოლუციური ცვლილების გამომწვევი მთავარი ფაქტორები.*

ჰარდი-ვაინბერგის წესში ზოგჯერ დამხმარე დაშვებებიც გამოიყენება. პირველ რიგში ის წესი, რომელიც აუტოსომურ ლოკუსებს მიესადაგება და სქესთან დაკავშირებული ლოკუსებისთვისაც შეიძლება მისი მოდიფიცირება (რომელთაც გააჩნიათ ერთ სქესში ორი ასლი და მეორეში თითო-თითო). გარდა ამისა, ჰარდი-ვაინბერგის წესის თანახმად, ალელები ჰეტერომიგოტის გამეტებში 1:1 შეფარდებით ცალკეედებიან. ამ ფარდობისგან გადახრას სეგრეგაციის დარღვევა ანუ მეიოზური დრაივი ეწოდება.

თუ ზემოთ ჩამოთვლილი დაშვებები კონკრეტული ლოკუსისთვის სწორია, მაშინ ამ ლოკუსს გენოტიპის ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირეები ექნება. მიუხედავად ამისა, როდესაც ლოკუსს სიხშირეების ჰარდი-ვაინბერგის განაწილება აქვს, ჩამოთვლილი დაშვებების სისწორეზე ვერ ვიმსჯელებთ! მაგალითად, შესაძლოა მუტაცია ან გადარჩევა იმდენად დაბალი სიჩქარით მიმდინარეობდეს, რომ გენოტიპის სიხშირეების მოსალოდნელი მნიშვნელობებისგან გადახრა ვერ აღმოვაჩინოთ. გარდა ამისა, ბუნებრივი გადარჩევის გარკვეული ფორმების პირობებში ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობიდან გადახრას აღმოვაჩინოთ, თუ გენოტიპის სიხშირეებს სიცოცხლის ისტორიის ერთ ეტაპზე გაგზომავთ და არა რომელიმე სხვა ეტაპზე.

### ალელის, გენოტიპის და ფენოტიპის სიხშირეები

ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობისას ჰეტერომიგოტების სიხშირე უდიდესია, როდესაც ალელების სიხშირეები თანაბარია (სურ. 9.5). როდესაც ალელი ძალიან იშვიათია, მისი თითქმის ყველა მატარებელი არის ჰეტერომიგოტი. თუ ერთი ალელი (დავუშვათ,  $A_1$ ) დომინანტურია და ჰეტერომიგოტაში რეცესიულ ალელს ( $A_2$ ) ფარავს, მაშინ დომინანტი ფენოტიპი ( $A_1A_1$  და  $A_1A_2$  გენოტიპები) პოპულაციის  $p^2+2pq$  ნაწილს შეადგენს. იშვიათი რეცესიული ალელის თითქმის ყველა ასლის მატარებლები არიან ჰეტერომიგოტები, ამიტომ ალელის სწრაფად აღმოჩენა რთულია. მაგალითად, თუ რეცესიული ალელის სიხშირეა  $q=0,01$ , მაშინ პოპულაციის მხოლოდ  $(0,01)^2=0,0001$  ნაწილს ფენოტიპში რეცესიული ალელი აქვს. აქედან გამომდინარე, პოპულაციას **ფარული გენეტიკური ცვალებადობა** შეიძლება ახასიათებდეს. გარდა ამისა, *დომინანტური ალელი შეიძლება რეცესიულ ალელზე ნაკლებად იყოს გავრცელებული*. „დომინანტურობა“ ალელის ფენოტიპურ ზეგავლენას ნიშნავს ჰეტერომიგოტურ მდგომარეობაში, და არა მის რაოდენობრივ სიჭარბეს. მაგალითად, ბრიტანული ღამის პეპლის *Cleora repandata*-ს შავი შეფერილობა დომინანტური ალელის მემკვიდრეობითობით არის განპირობებული, ხოლო „ჩვეულებრივი“ ნაცრისფერი შეფერილობა რეცესიულია. ზოგიერთ ტყეში ღამის პეპლების 10% შავია (Ford 1971).

### ნათესაური შჯვარება ანუ ინბრიდინგი

ჰარდი-ვაინბერგის წესის თანახმად, პოპულაცია პანმიქტიურია. რა მოხდება თუ დაწყვილება შემთხვევითი არ იქნება? კანონზომიერი დაწყვილების ერთ-ერთი ფორმა **ნათესაური შეჯვარება ანუ ინბრიდინგი** არის. ამ დროს ინდივიდები ნათესავებთან უფრო წყვილდებიან, ვიდრე არანათესავებთან, ანუ გამეტების გაერთიანებისას გენების ასლები წარმოშობით იდენტურია, განსხვავებით შემთხვევითი დაწყვილებისგან. გენების ამგვარ ასლებს **წარმოშობით იდენტური** ეწოდება ანუ ისინი რეპლიკაციის შედეგად საერთო წინაპრისგან წარ-



მოიშვნენ და პოპულაციის სხვა გენების ასლებს ენათესავებიან.

B ჩანართში აღწერილია ნათესაური შეჯვარების პროცესი. ამ დროს თითოეული ჰომოზიგოტური გენოტიპის სიხშირე იზრდება, ხოლო ჰეტეროზიგოტების სიხშირე იგივე რაოდენობით მცირდება. ჰეტეროზიგოტების სიხშირეა  $H=H_0(1-F)$ , სადაც  $H_0$  ჰეტეროზიგოტების მოსალოდნელი სიხშირეა, როდესაც ლოკუსი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია, ხოლო F არის ნათესაური შეჯვარების კოეფიციენტი.

გენოტიპის სიხშირეების ცვლილების გზები მარტივად დასაანახია, თუ ინდივიდების დაწყვილება ხდება მხოლოდ უახლოეს ნათესავებთან, ან საკუთარ თავთან (აღამიანებში ამის წარმოდგენა რთულია, მაგრამ მცენარეებში არა მხოლოდ სიმართლეა, არამედ საკმაოდ გავრცელებული მოვლენაა). ჰომოზიგოტურ  $A_1A_1$  გენოტიპს მხოლოდ  $A_1$  კვერცხუჯრედების და  $A_1$  სპერმის წარმოქმნა შეუძლია და ამიტომ შთამომავლობა მხოლოდ  $A_1A_1$ -ია. იგივე პრინციპიდან გამომდინარე,  $A_2A_2$  ინდივიდები მხოლოდ  $A_2A_2$  შთამომავლობას ბადებენ. ჰეტეროზიგოტები  $A_1$  და  $A_2$  კვერცხუჯრედებს თანაბარი პროპორციული რაოდენობით ქმნიან. ასევეა სპერმის შემთხვევაშიც, როდესაც ასეთი კვერცხუჯრედები და სპერმა შემთხვევით ერთიანდება, შთამომავლობის 1/4 არის —  $A_1A_1$ , 1/2 —  $A_1A_2$ , ხოლო 1/4 —  $A_2A_2$  (ჰომოზიგოტური შთამომავლობის ორი ალელის ასლები წარმოშობით იდენტურია). აქედან გამომდინარე, ჰეტეროზიგოტების სიხშირე თითოეულ თაობაში ნახევრდება და საბოლოოდ ნულის ტოლი ხდება. სამაგიეროდ, ნათესაური შეჯვარების გაგრძელებისას F იზრდება; მისი გამოთვლა შეიძლება ჰეტეროზიგოტების უკმარისობის შეფარდებით ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორულ მნიშვნელობასთან (იხ. B ჩანართი). თუ პოპულაციას ახლონათესაური დაწყვილება (ნათესავების დაწყვილება) მუდმივად ახასიათებს, მაშინ თაობათა განმავლობაში F იზრდება და ზრდის სიჩქარე დამოკიდებულია საშუალო წყვილის ნათესაური კავშირის ხარისხზე.

ნათესაური შეჯვარების უკიდურესი ფორმაა თვითგანაყოფიერება ან თვითდამტვერვა, რაც მცენარეების მრავალ სახეობაში და ცხოველის რამდენიმე სახეობაში გვხვდება. მაგალითად, ველური შვრია *Avena fatua* ძირითადად თვითდამტვერვით მრავლდება და რამდენიმე გამოკვლეულ ლოკუსზე ჰეტეროზიგოტების დაბალ სიხშირეს ამჟღავნებს (სურ. 9.6). ნათესაური შეჯვარების კოეფიციენტები თითქმის ყველა ლოკუსიდან მიღებული მონაცემებისთვის თანაბარია. ეს ლოგიკურიცაა, ვინაიდან ნათესაური შეჯვარება ყველა ლოკუსზე თანაბრად აისახება.

**გენეტიკური ცვალებადობა გუნჯრივ პოპულაციებში**

**პოლიმორფიზმი**

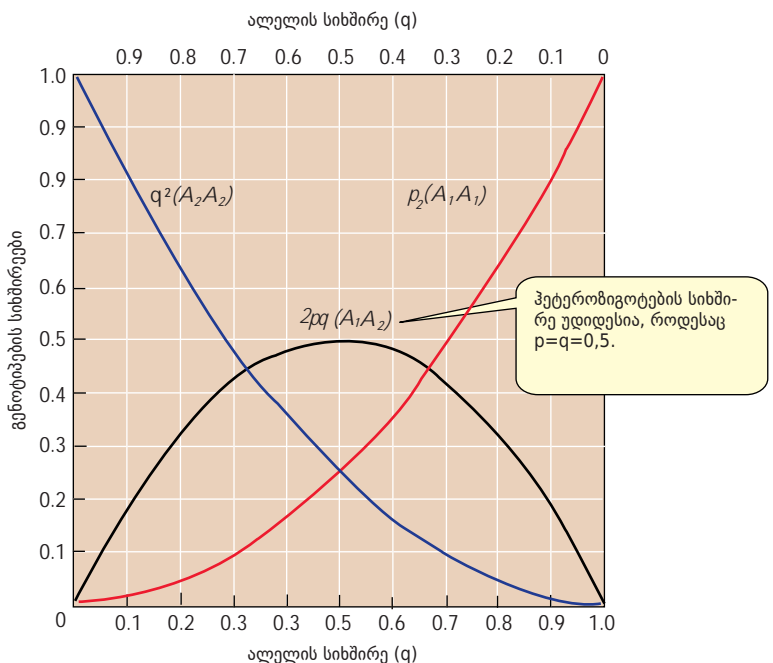
გენეტიკური პოლიმორფიზმი (poly — მრავალი, morph — ფორმა) პოპულაციაში ორი ან მეტი ვარიანტის (ალელის ან ჰაპლოტიპის) არსებობას ნიშნავს. ეს ტერმინი ჩვეულებრივ გულისხმობს, რომ იშვიათი ალელის სიხშირე 0,01-ს აღემატება. არაპოლიმორფულ ლოკუსს ან თვისებას მონომორფული ეწოდება. პოლიმორფიზმი გენეტიკურად განსაზღვრულ ფენოტიპებს გულისხმობს, თუმცა მოლეკულურ დონეზე არსებულ ცვალებადობასაც მოიცავს.

ერთ ლოკუსზე მდებარე ალელების განსხვავებებით გამოწვეული ფენოტიპური პოლიმორფიზმი მცენარეების და ცხოველების მრავალ სახეობაში გვხვდება. ცხოველებში ერთლოკუსიანი პოლიმორფიზმი ისეთი თვისებებისთვის არის აღწერილი, როგორცაა შეფერილობა (იხ. სურ. 9.1ა) და ქცევა. მაგალითად, დროზოფილა *Drosophila melanogaster*-ის წარმომადგენლები, რომელთაც ერთ ლოკუსზე განსხვავებული გენოტიპები აქვთ, დღიური აქტიურობის ხანგრძლივობით განსხვავდებიან. ეს ხანგრძლივობა შეიძლება 24 საათს შეადგენდეს ან ოდნავ განსხვავებული იყოს. კიდევ ერთი საინტერესო მაგალითია Asteraceae ოჯახის მგესუმირების მონათესავე *Lyia glandulosa*-ს პოლიმორფიზმი (სურ. 9.7). ამ სახეობაში ორი ლოკუსი კიდევ ყვავილების არსებობას ან არარსებობას აკონტროლებს. ყვავილელების ამგვარ განსხვავებას ტრადიციულად ხმარობენ იმისთვის, რომ Asteraceae-ს ორი ტრიბა განასხვავონ („ტრიბა“ ოჯახსა და გვარს შორის არსებული ტაქსონომიური დონეა). მაშასადამე, მაღალი რანგის ტაქსონების განმასხვავებელი თვისებები, ხანდახან სახეობებს შორისაც არის ცვალებადი.

**სიცოცხლისუნარიანობის გენეტიკური ცვალებადობა**

20-იანი წლების შემდეგ გენეტიკოსებმა დაადგინეს, რომ *Drosophila*-ს

სურ. 9.5. ჰარდი-ვაინბერგის გენოტიპის სიხშირეები, როგორც ალელების სიხშირეების ფუნქცია, ორი ალელის მქონე ლოკუსზე. როდესაც ალელის სიხშირეები 1/3-სა და 2/3-ს შორის მერყეობს, ჰეტეროზიგოტები ყველაზე გავრცელებული გენოტიპები ხდებიან პოპულაციაში (After Hartl and Clarck 1989).



## ჩანართი 9ბ. გენოტიპის სიხშირების ცვლილება ნათესაური შეჯვარების შედეგად

დავუშვათ, ჩვენ ლოკუსზე მდებარე გენის თითოეულ ასლს ავღნიშნავთ რომელიმე სიმბოლოთი და თითოეული ასლის შთამომავლობას მომდევნო თაობების განმავლობაში ვაკვირდებით. ამ შემთხვევაში ჩვენ წარმოშობით მსგავს ალელებს მივყვებით. გენის ზოგიერთი ასლი  $A_1$  ალელია, ხოლო სხვა  $A_2$  ალელად შეგვიძლია ჩავთვალოთ. თუ  $A_1$ -ის ერთ-ერთ ასლს  $A_1^*$ -ს ვწოდებთ, მაშინ ერთი თაობის შემდეგ და-ძმა მშობლისგან  $A_1^*$ -ის ასლებს მემკვიდრეობით  $0,5^2=0,25$  ალბათობით მიიღებს. როდესაც და-ძმა  $A_1^*$ -ის მიხედვით ჰეტერომიგოტულია, მათი შთამომავლობის ერთი მეოთხედი  $A_1^*A_1^*$  იქნება. ამგვარ ინდივიდებს გენის ორი ასლი აქვთ, რომლებიც არა მხოლოდ ერთი და იგივე ალელებია ( $A_1$ ), არამედ წარმოშობითაც იდენტურია ( $A_1^*$ ) (სურ. 1).  $A_1^*A_1^*$  ინდივიდები არა მარტო ჰომომიგოტურები, არამედ აუტომიგოტურებიც არიან. ალოზიგოტური ინდივიდი შეიძლება იყოს ჰეტერომიგოტულიც და ჰომომიგოტურიც (თუ ერთი და იგივე ალელის ორი ასლი წარმოშობით იდენტური არ არის).

ნათესაური შეჯვარების კოეფიციენტი  $F$  სიმბოლოთი აღინიშნება და პოპულაციიდან შემთხვევით არჩეული ინდივიდის აუტომიგოტურობის ალბათობას აღნიშნავს. როდესაც პოპულაციაში ნათესაური შეჯვარება არ ხდება,  $F=0$ , ხოლო თუ პოპულაციაში მხოლოდ ასეთი შეჯვარება მიმდინარეობს, მაშინ  $F=1$  და ყველა ინდივიდი აუტომიგოტურია.

როდესაც პოპულაციაში ნათესაური შეჯვარება ნაწილობრივ ხდება,  $F$  სიდიდე პოპულაციის აუტომიგოტური ნაწილის მაჩვენებელია, ხოლო  $1-F$  პოპულაციის ალოზიგოტური ნაწილია. თუ  $A_1$  და  $A_2$  ალელის სიხშირებია  $p$  და  $q$ , იმის ალბათობა, რომ ინდივიდი ალოზიგოტურია და ამავე დროს  $A_1A_1$ -ს მატარებელია არის  $(1-F) \times p^2$  ტოლი. პოპულაციის ალოზიგოტური და ჰეტერომიგოტული ნაწილებია  $(1-F) \times 2pq$ , ხოლო ალოზიგოტური და  $A_2A_2$  ინდივიდებია  $(1-F) \times q^2$ .

ამჯერად ჩვენი ყურადღება პოპულაციის აუტომიგოტურ  $F$  ნაწილზე გაგამახვილოთ და აღვნიშნოთ, რომ არც ერთი ეს ინდივიდი ჰეტერომიგოტური არ არის, ვინაიდან ჰეტერომიგოტის ალელები წარმოშობით იდენტური არ არის. თუ ინდივიდი აუტომიგოტურია,  $A_1$ -ისთვის მისი აუტო-

მიგოტურობის ალბათობა არის  $p$  ანუ  $A_1$  ალელის სიხშირე. აქედან გამომდინარე, პოპულაციის აუტომიგოტური და ამავე დროს  $A_1A_1$  ნაწილი არის  $F \times p$ .  $F \times q$  პოპულაციის აუტომიგოტური და  $A_2A_2$  ნაწილია.

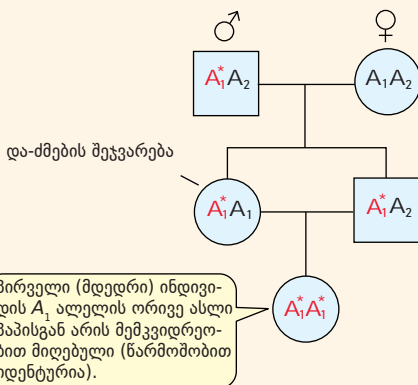
პოპულაციის ალოზიგოტური და აუტომიგოტური ნაწილების გათვალისწინების შემდეგ გენოტიპის ასეთ სიხშირეებს (სურ. 2) მივიღებთ:

|          | ალოზიგოტური  | აუტომიგოტური | გენოტიპის სიხშირე |
|----------|--------------|--------------|-------------------|
| $A_1A_1$ | $p^2(1-F) +$ | $pF$         | $= p^2 + Fpq = D$ |
| $A_1A_2$ | $2pq(1-F)$   |              | $= 2pq(1-F) = H$  |
| $A_2A_2$ | $q^2(1-F) +$ | $qF$         | $= q^2 + Fqp = R$ |

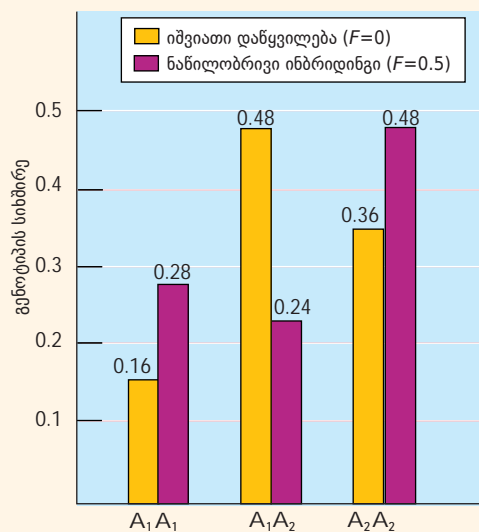
მაშასადამე, ნათესაური შეჯვარების შედეგად ჰომომიგოტების სიხშირე უფრო მაღალია, ხოლო ჰეტერომიგოტების სიხშირე დაბალია, ვიდრე პოპულაციაში, რომელიც არის ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში. ნათესაური შეჯვარების მქონე პოპულაციაში ჰეტერომიგოტების  $H$  სიხშირე არის  $(1-F)$  გამრავლებული ჰეტერომიგოტების სიხშირეზე, რაც შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციისთვის არის მოლოსადნევი ( $2pq$ ).  $2pq$  აღვნიშნოთ  $H_0$ -ით და გვექნება:

$$H = H_0(1-F) \text{ ან } F = (H_0 - H)/H_0$$

მაშასადამე, ჩვენ ნათესაური შეჯვარების კოეფიციენტს ორი გამოვავლი სიდიდით ვადგენთ. ესენია ჰეტერომიგოტების რეალური  $H$  სიხშირე და „მოსალოდნელი“  $2pq$  სიხშირე, რომელიც გამოთვლაც ალელების  $p$  და  $q$  სიხშირეებიდან მიღებული მონაცემების მეშვეობით ხდება. პრაქტიკაში ნათესაური შეჯვარების  $F$  კოეფიციენტი არის ჰეტერომიგოტების შემცირების მაჩვენებელი შედარებული პანმიქტიურ პოპულაციასთან, სადაც ალელების იგივე სიხშირეებია.



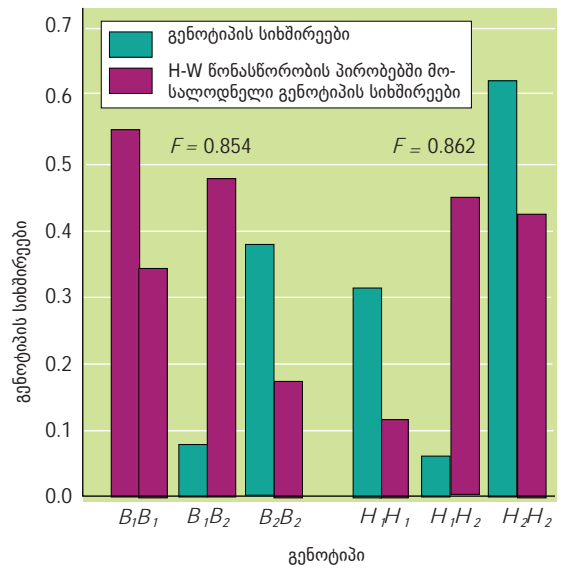
სურ. 1. და-ძმური დაწყვილებით გამოწვეული ნათესაური შეჯვარების გენეალოგია. კვადრატებით აღნიშნულია მამრები, ხოლო წრეებით მდედრები.  $A_1$  ალელის  $A_1^*$  ასლებს (წითელი შრიფტით აღნიშნული) სამი თაობის განმავლობაში ვაკვირდებით. პირველ 1 ინდივიდს  $A_1^*$ -ის ორი ასლი აქვს და ისინი წარმოშობით იდენტურებია (ის არის აუტომიგოტური). პირველი ინდივიდის დედა  $A_1$ -ის მიმართ ჰომომიგოტურია, თუმცა ორი ასლი წარმოშობით იდენტური არ არის (მდედრი არის ალოზიგოტური.)



ჰეტერომიგოტის სიხშირე ნაკლებია ნათესაური შეჯვარების მქონე პოპულაციაში.

სურ. 2. გენოტიპის სიხშირეები ლოკუსზე, სადაც ალელის სიხშირეებია  $p=0,4$  და  $q=0,6$ , როდესაც დაწყვილება შემთხვევითია ( $F=0$ ), ხოლო პოპულაციაში ნათესაური შეჯვარება ნაწილობრივია ( $F=0,5$ ).

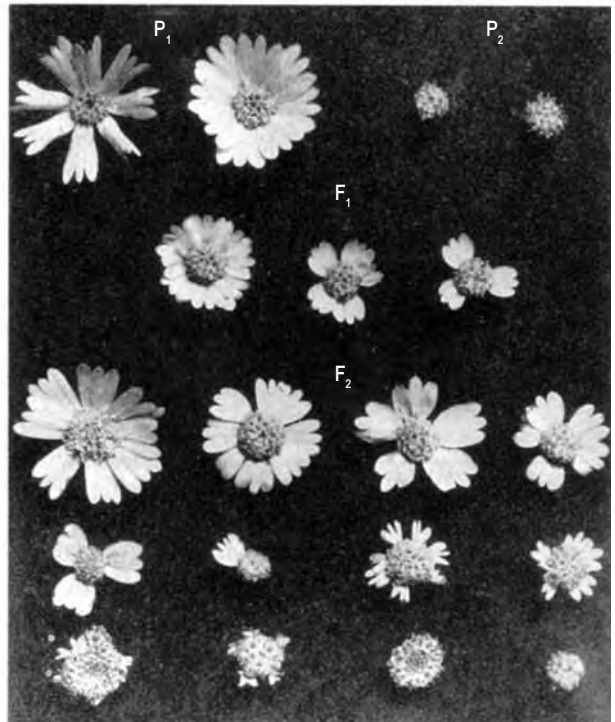
**სურ. 9.6.** თვითგანაყოფიერებადი ველურია შვრის *Avena fatua*-ს ორ ლოკუსზე გენოტიპის სიხშირეები, მათი შედარება ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობის პირობებში მოსალოდნელი მნიშვნელობებთან. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ჰეტერომიგოტები ორივე ლოკუსზე არასაკმარისია და *F*-ის მნიშვნელობები ორივე ლოკუსზე თითქმის თანაბარია (Data from Jain and Marshall 1967.) გენოტიპის ნაწიხი მნიშვნელობები



ლაბორატორიულ პოპულაციებში აღმოჩენილი მუტაციები, რომლებიც შეფერილობაზე, ფრთის ფორმაზე და სხვა თვისებებზე აისახებიან, ველურ პოპულაციებში გვხვდება. ასეთი რეცესიული ალელების მოძენისა და შესწავლისთვის ქრომოსომების „ამოღება“ საჭირო, ანუ ისეთი ბუბები უნდა შეიქმნას, რომლებიც კონკრეტული ქრომოსომის მიმართ ჰომომიგოტურები იქნებიან. მეცნიერები ამ მიზნის მისაღწევად ველური სახეობის პოპულაციას და ლაბორატორიულ პოპულაციას დიდი ხნის განმავლობაში აჯვარებდნენ. ლაბორატორიული პოპულაციის ბუბები დომინანტური ალელის მარკერის და ინვერსიის მატარებელი იყვნენ, რომელიც კროსინგოვერს ზღუდავდა (სურ. 9.8). ქრომოსომა, რომელიც ასეთი მეთოდით ჰომომიგოტური გახდა, არა მხოლოდ მორფოლოგიურ თვისებებზე ზეგავლენის მქონე რეცესიულ ალელს ატარებს, არამედ ალელებსაც, რომლებიც სხვადასხვა თვისებაზე, მაგალითად სიცოცხლისუნარიანობაზე აისახებიან. შეჯვარება ბუბების  $F_3$  თაობას წარმოშობს, რომლის ერთი მეოთხედი ველური ქრომოსომის მიმართ ჰომომიგოტურია. თუ შთამომავლობაში ველური სახეობის მოზრდილი წარმომადგენლები არ გვხვდებიან (ანუ შთამომავლობაში დომინანტური მარკერები არ არსებობს), მაშინ ველური ქრომოსომა სულ მცირე ერთ რეცესიულ, **ლეტალურ (სიკვდილის გამომწვევ) ალელს** ატარებს, რომელიც ბუბის სიკვდილს ადრეულ ასაკში იწვევს. მრავალი ველური ბუბის ამგვარი შეჯვარების შედეგად დგინდება ველური ქრომოსომების რაოდენობა, რომლებიც სიკვდილს იწვევენ ან ამცირებენ სიცოცხლისუნარიანობას.

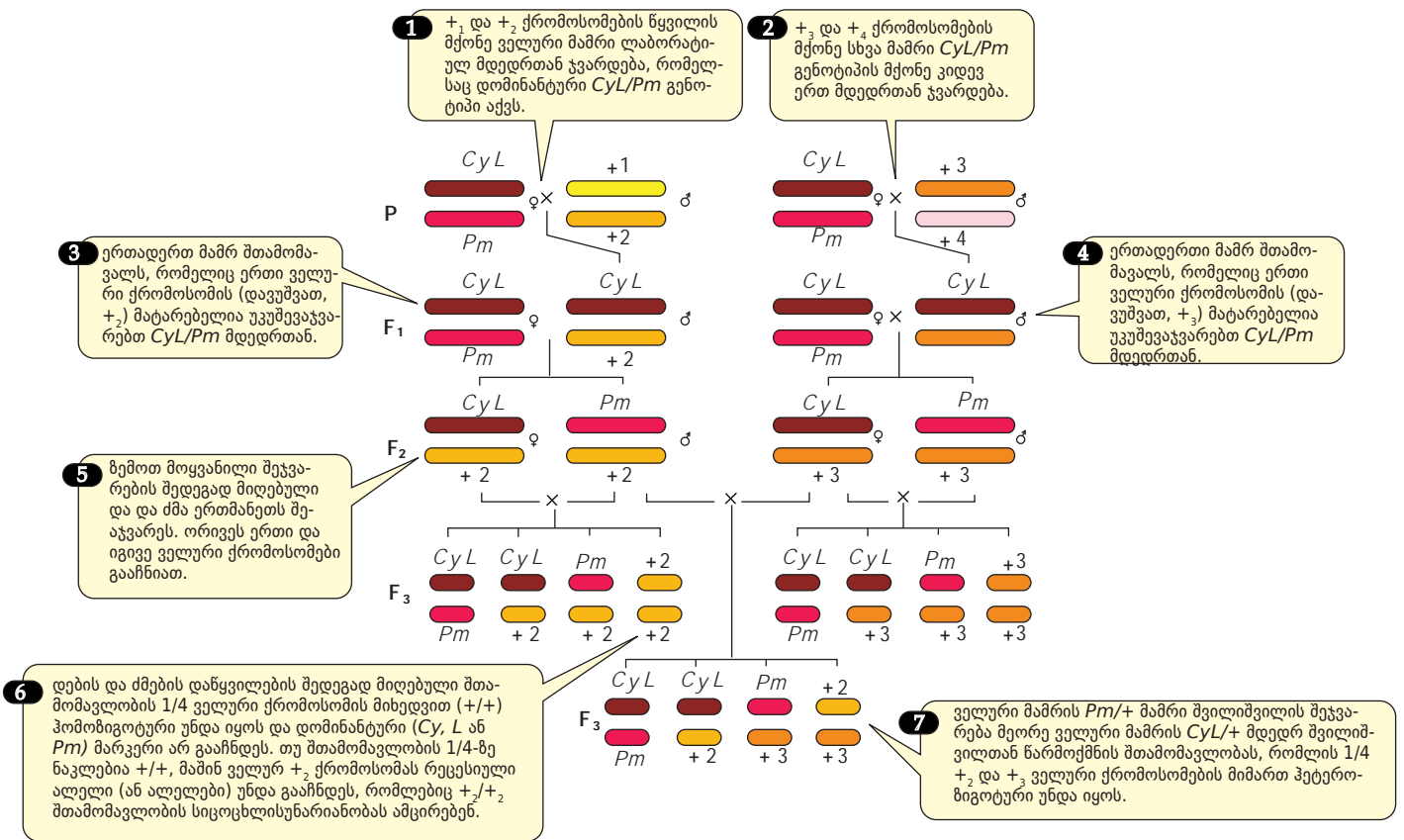
თეოდორ დობჟანსკი და მისმა თანამშრომლებმა ველური *Drosophila pseudoobscura*-სგან მიღებული მეორე ქრომოსომის\* ათასობით ასლი გამოიკვლიეს. მეცნიერების აღმოჩენით ასლების დაახლოებით 10% ჰომომიგოტურ მდგომარეობაში სასიკვდილოა (სურ. 9.9). დანარჩენი ქრომოსომების დაახლოებით ნახევარი, სიცოცხლისუნარიანობას გარკვეულწილად ამცირებს. გენომის სხვა ქრომოსომები იგივე შედეგებს გვაძლევს, რაც იმის ნიშანია, რომ თითქმის ყველა დროზოფილას აქვს სულ მცირე ერთი ქრომოსომა, რომელიც ჰომომიგოტურ მდგომარეობაში სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს. უფრო მეტიც, მრავალი ქრომოსომა უნაყოფობას იწვევს. მორტონმა, კროუმ და მალერმა (1956) ნათესაური ქორწინებების შედეგად გაჩენილი ბავშვების სიკვდილიანობა სხვა ანალიტიკური მეთოდით შეამოწმეს და აღმოაჩინეს, რომ ადამიანები ბუბებს გვანან: „საშუალო ადამიანი 3-5 რეცესიულ, მომაკვდინებელ ალელს ატარებს ჰეტერომიგოტურ მდგომარეობაში. ეს ალელები გვიანი ემბრიონული და ადრეული ახალგაზრდობის სტადიებზე მოქმედებენ“.

მსგავსი მონაცემები სიცოცხლისთვის საშიში გენეტიკური დეფექტების მერყევ შემთხვევითობას ადასტურებს. გარდა ამისა, *ბუნებრივ პოპულაციებში დიდი რაოდენობის ფარული გენეტიკური ცვალებადობა ახასიათებთ*, რომელიც მხოლოდ მაშინ იჩენს თავს, როდესაც ინდივიდები ჰომომიგოტურები არიან. მიუხედავად ამისა, ორი განსხვავებული, ლეტალური ქრომოსომის (მიღებულის ორი გარეული ბუბისგან) მქონე ბუბების შეჯვარებისას, ჰეტერომიგოტური შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობა ნორმასთან მიახლოებულია (სურ. 9.9). მაშასადამე, ორ ქრომოსომას რეცესიული, ლეტალური ალელები სხვადასხვა ლოკუსზე უნდა ჰქონდეს. მაგალითად, როდესაც ერთი ლეტალური ჰომომიგოტა არის *aaBB*, მეორე ლეტალური ჰომომიგოტა — *AAbb*,



**სურ. 9.7.** სახეობებში ცვალებადობის კლასიკური მაგალითი. სურათზე ჩანს, რომ მაღალი რანგის ტაქსონების განმასხვავებელი თვისებების გენეტიკური საფუძველი ზოგჯერ მარტივია.  $P_2$ -ით დასათაურებული ყვავილების მშობელი მცენარე იგივე სახეობას მიეკუთვნება, რომელსაც უფრო გავრცელებული მცენარე *Lyia glandulosa*. ის კი  $P_1$  ყვავილებს წარმოქმნის, რომლებმაც გრძელი, თეთრი ფოთლების მქონე კიდე ყვავილები არ გააჩნიათ. ამ ორი ფენოტიპის შეჯვარებისას  $F_2$  თაობაში ფენოტიპების განცალკევება ხდება, რაც ჩანს ქვედა ნაწილზე გამოსახული 12 ყვავილიდან. ამ ყვავილების განმასხვავებელი თვისებების მატარებელია მხოლოდ ორი ლოკუსი. ამგვარი ანატომიური განსხვავებები მცენარეების Asteraceae ოჯახის ორ ტრიბას ახასიათებს (From Clausen et al. 1947)



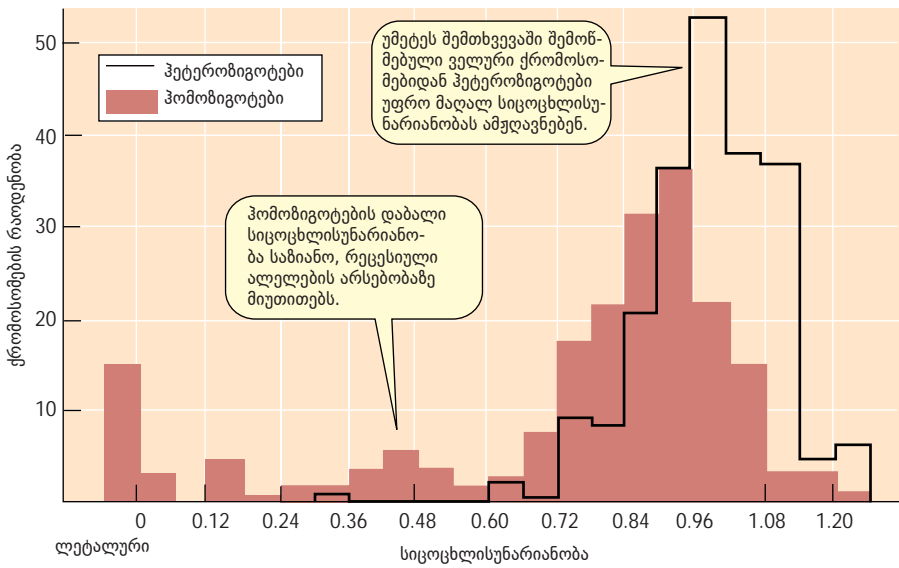


**სურ. 9.8.** შეჯვარების მეთოდით ველური სახეობის მამრი *Drosophila melanogaster*-ისგან ქრომოსომის „ამოღებას“ და მის ჰომოზიგოტურად ქცევას გულისხმობს, რათა რეცესიული ალელები აღმოვაჩინოთ. სურათზე გამოსახული + ნიშნები ველური სახეობის ქრომოსომებს აღნიშნავს, ხოლო ინდექსის ნომერი კონკრეტულ ქრომოსომას ასახავს. პროცესი ნაჩვენებია ველური სახეობის ორი მამრისთვის (ქრომოსომების წყვილებით +1,+2 და +3,+4), რომელთაგან თითოეული ჰომოლოგიურ ქრომოსომებზე დომინანტური, მუტანტი მარკერების მქონე ლაბორატორიულ სახეობასთან არის შეჯვარებული. ერთ ქრომოსომაზე მარკერებია *Cy* (მოკაუჭებული ფრთა) და *L* (ნაწილებად დაყოფილი ფრთა), ხოლო მეორეზე – *Pm* (ისფერი თვალები). თითოეულ ქრომოსომას კროსინგოვერის ხელისშემშლელი ინვერსიებიც გააჩნია (იხ. მე-8 თავი). თითოეული მამრის ველური სახეობის ერთ-ერთი ქრომოსომა (დავუშვათ, +2) F3 თაობაზე ხელუხლებელი გადადის. შეჯვარების შემდეგ F3 თაობა ოთხი გენოტიპისგან შედგება, რომლებიც წარდგენილია თანაბარი რაოდენობით. ამ გენოტიპებს შორისაა +/+ ჰომოზიგოტა და *CyL*/+ და *Pm*/+ ჰეტეროზიგოტები. ამ გენოტიპების სიცოცხლისუნარიანობა F3 თაობაში მათი პროპორციული რაოდენობის მიხედვით იზომება. ეს რაოდენობა მოსალოდნელია 1:1:1:1 ფარდობასთან უნდა შედარდეს. ქვევით გამოსახული ოჯახი ასახავს, თუ როგორ წარმოიქმნებიან ველური სახეობის ბუბები, რომლებიც ორი ქრომოსომის მიმართ (+2 და +3) ჰეტეროზიგოტული არიან. მათი სიცოცხლისუნარიანობა ასევე მოსალოდნელია 1:1:1:1 შეფარდებიდან გადახრის შემთხვევაში იზომება (After Dobzhansky 1970.)

მაშინ *AaBb* ჰეტეროზიგოტას სიცოცხლისუნარიანობა ნორმალურია, ვინაიდან თითოეული რეცესიული, ლეტალური ალელი დომინანტური, „ნორმალური“ ალელით იფარება. ნებისმიერ ერთ ლოკუსზე მდებარე ლეტალური ალელი ძალიან იშვიათია ( $q < 0,01$ ) და ლეტალური ქრომოსომების მაღალი პროპორციული რაოდენობა გამოწვეულია მრავალ ლოკუსზე მდებარე იშვიათი ლეტალური ალელების ერთიანი ეფექტით.

**ინბრიდინგის დეპრესია**

ადამიანების და სხვა დიპლოიდური სახეობების პოპულაციები საზიანო, რეცესიულ ალელებს ატარებენ, ხოლო ინბრიდინგი ჰომოზიგოტების პროპორციულ რაოდენობას ზრდის. ამიტომ პოპულაციებში, სადაც ნათესაური შეჯვარება ხშირია, წარმატების, ვერძოდ სიცოცხლისუნარიანობის და ნაყოფიერების, მაჩვენებლები მცირდება. ამ პროცესს **ინბრიდინგის დეპრესია** ეწოდება. ინბრიდინგის დეპრესია ადამიანთა პოპულაციაში დიდი ხანია არის ცნობილი (სურ. 9.10). მაგალითად, ტეი-საკსის ავადმყოფობით დაავადებული ინდივიდების 27-დან 53%-მდე ბიძაშვილებს შორის ქორწინების შედეგად დაბადებული ბავშვებია. ტეი-საკსის ავადმყოფო-



**სურ. 9.9.** ქრომოსომების ფარდობითი სიცოცხლისუნარიანობის სიხშირეების განაწილება. ქრომოსომები *Drosophila pseudoobscura*-ს ველური პოპულაციისგან 9.8 სურათზე ნაჩვენებ მეთოდით არის მიღებული. სიცოცხლისუნარიანობის 1.00 სიდიდე ლაბორატორიული და  $F_3$  თაობის ველური სახეობის გენოტიპების მოსალოდნელო შეფარდებას ადასტურებს. ფერადი განაწილება სიცოცხლისუნარიანობას (ფარდობითი გადარჩენა გვერცხის სტადიიდან მრდასრულ ასაკამდე) ჰომომიგოტების 195 ველური ქრომოსომისთვის გვიჩვენებს. ქრომოსომების დიდი უმრავლესობა სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს, როდესაც ჰომომიგოტურ მდგომარეობაში არის. ეს ნიშნავს, რომ ისინი საშიანო, რეცესიული ალელებს ატარებენ. სხვადასხვა ველური ქრომოსომების ჰეტერომიგოტები ნაჩვენებია შავი ხაზით და მათი საშუალო სიცოცხლისუნარიანობა შედარებით მაღალია (After Lewontin 1974).

ბა ლეტალური, ნევროლოგიური დაავადებაა, რომელიც გამოწვეულია რეცესიული ალელით. ეს ალელი განსაკუთრებით ხშირად ებრაულ აშენაზების პოპულაციებში გვხვდება (Stern 1973).

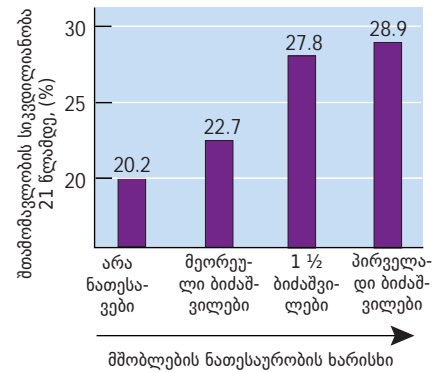
ინბრიდინგის დეპრესია ზოოპარკებისთვის კარგად ნაცნობი პრობლემაა. ზოოპარკებში ის ვლინდება დატყვევებული, საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების პატარა პოპულაციების შემთხვევაში. ამგვარ პოპულაციებში ინბრიდინგის მინიმუმამდე დაყვანისთვის შეჯვარების სპეციალური პროექტები საჭირო (Frankham et al. 2002; სურ. 9.11). ინბრიდინგი ბუნებაში მოხინაღრე მცირე პოპულაციის გადაშენების რისკსაც ზრდის. ტომას მაღსენმა და მისმა კოლეგებმა (1995, 1999) პატარა შხამიანი გველგესლას (*Vipera berus*) იზოლირებული შვედური პოპულაცია შეისწავლეს, რომელიც 40-ზე ნაკლები ინდივიდისგან შედგებოდა. აღმოჩნდა, რომ გველები უმეტესად ჰომომიგოტურები არიან, მდღერებს მცირე რაოდენობის ნამატი აქვთ (სხვა პოპულაციებთან შედარებით) და შთამომავლობის დიდი ნაწილი დეფორმირებული ან მკვდრადშობილია. ამის შემდეგ აგტორებმა სხვა პოპულაციებიდან 20 მრდასრული მამრი გველგესლა შვედურ პოპულაციაში შეიყვანეს და დაწყვილების ოთხი სეზონის განმავლობაში დატივეს. შემდეგ მამრები პოპულაციიდან ამოიღეს. ძალიან მალე შვედური პოპულაცია მკვეთრად გაიზარდა (სურ. 9.12), რაც შთამომავლობის გაუმჯობესებულმა სიცოცხლისუნარიანობამ განაპირობა.

**გენეტიკური ცვალებადობა ცილებში**

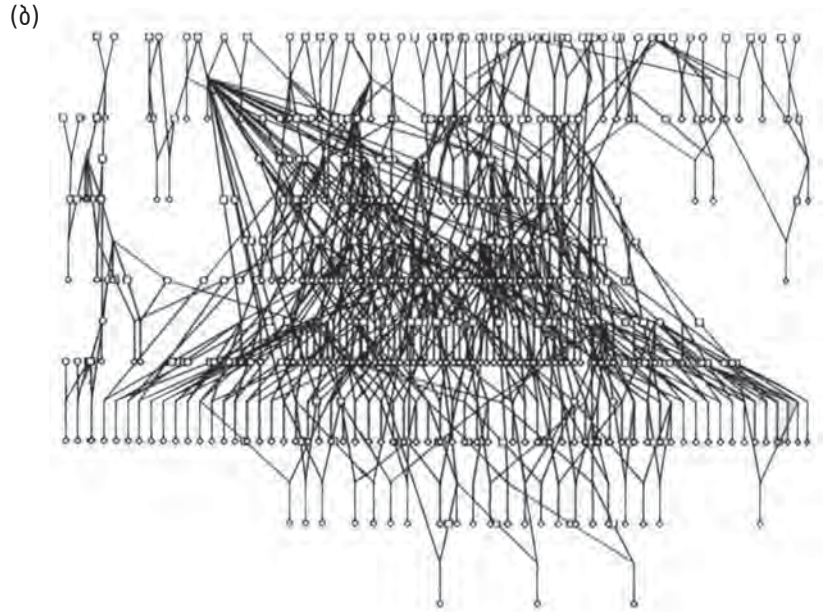
პოპულაციების გენეტიკური ერთგვაროვნების შემთხვევაში ევოლუცია ძალიან ნელი იქნებოდა. იგივე იქნებოდა მხოლოდ შემთხვევითი მუტაციების შემთხვევაში, რომლებიც ჩანაცვლებდნენ მანამდე არსებულ გენოტიპებს. იმისთვის, რომ გაგივით სწრაფი ევოლუციური ცვლილების პოტენციალი, უნდა გავიზაროთ, თუ რა სიდიდის გენეტიკური ცვალებადობა ხდება ბუნებრივ პოპულაციებში.

ამ შეკითხვაზე პასუხის გასაცემად უნდა გავივით ლოკუსების რა ნაწილია პოპულაციაში პოლიმორფული, რამდენი ალელია თითოეულ ლოკუსზე და როგორია მათი სიხშირეები. ამის გასაგებად ლოკუსების შემთხვევითი ამონარიდიდან უნდა დავთვალოთ ორივე, მონომორფული (უცვლელი) და პოლიმორფული ლოკუსების რაოდენობა. ჩვეულებრივი ფენოტიპური თვისებები ასეთ ინფორმაციას ვერ მოგვანვდის, ვინაიდან ფენოტიპურად ერთგვაროვანი თვისების ჩამოყალიბებაში მონაწილე გენების რაოდენობის დათვლა შეუძლებელია.

1966 წელს რიჩარდ ლევენტინმა და ჯონ ჰაბიმ *Drosophila pseudoobscura*-ზე კვლევა ჩაატარეს. მეცნიერებმა ზემოთ ჩამოთვლილი საკითხები განიხილეს. მათ დაასკვნეს, რომ ვინაიდან ლოკუსების უმეტესობა ცილების (მათ შორის ენზიმების — ფერმენტების) მაკოდირებელია, უცვლელი ფერმენტი მონომორფულ ლოკუსზე მიუთითებს, ხოლო ცვალებადი ფერმენტი პოლიმორფულ ლოკუსზე მიანიშნებს. ბიოქიმიკოსებმა ზოგიერთი ცილის გარკვევის მეთოდები უკვე შეიმუშავეს. მაგალითად, **ელექტროფორეზის** ჩატარებისას ქსოვილის ექსტრაქტი (ან მთელი ცხოველის, როგორცაა დროზოფილა, ჰომოგენატი), სახამებლის გელში ან რაიმე სხვა გარემოში თავსდება, სადაც ცილები ნელა მოძრაობენ. შემდეგ გელში ელექტრო დენს ატარებენ. ცილების მოძრაობის სიჩქარე მოლეკულების ზომამზე და ჯამურ ელექტრულ მუხტზე არის დამოკიდებული. ზოგიერთი ამინომჟავის სხვა ამინომჟავით ჩანაცვლება ჯამურ მუხტზე აისახება. ამიტომ ერთი და იგივე ცილის ზოგიერთი სახესხვაობა, რომელთა კოდირება სხვადასხვა ალელების მიერ ხდება, მოძრაობის სიჩქარის მიხედვით



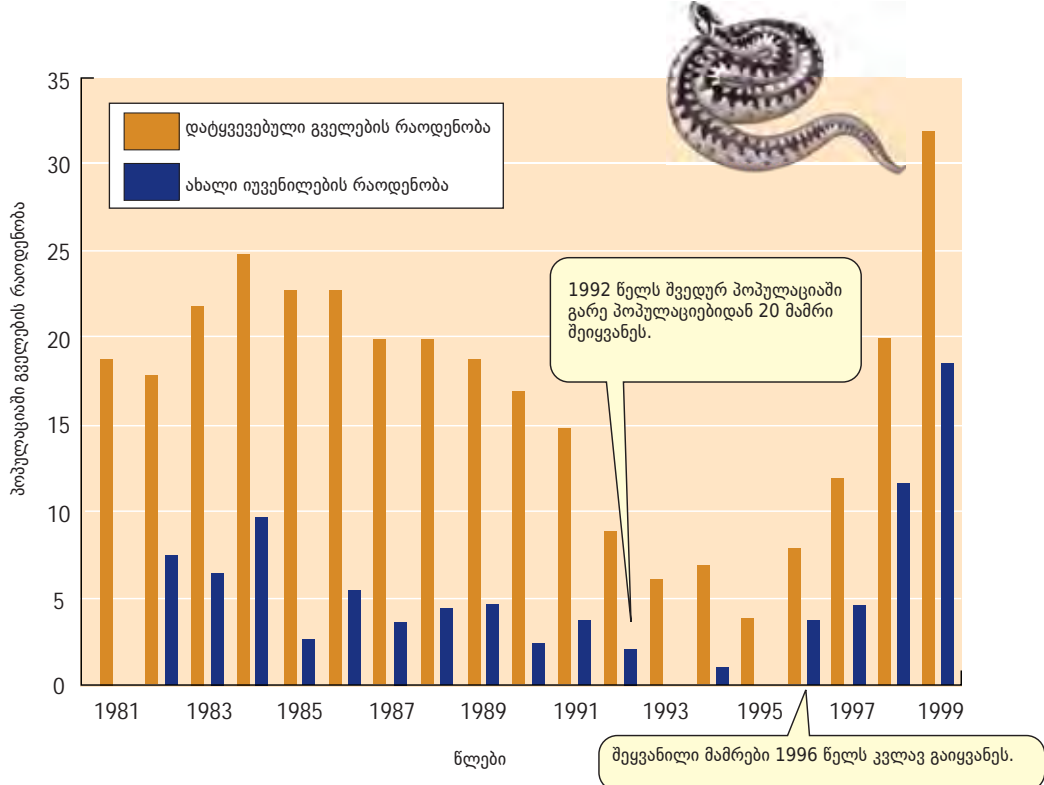
**სურ. 9.10.** ნათესაური შეჯვარების დეპრესია ადამიანებში. ახლო ნათესაური კავშირის მქონე მშობლების შთამომავლობაში სიკვდილიანობა უფრო მეტია. მონაცემები აღებულია იტალიური პოპულაციიდან, იმ ქორწინებების შედეგად, რომლებიც 1903-1907 წლებში დარეგისტრირდა. შესწავლილია შთამომავლობის სიკვდილიანობა 21 წლამდე (After Stern 1973).



**სურ. 9.11.** (ა) ოქროსფერი ტამარინი (*Lentopithecus rosalia*) პატარა, გადაშენების პირას მყოფი ბრაზილიური მაიმუნია. 140 ზოოპარკში ჩაატარეს ამ მაიმუნების შეჯვარება. შეჯვარების შედეგად მიღებული შტამომავლობა, ანუ დაახლოებით 500 ინდივიდი მეცნიერებმა ბუნებრივ პირობებში გაუშვეს. (ბ) ინბრიდინგის შემცირება აუტკროსინგის გამომუშავებელი სქემით ხდება, რომლებიც ამ გენეალოგიაზე არის გამოსახული. ხაზები ინდივიდუალური მდედრების (წრეები) და მამრების (კვადრატების) შთამომავლობას გვიჩვენებს (ა © Tom & Pat Lesson/Photo Researchers, Inc.; ბ From Frankham et al. 2002.)

განსხვავდება. გელში კონკრეტული ფერმენტის მდებარეობა ხილული ხდება, როცა ენზიმის და სუბსტრატის რეაქციის საშუალებით ვიღებთ რეაქციის პროდუქტს ფერად ლაქას, რომელიც შემდეგ სხვა რეაქციებში შედის. თუ ლოკუსი მონომორფულია, ყველა ინდივიდისგან აღებული ნიმუშები აჩვენებენ ელექტროფორეზული მოძრაობის ერთნაირ უნარს. თუ ლოკუსი პოლიმორფულია, მოძრაობის უნარი ცვალებადია. ამ შემთხვევაში შესაძლებელი ხდება ჰომოზიგოტების და ჰეტეროზიგოტების განსხვავება (სურ. 9.13). სხვადასხვა ფერმენტების და ცილების, რომლებიც სხვადასხვა ლოკუსს წარმოადგენენ, დიდი რაოდენობის გამოკვლევა ამ მეთოდით შესაძლებელი არის. შესაბამისად, შესაძლებელია პოლიმორფული ლოკუსების რაოდენობის განსაზღვრასაც. ასეთი მეთოდით გამოთვლილი გენეტიკური ცვალებადობის სიდიდე ხშირად არაზუსტია, ვინაიდან ყველა ამინომჟავის ჩანაცვლება ელექტროფორეზულ მოზილურობაზე არ აისახება. ფერმენტების ელექტროფორეზულად განსხვავებულ ფორმებს, რომელთა კოდირება სხვადასხვა ალელების მიერ ხდება, **ალომიები** ეწოდება.

**სურ. 9.12.** ინბრიდინგის მქონე შვედური გველგასლების პოპულაციის შემცირება და გაზრდა. პოპულაციაში ყოველწლიურად არსებული მამრების რაოდენობას ოქროსფერი სვეტები გვიჩვენებს. ლურჯი სვეტები პოპულაციაში შესული ახალგაზრდების რაოდენობაზე მიუთითებს (After Mmadsen et al. 1999.)





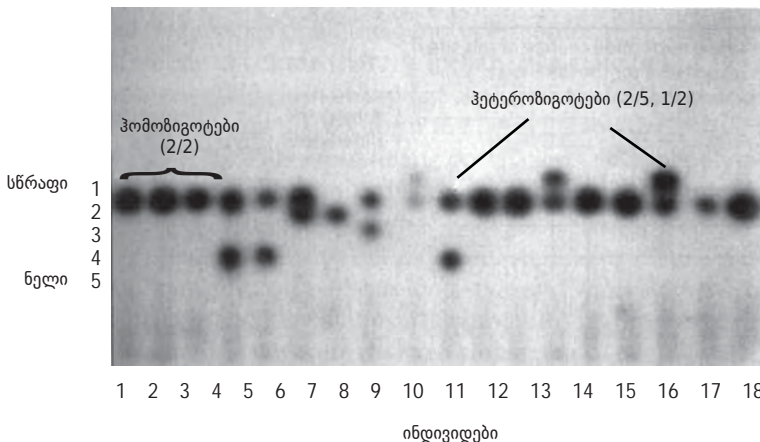
ლევენტინმა და ჰაბიმ *Drosophila pseudoobscura*-ს პოპულაციების 18 ლოკუსი გამოიკვლიეს. აღმოჩნდა, რომ ყველა პოპულაციაში ლოკუსების დაახლოებით მესამედი პოლიმორფულია. ისინი ორიდან ექვსამდე განსხვავებული ალელით არის წარმოდგენილი, ხოლო ამ ალელების სეგრეგაცია მაღალი სიხშირეებით ხდება. ჰეტერომიგოტების პროპორციული რაოდენობა კარგი საზომია იმის გასაგებად, თუ რამდენად ახლოს არის ერთმანეთთან ალელების სიხშირეები (იხ. სურ. 9.5 და ჩანართი A). თუ პარდი-ვინბერგის წონასწორობა გვაქვს, მაშინ ჰეტერომიგოტების ( $H$ ) სიხშირე ლოკუსზე არის  $1 - \sum p_i^2$ , სადაც  $p_i$  არის  $i$  რიგის ალელის სიხშირე, ხოლო  $p_i^2$  —  $AiAi$  ჰომომიგოტას სიხშირე. ჰეტერომიგოტების გასაშუალოებული სიხშირე 18 ლოკუსზე (მათ შორის მონომორფულ ლოკუსებზეც) ლევონტინის და ჰაბის ყველა პოპულაციაში დაახლოებით 0,12 არის. ეს ნიშნავს, რომ საშუალო ინდივიდი ჰეტერომიგოტულია ლოკუსების 12 პროცენტის მიხედვით (ასეთ გამოთვლას საშუალო ჰეტერომიგოტულობა ეწოდება და  $\bar{H}$  სიმბოლოთი აღინიშნება). ჰარისმა და ჰოპკინსონმა (1972) მსგავსი კვლევა ადამიანთა პოპულაციაზე ჩაატარეს და დაადგინეს, რომ 71 ლოკუსის 28% პოლიმორფულია, ხოლო საშუალო ჰეტერომიგოტურობა ( $\bar{H}$ ) არის 0,07. მეცნიერებმა მოგვიანებით მსგავსი კვლევები ათასობით სხვა სახეობაზე ჩაატარეს. გენეტიკური ცვალებადობის მაღალი დონე თითქმის ყველა კვლევაში დადასტურდა.

ლევენტინის და ჰაბის სტატიამ (see also Lewontin 1974), ევოლუციურ ბიოლოგიაზე უდიდესი მეგავლენა მოახდინა. მათმა და ჰარისის მონაცემებმა დაადასტურა, რომ *სქესობრივი გზით გამრავლებული სახეობის თითქმის ყველა ინდივიდი გენეტიკურად უნიკალურია* (მხოლოდ ორი ალელის პირობებშიც კი ადამიანისთვის დადგენილ 3000 პოლიმორფულ ლოკუსს  $3^{3000} = 10^{1431}$  გენოტიპის შექმნა შეუძლია, რაც წარმოუდგენლად დიდი რიცხვია). პოპულაციები გენეტიკურად კიდევ უფრო მრავალფეროვანნი არიან, ვიდრე მეცნიერებს ოდესმე წარმოუდგინათ. ლევონტინი და ჰაბი დაინტერესდნენ ფაქტორებით, რომლებიც ამგვარ მრავალფეროვნებას განაპირობებენ. ამის შემდეგ კვლევის ახალი სფერო გაჩნდა და პოპულაციის გენეტიკოსებს საქმე დღემდე არ გამოლევიათ. მთავარი შეკითხვა ასე ჟღერს: „ამგვარ ცვალებადობას ბუნებრივი გადარჩევის ძალები განაპირობებს თუ ის ნეიტრალურია და მხოლოდ შემთხვევით გენების დრეიფს ემყარება?“

ელექტროფორეზი ამ და სხვა საკითხების კვლევის და შეკითხვებზე პასუხის გაცემის საშუალებაა. 1966 წლამდე გენების კვლევა მხოლოდ მარტივი ფენოტიპური პოლიმორფიზმების დახმარებით ხდებოდა, როგორცაა მაგალითად თეთრი ბატის შეფერილობა (იხ. სურ. 9.1ა). სამწუხაროდ, სახეობების დიდ ნაწილს ამგვარი პოლიმორფიზმი არ ახასიათებს. ამიტომ ისეთი სახეობებისთვის, რომელთა დატყვევება და ხელოვნური შეჯვარება შეუძლებელია ჭირს მენდელის ძირითადი პრინციპის გამოყენება. თითქმის ყველა სახეობის ცილა, აშკარა გენეტიკური საფუძვლის მქონე მრავალრიცხოვან პოლიმორფიზმს ავლენს. ამგვარი პოლიმორფიზმები თავადაც შეგვიძლია შევისწავლოთ (ანუ გამოვიკვლიოთ ბუნებრივი გადარჩევა), ასევე შეგვიძლია ისინი გენეტიკურ მარკერებად გამოვიყენოთ და დავადგინოთ, რომელი ინდივიდი რომელთან წყვილდება. პოლიმორფიზმების გამოყენებით დგინდება თუ რამდენად გენეტიკურად განსხვავდებიან ერთმანეთისგან ნათესაური კავშირის მქონე სახეობები ან პოპულაციები. პოლიმორფიზმები ევოლუციურ ბიოლოგიაში მოლეკულური ინფორმაციის გამოყენების მაგალითია.

**ცვალებადობა ღვინის ღონეზე**

ღვინის სრული სეკვენირების გამოყენებით გენეტიკური ცვალებადობის პირველი კვლევა მარტინ კრეიტმანმა (1983) ჩაატარა. მან 2721 ფუძე წყვილის რეგიონის 11 ასლის სეკვენირება შეძლო. ექსპერიმენტი *Drosophila melanogaster*-ზე ჩატარდა. ეს სახეობა ფერმენტ ალკოჰოლდეჰიდროგენაზას მაკოდირებელ ლოკუსს შეიცავს. ამ სახეობის მსოფლიოში გავრცელებული პოპულაციები პოლიმორფულია ორი გავრცელებული ელექტრო-



სურ. 9.13. ელექტროფორეზული გელი თევზი ფუნდულიუსის (*Fundulus zebrius*) 13 ინდივიდის ფერმენტ ფოსფოგლუკომუტაზის გენეტიკურ ცვალებადობას გვიჩვენებს. ხუთი ალოზიმის (ალელის) განსხვავება მობილურობის მიხედვით ხდება. ყველაზე სწრაფია 1 ალელი, ხოლო ყველაზე ნელა მეხუთე ალელი მოძრაობს. ჰომომიგოტები ერთ ჯგუფს ქმნის, ხოლო ჰეტერომიგოტები — ორ ჯგუფს. გენოტიპები მარცხნიდან მარჯვნივ არის 2/2, 2/2, 2/2, 2/5, 2/5, 2/3, 3/3, 2/4, 1/2, 2/5 2/2, 1/2, 2/2, 2/2, 1/2, 2/2, 2/2 (Courtesy of J. B. Mitton)

ფორმული ალელის მიმართ. ესენია „სწრაფი“ (*Adh<sup>F</sup>*) და „ნელი“ (*Adh<sup>S</sup>*) ალელები. კრეიტმანმა გენის მხოლოდ 11 ასლის სეკვენირება მოახდინა, ვინაიდან დნმ-ის სეკვენირება იმ პერიოდში ძალიან შრომატევადი პროცესი იყო. თანამედროვე კვლევებში გაუმჯობესებული ტექნიკური საშუალებები გამოიყენება და ამიტომ ბევრად დიდი ნიმუშების შესწავლა გახდა შესაძლებელი.

კრეიტმანმა *Adh* გენის ოთხი ეკზონის, სამი ინტრონის, და ორივე მხარეს მდებარე არამაკოდირებელი გვერდითი რეგიონების სეკვენირება მოახდინა (სურ. 9.14). გენის მხოლოდ 11 ასლში მან 43 ცვალებადი ფუძე წყვილის საიტი და ასევე ჩასმის/წაშლის ექვსი პოლიმორფიზმი აღმოაჩინა. ეკზონებში ცვალებადი საიტების რაოდენობა ნაკლები იყო (1,8%), ხოლო ინტრონებში უფრო მეტი (2,4%). ყველაზე საოცარი ის გახლდათ, რომ მაკოდირებელ რეგიონში 14 ვარიაციიდან, ერთის გარდა, ყველა სინონიმურ ჩანაცვლებებს წარმოადგენდნენ. გამონაკლისს წარმოადგენდა ერთი ნუკლეოტიდის ცვლილება, რომელიც *Adh<sup>F</sup>* და *Adh<sup>S</sup>* ალელებს შორის ერთი ამინომჟავის განსხვავებას განაპირობებდა.

გენების და ორგანიზმების უმეტესობაში, რომელთა შესწავლა კრეიტმანის ნოვატორული კვლევის შემდეგ დაიწყო, თანმიმდევრობების მნიშვნელოვანი ცვალებადობა, განსაკუთრებით კი სინონიმური ცვალებადობა აღმოაჩინეს. ცვალებადობის გავრცელებული საზომი, რომელიც ფერმენტის ცვალებადობის გამოვლენის გამოყენებულ საშუალო პეტეროზიგოტულობას გას, არის საშუალო ნუკლეოტიდური მრავალფეროვნება ერთ საიტზე ( $\pi$ ). ეს არის ნუკლეოტიდების საიტების პროპორცია, რომლის მიხედვით პოპულაციიდან შემთხვევით აღებული გენის ორი ასლის („თანმიმდევრობა“) განსხვავებულია. კრეიტმანის *Adh* ნიმუში  $\pi=0,0065$ , თუმცა მთლიანობაში *D. melanogaster*-ის გენომში უფრო ცვალებადია ( $\pi=0,05$ ) (Li 1997). ადამიანის პოპულაციაში ნუკლეოტიდის საშუალო მრავალფეროვნება ლოკუსის გასწვრივ ერთ საიტზე არის  $\pi=0,0008$ .

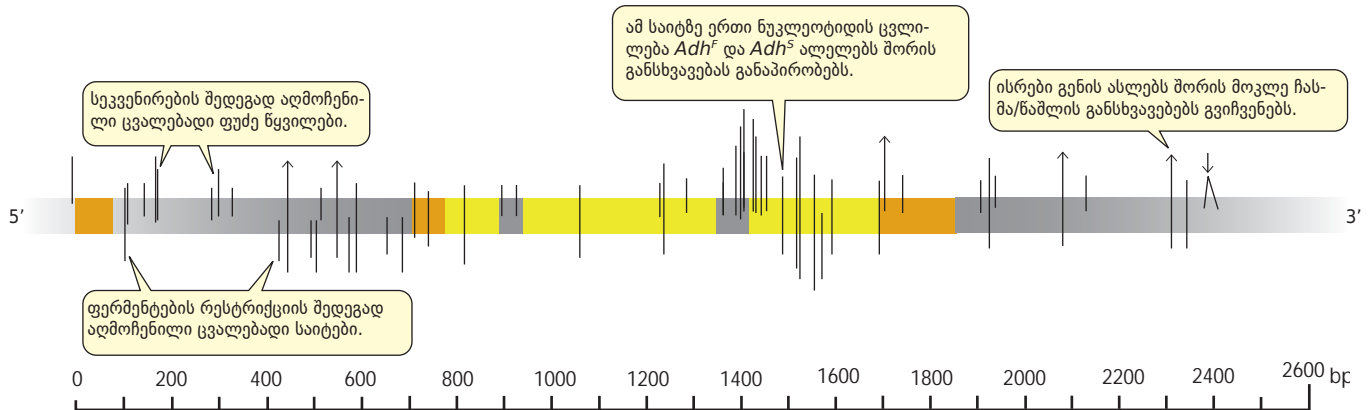
**მრავალპოტილი ლოკუსები და შიქიდულოვის ზეგავლენა**

ყოველი გენი რამდენიმე სხვა გენთან დაკავშირებულია (შეჭიდულია) ანუ ისინი ერთი და იგივე ქრომოსომაზე მდებარეობენ (გენეტიკასა და ევოლუციურ ბიოლოგიაში კავშირი (შეჭიდულობა) ლოკუსებს შორის მხოლოდ ფიზიკურ გაერთიანებას ეწოდება და არა მათ ფუნქციონალურ, ან გენებს შორის არსებულ ნებისმიერი სხვა ტიპის კავშირს). ამგვარ შეჭიდულობას ძალიან მნიშვნელოვანი შედეგები აქვს. მაგალითად, ზოგიერთ შემთხვევაში ერთ ლოკუსზე ალელის სიხშირეების ცვლილებები სხვა, კერძოდ მასთან დაკავშირებულ ლოკუსებზე იწვევს ცვლილებებს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თუ *A<sub>1</sub>* ალელების მქონე ქრომოსომებს *B<sub>1</sub>* ალელები აქვს, და არა *B<sub>2</sub>* ალელები სხვა ლოკუსზე, მაშინ *A<sub>1</sub>*-ის სიხშირის გაზრდა *B<sub>1</sub>*-ის სიხშირის გაზრდას გამოიწვევს.

დავუშვათ, ორი პოპულაცია გვაქვს. ერთი მათგანი მხოლოდ *A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>B<sub>1</sub>B<sub>1</sub>* გენოტიპისგან შედგება, ხოლო მეორეს მხოლოდ *A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>B<sub>2</sub>* აქვს. პოპულაციები შერეულია და შემთხვევით წყვილდებიან. შემდეგი თაობის პოპულაციაში სამი გენოტიპი გვექნება — *A<sub>1</sub>B<sub>1</sub>/A<sub>1</sub>B<sub>1</sub>*, *A<sub>1</sub>B<sub>1</sub>/A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>* და *A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>/A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>* (შეფარდების ხაზი აცალკევებს ალელების კომბინაციას, რომელსაც ინდივიდი ორი მშობლისგან იღებს). ამ თაობაში ორ ლოკუსზე მდებარე ალელებს სრულყოფილი ასოციაცია ანუ კორელაცია აქვს. ესენია *A<sub>1</sub>* ალელი *B<sub>1</sub>*-სთან და *A<sub>2</sub>* ალელი *B<sub>2</sub>*-სთან. ამბობენ, რომ ასეთი ასოციაცია არანონასწორული კავშირია (შეჭიდულობა). თუ ამგვარი გაერთიანება არ გვაქვს, მაშინ ლოკუსებს წონასწორული კავშირი (შეჭიდულობა) აქვთ (ტერმინები გარკვეულწილად ორამროვანია, ვინაიდან აუცილებლად ფიზიკურ კავშირს არ ასახავს. სხვადასხვა ლოკუსებზე მდებარე ალელების გაერთიანება ფიზიკური კავშირის გარეშე ხდება, ზოგჯერ კი ლოკუსები ფიზიკურად დაკავშირებულია, მაგრამ ალელების გაერთიანება არ გვაქვს).

მეიოზის განმავლობაში მიმდინარე რეკომბინაცია არანონასწორული კავშირის დონეს ამცირებს და ლოკუსებს წონასწორული კავშირისკენ უბიძგებს. თუ ჩვენს მაგალითში რეკომბინაცია არ არსებებს, გამეტებს ალელების მხოლოდ *A<sub>1</sub>B<sub>1</sub>* და *A<sub>2</sub>B<sub>2</sub>* კომბინაციები ექნება და მათი გაერთიანება იგივე სამ გენოტიპს მოგვცემს,

**სურ. 9.14.** ნუკლეოტიდის ცვალებადობა *Drosophila melanogaster*-ის *Adh* ლოკუსზე. ოთხი ეკზონი (ფერადი ბლოკები) ინტრონებით (ნაცრისფერი ბლოკებით) არის გაყოფილი. ყვითელი ბლოკები ეკზონების მაკოდირებელი რეგიონებია. დიაგრამის მევიდან მკვეთი ხაზები 43 ცვალებადი ფუძე წყვილის, და 6 ჩასმის (ინსერციის) ან წაშლის (ნაჩვენებია ისრებით), მდებარეობას გვიჩვენებს. ეს გენის 11 ასლის სეკვენირების შედეგად არის დადგენილი. დიაგრამის ქვემოთ მკვეთი ხაზები აჩვენებენ 27 ცვალებადი საიტის მდებარეობას, რომლებიც სხვა მეთოდით (რესტრიქციის ფერმენტებით) გენის 87 ასლში არის დადგენილი. შკალაზე ნაჩვენებია ფუძე წყვილის პოზიცია თანმიმდევრობის გასწვრივ (After Kreitman 1983)



რაც წინათ გვქონდა. ორმაგ პეტეროზომიოტაში ( $A_1B_1/A_2B_2$ ) მიმდინარე რეკომბინაცია  $A_1B_2$  და  $A_2B_1$  გამეტებს გვაძლევს და მათი გავრთიანება  $A_1B_1$  ან  $A_2B_2$  გამეტებთან  $A_1B_1/A_1B_2$  და სხვა ამგვარ გენოტიპებს გვაძლევს. პროცესის გაგრძელებასთან ერთად ალელების „დეფექტური“ კომბინაციები ( $A_1B_2$ ,  $A_2B_1$ ) და გენოტიპების სიხშირე თაობიდან თაობამდე ნელ-ნელა იზრდება და საბოლოო ჯამში ვიღებთ სურათს, როცა ყველა ლოკუსზე მდებარე ალელები სხვა ლოკუსზე მდებარე ალელებისადმი კანონზომიერების გარეშე განლაგებული და მათ შორის კავშირი არ არსებობს (სურ. 9.15). რაც უფრო მჭიდროა ლოკუსებს შორის კავშირი, მით უფრო ნელა მიმდინარეობს მემოთ აღწერილი პროცესი.

როდესაც ლოკუსებს შორის წონასწორული კავშირია, იმის ცოდნა, თუ რომელი  $A$  ალელის მატარებელია კვრცხუტრედი ან სპერმა, მისი  $B$  ალელის პროგნოზირების საშუალებას არ გვაძლევს. ამ შემთხვევაში გამეტას მიერ ალელის ოთხი შესაძლო კომბინაციიდან ერთ-ერთის ტარების ალბათობა (სიხშირე) ცალკეული ალელების ალბათობების ნამრავლია. ეს ალბათობები ალელის სიხშირეებია. თუ  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეებს  $p_A$  და  $q_A$  სიმბოლოებით აღვნიშნავთ ( $p_A + q_A = 1$ ), ხოლო  $B_1$  და  $B_2$  ალელების სიხშირეებია  $p_B$  და  $q_B$  ( $p_B + q_B = 1$ ), მაშინ პოპულაციის მიერ წარმოქმნილ კვრცხუტრედეებში (ან სპერმაში)  $A_1B_1$  კომბინაციის სიხშირე  $p_A p_B$ -ია, ხოლო შემდეგ თაობაში  $A_1A_1B_1B_1$  ( $A_1B_1/A_1B_1$ ) გენოტიპის სიხშირე (პროპორციული რაოდენობა) არის  $(p_A p_B)^2$  ან  $p_A^2 p_B^2$ . თუ ყველა გენოტიპის სიხშირე მოსალოდნელ სიხშირეებს ემთხვევა, მაშინ ლოკუსებს შორის წონასწორული კავშირია. ლოკუსების კავშირის წონასწორობის თუ არაწონასწორობის მიუხედავად, თითოეულ ლოკუსზე არსებული გენოტიპის სიხშირეები ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირეებთან შესაბამისობაშია.

ჰანმიქტიურ, სქესობრივი გზით გამრავლებულ პოპულაციაში პოლიმორფული ლოკუსების წყვილი ხშირად წონასწორული კავშირის მდგომარეობაში, ან მასთან მიახლოებულ მდგომარეობაში არის. მიუხედავად ამისა, საინტერესო გამოკვლევებაც არსებობს. მაგალითად, ევროპული ფურისულა *Primula vulgaris* პეტეროსტილურია, ანუ პოპულაციაში შემავალი მცენარეების მტვრიანების და ბუტკოების სიგრძე განსხვავებულია. თითქმის ყველა მცენარეს ან „წვეტიანი“ ფენოტიპი (ანუ გრძელი ბუტკო და მოკლე მტვრიანი აქვს), ან „დაფისებრი“ ფენოტიპი გააჩნია (ანუ გრძელი მტვრიანი და მოკლე ბუტკო აქვს) (სურ. 9.16). ამგვარი განსხვავება ექსპერიმენტული შეჯვარების შედეგად მიღებულ შთამომავლობაში მემკვიდრეობითია, თითქოს ის ალელების ერთი წყვილით არის განპირობებული. შთამომავლობაში „დაფისებრი“ ფენოტიპი დომინირებს. იშვიათად წარმოიქმნება „ჰომოსტილური“ შთამომავლობა, რომელშიც მდედრის და მამრის სტრუქტურების სიგრძე თანაბარია. მაშასადამე, მტვრიანას და ბუტკოს სიგრძეს განსაზღვრავს ცალკეული, თუმცა მჭიდროდ დაკავშირებული ლოკუსები.  $G$  და  $g$  ალელები, შესაბამისად, გრძელ და მოკლე ბუტკოს განაპირობებს, ხოლო  $A$  და  $a$  ალელები, შესაბამისად გრძელ და მოკლე მტვრიანებს განსაზღვრავს. დაფისებრი მცენარეების გენოტიპებია  $GA/ga$ , ხოლო წვეტიან მცენარეებს  $ga/ga$  გენოტიპები გააჩნია. გამეტების  $Ga$  და  $gA$  კომბინაციები ჰომოსტილურ მცენარეებს წარმოქმნის. ეს კომბინაციები ძალიან იშვიათია, ვინაიდან ჯვარედინი დამტვერვისას დაფისებრი და წვეტიანი ფენოტიპები უფრო წარმატებულნი არიან. ამის მიზეზი ის არის, რომ დამტვერავ მწერზე ერთი მცენარის მტვერი მეორე მცენარის დინგის ზედაპირის შესაბამისად ლაგდება.

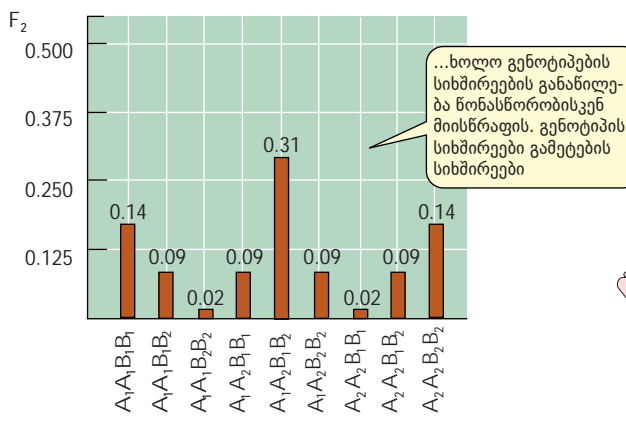
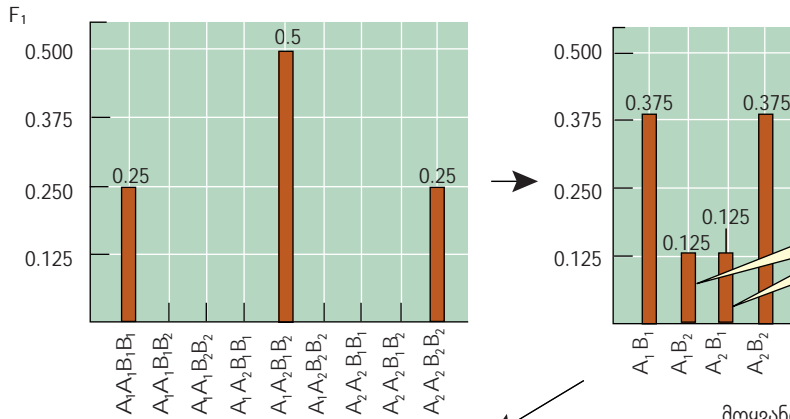
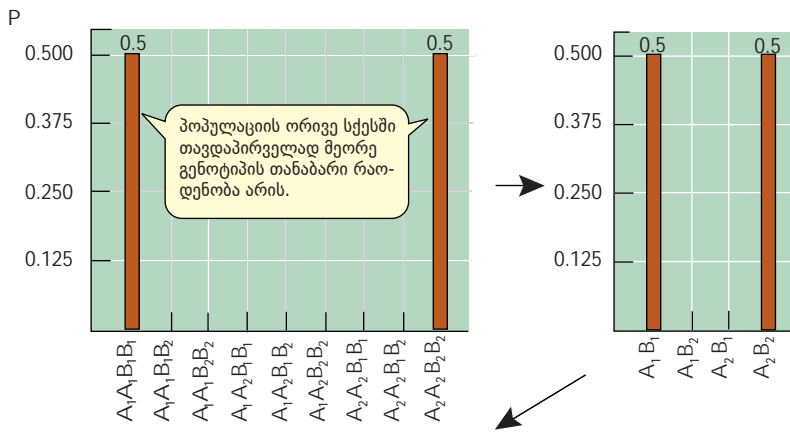
არაწონასწორული კავშირი გავრცელებულია უსქესო პოპულაციებში (იხ. მე-17 თავი), ვინაიდან მათში რეკომბინაცია უფრო იშვიათად ხდება. ასეთივე კავშირი გვხვდება მჭიდროდ განლაგებულ მოლეკულურ მარკერებს შორის, მაგალითად გენებში არსებულ საიტებზე (იხ. მე-17 თავი). ადამიანის გენეტიკის მკვლევარები მოლეკულურ მარკერებს არაწონასწორული კავშირის რუკის შედგენის დროს იყენებენ, რათა გენეტიკური ავადმყოფობების გამომწვევი მუტაციები აღმოაჩინონ. მსგავსი კვლევების უმრავლესობა ადამიანის გენომს ეფუძნება, რომლის სეკვენირება ბოლო დროს მოხერხდა. კვლევები დღესაც გრძელდება. ევოლუციური გენეტიკოსები ასეთი მონაცემების ანალიზისთვის ახალ მეთოდებს იგონებენ.

**რაოდენობრივი თვისებების ცვალებადობა**

**ცვალებადობის წყაროები.** ფენოტიპური თვისებების წყვეტილი გენეტიკური პოლიმორფიზმები (მაგალითად, წვეტიანი და დაფისებრი ყვავილები), ნაკლებად გავრცელებულია, ვიდრე ინდივიდებს შორის ოდნავ შესაძენი სხვაობა (მაგალითად *Drosophila*-ს მუცელზე ბუსუსების რაოდენობა ან ადამიანების წონა ან ცხვირის ფორმა). მსგავს ცვალებადობას **რაოდენობრივი**, უწყვეტი ან მეტრიკული ეწოდება და ის ხშირად ჩვეულებრივ განაწილებას ავლენს (სურ. 9.17). ასეთი ცვალებადობის გენეტიკური კომპონენტი ხშირად **პოლიგენურია** ანუ რამდენიმე ან მრავალ ლოკუსზე არსებული ცვალებადობით არის გამოწვეული. თითოეული ცვლილება კი ფენოტიპის ცვალებადობაში მონაწილეობას იღებს.

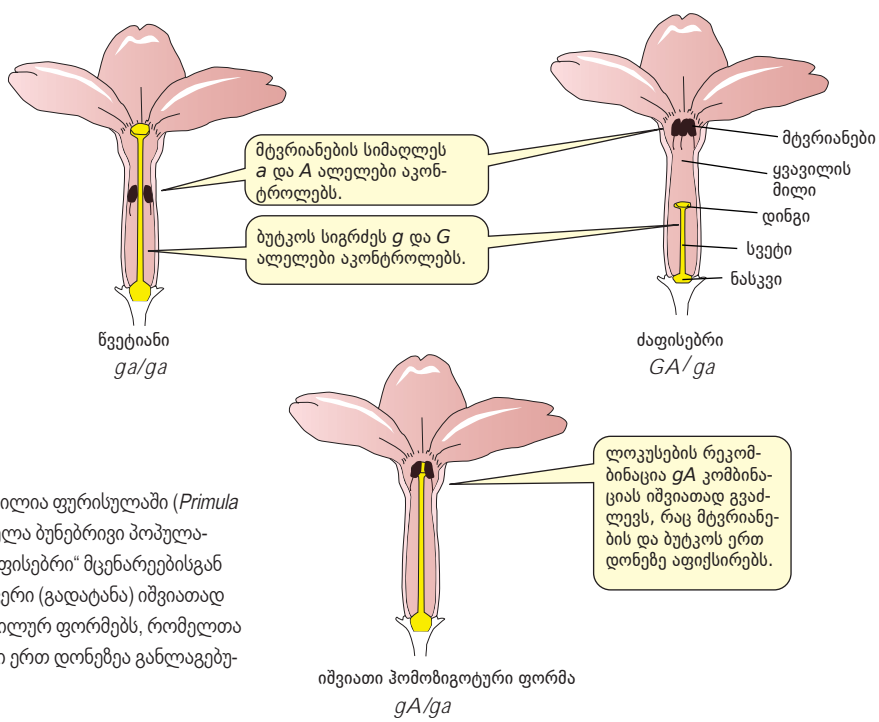
გენოტიპის და ფენოტიპის კავშირის მარტივი მოდელი რაოდენობრივი ცვალებადობის შემთხვევაში (რომლის დროსაც ჩვენ მხოლოდ ორ ცვალებად ლოკუსს განვიხილავთ), შემდეგია:





სურ. 9.15. სამი თაობის განმავლობაში არაწონასწორული კავშირის მოშლა ორ დაუკავშირებელ ლოკუსს შორის. პოპულაციის ორივე სქესს ორი გენოტიპის ( $A_1A_1B_1B_1$  და  $A_2A_2B_2B_2$ ) თანაბარი რაოდენობა აქვს. პოპულაციის წევრებს შორის გენოტიპის სიხშირეები მარცხნივ არის ნაჩვენები. მათი გამეტების (რომლებიც უნდა შეერთდნენ შემდეგი თაობის წარმოსაქმნელად), ალელების კომბინაციების სიხშირეები მარჯვნივ არის გამოსახული. შთამომავლობის პირველი თაობიდან ( $F_1$ ) მოყოლებული, ალელის დეფექტური კომბინაციების ( $A_1B_2$ ,  $A_2B_1$ ) სიხშირე გამეტებში იზრდება, ხოლო წარმატებული კომბინაციების ( $A_1B_1$ ,  $A_2B_2$ ) სიხშირე მცირდება, რაც ორმაგ პეტეროზმი-გოტებში ( $A_1B_1/A_2B_2$ ) მიმდინარე რეკომბინაციით არის გამოწვეული. აქედან გამომდინარე, შთამომავლობაში გენოტიპების სიხშირეების განაწილება იცვლება. ეს პროცესი მანამდე გრძელდება, ვიდრე ორ ლოკუსზე მდებარე ალელები შემთხვევით უერთდებიან ერთმანეთს.

მოყვანილ მაგალითში ყოველი  $A_2$  ალელი  $A_1A_1B_1B_1$  გენოტიპს საშუალოდ ერთ ერთეულს მატებს, ხოლო ყოველი  $B_2$  ალელი ფენოტიპს ორ ერთეულს მატებს. ეს მოდელი ალელის ადითიური ზეგავლენების ნიმუშია. რაოდენობრივი თვისებების ცვალებადობა გენების გარდა ხშირად არაგენეტიკური გარემო ფაქტორებით და „განვითარების ხმაურით“ არის გამოწვეული. ეს უკანასკნელი ტერმინი გარდაუვალ ცვალებადობას ნიშნავს, რომელსაც ადგილი აქვს განვითარების პროცესების მსვლელობისას, რაც ინდივიდებს შორის და თა-



სურ. 9.16. პეტეროსტილია ფურისულაში (*Primula vulgaris*). თითქმის ყველა ბუნებრივი პოპულაცია „წვეტიანი“ და „ძაფისებრი“ მცენარეებისგან შედგება. კროსინგოვერი (გადატანა) იშვიათად წარმოქმნის ჰომოსტიკურ ფორმებს, რომელთა დინგი და მტვრიანები ერთ დონეზე განლაგებული (After Ford 1971.)

ლოკუსების რეკომბინაცია  $gA$  კომბინაციას იშვიათად გვაძლევს, რაც მტვრიანების და ბუტკოს ერთ დონეზე აფიქსირებს.

იშვიათი ჰომოზიგოტური ფორმა  $gA/ga$

ვად ინდივიდებში არსებულ ცვალებადობას განაპირობებს (მაგალითად, ერთი და იგივე გენოტიპის მქონე და იგივე გარემოში მცხოვრები ცხოველის ორ გვერდს შორის არსებული ასიმეტრია).

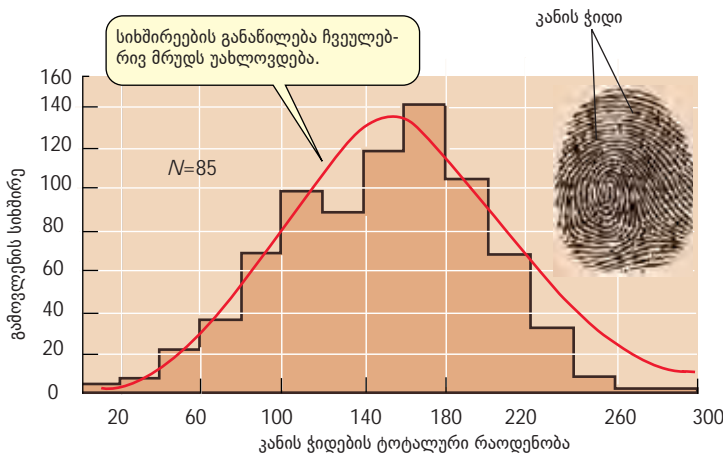
თუ ცვალებადობას გენეტიკური და გარემოს ზეგავლენის საფუძვლები ერთდროულად აქვს, მაშინ თვისების „გენეტიკურობას“ ან „გარემოთი გამოწვეულობას“ ვერ დავადგენთ, ვინაიდან ეს ორი პროცესი ერთმანეთს არ გამოირცხავს. უფრო მეტიც, გენეტიკური და გარემოთი განპირობებული ცვალებადობა სხვადასხვა პირობებში და ერთი და იგივე პოპულაციაშიც კი განსხვავებულია. ეს ფაქტი განსაკუთრებით თვალში საცემია, როდესაც გენოტიპები რეაქციის ნორმით განსხვავდება, ანუ ერთ გენოტიპს განსხვავებულ გარემო პირობებში სხვადასხვა ფენოტიპური ფორმების პროდუცირება შეუძლია. გუპტამ და ლევონტინმა (1982) *Drosophila pseudoobscura*-ს 10 გენოტიპიდან ყოველ გენოტიპში მუცლის ბუსუსების საშუალო რაოდენობა დათვალეს. ბუზები სამ სხვადასხვა ტემპერატურაზე იზრდებოდნენ. აღმოჩნდა, რომ გენოტიპი და გარემო ურთიერთქმედებს, ანუ სხვადასხვა გენოტიპის მქონე ორგანიზმის ფენოტიპზე ტემპერატურა განსხვავებულ ზეგავლენას ახდენს (სურ. 9.18). პოპულაციაში ფენოტიპური ცვალებადობის რაოდენობა (რაც ინდივიდებს შორის გენეტიკური განსხვავებებით არის გამოწვეული), იმ ტემპერატურულ არეალზეა დამოკიდებული, რომელშიც ბუზები ვითარდებოდნენ.

**ცვალებადობის კომპონენტების გამოთვლა.** რაოდენობრივი ცვალებადობის აღწერა და ანალიზი სტატისტიკურ გამოთვლებს ეფუძნება, რადგანაც რაოდენობრივი ცვალებადობაში მონაწილე ლოკუსების გამოყოფა შეუძლებელია. თვისების გენეტიკური ცვალებადობის სიდიდე ცვალებადი ლოკუსების რაოდენობაზე, თითოეულ ლოკუსზე არსებული გენოტიპის სიხშირეებზე (სურ. 9.19) და გენოტიპებს შორის ფენოტიპურ განსხვავებაზე არის დამოკიდებული.

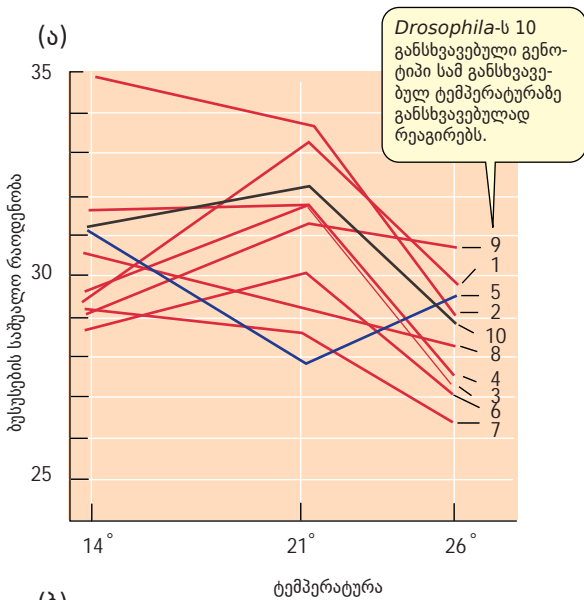
ცვალებადობის ყველაზე სასარგებლო სტატისტიკურ განზომილებას ვარიანსა ეწოდება (შემთხვევითი სიდიდის დისპერსია). ის ზომავს ინდივიდუალური სიდიდეების გავრცელებას საშუალო სიდიდეების გარშემო. ვარიანსა საშუალო მნიშვნელობიდან ინდივიდების დაშორების ხარისხს ასახავს. ფორმალურად ვარიანსა არის საშუალო მნიშვნელობიდან გადახრის საშუალო კვადრატი (იხ. ჩანართი C). მარტივ შემთხვევაში ფენოტიპური თვისების ვარიანსა ( $V_p$ ) გენეტიკური ვარიანსების ( $V_g$ ) და გარემო პირობებით გამოწვეული ვარიანსების ( $V_e$ ) ჯამია, ანუ  $V_p = V_g + V_e$ . ჩვენ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ, რომ პოპულაციაში ყველა გენოტიპს საშუალო ფენოტიპური მნიშვნელობა აქვს (ვთქვათ სხეულის სიგრძე), თუმცა ამ გენოტიპის მქონე ინდივიდები ფენოტიპურად განსხვავებულნი არიან, ევოლუციური ხმაურის ან გარემოს ზეგავლენის შედეგად (ასეთი წარმოდგენა მეთისმეტად გამარტივებულია). სხვადასხვა გენოტიპების საშუალო მნიშვნელობების ცვალებადობის სიდიდე არის გენეტიკური  $V_g$  ვარიანსა, ხოლო ერთი და იგივე გენოტიპის (მნიშვნელოვან ლოკუსებზე) ინდივიდების ცვალებადობის საშუალო სიდიდე არის გარემო პირობებით გამოწვეული  $V_e$  ვარიანსა. ფენოტიპური ვარიანსის პროპორციულ რაოდენობას, რომელიც გენეტიკური ვარიანსა არის, თვისების მემკვიდრეობითობა ეწოდება და  $h^2$  სიმბოლოთი აღინიშნება. მაშასადამე:

$$h^2 = V_g / (V_g + V_e)$$

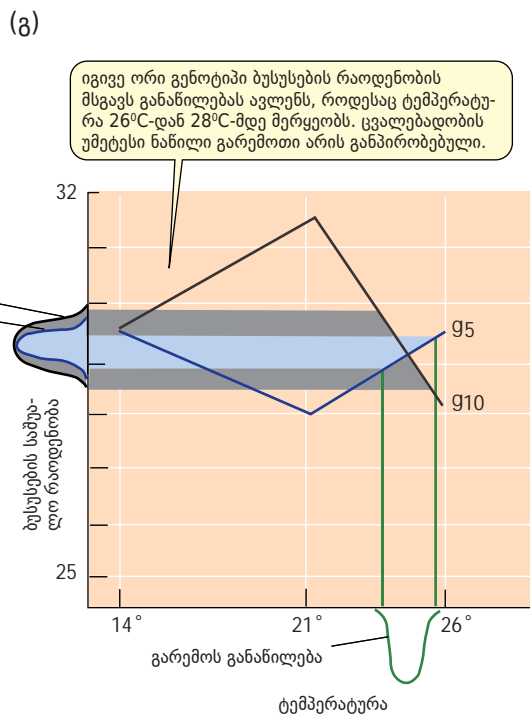
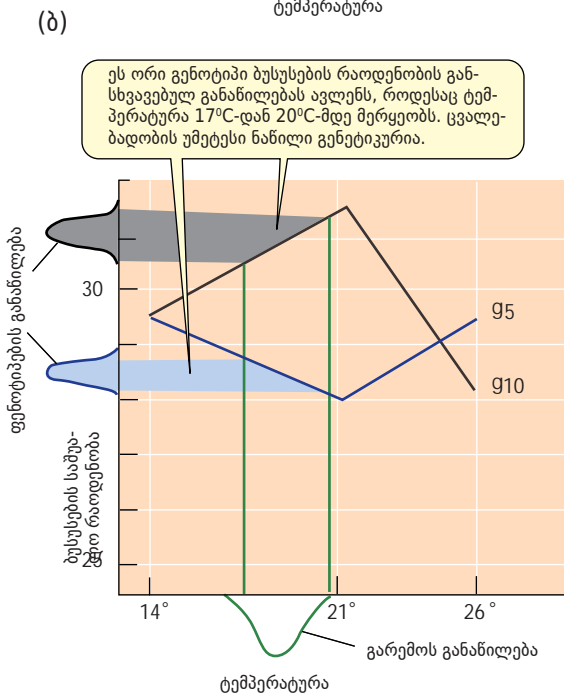
ცვალებადობის გენეტიკური კომპონენტის აღმოჩენისთვის და  $V_g$  ან  $h^2$  სიდიდის გამოთვლისთვის მშობელსა და შთამომავლობას ან სხვა ნათესავებს შორის კორელაცია\* უნდა გაიზომოს. დაეუშვათ, პოპულაციაში შთამომავლობის ერთი თაობის ფარგლებში, მისი წევრების თვისების საშუალო მნიშვნელობა ორი მშობლის იგივე თვისების საშუალო სიდიდის ტოლია (სურ. 9.20ა). ზუსტად ასე, კორელაცია შეიძლება ნათლად ასახედეს ამ თვისების ძლიერ გენეტიკურ საფუძველს. ფაქტიურად, ამ შემთხვევაში  $V_g/V_p$  (ანუ  $h^2$  მემკვიდრეობითობა) იქნება 1.0 ანუ ყველა ფენოტიპური ცვალებადობა გენეტიკური ცვალებადობით იქნება განპირობებული. როდესაც კორელაცია ასეთი ძლიერი არ არის, გარკვეული ფენოტიპური ცვალებადობის გამო, რომელიც



**სურ. 9.17.** ათივე თითისთვის შეჯამებული კანის ჭდეების რაოდენობის სიხშირეების განაწილება. ნიმუშები აღებულია 825 ბრიტანეთის მოქალაქისგან. გრაფიკზე მოცემული განაწილება თითქმის შეესაბამება ნორმალურ მრუდს (წითელი ხაზი). კანის ჭდეების რაოდენობა ადიტიურად მემკვიდრეობითი პოლიგენური თვისებაა. მისი მემკვიდრეობითობა დაახლოებით 0,95-ია (After Holt 1955.)



სურ. 9.18. გენოტიპის და გარემოს ურთიერთქმედების მაგალითი. ამ ურთიერთქმედების ასახვა გენეტიკური და გარემოს ცვალებადობის შეფარდებით მონაწილეობაზე ფენოტიპურ ცვალებადობაში (ა) მამრი *Drosophila pseudoobscura*-ს 10 გენოტიპის მუცელზე არსებული ბუსუსების რაოდენობა. თითოეული გენოტიპი იზრდებოდა სამი განსხვავებული ტემპერატურის პირობებში. ბუსუსების რაოდენობაზე თითოეული გენოტიპის შემთხვევაში ტემპერატურა სხვადასხვაგვარად აისახება, ანუ გენოტიპსა და გარემოს შორის არსებობს ურთიერთქმედება. (ბ) თუ მე-5 და მე-10 გენოტიპების მქონე ბუზების პოპულაცია ჩვეულებრივ ტემპერატურულ არეალში (17°C-დან 20°C-მდე) ვითარდება, ფენოტიპების განაწილება ბიომოდალურია, ხოლო ცვალებადობის უმეტესი ნაწილი გენეტიკურია, ვინაიდან ასეთი ტემპერატურის პირობებში ორი გენოტიპი ფენოტიპურად მკვეთრად განსხვავდება (17°C და 20°C მაჩვენებლებიდან ვერტიკალური წრფეები გააგლით, მონახეთ გენოტიპის რეაქციის ნორმასთან მათი გადაკვეთის წერტილები და შემდეგ ნაიკითხეთ y ღერძის ჩვენება, რაც ასეთ ტემპერატურულ არეალში განვითარებულ ბუზების ბუსუსების მოსალოდნელ რაოდენობას მოგვცემს). ყოველი გენოტიპის მქონე ბუზების ბუსუსების რაოდენობა განსხვავებულია, რადგან ისინი სხვადასხვა ტემპერატურაზე ვითარდებოდნენ. (გ) თუ იგივე ორი გენოტიპი 23°C-25°C ტემპერატურულ არეალში ვითარდება, მაშინ ფენოტიპური ცვალებადობა გარემოთი იქნება განპირობებული, რადგან ორი გენოტიპი ასეთ ტემპერატურებზე ერთგვარად რეაგირებს (After Gupta and Lewontin 1982).



ალბათ გარემოს ცვალებადობით არის გამოწვეული, მემკვიდრეობითობაც უფრო სუსტი იქნება.

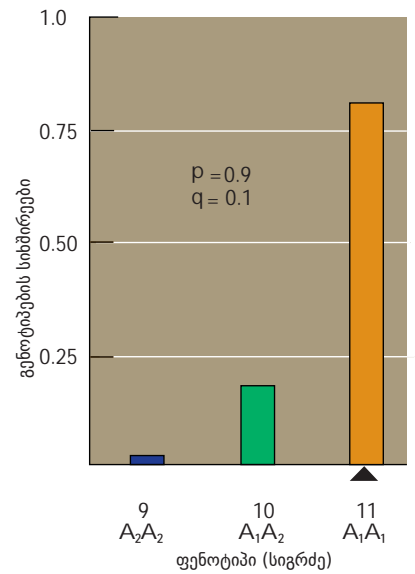
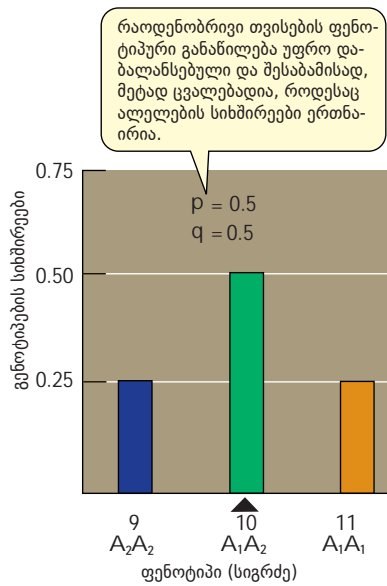
პიტერ ბოგმა (1983) მაგალითი რეალური ცხოვრებიდან აიღო და გალაპავოსის კუნძულებზე მცხოვრები მიწის სკვინჩების (*Geospiza fortis*) მემკვიდრეობითობა შესწავლა. მან *G. fortis*-ის წყვილები და მათი შთამომავლობა რგოლების საშუალებით მონიშნა, რათა შემდგომში შესაძლებელი ყოფილიყო მათი ამოცნობა. მეცნიერმა ნისკარტის სიდიდის და რამდენიმე სხვა თვისების ფენოტიპური ცვალებადობა გამომა. შემდეგ კი მშობლებისა და მათი შთამომავლობის ფენოტიპებს შორის კორელაცია დათვალა (სურ. 9.20გ). აღმოჩნდა, რომ ნისკარტის სიდიდის ცვალებადობის მემკვიდრეობითობა არის 0,9 ანუ ფენოტიპური ცვალებადობის დაახლოებით 90% გენეტიკურ განსხვავებებს მიეწერება, ხოლო დანარჩენი 10% გარემოს განსხვავებების შედეგია.

თვისებების გენეტიკური ცვალებადობა და მემკვიდრეობითობა უფრო ხშირად ისეთი ორგანიზმებისთვის დგინდება, რომლებიც სახლის ან ლაბორატორიულ პირობებში იზრდებიან. ასეთ პირობებში დაწყვილების კონტროლი და შთამომავლობისთვის თვალის დევნება უფრო ადვილია. მრავალი სახეობისთვის დადგენილი თვისებების უმეტესი ნაწილი, გენეტიკურად ცვალებადია, ხოლო  $h^2$  მემკვიდრეობითობა, როგორც წესი, 0,1-დან 0,9-მდე მერყეობს (e.g., Mousseau and Roff 1987).

აღამიანთა პოპულაციაში მემკვიდრეობითობა ხშირად გამოითვლება დიმიოტურ („არაიდენტურ, “□†“)



**სურ. 9.19.** რაოდენობრივი თვისების (როგორცაა სხეულის სიგრძე), ცვალებადობა გამოწვეული ალელების ზეგავლენით. ალელების სიხშირეები (ა)  $p=0.5$ ,  $q=0.5$  ან (ბ)  $p=0.9$ ,  $q=0.1$ . შავი სამკუთხედი (ქვედა ღერძის ქვემოთ) საშუალო მნიშვნელობას ასახავს. სიგრძეების განაწილება უფრო დაბალანსებულია, აქედან გამომდინარე უფრო ცვალებადია, როდესაც ალელების სიხშირეები ერთნაირია (უფრო ცვალებად B პოპულაციაში შემთხვევით არჩეული ინდივიდის ფენოტიპის ამოცნობა უფრო რთულია). გენეტიკური ვარიანსა  $V_G$  (ა) სურათზე უდრის 0,5-ს, ხოლო (ბ) სურათზე 0,472-ს. ორივე შემთხვევაში დაშვებულია ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობა.

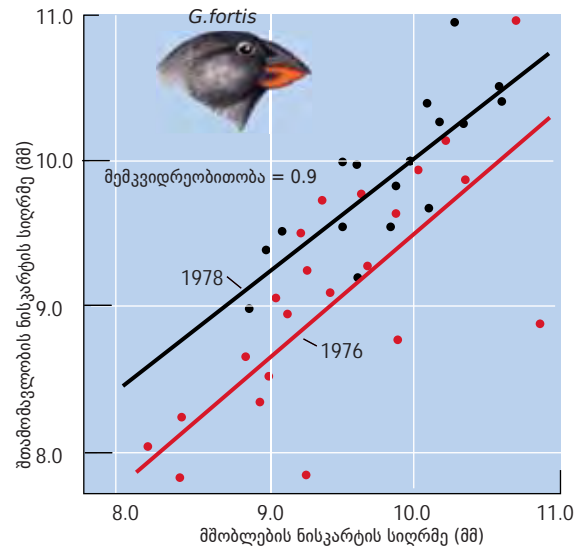
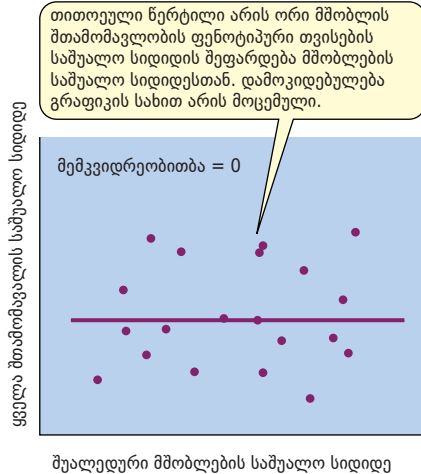
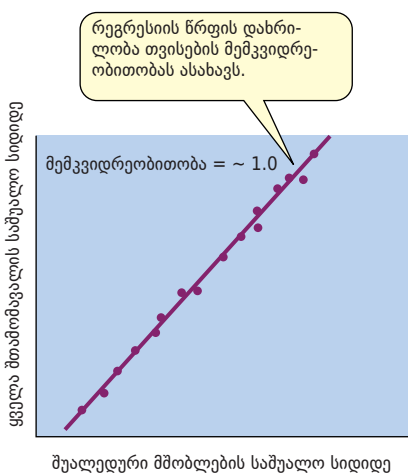


ტყუებებს შორის არსებული კორელაციის მონომიკოტურ („იდენტურ“) ტყუებში არსებულ კორელაციასთან შედარებით. მონომიკოტურ ტყუებს, ჩვეულებრივ, უფრო ძლიერი კორელაცია აქვთ, ვინაიდან გენეტიკურად იდენტურები არიან. პოპულაციების ფარგლებში ისეთი ფიზიკური თვისებები, როგორცაა სიმაღლე, თითების სიგრძე და თავის სიგანე, მკვეთრად მემკვიდრეობითია (დაახლოებით 0,84-0,94), ხოლო თითების ანაბეჭდების თვისებების ცვალებადობას თითქმის მთლიანად გენეტიკური საფუძველი აქვს (0,96) (Lynch and Walsh 1998).

**რეაქციები ხელოვნურ გადაჩვევაზე.** ვინაიდან გადარჩევა თვისებას მხოლოდ იმ შემთხვევაში ცვლის, როდესაც თვისება გენეტიკურად ცვალებადია, ამიტომ შესაძლებელია ხელოვნური გადარჩევის (სელექციის) გამოყენება თვისების გენეტიკური ცვალებადობის აღმოჩენისთვის. ამ მიზნის მისაღწევად მკვლევარები მხოლოდ საინტერესო თვისების (ან თვისებების კომბინაციის) მქონე ინდივიდებს ამრავლებენ. ხელოვნური გადარჩევა ბუნებრივ გადარჩევაში შეიძლება გადაიზარდოს, თუმცა არსებითი სხვაობა ის არის, რომ ხელოვნური გადარჩევის დროს ინდივიდის რეპროდუქციული წარმატება მკვლევარის მიერ არჩეული ერთი თვისების მიხედვით განისაზღვრება, და არა ინდივიდის სიცოცხლისუნარიანობის ან გამრავლების (ის ყველა თვისებაზეა დამოკიდებული), უნარით.

დღეისთვის ასობით ამგვარი ექსპერიმენტი არის ჩატარებული. მაგალითად, თეოდორ ლობჟანსკიმ და ბორის სპასკიმ (1969) *Drosophila pseudoobscura*-ს 20 გელური მდებრის შთამომავლობა შეაჯარეს და საბაზისო პოპულაცია შექმნეს. შემდეგ მცენიერებმა საბაზისო პოპულაციისგან რამდენიმე ბუბი აირჩიეს, რომ შეექმნათ რამდენიმე სელექციური პოპულაცია. თითოეული მათგანი მოზრდილ სათავსოში მოათავსეს და საკვების მიწოდება დაიწყეს. ორი პოპულაცია შერჩეული იყო დადებითი ფოტოტაქსისის მიხედვით (სინათლის-

**სურ. 9.20.** შთამომავლობის და მშობლების ფენოტიპებს შორის კავშირი. გრაფიკზე თითოეული წერტილი ასახავს ერთი წყვილი მშობლების შთამომავლობის საშუალო მნიშვნელობის შეფარდებას, ამ შთამომავლობის ორი მშობლის საშუალო მნიშვნელობასთან. (ა) ჰიპოთეტური შემთხვევა, როდესაც შთამომავლობის საშუალო მნიშვნელობები მშობლების საშუალო მნიშვნელობებთან მიახლოებულია. მემკვიდრეობითობა თითქმის 1.00-ია. (ბ) ჰიპოთეტური შემთხვევა, როდესაც შთამომავლობის და მშობლების საშუალო მნიშვნელობები არ არის კორელირებული. ამ დროს ნათესაური კავშირის დახრილობა და მემკვიდრეობითობა დაახლოებით 0.00-ის ტოლია. (გ) შინის სკვინჩას *Geospiza fortis*-ის ნისკარტის ზომა 1976 და 1978 წელს. 1978 წელს შთამომავლობა მეთია, მაგრამ შთამომავლობის და მშობლების საშუალო მნიშვნელობებს შორის კავშირი ორივე წელს თითქმის თანაბარია. დახრილობიდან გამოთვლილი მემკვიდრეობითობა არის 0,9 (გ after Grant 1986, based on Boag 1983.)



**ჩანართი 9C. საშუალო სიდიდე, ვარიანსა და სტანდარტული გადახრა**

დავუშვათ, რამდენიმე ნიმუში ვზომავთ რომელიმე თვისებას. თვისება შეიძლება უწყვეტად (მაგალითად, სხეულის ზომა) ან წყვეტილად (მაგალითად თევზის ფარფლის სხივები) იცვლებოდეს.  $X_i$ -ით აღვნიშნოთ ცვალებადობის სიდიდე  $i$  ნიმუშში (მაგალითად, ნომერ მესამე თევზის-თვის  $X_3=10$ სმ). თუ  $n$  რაოდენობის ნიმუშს ავიღებთ, მაშინ სიდიდეების ჯამი იქნება  $X_1+X_2+...+X_n$  ანუ

$$\sum_{i=1}^n X_i$$

(ან უბრალოდ  $\sum X_i$ ). საშუალო არითმეტიკული არის:

$$\bar{x} = \frac{\sum X_i}{n}$$

თუ ცვლადი წყვეტილია (მაგალითად, ფარფლის სხივები), მაშინ გვექნება  $X_1$  სიდიდის  $n_1$  ინდივიდი,  $X_2$  სიდიდის  $n_2$  ინდივიდი და ა. შ.  $k$ -ს სხვადასხვა სიდიდისთვის. ამ შემთხვევაში საშუალო არითმეტიკულია:

$$\bar{x} = \frac{n_1 X_1 + n_2 X_2 + \dots + n_k X_k}{n_1 + n_2 + \dots + n_k}$$

$n_i$ -ის ჯამი  $n$ -ის ტოლია და გვექნება:

თუ შემოვიღებთ აღნიშვნას  $n_i/n=f_i$ , მაშინ  $X_i$  მნიშვნელობის მქონე ინდივიდების სიხშირე იქნება:

$$\bar{x} = \sum_{i=1}^k (f_i X_i)$$

მაგალითად,  $n=100$  თევზისგან შემდგარი ნიმუშისთვის შეიძლება

გვექონდეს ფარფლის 9 სხივის მქონე ( $X_1=9$ )  $n_1=16$  თევზი, 10 სხივის მქონე ( $X_2=10$ )  $n_2=48$  თევზი და 11 სხივის მქონე ( $X_3=11$ )  $n_3=36$  თევზი. აქედან გამომდინარე, სამი ფენოტიპური კლასი ( $k=3$ ) გვაქვს და საშუალო სიდიდე ტოლია:

$$\bar{x} = \sum_{i=1}^k (f_i X_i) = (0,16)(9) + (0,48)(10) + (0,36)(11) = 10,2$$

ჩვენი ნიმუში მხოლოდ თევზის პოპულაციიდან არის აღებული. ამიტომ, ზემოთ გამოთვლილი ნიმუშის საშუალო სიდიდე პოპულაციის ნამდვილი (პარამეტრული) საშუალო სიდიდის ტოლია. ამ უკანასკნელის საშუალო სიდიდის გაგება მხოლოდ პოპულაციაში შემავალი ყველა თევზის გაზომვით შეიძლება.

როგორ გავზომოთ ცვალებადობის სიდიდე? ჩვენ შეგვიძლია ინტერვალი (ორ უკიდურეს მნიშვნელობას შორის სხვაობა) გამოვთვალოთ, მაგრამ ეს სიდიდე ნიმუშის ზომის მიმართ ძალიან მგრძობიარეა. მაგალითად, დიდი ზომის ნიმუში ფარფლის 5 ან 15 სხივის მქონე იშვიათ ინდივიდსაც ავლენს, ხოლო ასეთი ინდივიდები ცვალებადობის ხარისხზე გავლენას ვერ ახდენენ. ამ და სხვა მიზეზების გამო, ყველაზე ხშირად ხმარობენ ცვალებადობის გასაზომ ისეთ სიდიდეებს, როგორცაა ვარიანსა და მისი მსგავსი სტანდარტული გადახრა. ნამდვილი (პარამეტრული) ვარიანსა გამოითვლება ნანახი ცვალებადობის საშუალო სიდიდის კვადრატის შეფარდებით საშუალო არითმეტიკულთან:

$$V = \frac{(X_1 - \bar{x})^2 + (X_2 - \bar{x})^2 + \dots + (X_n - \bar{x})^2}{n - 1} = \frac{1}{n - 1} \sum_{i=1}^n n_i (X_i - \bar{x})^2$$

სტატისტიკური მიზეზებისთვის ნიმუშის ვარიანსას მნიშვნელში  $n$ -ის ნაცვლად  $n-1$ -ია გამოყენებული. ჩვენს მიერ მოყვანილი თევზის ფარფლის ჰიპოთეტური მონაცემებისთვის გვექნება:

კენ მოძრაობის ტენდენცია), ხოლო ორი უარყოფითი ფოტოტაქსისის მიხედვით (სინათლისგან მოძრაობის ტენდენცია). ფოტოტაქსისის თვისების გადარჩევისთვის მკვლევარებმა მამრები და ქალწული მდედრები ლაბირინთში გაუშვეს, სადაც ბუმბუს ბნელ და ნათელი გზებს შორის 15 არჩევანი უნდა გაკეთებინათ. საბოლოოდ ისინი 16 შესაძლო კამერიდან ერთ-ერთში ხვდებოდნენ (სურ. 9.21ა). ბუმბუნი, რომლებმაც 15-ვე არჩევანი სინათლის სასარგებლოდ გააკეთეს, პირველ კამერაში მოხვდნენ. ხოლო მათ, ვინც 15-ვე არჩევანი სიბნელის სასარგებლოდ გააკეთა, მე-16 კამერაში დაასრულეს გადაადგილდება. სინათლესა და სიბნელეს შორის თანაბარი არჩევანის გამკეთებელმა ბუმბუმმა მე-8 ან მე-9 კამერაში დაასრულეს ექსპერიმენტი. მეცნიერებმა 16-ვე კამერიდან ყოველ კამერაში აღმოჩენილი ბუმბუბის რაოდენობიდან გამომდინარე გამოთვალეს ფოტოტაქსისის თვისების საშუალო და ვარიანსა. ყოველი პოპულაციიდან აღებული ყოველი თაობის, ყოველი სქესის 300 ბუმი გამუშვეს ლაბირინთში. აქედან ყოველი სქესის 25-25 ბუმი, რომელთაც ყველაზე გამოკვეთილი დადებითი თვისებები (დადებითი ფოტოტაქსისის შერჩევა), ან ყველაზე მცირე (უარყოფითი ფოტოტაქსისის შერჩევა), გასამრავლებლად შეარჩიეს. მეცნიერებმა აღწერილი პროცედურა 20 თაობის განმავლობაში გაიმეორეს.

თავდაპირველად ბუმბუნი საშუალოდ ნეიტრალურები იყვნენ და მე-8 ან მე-9 კამერაში ასრულებდნენ გადაადგილებას (სურ. 9.21ბ). მოგვიანებით დადებითობის მიმართ და უარყოფითობის მიმართ გადარჩეული პოპულაციები გაჩნდნენ. ეს პოპულაციები საწყის საშუალო მნიშვნელობას ორივე მიმართულებით დასცილდნენ. აქედან გამომდინარე, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ სინათლისადმი რეაქციის თვალსაზრისით ბუმბუბის მრავალფეროვნება ნაწილობრივ მემკვიდრეობითია. ცვლილებების სიჩქარისგან გამომდინარე, დობჟანსკიმ და სპასკიმ ფოტოტაქსისის მემკვიდრეობითობა გამოთვალეს, და 0,09 მიიღეს.

ამგვარი ექსპერიმენტები ადასტურებს, რომ *Drosophila*-ს სახეობების თითქმის ყველა თვისება, მათ შორის ქცევის თვისებები (მაგალითად დაწყვილების სისწრაფე), მორფოლოგია, სიცოცხლის ისტორია (მაგალითად, სიცოცხლის ხანგრძლივობა), ფიზიოლოგია (მაგალითად, მწერების საწინააღმდეგო საშუალებების

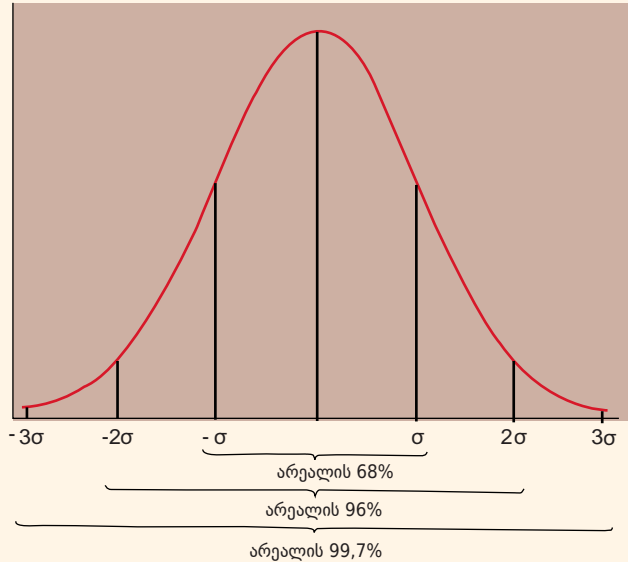
$$V = \frac{16(9-10,2)^2 + 48(10-10,2)^2 + 36(11-10,2)^2}{99} = 0,485$$

ვარიანსა ძალიან სასარგებლო სტატისტიკური სიდიდეა, მაგრამ მისი წარმოდგენა რთულია, ვინაიდან ის კვადრატულ ერთეულებში არის გამოსახული. უფრო იოლია მისგან კვადრატული ფესვის წარმოდგენა, რასაც **სტანდარტული გადახრა** ეწოდება (იხ. აგრეთვე 4.22 სურათი):

$$s = \sqrt{V}$$

ჩვენი ჰოპოთეზური მონაცემებისთვის  $s = \sqrt{0,485} = 0,696$ . ამ რიცხვის მნიშვნელობას უკეთ გავიგებთ თუ გამოვთვლით ამ სიდიდეს ნიმუშებისთვის, რომლებიც შედგება 9 სხივის მქონე 1 თევზისგან, 10 სხივის მქონე 18 თევზისგან და 11 სხივის მქონე 81 თევზისგან – ანუ ნაკლებ ქაოტურად ცვალებადი ნიმუშებისთვის. ამ შემთხვევაში  $\bar{x} = 10,8$ ,  $V = 0,149$  და  $s = 0,387$ .  $V$  და  $s$  სიდიდეები ამ ნიმუშში უფრო მცირეა, ვიდრე წინა ნიმუშში, ვინაიდან საშუალო მნიშვნელობას მეტი ინდივიდი უახლოვდება.

უნწყვეტ ცვლადს, როგორცაა სხეულის სიგრძე, ხშირად აქვთ სიხშირეების გუმბათის ფორმის ანუ ნორმალური განაწილება (სურ. 1). ასეთი განაწილების მათემატიკურად იდეალიზირებულ ფორმაზე (რომელსაც კარგად უახლოვდება მრავალი რეალური ნიმუში) დაკვირვებების შედეგების დაახლოებით 68% საშუალო მნიშვნელობის ორივე მხარეზე არსებული ერთი სტანდარტული გადახრის ფარგლებში თავსდება, 96% ორი სტანდარტული გადახრის ფარგლებში მდებარეობს, ხოლო 99,7%-ისთვის სტანდარტული გადახრა 3-ია. მაგალითად, როდესაც თევზების ნიმუშში სხეულის სიგრძეები ნორმალურად არის განაწილებული,  $\bar{x} = 100$ სმ და  $s = 5$ სმ (აქედან გამომდინარე,  $V = 25$ სმ<sup>2</sup>), თევზების 68% 95სმ-სა და 105სმ-ს შორის მერყეობს, ხოლო 96% 90სმ-სა და 110სმ-ს შორის არის მოქცეული. თუ სტანდარტული გადახრა უფრო მეტია და მაგალითად, არის  $s = 10$ სმ ( $V = 100$ სმ<sup>2</sup>), მაშინ ნიმუშის 68%-ის სხეულის სიგრძე უკვე 90სმ-სა და 100სმ-ს შორისაა.



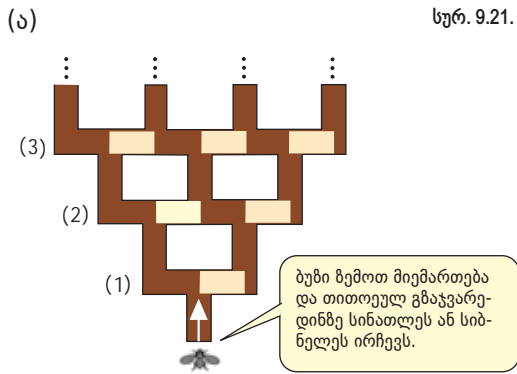
**სურ. 1.** ნორმალური განაწილების გრაფიკი, რომელზეც საშუალო მნიშვნელობა ნულოვანი ათვლის წერტილია. სურათზე ნაჩვენებია, თუ როგორ უნდა გაიზომოს სტანდარტულ გადახრებში ( $s$ )  $x$  ღერძზე წარმოდგენილი ცვლადი. ფრჩხილებში ჩასმული არეალები გრაფიკის მთლიანი არეალის ნაწილს გვიჩვენებს, რომელსაც საშუალო მნიშვნელობის ორივე მხარეს არსებული ერთი, ორი ან სამი სტანდარტული გადახრა იკავებს. სტანდარტული გადახრის ნამდვილი (პარამეტრული) მნიშვნელობა  $s$  სიმბოლოთი აღინიშნება. მოყვანილი ნიმუშის საფუძველზე გამოთვლილი  $s$  ნიგნში  $s$  სიმბოლოთია აღნიშნული.

მიმართ რეზისტენტულობა, და გენეტიკური სისტემის თვისებებიც კი (მაგალითად, შეჭვარების სიჩქარე) გენეტიკურად ცვალებადია. დღეს მცენიერები ხელოვნური გადარჩევის დახმარებით მარცვლოვანი მცენარეების, ტომატების, ღორების, ქათმების და სხვა შინაური სახეობების განსხვავებულ ფორმებს ქმნიან. ამ ფორმებს ძალიან ბევრი განმასხვავებელი თვისება აქვთ. ასეთი ექსპერიმენტებიდან გამომდინარე, *სახეობები გენეტიკურ ცვალებადობას მოიცავენ, რომელიც თითქმის ყველა თვისების ევოლუციის საფუძველია*. უფრო მეტიც, გენეტიკური ცვალებადობის ხარისხი საკმარისად დიდია და *თვისებების უმეტესობას საკმაოდ სწრაფად შეუძლია განვითარება*, ბევრად უფრო სწრაფად, ვიდრე ეს დარგის წარმოდგენა.

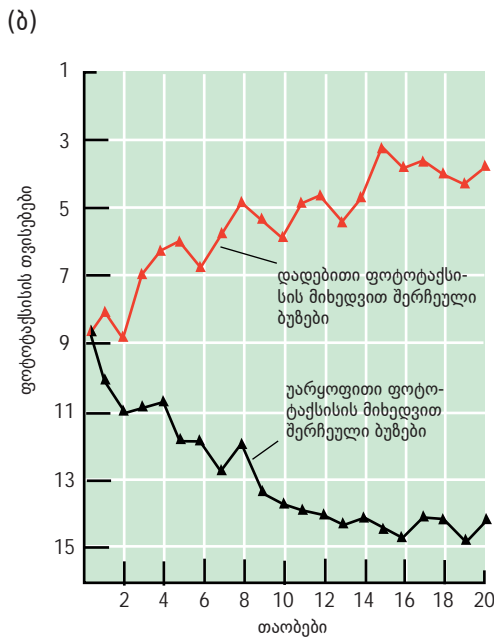
### ცვალებადობა პოპულაციებში

ზოგიერთი სახეობა ერთი, პანმიქტიური პოპულაციისგან შედგება. მაგალითად, ეშმაკის ხვრელის კობრკბილა (*Cyprinodon diabolis*) მხოლოდ ნევადაში, სიკვდილის მდელის სიახლოვეს ცხოვრობს. ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთით და დასავლეთი ევროპის მდინარეებში მობინადრე ყველა გველთევზა ბერმუდის სიახლოვეს იყრის თავს და იქ მრავლდება. მიუხედავად ამისა, სახეობების დიდი უმრავლესობა რამდენიმე ცალკეულ პოპულაციად იყოფა და დაწყვილება ძირითადად ერთი და იგივე პოპულაციის წევრებს შორის ხდება. ერთი სახეობისგან შემდგარი პოპულაციები ხშირად განსხვავდებიან გენეტიკური შემადგენლობის მიხედვით. სხვადასხვა გეოგრაფიულ არეალებში გავრცელებული პოპულაციების განსხვავებების ანუ **გეოგრაფიული ცვალებადობის** კვლევა გვაძლევს ინფორმაციას ევოლუციის მრავალი მექანიზმის შესახებ.





სურ. 9.21. სინათლისადმი საპასუხო მოძრაობის (ფოტოტაქსისის) სელექცია *Drosophila pseudoobscura*-თვის. (ა) ლაბორინთის ნაწილი. ლაბირინთი მიმართულია სინათლის წყაროსკენ, ხოლო ბუზები მისი ქვედა ნაწილიდან შედიან და ზევით გადაადგილდებიან. მწერები გადაადგილების დროს თითოეულ გზაჯვარედინზე სინათლეს ან სიბნელეს ირჩევენ. სხვა მიმართულებით გადაადგილება ბარიერებით არის შეზღუდული. სურათზე გამოსახულია ბუზის მიერ გაკეთებული 15-დან პირველი 3 არჩევანი ექსპერიმენტის მსვლელობის დროს. (ბ) საშუალო ფოტოტაქსისური შედეგები 20 სელექციური თაობისთვის და ორი პოპულაციისთვის, რომლებიც სომბიტური და ნეგატიური ფოტოტაქსისის მიხედვით არიან შერჩეულნი (After Dobzhansky and Spassky 1969).



**გეოგრაფიული ცვალებადობის სტრუქტურა**

თუ პოპულაციების განსხვავებული ფორმების გავრცელების არეალები იკვეთება, ანუ ისინი ერთ და იგივე ტერიტორიაზე ცხოვრობენ და ხშირად ხვდებიან ერთმანეთს, მაშინ ამგვარ ფორმებს **სიმპატრიული** ეწოდება (ბერძნულიდან *syn* „ერთად“ და *patra* „სამშობლო“). მიმდებარე ტერიტორიებზე მობინადრე პოპულაციებს, რომელთა გავრცელების არეალები არ იკვეთება და რომელთაც ერთმანეთთან კონტაქტი აქვთ **პარაპატრიული** ეწოდებათ. განცალკევებული გავრცელების არეალების მქონე პოპულაციებს კი **ალოპატრიული** ეწოდებათ. ბუნებაში ხშირად გვხვდება გეოგრაფიული ცვალებადობის რამდენიმე სტრუქტურა (სურ. 9.22). ის ზოგჯერ ახალი სახეობების ჩამოყალიბების საფუძველიც ხდება. ეს საკითხი მე-15 და მე-16 თავებში დანვრილებით არის განხილული.

ზოოლოგიურ ტაქსონომიაში **ქვესახეობა** ანუ გეოგრაფიული რასა შესამჩნევად განსხვავებულ პოპულაციას ან პოპულაციათა ჯგუფს ნიშნავს, რომელიც იგივე სახეობის სხვა პოპულაციებისგან განსხვავებულ გეოგრაფიულ არეალში ცხოვრობს (ბოტანიკურ ტაქსონომიაში ქვესახეობა ხშირად სიმპატრიული, ურთიერთშეჯვარებად ფორმებს ეწოდება). ზოგჯერ ქვესახეობები განსხვავდებიან რამდენიმე თვისებით, რომლებსთვისაც დამახასიათებელია გეოგრაფიული ცვალებადობის შეთავსებადი სტრუქტურები (სურ. 9.22ა). მაგალითად, ჩრდილოეთის კოდალას (*Colaptes auratus*) ქვესახეობები, *auratus* და *cafer*, ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთსა და დასავლეთში არიან გავრცელებულნი. ისინი განსხვავდებიან ფრთის ბუმბულების შეფერილობით, ქოჩრით, სხვა თვისებებით და ასევე ზომით (Short 1965; Moore and Price 1993). განსხვავებების მიუხედავად, ეს ორი პოპულაცია ჯვარდება „დიდი პრერიების“ ფარგლებში (სურ. 9.23) და ფართო **ჰიბრიდულ ზონას** ქმნის (ჰიბრიდული ზონა რეგიონია, სადაც გენეტიკურად განსხვავებული პარაპატრიული ფორმები ჯვარდებიან).

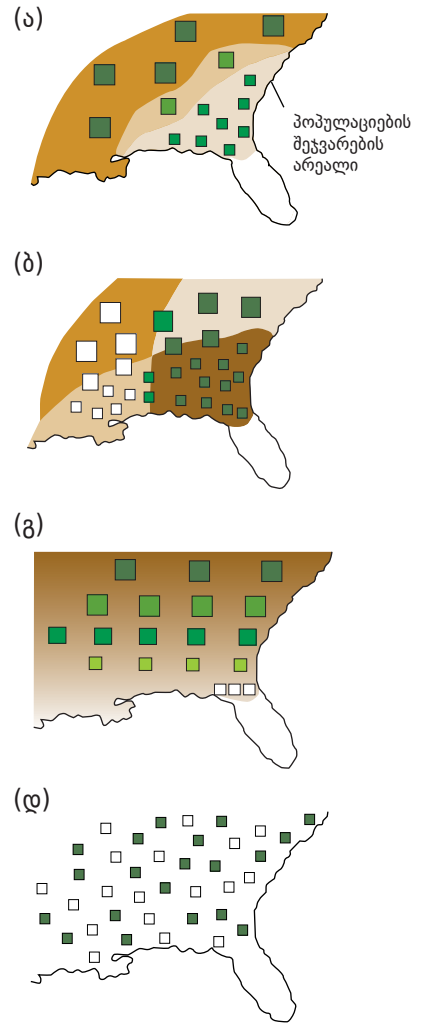
სხვადასხვა თვისებებს ხშირად გეოგრაფიული ცვალებადობის მიხედვით შეუთავსებელი სტრუქტურები ახასიათებთ (სურ. 9.22ბ). მაგალითად, ესკულაპის გველის *Elaphe obsoleta* (სურ. 9.24) ზოგიერთი ქვესახეობა შეფერილობით და ზოლების ან ლაქების სტრუქტურით განსხვავდება. ეს თვისებები შესაბამისობაში არ არის მიტოქონდრიული დნმ-ის ჰაპლოტიპების გეოგრაფიულ გავრცელებასთან, რომელიც პოპულაციების დასავლურ, ცენტრალურ და აღმოსავლურ ჯგუფებს განასხვავებს (Burbrink et al. 2000). თვისებების ასეთი შეუთავსებლობა ადამიანის პოპულაციებშიც გვხვდება (იხ. სურ. 9.32). მრავალი სისტემატიკოსი თვლის, რომ შეუთავსებელი სტრუქტურებით (თვისებებით) განსხვავებული პოპულაციები ქვესახეობებს არ წარმოადგენენ.

გეოგრაფიულ მანძილთან ერთად თვისების ან ალელის სიხშირეების თანდათანობით ცვლილებას **კლინა** ეწოდება (სურ. 9.22გ). მაგალითად, თეთრკუდა ირმის (*Odocoileus virginianus*) სხეულის ზომა ჩრდილოეთ ამერიკის უმეტეს ტერიტორიაზე განედთან ერთად იზრდება. სხეულის ზომასა და განედს შორის ამგვარი კორელაცია ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში ძალიან გავრცელებულია და მას ბერგმანის წესი ეწოდება. ბერგმანის წესი მეტისმეტად ხშირად სრულდება, რათა ის შემთხვევითად მივიჩნიოთ. ის ბუნებრივი გადარჩევით განპირობებული ადაპტაციური გეოგრაფიული ცვალებადობის დასტურია. დიდი ზომის სხეული ცივი კლიმატის პირობებში მცხოვრები თბილისისხლიანებისთვის სასარგებლოა, ვინაიდან სხეულის მასასთან შედარებით მცირდება სხეულის მედაპირის ფართობი, რომლიდანაც სითბო იკარგება.

*Drosophila melanogaster*-ში (იხ. სურ. 9.14) ალკოჰოლდეჰიდროგენაზას პოლიმორფიზმი ალელის სიხშირეების კლინას (გრაფიენტს) გვიჩვენებს, სადაც დაბალი განედიდან მაღალი განედებისკენ გადაადგილების დროს *AdhF* ალელის სიხშირე თანდათანობით (გრადუალურად) იზრდება (სურ. 9.25). ამ თვისების (სტრუქტურის) მდგრადობა მის ადაპტაციურ ხასიათზე მიუთითებს. აარსებობს მოსაზრება, რომ ეს ტენდენცია დაკავშირებულია ნალექების რაოდენობასთან (Oakeshott et al. 1982).

ზოგჯერ თვისება მეტ-ნაკლებად მოზაიკურ სტრუქტურას ავლენს (სურ. 9.22დ) რაც დაკავშირებულია გარემოს ფაქტორის ან ჰაბიტატის ფრაგმენტულ განაწილებასთან. ჰაბიტატთან (საცხოვრებელ ადგილთან) დაკავშირებულ ფენოტიპებს ხშირად **ეკოტიპები** ეწოდება. ზოგჯერ ერთი და იგივე ეკოტიპური თვისება სხვადასხვა პოპულაციებში ან სახეობებში გენეტიკური საფუძველის მიხედვით განსხვავებულია, რაც მიუთითებს, რომ ის

სურ. 9.22. სახეობების გეოგრაფიული ცვალებადობის სტრუქტურების ფართოდ გავრცელებული დიაგრამა. (ა) ორი კლასიკური ქვესახეობა, რომელიც რეგიონის ვიწრო ზოლის გასწვრივ გვარდება. ქვესახეობების ზომა და შეფერილობა გეოგრაფიული ცვალებადობის შეთავსებად სტრუქტურას (თვისებებს) ავლენს. (ბ) ორი შეუთავსებადი ცვალებადი თვისების ნახტომისებრი შეცვლა (ზომა ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ იცვლება, ხოლო შეფერილობა დასავლეთიდან აღმოსავლეთისკენ). (გ) ზომის და შეფერილობის მიხედვით შეთავსებადი კლინები. (დ) ორი ფენოტიპის მოზაიკური გავრცელება, როდესაც ისინი მოზაიკურ საცხოვრებელ არეალთან არიან ასოცირებულნი (ანუ ტენიანთან და მშრალთან).



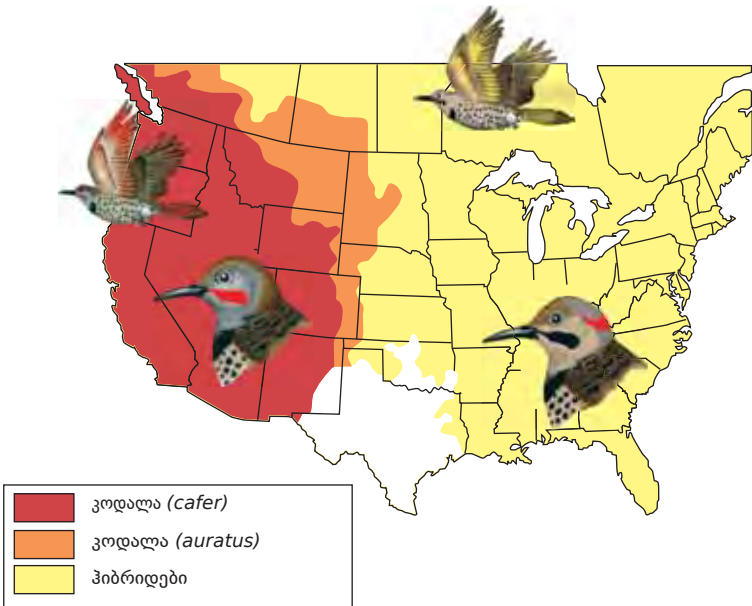
დამოუკიდებლად განვითარდა. აქედან გამომდინარე, კონვერგენტული ევოლუცია ერთი და იგივე სახეობის სხვადასხვა პოპულაციებში შეიძლება მოხდეს.

ეკოტიპების ერთ-ერთი ყველაზე დეტალური კვლევა იენ კლაუმენს, დევიდ კეკს და უილიამ ჰაისის (1940) ეკუთვნის. ტანიინი ჩაი (*Potentilla glandulosa*) ვარდის ოჯახის წევრია და ჩრდილოეთი ამერიკის დასავლეთში ზღვის დონიდან ტყის საზღვრამდე არის გავრცელებული. სახეობის მრავალი თვისება, მათ შორის ზომა, ყვავილების შეფერილობა და ზომა, ყვავილის ფოთლების მორფოლოგია და ყვავილობის დრო პოპულაციებში განსხვავებულია და დაკავშირებულია ზღვის დონიდან არსებულ სიმაღლესთან.

კლაუმენმა და მისმა თანამშრომლებმა სცადეს გარკვევა, თუ რითი არის განპირობებული ეკოტიპების განსხვავება: გენეტიკური საფუძველით, თუ გასხვავებული გარემოს პირობებით. მცენიერებმა ამ მიზნის მისაღწევად სხვადასხვა სიმაღლეზე მოხინაძრე რამდენიმე განსხვავებული ეკოტიპის პოპულაციებიდან რამდენიმე მცენარე გამოყვეს და კალიფორნიაში, სამ სხვადასხვა სიმაღლეზე მდებარე ბაღებში გამოზარდეს. ეკოტიპების ზოგიერთ თვისებებს შორის განსხვავება, როგორცაა ყვავილის შეფერილობა, უცვლელი დარჩა. ანუ ის არ იყო დაკავშირებული ზღვის დონიდან სიმაღლესთან. კლაუმენმა და სხვებმა დაასკვნეს, რომ ასეთი თვისებები გენეტიკურად არის განსხვავებული და გარემო მათზე არსებით ზეგავლენას არ ახდენს. სხვა თვისებები, მაგალითად მცენარის სიმაღლე, სხვადასხვა სიმაღლეზე მდებარე ბაღებში განსხვავებული აღმოჩნდა, რაც ადასტურებს გარემოს ზეგავლენას ამ თვისებებზე (სურ. 9.26). კლაუმენმა და სხვებმა დამატებითი კვლევები ჩაატარეს და აღმოაჩინეს, რომ პოპულაციების თვისებების გენეტიკური განსხვავებები პოლიგენურია.

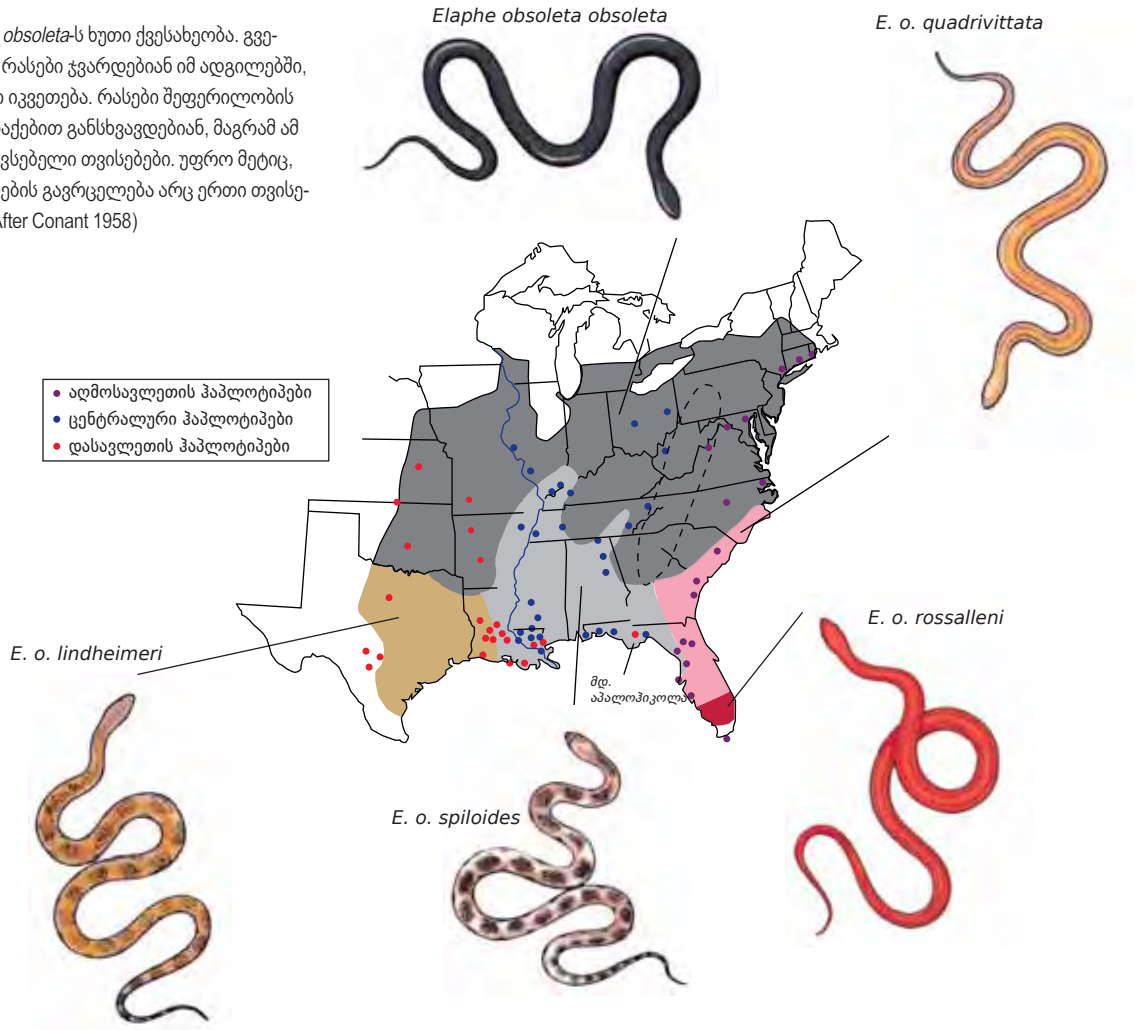
**ადაპტაციური გეოგრაფიული ცვალებადობა**

პოპულაციებს შორის არსებული ზოგიერთი განსხვავება გარემოსთან არის დაკავშირებული და ადაპტაციურია. ჩვენ უკვე ვახსენეთ ბერგმანის წესი, რომელიც ეხება განედის მიხედვით ფრინველების და ძუძუმწოვრების სხეულის ზომის ცვლილებას. ეს წესი შესაძლოა ასახავდეს გარემოსთან სითბოს გაცვლის ადაპტაციურ განსხვავებებს. ბერგმანის წესის მსგავსი ორი წესი არსებობს, კერძოდ, ცივი კლიმატის პირობებში მოხინაძრე ფრინველების და ძუძუმწოვრების პოპულაციებში შედარებით მოკლე კიდეურები (ალენის წესი), ხოლო უფრო მშრალ გარემოში მოხინაძრე პოპულაციების წარმომადგენლების უფრო მკრთალი შეფერილობა (გლოგერის წესი). მოკლე კიდეურების ზედაპირის ფართობი ნაკლებია. აქედან გამომდინარე, სითბოც უფრო ნელა



სურ. 9.23. ჩვეულებრივი ჩრდილოეთამერიკული კოდალას (*Calaptes auratus*) ორი ქვესახეობა: აღმოსავლეთის („ოქროსფერი კოდალა“) (*C.a.auratus*) და დასავლეთის (*C.a.cafar*). ქვესახეობები ფართო პიბრიდულ ზონას ქმნიან (After Moore and Price 1993.)

სურ. 9.24. ესკულაპის გველის *Elaphe obsoleta*-ს ხუთი ქვესახეობა. გველის პარაპატრიული გეოგრაფიული რასები ჯვარდებიან იმ ადგილებში, სადაც მათი გავრცელების არეალები იკვეთება. რასები შეფერილობის და ტანზე არსებული ზოლებით და ლაქებით განსხვავდებიან, მაგრამ ამ თვისებებს აქვთ გავრცელების შეუთავსებელი თვისებები. უფრო მეტიც, მიტოქონდრიული დნმ-ის ჰაპლოტიპების გავრცელება არც ერთი თვისების გავრცელების მსგავსი არ არის (After Conant 1958)

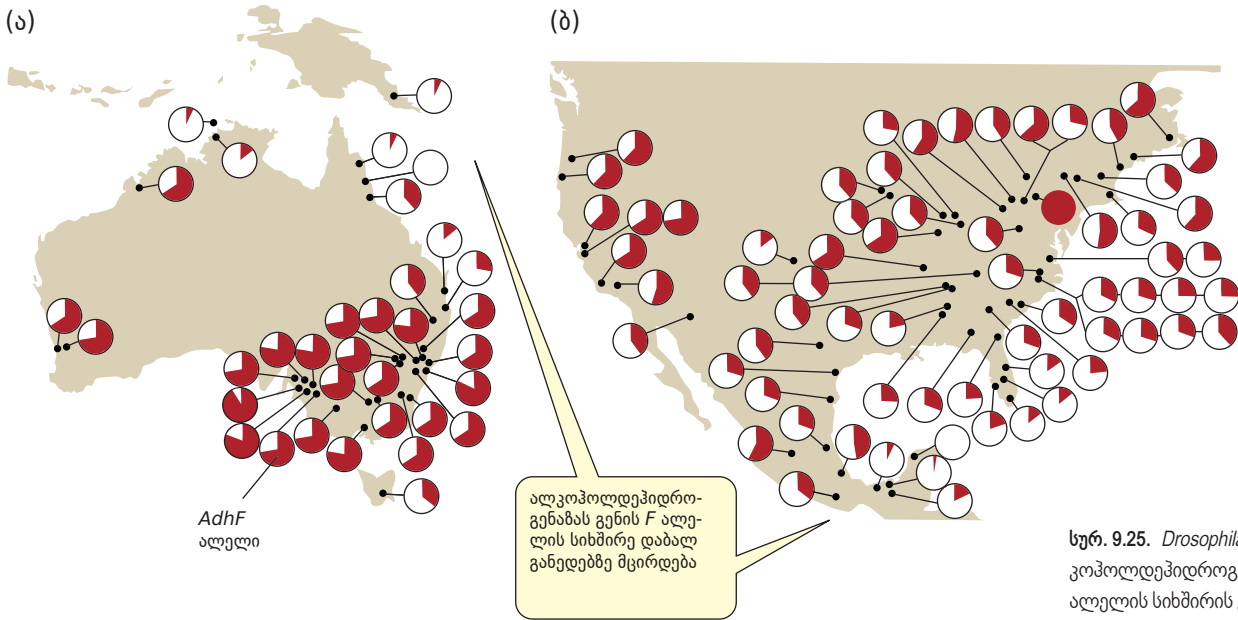


იკარგება. მკრთალი ფერი, რომელიც შესაბამეა მშრალ რეგიონებში გავრცელებული ნიადაგის და მცენარეულობის ფერს, ალბათ მტაცებლებისგან დაცვას უზრუნველყოფს.

ზოგიერთი ადაპტაციური ცვალებადობის ბუნება განსაცვიფრებელია. მაგალითად, მწვანე მყვირალა ბაყაყის (*Rana clamitans*) მთის პოპულაციებში ლარველი განვითარება უფრო ნელა მიმდინარეობს, ვიდრე დაბლობებში მოხინაღრე პოპულაციებში, ვინაიდან დიდი სიმაღლეზე ტემპერატურა ნაკლებია. თუ ორივე სახეობის ლარვა (თავკომბალა) ლაბორატორიაში, ერთნაირ დაბალ ტემპერატურაზე განვითარდება, მთის პოპულაციის თავკომბალა უფრო სწრაფად განვითარდება, ვიდრე დაბლობის პოპულაციის (Berven et al. 1979). აქედან გამომდინარე, პოპულაციებს შორის გენეტიკური განსხვავება ნაწილობრივ ბუნებაში ტემპერატურის ზეგავლენის კომპენსაციას წარმოადგენს და ეწინააღმდეგება ბუნებაში ნაწილ ფენოტიპურ განსხვავებას. ასეთ თვისებას **გრადიენტის საპირისპირო ცვალებადობა** ეწოდება.

ხშირად ორი განსხვავებული სახეობის სიმპატრიული პოპულაციების ერთი ან რამდენიმე თვისება უფრო განსხვავებულია, ვიდრე ალოპატრიულ პოპულაციებში. ასეთ სტრუქტურას **თვისების გადანაცვლება** ეწოდება. თვისების გადანაცვლების საგარაუდო მიზეზი არის იმ თვისებების ბუნებრივი გადარჩევა, რომლებიც ამცირებენ სახეობებს შორის მიმდინარე ეკოლოგიურ კონკურენციას ან ჰიბრიდიზაციის შესაძლებლობას (იხ. მე-16 და მე-18 თავები). ეკოლოგიური თვისების გადანაცვლება ნაჩვენებია გალაპაგოსის კუნძულებზე მცხოვრები მინის სკვინჩების მაგალითზე (Grant 1986). მაგალითად, დაფნას და ლოს პერმანოსის კუნძულებზე, შესაბამისად ბინადრობს მინის სკვინჩების მხოლოდ ერთ-ერთი, ან *Geospiza fortis*, ან *G. fuliginosa*-ს სახეობა. ამ ორი პოპულაციის ფრინველების ნისკარტის ზომა თითქმის თანაბარია და ორივე სახეობა ერთ და იგივე სახის მარცვლეულით იკვებება. მესამე (სხვა) კუნძულზე ორივე სახეობა თანაარსებობს, თანაარსებობის პირობებში *G. fortis*-ის ნისკარტის ზომა ბევრად დიდია ვიდრე *G. fuliginosa*-ის ნისკარტის ზომა. ეს სახეობა უფრო დიდი და მაგარი მარცვლეულით იკვებება (სურ. 9.27).





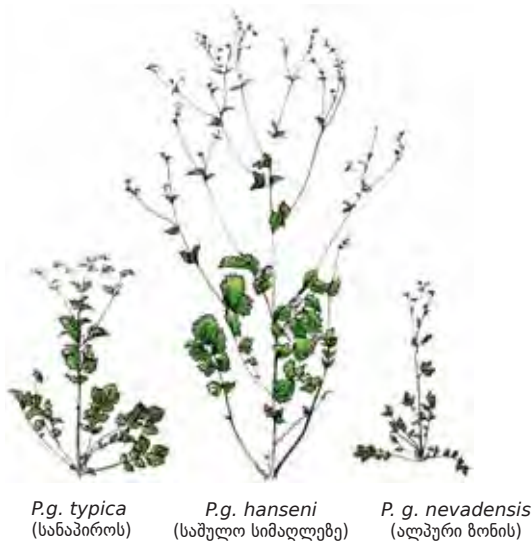
სურ. 9.25. *Drosophila melanogaster*-ის ალკოჰოლდეჰიდროგენაზის ლოკუსზე *AdhF* ალელის სიხშირის კლინები (ა) ავსტრალიაში და (ბ) ჩრდილოეთ ამერიკაში. ბურთულების ფერადი არეალი *AdhF* ალელის სიხშირეს ასახავს და ორივე კონტინენტზე განედთან ერთად იზრდება. (After Oakeshott et al. 1982)

**გენების მიმოცვლა**

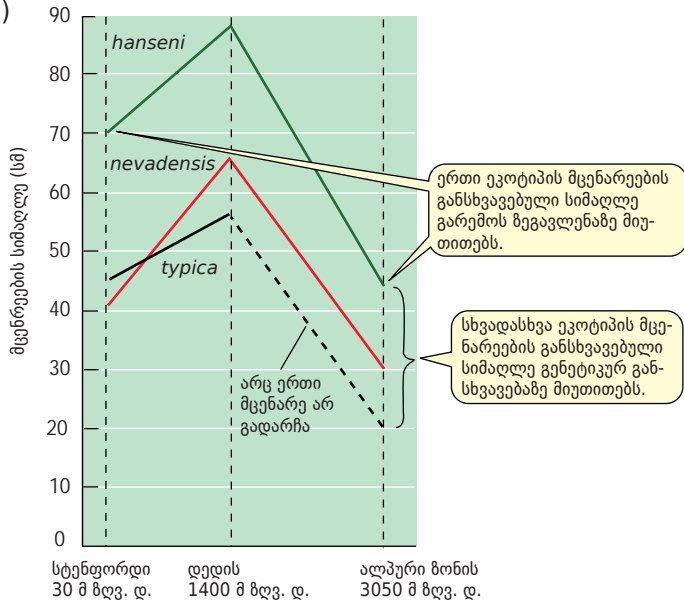
სახეობათა პოპულაციები გენებს მეტ-ნაკლებად ცვლიან. ამ პროცესს გენების მიმოცვლა ეწოდება. გენების მატარებლები არიან გადაადგილებადი ინდივიდები (ცხოველების უმეტესობა და სპორები), ან მოძრავი გამეტები (მცენარის მტვერი და ზღვის ცხოველების გამეტები). მიგრანტები, რომლებიც ახალ პოპულაციაში გარავლებას ვერ ახერხებენ, გენების მიმოცვლაში მონაწილეობას არ იღებენ.

გენების მიმოცვლის მოდელში ორგანიზმები წყვეტილ პოპულაციებს (მაგალითად, კუნძულებზე) ან უწყვეტად გავრცელებულ პოპულაციებს (მანძილით **იზოლაცია**) ქმნიან. მანძილით იზოლაციის მოდელში თითოეული ინდივიდი სამეზობლოს — “—□+;+” ცენტრია. დაწყვილების ალბათობა სამეზობლოში ცენტრიდან დაშორებასთან ერთად მცირდება. პოპულაცია ურთიერთგადამფარავი სამეზობლოებისგან შედგება.

(ა) *Potentilla glandulosa*



(ბ)



სურ. 9.26. ტანინიანი ჩაის (*Potentilla glandulosa*) ბაღებში ჩატარებული ეკოტიპური ცვალებადობის კვლევა. (ა) სანაპიროს, შუალედური სიმაღლის და ალპური მონის ეკოტიპების წარმომადგენლები ერთად გაიზარდნენ ზღვის დონიდან 1400მ სიმაღლეზე. (ბ) სამი ეკოტიპის საშუალო სიმაღლე ზღვის დონიდან სამ სიმაღლეზე მდებარე ბაღებში. ერთი და იგივე სიმაღლეზე მცხოვრებ ეკოტიპებს შორის არსებული განსხვავებები გენეტიკურ განსხვავებაზე მიუთითებს, ხოლო სხვადასხვა სიმაღლეზე მცხოვრები ეკოტიპების განსხვავებები გარემოთი არის განპირობებული (After Clausen et al. 1940.)

გენების მიმოცვლა იწვევს სახეობების პოპულაციების ჰომოგენიზირებას, თუ ამას სხვა ფაქტორები არ ეწინააღმდეგებიან. ეს ნიშნავს, რომ გენების მიმოცვლა ალელის სიხშირეებს ათანაბრებს, თუ ამ პროცესს გენების დრეიფის (ნეიტრალური მუტაციების), ან ბუნებრივი გადარჩევის აქტები საკმარისად არ აბალანსებს (იხ. მე-10 და მე-12 თავები). მაგალითად, თუ დისკრეტული პოპულაციის ნებისმიერ ჯგუფში მიგრანტები ერთნაირი ალბათობით ვრცელდებიან, და ყველა ამ ჯგუფის ზომა ერთნაირია, ყველა პოპულაციაში მაშინვე ჩამოყალიბდება ალელების საშუალო სიხშირე (სურ. 9.28). ამ პროცესის მიმდინარეობის სიჩქარე გენების მიმოცვლის სიჩქარის (m) პროპორციულია. გენების მიმოცვლის სიჩქარე არის ყოველი თაობის შეჯვარებადი ინდივიდების გენების ასლების რაოდენობა, რომელიც ამ პოპულაციაში სხვა პოპულაციიდან მოსულ იმიგრანტებს შემაქვთ.

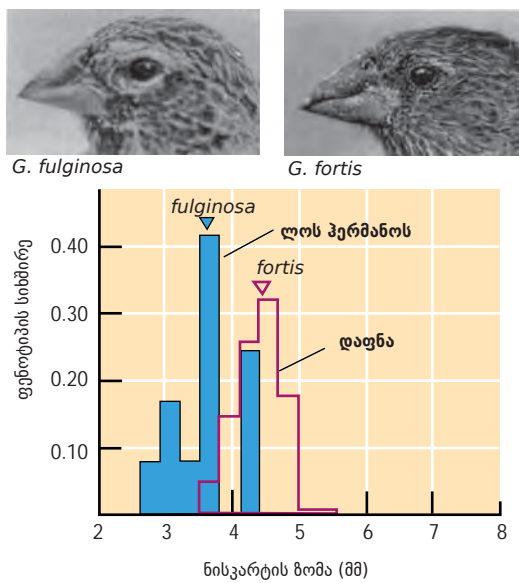
აღწერილი მოდელიდან გამომდინარე, მიგრაციის სიჩქარე დაფუძნებულ პოპულაციებს შორის მუდმივია. ზოგიერთ შემთხვევაში უფრო მნიშვნელოვანი შეიძლება იყოს გენების მიმოცვლის სხვა ტიპიც (McCauley 1993). თუ ზოგიერთი ლოკალური პოპულაცია რამდენიმე ადგილას გადაშენდება და ეს ადგილები დასახლება სხვა რამდენიმე პოპულაციის წარმომადგენლების მიერ, მაშინ ახალ კოლონიებში ალელების სიხშირეები წარმოადგენენ შემოსული პოპულაციების ალელების სიხშირეების ნარევს. გარდა ამისა, სხვადასხვა პოპულაციები გენეტიკურად მსგავსნი გახდებიან, თუ ისინი ერთი და იგივე პოპულაციიდან წამოსულმა კოლონისტებმა შექმნეს.

სახეობის თვისებები მის გავრცელების უნარზე და გენების მიმოცვლაზე მკვეთრად აისახება. მაგალითად, ხმელეთის ლოკოციონებს, სალამანდრებს და უფრო მწერებს მოძრაობის მცირე უნარი გააჩნიათ და შედარებით მცირე ზომის, გენეტიკურად განსხვავებულ პოპულაციებს ქმნიან. აქტიურად მოძრაე ორგანიზმებში გენების მიმოცვლა მეტია. ამის მაგალითებია შორ მანძილებზე ფრენის უნარის მქონე პეპლები (*Danaus plexippus*), მიდიები და ზღვის სხვა უხერხემლოები, რომელთა პლანქტონური ლარვა დინების საშუალებით შორ მანძილებზე გადაადგილდება. ზემოთქმულის მიუხედავად, მოძრაი სახეობების გავრცელებაც ხშირად შეზღუდულია. მიუხედავად იმისა, რომ ორაგულების და ფრინველების ბევრი მიგრირებადი სახეობა შორ მანძილებზე გადაადგილდება, გასამრავლებლად ისინი დაბადების ადგილს უბრუნდებიან, და გენეტიკურად განსამზღვრულ პოპულაციებს ქმნიან.

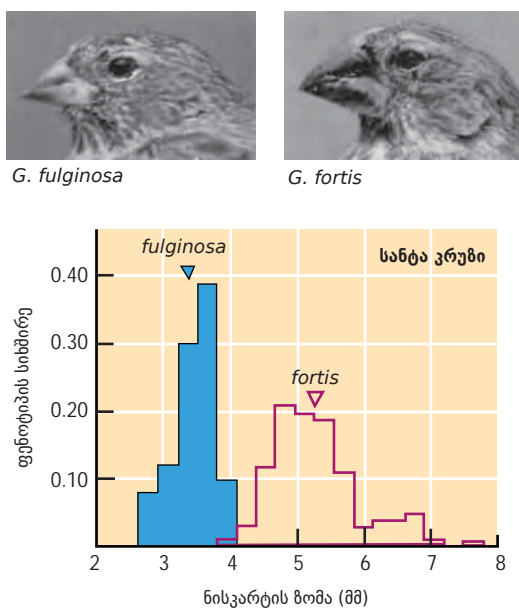
ბუნებრივ პოპულაციაში გენების მიმოცვლის სიჩქარე შეიძლება გამოითვალის ან ირიბად, პოპულაციებს შორის გენეტიკური განსხვავებებიდან (იხ. მე-10 თავი), ან პირდაპირი მეთოდებით, როგორცაა ინდივიდების, ან მათი გამეტების გავრცელების განსამზღვრა. ამ მიზნის მისაღწევად ინდივიდები განსხვავებული გენეტიკური მარკერებით უნდა მოვნიშნოთ. მაგალითად, დობჟანსკიმ და რაიტმა (1943) მანძილით იმოლაიცის პირველი კვლევის ჩატარებისას *Drosophila pseudoobscura*-ს 4000 ბუზი კალიფორნიის ტყეებში გაუშვეს, სადაც ბანანების ხაფანგები იყო გაბნეული. ამ ბუზების გარჩევა ბუნებრივი პოპულაციის ბუზებისგან, თვალის ფერის მუტაციის საშუალებით (გაშვებულ დროშოფლებს ნარინჯისფერი თვალები ჰქონდათ), იყო შესაძლებელი. შემდეგი რამდენიმე დღის განმავლობაში (დანჯვილებამდე გასული დრო) მეცნიერებმა დაიჭირეს ნარინჯისფერი თვალების მქონე ბუზები, რომლებიც ამ დროისთვის სხვადასხვა მანძილზე იმყოფებოდნენ გაშვების ადგილიდან. კვარტალის (სამეზობლოს) რადიუსი დაახლოებით 250 მეტრი აღმოჩნდა. ზაფხულის დასაწყისში ანუ კვლევის ჩატარებისას ბუზების ბუნებრივი სიმჭიდროვე 100000 კვადრატულ მეტრზე 50 ცალი იყო. აქედან გამომდინარე, საშუალო ბუზს 500-1000 სხვა ბუზთან შეხვედრა შეეძლო. მოგვიანებით მეცნიერებმა იგივე სახეობის კვლევა ჩაატარეს და ამჯერად ბუზები კალიფორნიაში, სიკვდილის ველის გაუდაბნოებული ტერიტორიის ოაზისში გაუშვეს. ბუზები ამ ოაზისიდან 15 კილომეტრით დაშორებულ სხვა ოაზისში აღმოჩნდნენ (Coyne et al. 1982).

ბეიტმანმა (1947) გენების მიმოცვლა სიმინდის მტვერის დახმარებით გამოიკვლია და ჰომოზიგოტური დომინანტი მცენარეებისგან („მტვერის მშობლებისგან“) სხვადასხვა მანძილებით დაშორებული ჰომოზიგოტური რეცესიული მცენარეების („თესლის მშობლების“) ჰეტეროზიგოტური შთამომავლობის რაოდენობა დათვალა. აღმოჩნდა, რომ სულ რაღაც 40-50 ფუტის დაშორებით შთამომავლობის 1%-ზე ნაკლების მშობელი, დომინანტური მცენარეები

(ა)

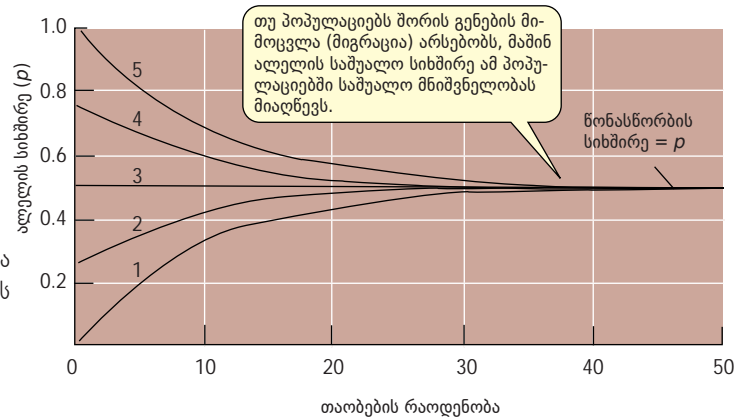


(ბ)



სურ. 9.27. ნისკარტის ზომის თვისების ცვლილება გალაპაგოსის კუნძულებზე მოზინდრე და მარცვლულით მკვებავ მინის სკვინჩებში. ნისკარტის ზომა მარცვლულის ზომამ და სიმაგრეზე დამოკიდებული. ისრებით ნაჩვენებია ნისკარტის საშუალო ზომა. (ა) დაფნას კუნძულზე მხოლოდ *G. fortis* გვხვდება, ხოლო ლოს პერმანოსის კუნძულზე მხოლოდ *G. fuliginosa* ბინადრობს. (ბ) სანტა კრუზის კუნძულზე ორივე სახეობა თანაარსებობს და მათი ნისკარტების ზომა საკმაოდ განსხვავებულია (After Grant 1986; photos courtesy of Peter R. Grant.)

**სურ. 9.28.** გენების მიმოცვლა პოპულაციების ალელის სიხშირეების გათანაბრებას იწვევს. სურათზე გამოსახულია ერთი ალელის სიხშირის დროში ცვლილება ხუთ პოპულაციაში. ის თანაბარი სიჩქარით ცვლის გენებს. გაცვლის სიჩქარე თაობაზე  $m=0,1$  (After Hartl and Clark 1989).



იყო (სურ. 9.29). მსგავსმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ მტვერის და თესლის გაბნევის შედეგად მიმდინარე გენების მიმოცვლა მცენარეების მრავალ სახეობაში ძალიან შეზღუდულია (Levin 1984).

**ალელის სიხშირეების განსხვავება პოპულაციებს შორის**

პოპულაციებში ალელის სიხშირეების ცვალებადობის დათვლა სხვადასხვა მეთოდით შეიძლება. ორი ალელის მქონე ლოკუსისთვის, როგორც წესი, შემდეგი სიდიდე გამოიყენება:

$$F_{ST} = \frac{V_q}{(\bar{q})(1-\bar{q})}$$

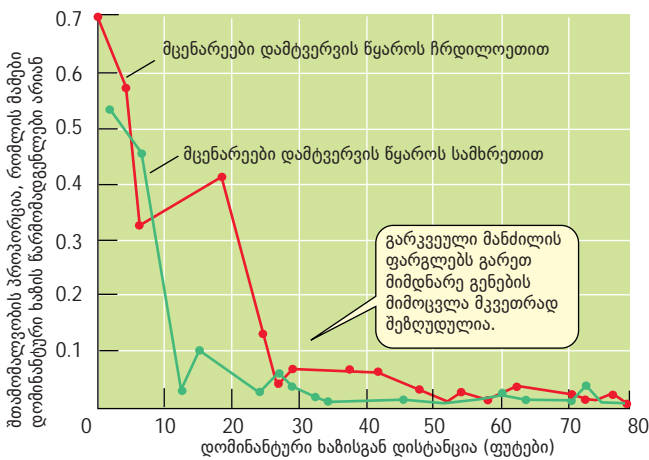
სადაც  $\bar{q}$  არის ერთ-ერთი ალელის საშუალო სიხშირე, ხოლო  $V_q$  — სიხშირის ვარიანსა პოპულაციებს შორის. ორზე მეტი ალელის მქონე ლოკუსისთვის შემოღებულია  $G_{ST}$  სიდიდე. ორივე  $F_{ST}$  და  $G_{ST}$  სიდიდე მერყეობს 0-დან (პოპულაციებს შორის ცვალებადობა არ არსებობს) 1-მდე (პოპულაციებში დაფიქსირებულია სხვადასხვა ალელები).

არმბრასტერმა და სხვებმა (1998) ხუთი ალოზიმური ლოკუსისთვის გასაშუალოებული  $G_{ST}$  გამოთვალეს. გამოთვლები მოსკიტის *Wyeomyia smithii*-ის ნიმუშებზე ჩატარდა, რომლის ლარვა მხოლოდ მწერიჭამია მცენარეების წყლის წვეთების შემგროვებელ ფოთლებზე ვითარდება. მეცნიერებმა მოსკიტის ნიმუშები ჩრდილოეთი ამერიკის სამხრეთით (ნიუ ჯერსი, ჩრდილოეთი კაროლინა და მექსიკის ყურის სანაპიროს ჩრდილოეთი ნაწილი) და ჩრდილოეთით (მანიტობა, ონტარიო, მაინე და პენსილვანია) მდებარე ტერიტორიებიდან აიღეს. ეს ტერიტორიები პლეისტოცენის პერიოდში მყინვარებით იყო დაფარული. სამხრეთის და ჩრდილოეთის ტერიტორიებზე ერთი და იგივე ტენდენცია შეინიშნებოდა, კერძოდ მეტად დაშორებული პოპულაციების ალელების სიხშირე უფრო განსხვავდებოდა ( $G_{ST}$  მეტი იყო), რაც მანძილით იზოლაციის კარგი მაგალითია (სურ. 9.30ა). მიუხედავად ამისა, ჩრდილოეთის პოპულაციები გენეტიკურად უფრო გავლენიან ერთმანეთს, ვიდრე სამხრეთის პოპულაციები, რომლებიც იგივე მანძილით იყვნენ ერთმანეთისგან დაშორებული როგორც ჩრდილოეთი პოპულაციები. ამ მოვლენის მიზეზი შეიძლება ის იყოს, რომ ჩრდილოეთის პოპულაციებმა იმის შემდეგ, რაც დაასახლეს რეგიონები, რომლებიც გამყინვარების შედეგად ადრე ყინულით იყვნენ დაფარულნი, ვერ მოასწრეს დიფერენცირება.

ორ პოპულაციას შორის გენეტიკური განსხვავების კიდევ ერთი საზომი არის **გენეტიკური მანძილის** ნეის ინდექსი (Nei 1987). ამ სიდიდით იზომება იმის ალბათობა, რომ ორი პოპულაციიდან ალებული გენის ასლები განსხვავებული ალელები იქნებიან. გვაქვს მონაცემები ალელის სიხშირეების შესახებ\*. ამ ინდექსთან ერთად ხშირად „დაჯგუფების ალგორითმი“ გამოიყენება, რათა აიგოს პოპულაციების (ან სახეობების) ფარდობითი განსხვავების (ან მსგავსების) ამსახველი დიაგრამები (ფენოგრამები). მაგალითად, ფენოგრამა გვეხმარება იმის გარკვევაში, თუ რამდენად მწერიჭამია მცენარეების მოსკიტების ჩრდილოეთის პოპულაციები მსგავსნი არიან ჩრდილოეთი კაროლინის და მექსიკის ყურის სანაპიროს ჩრდილოეთით მობინადრე პოპულაციების სხვაობასთან შედარებით (სურ. 9.30ბ). ფენოგრამები ფილოგენეტიკურ ხეებს გაგს, მაგრამ ისინი ფილოგენეზს მხოლოდ მაშინ აჩვენებენ, როდესაც პოპულაციებში ან სახეობებში დივერგენციის სიჩქარე მუდმივია.

დნმ-ის თანმიმდევრობები ინფორმაციას არა მხოლოდ პოპულაციებს შორის ალელის სიხშირეების განსხვავებაზე შეიცავს, არამედ ალელებს შორის გენეალოგიურ (ფილოგენეტიკურ) ნათესაურ კავშირებზეც, რაც პოპულაციების ისტორიას ასახავს (იხ. მე-2 და მე-6 თავები). მაგალითად, ჩრდილოეთი ამერიკის დასავლეთში, ზომიერი სარტყელის ფარგლებში მობინადრე მაკ გილიფრეის მომღერალ ფრინველებს (*Oporornis tolmiei*) მითოქონდრიულ ციტოქრომ b ლოკუსზე ერთი საერთო ჰაპლოტიპი (A) აქვთ (სურ. 9.31ა,ბ). იშვიათი ფორმები, რომლებიც A ჰაპლოტიპისგან ერთი მუტაციით განსხვავდებიან, ზოგიერთ პოპულაციაში არის ნანახი. სამაგიეროდ, ჩრდილოეთი მექსიკიდან ალებული ნიმუშები სხვადასხვა ჰაპლოტიპებს შეიცავს და ხუთამდე მუტაციით განსხვავდება (სურ. 9.31ბ). ეს ნიშნავს, რომ მექსიკური პოპულაცია სტაბილური არის და მასში გენეტიკური მრავალფეროვნება დიდი ხნის განმავლობაში გროვდებოდა. ჩრდილოეთამერიკული ზომიერი სარტყელის





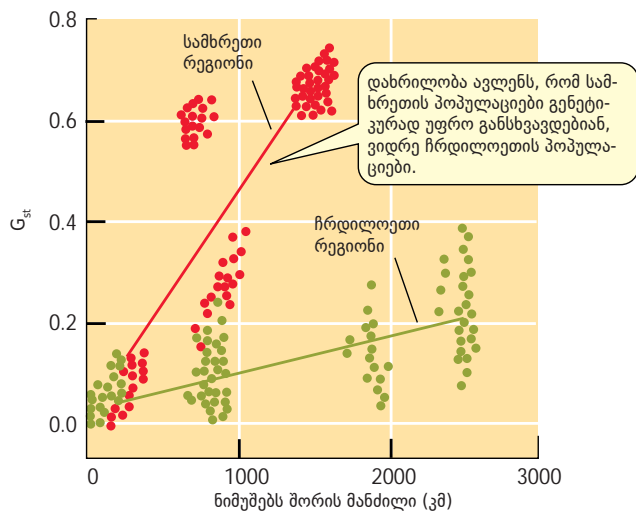
**სურ. 9.29.** გენების მიმოცვლა ქართი დამტვერავ სიმინდში. ყ ღერძზე გამოსახულია რეცესიული მცენარეების შთამომავლობის რაოდენობა, რომელიც დომინანტური ალელის მქონე სახეობის მცენარეებისგან დაპორებით სხვადასხვა მანძილზე გაიზარდა, და რომლის მამები დომინანტი სახეობებია. მტვრის წყაროდან ჩრდილოეთით და სამხრეთით მდებარე მცენარეების მრუდები განსხვავებულია, ვინაიდან მტვრის გაბნევაზე ქარი ზეგავლენას ახდენს. მტვრის უმეტესი ნაწილი მხოლოდ მცირე მანძილებზე ვრცელდება (After Bateman 1947)

პოპულაციები, სავარაუდოდ, A ჰაპლოტიპის მატარებელი რამდენიმე დამფუნქციონირებისგან იღებენ საფუძველს. როგორც ჩანს, ამ შემთხვევაში კოლონიზაცია შედარებით ახალია. ის მოხდა გამყინვარების შემდეგ. იშვიათი ჰაპლოტიპები ახალი მუტაციების შედეგად A ჰაპლოტიპისგან არც თუ ისე დიდი ხნის წინ ჩამოყალიბდა (Milá et al. 2000).

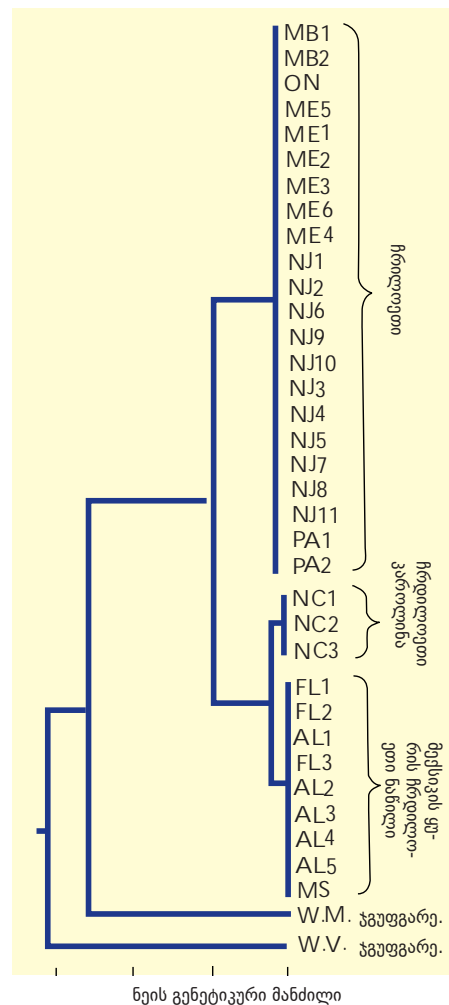
მაკვილივრის თითქმის ყველა მექსიკაში მობინადრე მომღერალ ფრინველებს, ჩრდილოეთამერიკული ფრინველებისგან განსხვავებული ჰაპლოტიპები აქვთ, ასე რომ ამ ორ რეგიონს შორის არის მთლიანი გენეტიკური ცვალებადობის თითქმის 90%, ხოლო ცვალებადობის დანარჩენი 10% პოპულაციების შიგნით არსებობს. ადამიანთა პოპულაციებში მდგომარეობა სრულიად განსხვავებულია.

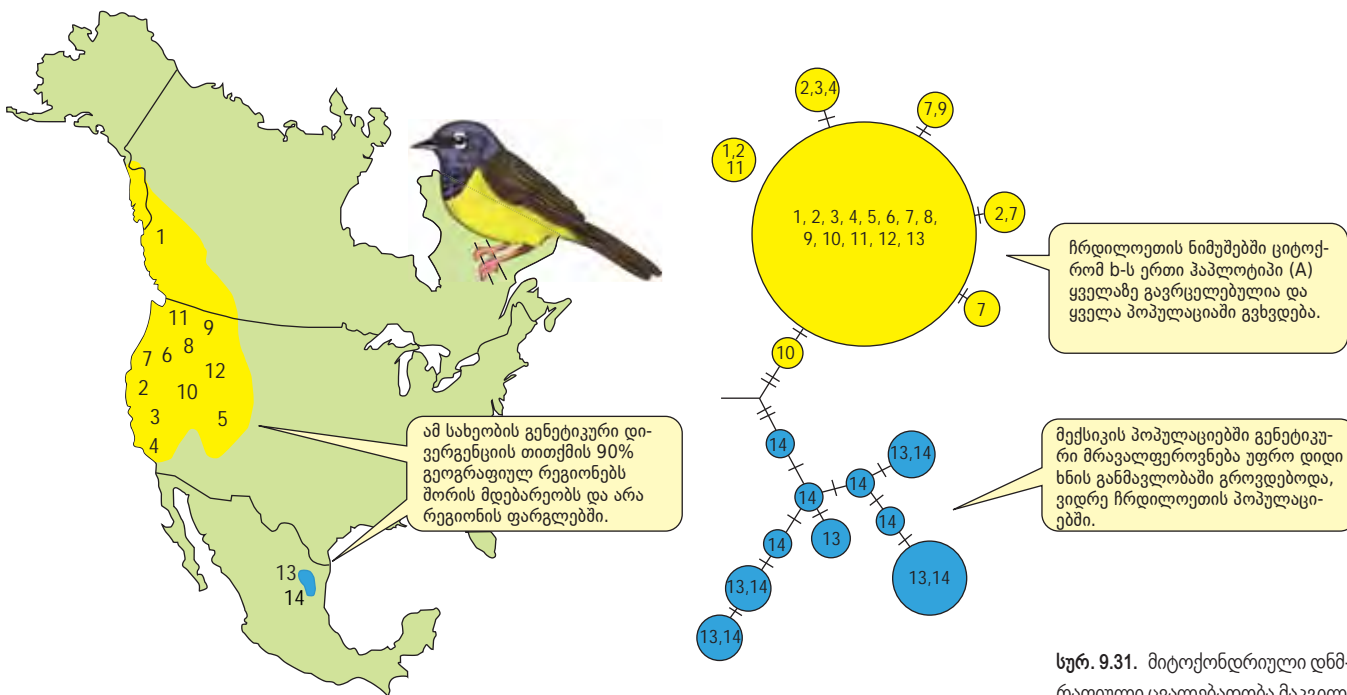
**გეოგრაფიული ცვალებადობა ადამიანებში**

**ადამიანის „რასები“.** *Homo sapiens*-ი ერთი ბიოლოგიური სახეობაა. ადამიანთა პოპულაციაში შეგვარების დამაბრკოლებელი ფაქტორები არ არსებობს და კულტურული ბარიერებიც ხშირად იმსხვრევა. მაგალითად, აშშ-ში, სადაც რასისტული ბარიერები ჯერ კიდევ არსებობს, სისხლის ჯგუფის Fy<sup>a</sup> ალელი, (რომელიც ევროპულ პოპულაციებში ხშირად გვხვდება მაგრამ აფრიკულ პოპულაციებში თითქმის არ არსებობს), დეტროიტის აფრო-ამერიკულ პოპულაციაში 0,11 სიხშირით გვხვდება. ეს ნიშნავს, რომ ამ პოპულაციის გენების 26% თეთრკანიანი მოსახლეობიდან არის მიღებული და გენების მიმოცვლის სიჩქარე (m) ერთ თაობაზე არის დაახლოებით 1% (Cavalli-Sforza and Bodmer 1971).



**სურ. 9.30.** გენეტიკური დიფერენცია მწერიჭამია მცენარის ჩრდილოეთამერიკული მოსკიტის *Wyeomyia smithii*-ის პოპულაციებს შორის. (ა)  $G_{ST}$  არის სამხრეთის (წითელი წერტილები) და ჩრდილოეთის (მწვანე წერტილები) ნიმუშებს შორის ალელების სიხშირის სხვაობა გასაშუალოებული ხუთი ლოკუსისთვის, და ფერადი ნიმუშების ადგილმდებარეობებს შორის მანძილთან. ყოველი წერტილი წარმოადგენს ორი არეალიდან აღებული ნიმუშების შედარებას. (ბ) ფენოგრამა, რომელზეც გენეტიკურად უფრო განსხვავებული პოპულაციები ნების გენეტიკური მანძილით იზომებიან. ამ პოპულაციებს უფრო ღრმა კავშირი აქვთ, ვიდრე შედარებით მსგავს პოპულაციებს. კანადის (MB, ON), მაინეს (ME), ნიუ ჯერსის (NJ) და პენსილვანიის (PA) პოპულაციები უფრო გვიან ერთმანეთს, ვიდრე ჩრდილოეთ კაროლინის (NC) და მექსიკის ყურის სანაპიროს ჩრდილოეთის (FL, AL, MS) პოპულაციებს. W.M. და W.V. *Wyeomyia*-ის ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებია (After Armbruster 1998.)





ჩრდილოეთის ნიმუშებში ციტოქრომ b-ს ერთი ჰაპლოტიპი (A) ყველაზე გავრცელებულია და ყველა პოპულაციაში გვხვდება.

მექსიკის პოპულაციებში გენეტიკური მრავალფეროვნება უფრო დიდი ხნის განმავლობაში გროვდებოდა, ვიდრე ჩრდილოეთის პოპულაციებში.

ადამიანების ფიზიკური თვისებები, როგორცაა კანის ფერი, თმის მოყვანილობა, წინა კბილების ფორმა, სიმაღლე — გეოგრაფიულად ცვალებადია. მკვლევარები ამ თვისებებზე დაყრდნობით 3-დან 60-მდე „რასის“ არსებობაზე საუბრობენ. რასების რაოდენობა პირობითია, ვინაიდან თითოეული რასა პოპულაციების განუსაზღვრელ რაოდენობად შეიძლება დაიყოს. მაგალითად, აფრიკაში კონგოს პიგმეები ყველაზე დაბალი ადამიანები არიან, ხოლო მასალები ერთ-ერთი ყველაზე მაღლები. ვენესუელაში იანომამას ტომის სოფლებში ალოშიმის ალელის სიხშირეების ცვალებადობა ისეთივეა (დიდი) ( $F_{ST}=0,077$ ), როგორც მონღოლოიდურ, ნეგროიდურ და კავკასიურ „რასებში“ ( $F_{ST}=0,69$ ) (Hartl and Clark 1989).

ადამიანთა პოპულაციების მთლიანი გენეტიკური ცვალებადობის სტრუქტურა განისაზღვრება ცილებისა და სხვა მოლეკულური მარკერების მეშვეობით. ის ტრადიციული რასობრივი დაყოფისგან არსებითად განსხვავდება (სურ. 9.32). ადამიანის პოპულაციებში გენეტიკურ განსხვავებებს მხოლოდ ალელის განსხვავებული სიხშირეები ქმნის. არ არსებობს ლოკუსი, სადაც „რასა“ ან რაიმე რეგიონალური პოპულაცია ფიქსირებული იქნება სხვადასხვა ალელების მიხედვით (Cavalli-Sforza et al. 1994). ალოშიმური ცვალებადობის პირვანდელმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ ადამიანის სახეობაში გენეტიკური ცვალებადობის 85% პოპულაციაში შემავალ ინდივიდებზე მოდის და მხოლოდ 8% ძირითად „რასებს“ შორის ნაწილდება (Nei and Roychoudhury 1982). აქედან გამომდინარე, «თუ დედამიწაზე ყველა ადამიანი გადაშენდება და მაგალითად, მხოლოდ აღმოსავლეთი აფრიკის კიკუუს ტომები დარჩებიან, ადამიანების ცვალებადობის 85% აღდგენილ სახეობებში კვლავ იარსებებს» (Lewontin et al. 1984). მოგვიანებით 52 ადგილობრივი პოპულაციის 377 მიკროსატელიტის ლოკუსის ანალიზი ჩატარდა. ამის შემდეგ მეცნიერებმა უფრო რადიკალური დასკვნა გამოიტანეს: ერთი და იგივე პოპულაციის წევრებს შორის არსებული განსხვავებები გენეტიკური მრავალფეროვნების 93-დან 95%-მდე განაპირობებს და მხოლოდ დანარჩენი 5% მოდის პოპულაციებს შორის არსებულ განსხვავებებზე (Rosenberg et al. 2002). პოპულაციებს შორის ალელის განსხვავებულ სიხშირეებზე დაყრდნობით ხუთი ძირითადი გეოგრაფიული ჯგუფი შეგვიძლია განვასხვავოთ. ესენია აფრიკა საჰარის ქვემოთ, ევროპა და ცენტრალური აზია, აღმოსავლეთი აზია, ოკეანეთი და ამერიკა (კვლევაში არ მონაწილეობდნენ ავსტრალიელი აბორიგენები).

ადამიანის პოპულაციებში აშკარაა გენეტიკური მსგავსება. ამიტომ არ არსებობს არავითარი მიზეზი, რათა ვივარაუდოთ, რომ თვისებები ე.წ. „რასებში“ არსებითად განსხვავებულია. მართლაც, ადამიანის გენეტიკოსების უმეტესობა გრძნობს, რომ განსხვავებული რასების ცნებას მეცნიერული საფუძველი და გამართლება ნაკლებად აქვს. რა თქმა უნდა, ზოგიერთი ლოკუსი მართლაც ამჟღავნებს გეოგრაფიულ ცვალებადობას. მაგალითად, ნამგლის ფორმის ერითროციტის უჯრედის ჰემოგლობინის ალელი აფრიკის ზოგიერთ ნაწილში ძალიან ხშირია, ხოლო კისტოზური ფიბროზის მუტაცია ყველაზე ხშირად ჩრდილოეთ ევროპაში გვხვდება.

**შემცენების უნარის ცვალებადობა.** ევოლუციურ ბიოლოგიაში ერთ-ერთი ყველაზე სადავო საკითხი არის

**სურ. 9.31.** მიტოქონდრიული დნმ-ის გეოგრაფიული ცვალებადობა მაკილიერის მომდერალ ფრინველებში. ის მაკილიერის გენეტიკურ მრავალფეროვნებაში არსებული რეგიონალური სხვაობის. (ა) აშშ-ს დასავლეთში და კანადაში (1-12), ასევე მექსიკაში (13, 14) მდებარე ტერიტორიები, საიდანაც აღებულია ნიმუშები. (ბ) 17 ციტოქრომ b ჰაპლოტიპების ევოლუციური ხე. თითოეული ჰაპლოტიპი წრით არის გამოსახული და დასათარებელია იმ ტერიტორიის მიხედვით, სადაც ის აღმოაჩინეს. ყოველი წრის ზომა იმ ჰაპლოტიპის ჯამური სიხშირის პროპორციულია, რომელსაც ეს წრე წარმოადგენს. ჰაპლოტიპები თანმიმდევრობების მსგავსებით უკავშირდებიან ერთმანეთს. განმტოვებებზე დასმული ხაზები ერთ ნუკლეოტიდურ ცვლილებას აღნიშნავს. ზოგიერთი ჰაპლოტიპი განმტოვების წერტილებზე მდებარეობს, რაც იმას ნიშნავს, რომ ისინი ნიმუშის სხვა ჰაპლოტიპის წინაპრები არიან. ჰაპლოტიპებს შორის თანმიმდევრობის დივერგენციის ხარისხი და მრავალფეროვნება მექსიკურ ნიმუშებში მეტია, ვიდრე ჩრდილოეთი ამერიკის ჩრდილოეთით მცხოვრებ ნიმუშებში (After Mila et al. 2000)

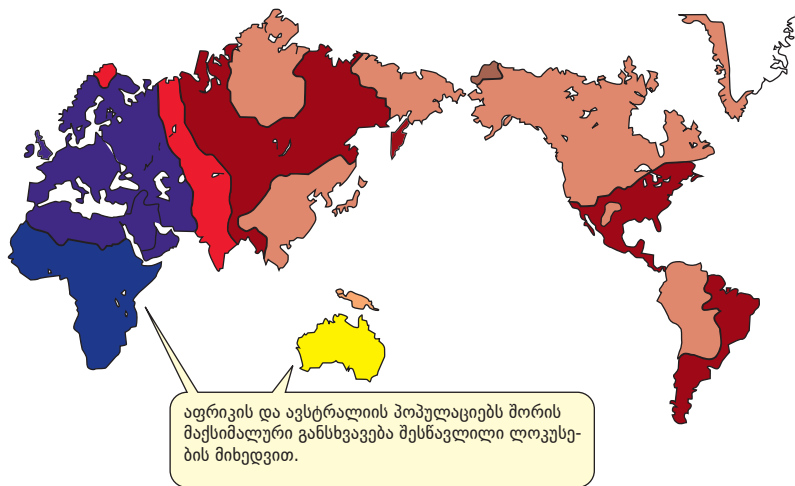
ადამიანის ქცევის თვისებების ევოლუცია და გენეტიკა. ქცევაში შემცვნიების უნარი იგულისხმება, რასაც „გონიერება“ ეწოდება. ადამიანში შემცვნიების უნარი თანდათანობით ჩამოყალიბდა და ამიტომ გენეტიკური საფუძველი უნდა გააჩნდეს. თუმცა გონიერების სხვადასხვაგვარი გამოხატულება არაგენეტიკურიც შეიძლება იყოს, რადგან სოციალური გარემო და სწავლის შესაძლებლობა ძალიან მნიშვნელოვანია. მაგალითად, ადამიანთა ჯგუფებს შორის არსებული კულტურული განსხვავებები გენეტიკური არ არის, ვინაიდან ასეთი განსხვავებები გეოგრაფიულად მემობელ ადამიანებშიც არსებობს, რომელთა გენეტიკური გარჩევა შეუძლებელია და რომელთა შეჯვარების შესაძლებლობა არ არის შეზღუდული.

ადამიანის თვისებების მემკვიდრეობითობის განსაზღვრა ძნელია, რადგან ოჯახის წევრებს არა მხოლოდ გენები აქვთ საერთო, არამედ გარემოც. ექსპერიმენტულად შეუძლებელია ადამიანების ცვალებად გარემოში გამოზრდა. სწორედ ამიტომ, ძალიან მნიშვნელოვანია ბავშვების კვლევა. ცვალებადობის გენეტიკური კომპონენტი დგინდება კორელაციის დადგენით. ის არსებობს ტყუებსა ან სხვა ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ინდივიდებს შორის, რომლებიც ცალ-ცალკე იზრდებოდნენ. იგივე შესაძლებელია აყვანილი ბავშვების კორელაციით ბიოლოგიურ მშობლებთან. ერთ-ერთი ამგვარი მეთოდი ემყარება იმ კავშირის, რომელიც არსებობს აყვანილ ბავშვებსა და მათ ახალ მშობლებს შორის, შედარებას იმ კავშირთან, რომელიც არსებობს ამ მშობლებსა და მათ ბიოლოგიურ შვილებს შორის. მშობლებსა და მათ ბიოლოგიური შვილებს შორის კავშირი უფრო ძლიერი უნდა იყოს, თუ ცვალებადობას გენეტიკური კომპონენტი გააჩნია. ამგვარი კვლევები

ზოგჯერ მემკვიდრეობითობის მუსტ მარჩვენებლს არ გვაძლევს, ვინაიდან ბავშვის აყვანის სააგენტოები ბავშვებს ხშირად ისეთ ოჯახებში ანაწილებენ, რომლებიც ასაყვანი ბავშვის ყოფილი ოჯახის მსგავსია (რელიგიური და სოციოეკონომიკური სტატუსის თვალსაზრისით). ზოგიერთი თანამედროვე კვლევა გარემოს შემოქმედებას ითვალისწინებს. ადამიანის გენეტიკურ კვლევებში ტყუები ძალიან მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ. თუ ცვალებადობას გენეტიკური კომპონენტი გააჩნია, მაშინ მონობიოტური ტყუები დიზიგოტურ ტყუებზე მეტად უნდა გავდნენ ერთმანეთს. დიზიგოტურ ტყუებს შორის გენეტიკური კავშირი კი ჩვეულებრივ დებსა და ძმებს შორის არსებულ კავშირზე უფრო ძლიერი არ უნდა იყოს.

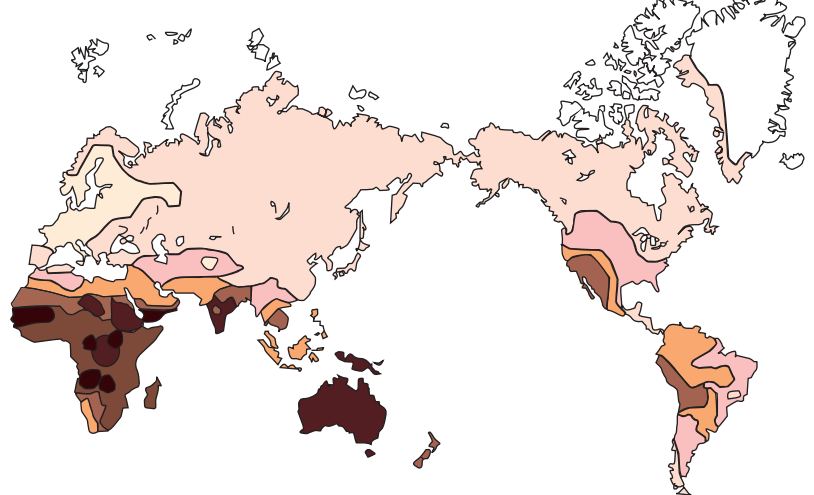
თვისების გენეტიკური საფუძველი არ ნიშნავს, რომ ეს თვისება ფიქსირებულია ან არ იცვლება (იხ. სურ. 9.26). მემკვიდრეობითობის მნიშვნელობა მხოლოდ კონკრეტულ პოპულაციას და კონკრეტულ გარემოს მიესადაგება, რომლისთვისაც ის გამოილია. სხვა პოპულაციებისთვის მისი გამოყენება საიმედო არ არის. პოპულაციებში არსებული ცვალებადობის ძლიერი მემკვიდრეობითობა არ ნიშნავს, რომ პოპულაციებს შორის განსხვავების საფუძველი გენეტიკურია. თვისება შეიძლება პოპულაციაში ძლიერ მემკვიდრეობითობას ამჟღავნებდეს, მაგრამ გარემოს შეცვლის შედეგად მკვეთრად შეიცვალოს. ტყუებზე ჩატარებული კვლევები ადასტურებს, რომ ადამიანის სიმაღლის მემკვიდრეობითობა 0,8 და მეტია, თუმცა ბევრ ინდუსტრიულ საზოგადოებაში უკეთესმა კვებამ და საცხოვრებელი პირობების გაუმჯობესებამ ერთი ან ორი თაობის განმავლობაში ადამიანის სიმაღლე მკვეთრად გაზარდა.

დიდი ხანია მიმდინარეობს დებატები, სახელად „სოციოგენეტიკიზმი ან ბიოგენეტიკიზმი – ბუნება ან აღზრდა“. ამ დებატებში განსაკუთრებული ყურადღება შემცვნიების უნარებს ექცევა, რასაც „გო-



გენეტიკური მსგავსების კონტინენტი

(ბ)



კანის პიგმენტაცია: 

|           |         |         |         |             |
|-----------|---------|---------|---------|-------------|
| ძლიან ღია | ღია     | საშუალო | მუქი    | ძალიან მუქი |
| < 12      | 12 - 14 | 18 - 20 | 24 - 26 | > 29        |
|           | 15 - 17 | 21 - 23 | 27 - 29 |             |

სურ. 9.32. (ა) ადამიანის პოპულაციები გენეტიკური მსგავსების მიხედვით 8 კლასად არის დაყოფილი. დაყოფა ურიცხვ ფერმენტს და სისხლის ჯგუფის ლოკუსებს ეფუძნება. წარმოდგენილი 8 კლასი მრავალი განსხვავების მიხედვით არის დალაგებული. (ბ) კანის ფერის გეოგრაფიული განაწილება. სურათზე ნაჩვენებია პიგმენტაციის ინტენსივობის 8 გრადუსი. სახეზეა რამდენიმე განსხვავება ორ რუკას შორის (After Caalli-Sforza et al. 1994.)



ნიერება“ ან უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ IQ-ს („გონებრივი განვითარების კოეფიციენტი“) მაჩვენებელი ეწოდება. IQ ტესტები „კულტურებისგან თავისუფალია“, თუმცა თეთრკანიან, საშუალო კლასის წარმომადგენლებზეა კონცენტრირებული და ამისთვის მათ ხშირად აკრიტიკებენ. IQ ტესტები სოციალური ჩაგვრის ხანგრძლივი, ბინძური ისტორიის ნაწილია (Gould 1981). ზოგიერთები არც თუ ისე შორეულ წარსულში ამტკიცებდნენ, რომ IQ-ს გაუმჯობესება განათლებით შეუძლებელია, რადგან ის მემკვიდრეობითობა (Jensen 1973). სხვები კი აფრო-ამერიკელებს, რომლებიც საშუალო IQ-ს ტესტებში ევროპულ-ამერიკელებზე ნაკლებ ქულებს აგროვებდნენ, გენეტიკურად ნაკლებად გონიერ ადამიანებად თვლიდნენ Herrnstein and Murray 1994) (საწინააღმდეგო არგუმენტებისთვის იხ. Fraser 1995; Fischer et al. 1996).

შემეცნების უნარების მემკვიდრეობითობის თანამედროვე კვლევები ტყუილებს და აყვანილი და საკუთარი ბავშვების შედარებას ეფუძნება. ეს კვლევები აღრე ჩატარებული კვლევების ბევრ ხარვეზს ასწორებს. მაგალითად, თანამედროვე კვლევებში შეფასებულია იმ ოჯახური გარემოს მსგავსება, სადაც ტყუილები იზრდებიან (Bouchard et al. 1990; Plomin et al. 1997; McClearn et al. 1997). „შემეცნების ზოგადი უნარი“ (IQ) არსებითად მემკვიდრეობითია და რაც არ უნდა გასაკვირი იყოს, მემკვიდრეობითობა ასაკთან ერთად იზრდება, ბავშვობაში 0,4-ია, ახალგაზრდობაში 0,5, ხოლო მოწვეულ ასაკში და სიბერეში 0,6-ს აღწევს. ისეთი შემეცნებითი უნარების, როგორებიცაა მეტყველების გააზრება, სივრცითი წარმოდგენა, აღქმის სისწრაფე და სიმუსტე, გენეტიკური კომპონენტი უფრო მცირეა. ჩამოთვლილი თვისებები მხოლოდ ნაწილობრივ არის დაკავშირებული ერთმანეთთან.

IQ-ს მემკვიდრეობითობის მიუხედავად, განათლება და მდიდარი გარემო IQ-ს მაჩვენებლების არსებით მატებას განაპირობებს (Fraser 1995). მაგალითად, ერთ-ერთი კვლევის შედეგად დადასტურა, რომ საკუთარი მშობლების სახლში, მაგრამ პრობლემურ ოჯახებში გაზრდილი ბავშვების IQ-ს საშუალო მაჩვენებელია 107, ნორმალურ ოჯახებში აყვანილი ბავშვების საშუალო მაჩვენებელია 116, ხოლო ბიოლოგიურ, მაგრამ პრობლემურ მშობლებთან დაბრუნებული ბავშვების საშუალო მაჩვენებელი მხოლოდ 101-ს აღწევს (Tizard 1973).

მეცნიერებისთვის ერთ-ერთი ყველაზე საინტერესო შეკითხვაა განაპირობებს თუ არა გენეტიკური განსხვავება, IQ-ს მაჩვენებლების განსხვავებას „რასობრივ“ ან ეთნიკურ ჯგუფებს შორის. მართლაც, ევროპულ-ამერიკელებს აფრო-ამერიკელებთან შედარებით 15 ერთეულით მაღალი მაჩვენებლები აქვთ. თითქმის ყველა მტკიცებულება არსებობს, რომ შავკანიანებსა და თეთრკანიანებს შორის საშუალო განსხვავება განპირობებულია განსხვავებული სოციალური, ეკონომიკური და საგანმანათლებლო გარემოთი (Nisbett 1995). როდესაც აყვანილი შავკანიანი ბავშვები თეთრკანიანთა ოჯახებში იზრდებიან და იგივე პირობებში ცხოვრობენ, ორი „რასობრივი“ ჯგუფის IQ-ს მაჩვენებელი თანაბრდება. მეცნიერებმა ერთ-ერთ კვლევაში ინდივიდების IQ დააკავშირეს ამ ინდივიდებში სისხლის რამდენიმე ჯგუფის ალელების მინარევთან. სისხლის ამ ჯგუფების ალელები სისხლის მიხედვით განსხვავდებიან ევროპულ და აფრიკულ პოპულაციებში. IQ-სა და ევროპულ წარმოშობას შორის კავშირი ნულოვანი აღმოჩნდა. გარდა ამისა, მეორე მსოფლიო ომის შემდეგ თეთრკანიანი ამერიკელი ჯარისკაცების მიერ გამოზრდილი გერმანელი ბავშვების IQ აღმოჩნდა იგივე, რაც შავკანიანი მშობლების ბავშვების IQ.

## რეზიუმე

1. ევოლუცია ერთი გენოტიპების მეორე გენოტიპებით ჩანაცვლების შედეგად ხდება. ასევე დანაშაულებრივად, ის საჭიროებს გენეტიკურ ცვალებადობას.
2. ჰარდი-ვაინბერგის წესში ყველაზე მნიშვნელოვანი ცნებებია ალელის და გენოტიპის სიხშირე. ამ წესის თანახმად, შემარყვეველი ფაქტორების არარსებობის შემთხვევაში ალელის და გენოტიპის სიხშირეები თაობათა განმავლობაში მუდმივი რჩება და გენოტიპის სიხშირეები  $p^2:2pq:q^2$  შეფარდებას ექვემდებარება.
3. ერთ ლოკუსზე ალელის სიხშირის ცვლილების პოტენციური მიზეზები ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობიდან გადახრის გამომწვევი ფაქტორებია. ამგვარი ფაქტორებია (ა) კანონზომიერი დანაშაულება, (ბ) პოპულაციის სასრული ზომა, რაც ალელის სიხშირეების შემთხვევით ცვლილებებს (გენების დრეიფს) იწვევს, (გ) გენების შემოსვლა სხვა პოპულაციებიდან (გენების მიმოცვლა), (დ) მუტაცია და (ე) გენებს ან გენოტიპებს შორის არსებული განსხვავებები რეპროდუქციული წარმატების თვალსაზრისით (ბუნებრივი გადარჩევა).
4. ნათესაური შეკავრება (ინბრიდინგი) მაშინ ხდება, როდესაც ნათესაური კავშირის მქონე ინდივიდები წყვილდებიან და შთამომავლობას ტოვებენ. ინბრიდინგი ჰომოზიგოტური გენოტიპების სიხშირის მრავალ ლოკუსზე იწვევს, რეცესიულ, საშიშრო ალელებს შეიცავს და ამიტომ ინბრიდინგი წარმატების კომპონენტებს ამცირებს (ინბრიდინგის დეპრესია).
5. უმეტესი სახეობების პოპულაციებში გენეტიკური ცვალებადობის დონე მაღალია. ამ ცვალებადობის ერთ-

თ-ერთი კომპონენტი იშვიათი ალალელების არსებობა მრავალ ლოკუსზე. როგორც წესი ეს ალელები საზიანოა. ცვალებადობა ბევრ გავრცელებულ ალელსაც მოიცავს და ამიტომ მრავალი ლოკუსი (მთლიანი რაოდენობის დაახლოებით მესამედი) პოლიმორფულია, რამაც ფერმენტების ელექტროფორეზი მეტყველებს. თანმიმდევრობების დონეზე ჩატარებული დნმ-ის კვლევისას აღმოჩნდა, რომ გენების უმეტესობა ცვალებადია.

6. ბევრი ფენოტიპური თვისება, მათ შორის მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური და ქცევის თვისებები, პოლიგენურ ცვალებადობას ამჟღავნებს.
7. სხვადასხვა ლოკუსზე მდებარე ალელები ერთი და იგივე ან სხვადასხვა თვისებებზე აისახება და ზოგჯერ პოპულაციასთან კანონზომიერად არის დაკავშირებული, რასაც არანონასწორული კავშირი ეწოდება.
8. ფენოტიპური თვისებების უმეტესობის ცვალებადობა გენეტიკურ და არაგენეტიკურ („გარემოს“) კომპონენტებს მოიცავს. ფენოტიპური ცვალებადობის ნაწილი, რომელიც დამოკიდებულია გენეტიკურ ცვალებადობაზე თვისების მემკვიდრეობითობას წარმოადგენს. გენეტიკური ვარიანსის და მემკვიდრეობითობის დადგენა შევარების ექსპერიმენტებით და ხელოვნური გადარჩევის მშვევობით ხდება. თვისებების უმეტესობა გენეტიკურად იმდენად ცვალებადია, რომ საკმაოდ სწრაფი ევოლუციის უნარი უნდა ჰქონდეთ.
9. ზოგიერთი გენეტიკური განსხვავება პოპულაციებს შორის ადაპტაციურია.
10. სახეობების სხვადასხვა პოპულაციებს შორის არსებული გენეტიკური სხვაობა აისახება ალელების სიხშირეების განსხვავებაში, რომელიც პოპულაციების ფარგლებში შეიძლება პოლიმორფული იყოს. პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა ჰომოგენურობას იწვევს, თუ ბუნებრივი გადარჩევა ან გენების დრეფი ამ პროცესს ხელს არ უშლის.
11. ალელის სიხშირეების განსხვავება და ალელების ან ჰაპლოტიპების ფილოგენეზი გეოგრაფიული ცვალებადობის ისტორიას ნათელს ჰფენს.

## **ტერმინები და ცნებები**

**ალელების ადიტიური ზეგავლენა**

**ალელის სიხშირე**

**ალოპატრიული**

**ალომიმი**

**საშუალო არითმეტიკული**

**ხელოვნური გადარჩევა (სელექცია)**

**ნიშან-თვისების გადაადგილება**

**კლინა**

**საერთო ბალი**

**ფარული გენეტიკური ცვალებადობა**

**გრადიენტის საწინააღმდეგო ცვალებადობა**

**ეკოტიპი**

**ელექტროფორეზი**

**გარემოს ცვალებადობა**

**გენების მიმოცვლა**

**გენეტიკური მანძილი**

**გენეტიკური ცვალებადობა**

**გენოტიპის სიხშირე**

**გენოტიპის და გარემოს ურთიერთქმედება**

**გეოგრაფიული ცვალებადობა**

**ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობა**

**მემკვიდრეობითობა**

**ჰეტერომიგოტურობა**

**ჰიბრიდული ზონა**

**წარმოშობით იდენტური**

**ნათესაური შეჭვარება (ინბრიდინგი)**

**ინბრიდინგის კოეფიციენტი**

**ინბრიდინგის დეპრესია**

**მანძილით იზოლაცია**

**ლეტალური ალელი**

**კავშირის (შეჭიდულობის) წონასწორობა, არანონასწორობა**

**დედობრივი ეფექტი (მშობლიური მზრუნველობა)**

**მიგრაცია**

**მონომორფიზმი**

**რეაქციის ნორმა**

**ჩვეულებრივი განაწილება**

**ჰანმიქტური**

**ჰარაპატრიული**

**ფენოგრამა**

**პოლიგენური ცვალებადობა**

|                                   |                     |
|-----------------------------------|---------------------|
| პოლიმორფიზმი                      | სტანდარტული გადახრა |
| რაოდენობრივი ცვალებადობა          | ქვესახეობები        |
| შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფი     | სიმპატრიული         |
| თვითდამტვერვა (თვითგანაყოფიერება) | გარიანსა            |

**ღამაჯიჯითი საკითხავი**

ცვალებადობის კვლევას დიდი ისტორია აქვს. ამ კვლევის შედეგების უმეტესობა თავმოყრილია ევოლუციური ბიოლოგების სამ კლასიკურ ნაშრომში. ესენია: Theodosius Dobzhansky's *Genetics of evolutionary process* (Columbia University Press New York, 1970), ასევე *Genetics and the origin of species* რამდენიმე გამოცემა. დობჟანსკი ევოლუციას პოპულაციის გენეტიკის გამოსახედიდან განიხილავს. Ernst Mayr's *Animal species and evolution* (Harvard University Press, Cambridge, MA 1963). ეს ნაშრომი ევოლუციას ეხება და გეოგრაფიული ცვალებადობისა და ცხოველების სახეობების ბუნების შესახებ ბევრ ინფორმაციას შეიცავს. ასევე საინტერესოდ არის წარმოდგენილი სახეობების გაჩენა და სხვა ევოლუციური მოვლენები შემდეგ ნაშრომში: Richard C. Lewontin's *The genetic basis of evolutionary change* (Columbia University Press, New York, 1974), სადაც კლასიკური მეთოდების და ელექტროფორეზის დახმარებით გენეტიკური ცვალებადობა დაწვრილებით არის გაანალიზებული.

ცვალებადობის თანამედროვე კვლევებიდან აღსანიშნავია: *Principles of population genetics* by D. L. Hartl and A. G. Clark (Third Edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997), სადაც ჩვენი წიგნის ამ და მომდევნო ოთხ თავში განხილული მასალა თავმოყრილი. ასევე მნიშვნელოვანია: *Molecular markers, natural history, and evolution* by J. C. Avise (Second Edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004). ამ ნაშრომში აღწერილია, თუ როგორ ხდება მოლეკულური ცვალებადობის გამოყენებით დაწყვილების სტრუქტურის, სახეობებში ნათესაურობის და გენეალოგიის, სახეობების წარმოშობის, ჰიბრიდიზაციის, ფილოგენეზის და ა.შ. კვლევა.

**ამოცანები და სადისკუსიო თემატიკა**

- კალიის სახეობაში ფერმენტული ცვალებადობის კვლევა ელექტროფორეზის საშუალებით ჩატარდა. კვლევისას 120 ინდივიდი გამოიყენეთ და აღმოჩნდა, რომ 62  $A_1A_1$ , 49  $A_1A_2$  და 9  $A_2A_2$  ინდივიდი არსებობს. დაამტკიცეთ, რომ  $p=0,72$  და  $q=0,28$  (სადაც  $p$  და  $q$  შესაბამისად  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეებია).  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების სიხშირეებია შესაბამისად 0,51, 0,41 და 0,08. აჩვენეთ, რომ გენოტიპის სიხშირეები ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია.
- კალიის ამ სახეობის სხვადასხვა პოპულაციებიდან აღებულ ნიმუშში აღმოჩნდა, რომ ამ ლოკუსზე ოთხი ალელია.  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$  და  $A_4$  ალელების სიხშირეებია შესაბამისად  $p_1=0,5$ ,  $p_2=0,3$ ,  $p_3=0,15$ ,  $p_4=0,05$ . დავეშვათ, ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობა გვაქვს. გამოთვალეთ 10 შესაძლო გენოტიპის მოსალოდნელი პროპორციული რაოდენობები (მაგალითად,  $A_2A_3$ -ის პროპორციული რაოდენობაა 0,09). დაამტკიცეთ, რომ ყველა ტიპის ჰეტერომიგოტები პოპულაციის 63,9%-ს შეადგენს. 100 ინდივიდისგან შემდგარ ნიმუშში რამდენი იქნება ჰეტერომიგოტური  $A_4$  ალელის მიხედვით? რამდენიმე იქნება ჰომომიგოტა  $A_1A_4$ ?
- ღამის პეპელას (*Biston betularia*)-ის შავი ფერის ინდივიდები ჰომომიგოტურები ( $A_1A_1$ ) ან ჰეტერომიგოტურები ( $A_1A_2$ ) არიან, ხოლო ყველა ნაცრისფერი მწერი ჰომომიგოტურია ( $A_2A_2$ ). დავეშვათ, 250 მწერისგან შემდგარ ნიმუშში, რომელიც ერთი ადგილიდან არის აღებული, 108 შავია და 142 ნაცრისფერი. (ა) რომელი ალელია დომინანტური? (ბ) თუ ლოკუსი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია, როგორია ალელების სიხშირეები? (გ) ამ დაშვების პირობებში ნიმუშის რა პროპორციული ნაწილია ჰეტერომიგოტური? რა რაოდენობის ჰეტერომიგოტა არსებობს? (დ) შავი მწერების რა პროპორციული ნაწილია ჰეტერომიგოტური? (პასუხი არის დაახლოებით 0,85). (ე) რატომ არის საჭირო გენოტიპის ჰარდი-ვაინბერგის სიხშირის დაშვება, რათა (ბ)-(დ) შეკითხვებს პასუხი გაეცეს? (ვ) სხვა ტერიტორიიდან აღებული ნიმუში 287 შავი ფერის და 13 ნაცრისფერი მწერისგან შედგება. უპასუხეთ იგივე შეკითხვებს.
- Drosophila*-ს ექსპერიმენტული პოპულაცია მამრებს და ქალწულ მდედრებს შეიცავს. პოპულაციაში 66  $A_1A_1$ , 86  $A_1A_2$  და 28  $A_2A_2$  ბუზია. თითოეული გენოტიპი ორივე სქესში თანაბრად არის წარმოდგენილი და თვალის ფერით განიხილება. განსაზღვრეთ ალელის და გენოტიპის სიხშირეები და გაარკვიეთ არის თუ არა ლოკუსი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში. დავეშვათ,  $A_1A_1$  ბუზების ნახევარი პოპულაციას მოვაშორეთ და ნიმუშის დარჩენილი ნაწილი შეჭვარებას განაგრძობს. თუ ბუზები შემთხვევით წყვილდებიან, რა იქნება გენოტიპის სიხშირეები მათ შთამომავლობაში? (მინიმუმ:  $A_2A_2$ -ის პროპორციული რაოდენობა დაახლოებით 0,23 უნდა იყოს). ამჯერად  $A_1A_1$ -ის ნაცვლად  $A_2A_2$  ბუზების ნახევარი მოვაშორეთ პო-



- პულაციას. რა იქნება ალელის და გენოტიპის სიხშირეები შემდეგ თაობაში? რატომ არის შედეგი ასე განსხვავებული წინა მაგალითში მიღებული შედეგისგან?
5. ფიჭვის სახეობის კვლევის დროს ელექტროფორემის გამოყენებით ორი გენეტიკურად ცვლადი ფერმენტიდან ყოველი ფერმენტისთვის შეგიძლიათ პეტეროზომოტიები და ორივე პომოზომოტი გაარჩიოთ. თითოეულ ფერმენტს ორი ალელი გააჩნია ( $A_1$ ,  $A_2$  და  $B_1$ ,  $B_2$ ). ბუნებრივი პოპულაციიდან აღებული ნიმუში გენოტიპების შემდეგ რაოდენობებს გვაძლევს: 8  $A_1A_1B_1B_1$ , 19  $A_1A_2B_1B_1$ , 10  $A_2A_2B_1B_1$ , 42  $A_1A_1B_1B_2$ , 83  $A_1A_2B_1B_2$ , 44  $A_2A_2B_1B_2$ , 48  $A_1A_1B_2B_2$ , 97  $A_1A_2B_2B_2$ , 49  $A_2A_2B_2B_2$ . (ა) განსაზღვრეთ  $A_1$ - $A_2$  ალელების ( $p_A$ ,  $q_A$ ) და  $B_1$ - $B_2$  ალელების ( $p_B$ ,  $q_B$ ) სიხშირეები. (ბ) არის თუ არა A ლოკუსი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში? B ლოკუსი? (გ) დავეშვათ, არსებობს შეჭიდული წონასწორობა. გამოთვალეთ ცხრავე გენოტიპის მოსალოდნელი სიხშირე (მინიმუმ:  $A_1A_1B_1B_2$ -ის მოსალოდნელი სიხშირეა 0,106). (დ) (გ) მონაცემების გამოყენებით ნიმუში თითოეული გენოტიპის მოსალოდნელი რაოდენობა გამოთვალეთ და დაადგინეთ არიან თუ არა ლოკუსები შეჭიდულ წონასწორობაში. (ე) შეგიძლიათ გაიგოთ არის თუ არა ლოკუსები საერთოდ შეჭიდული?
  6. რამდენიმე ათწლეულის წინ პოპულაციის გენეტიკოსები ფიქრობდნენ, რომ პოპულაციები გენეტიკურად ერთგვაროვანია, თუ არ ჩავთვლით იშვიათ საშინაო მუტაციებს. დღესდღეობით ვიცით, რომ პოპულაციების უმეტესობა გენეტიკურად ძალიან ცვალებადია. ახსენით რა დასკვნების გამოტანა შეიძლება ევოლუციურ პროცესებზე ამ ორი შეხედულებიდან გამომდინარე.
  7. სახეობების გეოგრაფიულ პოპულაციებში სხვადასხვა თვისებები შეიძლება მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებლად იცვლებოდეს (როგორც ესკულაპის გველის მაგალითში გვაქვს, რომელიც 9.24 სურათზეა გამოსახული) ან შეთანხმებულად იცვლებოდეს (როგორც 9.23 სურათზე გამოსახული კოდალის მაგალითშია). რა პროცესები განაპირობებს ამ ტიპის თითოეულ ცვალებადობას?
  8. ორი ალელი ისეთი თვისების ცვალებადობაზე, როგორცაა თითის სიგრძე ადრეტიურად აისახება. განასხვავეთ ორი პოპულაცია ალელების ერთი და იგივე სიხშირეებით: ერთ მათგანში დაწყვილება შემთხვევითია ( $F=0$ ), ხოლო მეორე პოპულაციაში ინბრიდინგია ( $F=0,25$ ). რატომ არის თითის სიგრძის ცვალებადობა ინბრიდინგის პირობებში უფრო ძლიერი? ინბრიდინგის მქონე პოპულაციაში არსებული ცვალებადობის შეფარდება პანმიქტიურ პოპულაციაში არსებულ ცვალებადობასთან ალგებრულად განსაზღვრეთ.
  9. რამდენიმე მკვლევარმა დაამტკიცა, რომ ნოყიერ ფოთლებზე გამომრდილი აბრეშუმის პეპელას (*Lymantria dispar*) კვერცხებიდან უფრო დიდი ზომის მატლები იბადება, ვიდრე არანოყიერ ფოთლებზე გამომრდილი პეპლების კვერცხებიდან. მოიყვანეთ ამ ფაქტის განმარტობებელი სამი ჰიპოთეზა და ექსპერიმენტების მეშვეობით სწორი ჰიპოთეზა გამოავლინეთ.

# გენების დრეიფი ან გენეტიკურ-ავტომატური პროცესები: ევოლუციის შემთხვევითობა

# 10

**მ**ეცნიერებით გატაცებული სტუდენტი პირველ რიგში იგებს, რომ მეცნიერებაში და ყოველდღიურ საუბარში ზოგიერთ სიტყვას განსხვავებული მნიშვნელობით ხმაობენ. მაგალითად, „შემთხვევითობას“. ჩვეულებრივი ადამიანის აზრით, ევოლუცია „შემთხვევით“ ხდება, ანუ ევოლუციას დანიშნულება ან მიზანი არა აქვს. აქედან გამომდინარე, ნებისმიერი ბუნებრივი მოვლენა, იქნება ეს ქიმიური რეაქცია, ამინდი, პლანეტების მოძრაობა თუ



მინისძვრა შემთხვევითია, ვინაიდან არც ერთს დანიშნულება არა აქვს. მეცნიერებაც არ აღიარებენ ბუნებრივი მოვლენების მიზანმიმართულობას და დანიშნულებას ან მიზანს მხოლოდ ადამიანის აზროვნებაში ხედავენ. მიუხედავად ამისა, მეცნიერული თვალსაზრისით ქიმიური რეაქცია ან პლანეტების მოძრაობა შემთხვევითი მოვლენა არ არის. მეცნიერებაში „შემთხვევითობის“ მნიშვნელობა სრულიად განსხვავებულია.

„შემთხვევითობა“ რთული ფილოსოფიური საკითხია. მეცნიერებაში **შემთხვევითობა** ასახავს მდგომარეობას, როცა ფიზიკურ მოვლენებს რამდენიმე შედეგის გამოწვევა

**პოლიმორფიზმი ლოკონებში.** ევროპული ხმელეთის ლოკონინას (*Cepaea nemoralis*) პოპულაციები შეფერილობის და ნიჟარაზე მუქი ზოლების რაოდენობის და სიგანის მიხედვით გენეტიკურად პოლიმორფული არიან. ხანგრძლივი კვლევების შედეგად დადასტურდა, რომ ამ თვისებების ალელის სიხშირეებზე მოქმედებს გენების დრეიფი და ბუნებრივი გადარჩევა (Photo by D. McIntyre.)

შეუძლია და შეუძლებელია კონკრეტული შედეგის პროგნოზირება. ჩვენ მხოლოდ შეგვიძლია ერთი ან რამდენიმე შედეგის ალბათობა და აქედან გამომდინარე, სიხშირე განვსაზღვროთ. რომელიმე ადამიანის შემდეგი შვილის სქესს წინასწარ ვერ გამოვიცნობთ, თუმცა სრულიად აშკარაა, რომ გოგოს ან ბიჭის დაბადების ალბათობა 0,5-ის ტოლია.

თითქმის ყველა მოვლენაზე ერთდროულად მოქმედებენ როგორც შემთხვევითი (არაპროგნოზირებადი), ისე კანონზომიერი დეტერმინისტული (პროგნოზირებადი) ფაქტორები. მაგალითად, ნებისმიერი ჩვენთაგანი შეიძლება ავარიაში მოხვდეს, რაც შესაძლოა სხვა მძღოლების არაპროგნოზირებადი მოქმედების შედეგი იყოს. საჭეს თუ ნასვამი მიუჯდებათ ავარიის ალბათობა გაიზრდება. იგივე ევოლუციის შემთხვევაშიც ხდება. როგორც მომდევნო თავში ვნახავთ, ბუნებრივი გადარჩევა დეტერმინისტული, კანონზომიერი პროცესია. ამავე დროს ევოლუციას თან ერთვის მნიშვნელოვანი შემთხვევითი პროცესები, მაგალითად, მუტაცია (იხ. მე-8 თავი) და ალელების ან ჰაპლოტიპების სიხშირეების შემთხვევითი ცვალებადობა. ამ უკანასკნელ პროცესს **გენების შემთხვევითი დრეიფი ეწოდება**.

გენების დრეიფი და ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციებში მიმდინარე ალელების ჩანაცვლების, ანუ ევოლუციური ცვლილებების ორი ყველაზე მნიშვნელოვანი მიზეზია. გენების დრეიფი ყველა ბუნებრივ პოპულაციაში ხდება, ვინაიდან ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში მყოფი იდეალური პოპულაციებისგან განსხვავებით, ბუნებრივი პოპულაციების ზომა სასრულია. ალელის სიხშირეების შემთხვევითი ცვლილებები იწვევს ძველი ალელების ახლებით ჩანაცვლებას. ამის შედეგად **არადაპტაციურ ევოლუციას** ვიღებთ. მაშასადამე, ბუნებრივი გადარჩევა ადაპტაციას განაპირობებს, ხოლო გენების დრეიფი ადაპტაციასთან კავშირში არ არის. აქედან გამომდინარე ის ორგანიზმის ანატომიური, ფიზიოლოგიური და ქცევითი თვისებების ჩამოყალიბებაზე არ არის პასუხისმგებელი. ეს თვისებები კი განაპირობებენ ორგანიზმის რეპროდუქციას და სიცოცხლისუნარიანობას. გენების დრეიფს, განსაკუთრებით მოლეკულურ-გენეტიკურ დონეზე, სხვა მნიშვნელოვანი შედეგები აქვს: როგორც ჩანს ის პასუხისმგებელია სახეობებს შორის დნმ-ის თანმიმდევრობების განსხვავებაზე.

ყველა პოპულაცია სასრული ზომისაა, ამიტომ ნებისმიერ ლოკუსზე განლაგებული ალელები შემთხვევით გენეტიკურ დრეიფს ექვემდებარება, მაგრამ არ განიცდიან ბუნებრივ გადარჩევას. ამ მიზეზის გამო, და იმის გამო, რომ გარკვეული სიმუსით შესაძლებელია გენების დრეიფის მოსალოდნელი ეფექტის მათემატიკური აღწერა, ზოგიერთი ევოლუციური გენეტიკოსი თვლის, რომ გენების დრეიფი უნდა იყოს „ნულოვანი ჰიპოთეზა“. თუ ბუნებრივი გადარჩევის ან რაიმე სხვა ფაქტორის მოქმედების მტკიცებულება არ არსებობს, მაშინ ეს ჰიპოთეზა გემოყენებული უნდა იყოს ევოლუციური დაკვირვებების ასახსნელად. ეს ანალოგიურია სტატისტიკაში გამოყენებული ნულოვანი ჰიპოთეზის, რომლის მიხედვით არსებული მონაცემები მოსალოდნელისგან მხოლოდ შემთხვევითობის საფუძველზე არ განსხვავდება\*. ამ მოსაზრებიდან გამომდინარე, თუ არა გვაქვს ამის პირდაპირი მტკიცებულება არ უნდა ვივარაუდოთ, რომ ნიშან-თვისება, ან პოპულაციების (ან სახეობების) განსხვავება ადაპტაციურია, ან ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბდა.

გენების დრეიფის თეორია ბიოლოგიასთან დაკავშირებულ ყველაზე დახვეწილ მათემატიკურ მოდელებს გვთავაზობს (არ შეშინდეთ, მათემატიკით თავს დიდხანს არ შეგანყენთ). 30-იანი წლების დასაწყისში ის ძირითადად ამერიკელმა გენეტიკოსმა სიუელ რაიტმა განავითარა, ხოლო 50-იან წლებში იაპონელმა გენეტიკოსმა მოტოო კიმურამ მას შედარებით სრულყოფილი სახე მისცა. თავდაპირველად თეორიას მიმოვიხილავთ, შემდეგ კი ვნახავთ თუ როგორ განმარტავს იგი რეალური ორგანიზმებიდან მიღებულ მონაცემებს. გენების დრეიფის თეორიაზე საუბრისას ორი ან მეტი სახეობის თვითგამრავლებადი ერთეულების სიხშირეების (პროპორციების) შემთხვევითი ცვლილებებს შევხებით, იმ პირობით, რომ ამ ერთეულების საშუალო რეპროდუქციული წარმატება არ არის განსხვავებული, ან ოდნავ განსხვავდება. მე-10 თავის მიზნების შესაბამისად საცდელ ერთეულებად ალელებს ვირჩევთ. მაგრამ თეორია ნებისმიერ სხვა თვითრეპლიკაციის უნარის მქონე ერთეულსაც მიესადაგება, მაგალითად ქრომოსომებს, უსქესოდ გამრავლებულ გენოტიპებს და სახეობებსაც კი.

## გენების დრეიფის თეორია

### გენების დრეიფი, როგორც ამონომალის ცდომილება

აშკარაა, რომ შემთხვევითობამ უნდა ალელების სიხშირეებზეც იმოქმედოს. დავუშვათ, მოზრდილ პოპულაციაში ერთი  $A_2$  მუტაცია ჩნდება, პოპულაციის სხვა წევრები კი  $A_1$  არიან. პოპულაციის სტაბილურია ზომის შემთხვევაში თითოეული წყვილი საშუალოდ ორ შთამომავალს ტოვებს, რომლებიც შემდგომში რეპროდუქციულ ასაკს აღწევენ.  $A_1A_1 \times A_1A_2$  ერთი დანწყვილების შედეგად (ვინაიდან გვაქვს  $A_2$ -ის მხოლოდ ერთი ასლი), ალბათობა, რომ ერთი გადარჩენილი შთამომავალი  $A_1A_1$  ან  $1/2$  იქნება. აქედან გამომდინარე, ალბათობა, რომ ორივე გადარჩენილი შთამომავალი იქნება  $A_1A_1$  არის  $1/2 \times 1/2 = 1/4$ , რაც იმის ალბათობაა, რომ  $A_2$  ალელი პოპულაციიდან მაშინვე დაიკარგება. შეგვიძლია დავუშვათ, რომ გადარჩენილი შთამომავლობის რაოდენობა (0, 1, 2, 3...) საშუალო მნიშვნელობის გარშემო შემთხვევითად მერყეობს. როგორც რონალდ ფიშერმა გამოთვალა, რომელიც ერთ-ერთი პირველი პოპულაციური გენეტიკოსია, ამ შემთხვევაში პოპულაციაში  $A_2$



ალელის დაკარგვის ალბათობა 0,368 არის. 127 თაობის შემდეგ კი ამ ალელის დაკარგვის ჯამური ალბათობა 0,985 იქნება. თუ ახალი მუტაცია ოდნავ სასარგებლოა, ალბათობა დიდად არ შეიცვლება. სანამ მუტაცია იშვიათია, მისი დაკარგვის შანსი დიდია.

მოყვანილ მაგალითში ალელის სიხშირე შეიძლება შეიცვალოს (ამ შემთხვევაში ნოლიდან ნოლთან მიახლოებულ სიხშირემდე), რადგან  $A_2$  ალელის ერთი ან რამდენიმე ასლი შეიძლება გამეტებში არ შევიდეს (გამეტები შეერთების შედეგად ზიგოტას გვაძლევენ), ან რეპროდუქციულ ასაკამდე მიღწეული შთამომავლობა არ აღმოჩნდეს ამ ალელის მატარებელი. ნებისმიერი თაობის გენები, იქნება ეს ახალ ზიგოტებში, თუ რეპროდუქციულ ასაკამდე მიღწეულ შთამომავლობაში, წინა თაობის გენების ამონარიდია. ნებისმიერი ამონარიდი შემთხვევითი ცვალებადობის, ანუ **ამონარიდის ცდომილების** ობიექტია. ამონარიდში შემავალი სხვადასხვა ტიპის ერთეულების რაოდენობა (ამ შემთხვევაში  $A_1$  და  $A_2$  ალელები), როგორც ჩანს, შემთხვევით განსხვავებულია ამავე ერთეულების რაოდენობისგან რომელიც ერთეულების იმ ნაკრებში არსებობს, საიდანაც ალელული ამონარიდი.

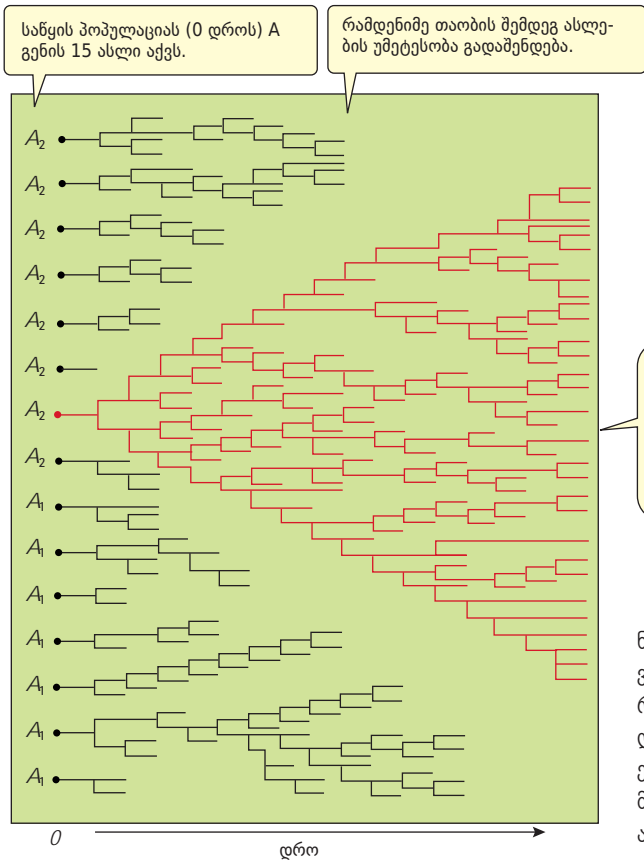
დავუშვათ, ხმელეთის ლოკოკინების პოპულაციის შთამომავლობა (*Cepaea nemoralis*; იხ. ფოტოსურათი თავის დასაწყისში) დედების ყავისფერ ან ყვითელ შეფერილობას მემკვიდრეობით იღებს. ძროხების საძოვრებზე ორივე ფერის 50 ლოკოკინა ცხოვრობს (ყვითელი ლოკოკინების პროპორციული რაოდენობაა  $p=0,5$ ). თუ ძროხამ 2 ყვითელი და 4 ყავისფერი ლოკოკინა გასრისა, მაშინ  $p$  შეიცვლება და 0,511 გახდება. ვინაიდან ძროხის მიერ ლოკოკინის გასრისის ალბათობა არ არის დამოკიდებული მის შეფერილობაზე, ამ სიდიდის მნიშვნელობა სხვა საძოვარზე, ან ლოკოკინების შემდეგ თაობაში, შეიძლება სრულიად განსხვავებული იყოს. ამ შემთხვევით პროცესში ყვითელი ლოკოკინების რაოდენობის გაზრდის ან შემცირების შანსი ყველა თაობაში ერთნაირია, ასე რომ ფერების შეფარდება სტაბილური სიდიდე არ იქნება. მაგრამ ერთი თაობის განმავლობაში ყვითელი ლოკოკინების რაოდენობის, ვთქვათ 1%-ით გაზრდა, არ კომპენსირდება შემდეგ თაობაში იგივე რაოდენობით კლებით (ვინაიდან პროცესი შემთხვევითია, ამის ალბათობა თითქმის არ არსებობს). აქედან გამომდინარე, ყვითელი ლოკოკინების პროპორციული რაოდენობა დროთა განმავლობაში კანონზომიერების გარეშე იცვლება. საბოლოო ჯამში ის ერთ-ერთ შესაძლო მდგარს, 0 -ს ან 1 -ს მიუახლოვდება. ისიც უნდა ითქვას, რომ თუ თავდაპირველად პოპულაციის 80% ყავისფერი ლოკოკინაა, ხოლო 20% ყვითელია, მაშინ მეთაი იმის ალბათობა, რომ ყვითელი ლოკოკინების რაოდენობა 0-ს და არა ერთს მიუახლოვდება. გამოთვლილია, რომ ამ შემთხვევაში პოპულაციიდან ყვითელი ლოკოკინების გაქრობის ალბათობა ზუსტად 0,2-ია. შესაბამისად, ყავისფერი ლოკოკინების პროცენტული რაოდენობის 100%-მდე გაზრდის, ანუ ამ შეფერილობის ნიშან-თვისების **ფიქსირების** ალბათობა 0,8-ს აღწევს.

### კოალესცენცია (შეერთება)

შემთხვევითი გენების დრეიფის ცნება იმდენად მნიშვნელოვანია, რომ ამ იდეის განსავითარებლად ორ კონკრეტულ მაგალითს მოვიყვანთ. გენების ევოლუციური შტოების ჰიპოთეტური, თუმცა რეალისტური ისტორია ნაჩვენებია 10.1 სურათზე. წარმოიდგინეთ, რომ სურათზე ასახულია უსქესო ორგანიზმების, მაგალითად, ბაქტერიების ევოლუციური შტოები და გენებიც. საკუთარი გამოცდილებიდან ვიცით, რომ ჩვენი მშობლებს ან ბებიას-პაპებს არ ყავდათ შვილების თანაბარი რაოდენობა. ზოგიერთი სულაც უშვილოდ გარდაიცვალა. იგივე მდგომარეობა ასახულია 10.1 სურათზე. ვხედავთ, რომ  $t$  თაობის ინდივიდები (სურათზე მარჯვნივ) წინა თაობის ( $t-1$ ) ინდივიდებიდან მხოლოდ ზოგიერთი წინაპრის შთამომავლობაა, ვინაიდან  $t-1$  თაობის ზოგიერთმა ინდივიდმა შთამომავლობა შემთხვევით ვერ დატოვა.  $t-1$  თაობის პოპულაცია ასევე არის  $t-2$  თაობის მხოლოდ ზოგიერთი ინდივიდის შთამომავლობა. ასე მივდივართ სულ პირველ თაობამდე, ანუ 0 დრომდე.

ამჯერად წარმოიდგინეთ, რომ 10.1 სურათზე გამოსახული ობიექტები, უსქესო ან სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციაში გენების ლოკუსების ასლებია. სურათიდან ჩანს, რომ დროთა განმავლობაში საწყისი გენის ევოლუციური შტოების სულ უფრო დიდი რაოდენობა გადაშენდება. პოპულაციაში საწყისი გენის ასლების მატარებელი სულ უფრო ნაკლები რაოდენობის შთამომავალი დარჩება. წარსულში თუ დაგუბრუნდებით აღმოჩნდება, რომ ყველა გენის ასლი საბოლოო ჯამში ერთი წინაპარი გენის ასლისგან იღებს საფუძველს, რადგან დროთა განმავლობაში საწყისი გენების მატარებელი ყველა სხვა ევოლუციური შტო გადაშენდება. ამბობენ, რომ თანამედროვე პოპულაციაში შემავალი გენების გენეალოგია **კოალესცირებს – უერთდება** ერთიან საერთო წინაპარს. ვინაიდან წინაპარი რამდენიმე საწყისი ალელიდან ერთ-ერთის მატარებელია, ამიტომ პოპულაციის გენები, რომლებიც მთლიანად მემკვიდრეობით მიღებულია წინაპარი გენების ასლებიდან, საბოლოოდ მონომორფული უნდა გახდეს: ერთი ან სხვა საწყისი ალელი ფიქსირებული ხდება (აღწევს 1-ის ტოლ სიხშირეს). რაც უფრო მცირეა პოპულაციის ზომა, მით უფრო სწრაფად თანამედროვე პოპულაციის გენის ყველა ასლი უბრუნდება ერთი წინაპარი ასლის მდგომარეობას.

ჩვენს მაგალითში გენის ყველა ასლი სათავეს  $A_2$  ალელის ასლისგან იღებს, მაგრამ ვინაიდან პროცესი შემთხვევითია, თუ შემთხვევითი მოვლენების თანმიმდევრობა განსხვავებული იქნება,  $A_1$  ალელი შეიძლება „იბლიანნი“ აღმოჩნდეს. თუ თაობაში, რომელშიც გენის თანამედროვე ასლებიდან ერთ-ერთი საერთო წინაპარს ეკუთვნის  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეები თანაბარია ( $p=q=0,5$ ), მაშინ თანაბარი ალბათობა იქნება იმისა,



**სურ. 10.1.** პოპულაციაში, რომელიც ორი ალელის წარმომადგენელი 15 ასლით იწყება (0 დროს მარცხენი) გენების ასლების მემკვიდრეუბის შესაძლო ისტორია. გენის თითოეულ ასლს შემდეგ თაობაში 0, 1 ან 2 შთამომავალი აქვს. t დროისთვის (მარცხენი) არსებული გენების ასლები ერთი წინაპარი ასლის (უერთდებიან) შთამომავლები არიან. წინაპარი ასლი ამ შემთხვევაში  $A_2$  ალელია (წითლად აღნიშნული გენეალოგიური შტო). სხვა ასლებისგან წარმოშობილი ევოლუციური შტოები გადაშენდნენ. თუ გენების ასლების შთამომავლობის დატოვების მცდელობა შემთხვევითია, მაშინ t დროისთვის შემორჩენილი გენების ასლები ერთნაირი ალბათობით ნებისმიერი საწყისი გენების ასლების (რომლებიც 0 დროს არსებობდნენ) შთამომავლები არიან. (After Hartl and Clark 1989).

პოპულაციაში t დროს არსებული გენის ყველა ასლი ერთი წინაპარი გენის ასლისგან წარმოიშვა.

რომ წინაპარი გენის ასლი  $A_1$  ან  $A_2$  იყო. მაგრამ, თუ  $A_1$  ალელის სიხშირე ამ თაობაში არის 0,9, მაშინ იმის ალბათობა, რომ წინაპარ გენს  $A_1$  ალელი ჰქონდა ასევე 0,9 არის. ჩვენი ანალიზი ადასტურებს, რომ პოპულაცია შემთხვევით საბოლოოდ მონომორფული ხდება ერთი ან მეორე ალელის მიხედვით და რომ სხვა ალელთან შედარებით  $A_1$  ალელის ფიქსირების ალბათობა  $A_1$ -ის საწყისი სიხშირის ტოლია.

ამგვარი ანალიზიდან გამომდინარე, ადამიანის მთლიანი პოპულაციის ყველა მიტოქონდრია ერთი ქალის მიტოქონდრიიდან იღებს საფუძველს. ამ ქალს „მიტოქონდრიული ევა“ ეწოდება (მიტოქონდრია მხოლოდ გვერცხუკრედელების მეშვეობით გადადის). რა თქმა უნდა ეს არ ნიშნავს, რომ პოპულაციაში თავდაპირველად მხოლოდ ერთი ქალი იყო. „მიტოქონდრიული ევა“ მრავალი ქალიდან ერთ-ერთია, რომელთაგანაც ყველა მიტოქონდრია იღებს სათავეს (10.1 სურათზე გამოსახული მოდელის მსგავს მოდელში). სხვადასხვა ბირთვული გენებიც ერთი გენის ასლების შთამომავლობაა, რომლის მატარებლები იყვნენ წინაპარი ადამიანის პოპულაციის მრავალი სხვადასხვა წევრი.

თუ იგივე პროცესი დამოუკიდებელ, შეკვარების უნარის არმქონე მრავალ პოპულაციაში მიმდინარეობს და თითოეულ პოპულაციას ვთქვათ A ლოკუსზე ორი ალელიდან ყოველი ალელის ასლის საწყისი რაოდენობა ერთნაირი აქვს, მაშინ უნდა ვფიქრობდეთ, რომ პოპულაციების p ნაწილში  $A_1$  გახდება ფიქსირებული, ხოლო 1-p ნაწილში  $A_2$  დაფიქსირდება. აქედან გამომდინარე, პოპულაციების გენეტიკური შემადგენლობის დივერგენცია შემთხვევითი იქნება. თუ საწყისი პოპულაციებიდან ყოველი პოპულაცია ორს კი არა, არამედ სამ განსხვავებულ ალელს შეიცავს, მაშინ თითოეული ალელი რომელიმე პოპულაციაში დაფიქსირდება, რისი ალბათობა ალელის საწყისი სიხშირის ტოლია (ვთქვათ  $p_i$ ).

პოპულაციაში ალელების სიხშირეები გენების დრეიფის შედეგად იცვლება, იგივე ხდება გენოტიპის სიხშირეებსაც, რომლებიც ყოველი თაობის ახალ ზიგოტებში ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობას შეესაბამებიან. თუ  $A_1$  და  $A_2$  ალელების p და q სიხშირეები (ანუ p და 1-p) 0,5:0,5-დან 0,45:0,55-მდე იცვლება, მაშინ  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_1$  გენოტიპების სიხშირეები 0,25:0,5:0,25-დან 0,2025:0,495:0,3025-მდე შეიცვლება. როგორც მე-9 თავში ვთქვით, ჰეტეროზიგოტების H სიხშირეები მცირდება, როცა ერთ-ერთი ალელის სიხშირე 1-თან ახლოს გადაინაცვლებს (სხვების კი 0-ს მიუახლოვდება):

$$H=2p(1-p)$$

უნდა გახსოვდეთ, რომ აღწერილი მოდელი მხოლოდ შემთხვევითი გენების დრეიფის მეგავლენას ასახავს. ამ მოდელში სხვა ევოლუციური პროცესები, კერძოდ მუტაცია, გენების მიმოცვლა და ბუნებრივი გადარჩევა არ მოქმედებს. აქედან გამომდინარე, მოდელი ადაპტაციური თვისებების (რომლებიც ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბდნენ) ევოლუციას არ აღწერს. ჩვენ ბუნებრივ გადარჩევას მომდევნო თავებში შევეხებით.

**ალელის სიხშირეების შემთხვევითი ცვლილება**

ამჯერად განვიხილოთ გენების შემთხვევითი დრეიფის მეორე და უფრო ტრადიციული მაგალითი. დავეუბნოთ, თითოეულ დამოუკიდებელ პოპულაციაში  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეები p და q, ხოლო შეკვარებადი ინდივიდების რაოდენობაა N (დიპლოიდურ სახეობებში ინდივიდი გენის 2N ასლის მატარებელია). მცირე ზომის დამოუკიდებელ პოპულაციებს ხშირად დემები ეწოდებათ, ხოლო ამგვარი პოპულაციების სიმრავლეს მეტა-პოპულაცია. ამ შემთხვევაში ვუშვებთ, რომ გენოტიპების სიცოცხლისუნარიანობა, ან რეპროდუქციული წარმატება საშუალოდ არ არის განსხვავებული ანუ ალელების წარმატება ნეიტრალურია.

თითოეული თაობაში ზიგოტების დიდი რაოდენობა წარმოიქმნება, მაგრამ შეკვარების მომენტისთვის ამ

ზიგოტებიდან განვითარებული ინდივიდების რაოდენობა  $N$  რიცხვამდე მცირდება. ამის მიზეზია გენოტიპისგან დამოუკიდებელი შემთხვევითი სიკვდილიანობა. ამონარიდის ცდომილებიდან გამომდინარე, გადარჩენილებს შორის  $A_i(p)$  შეიძლება შეიცვალოს. ახალი  $p$  (გუნდოთ მას  $p'$ ) 0-დან 1-მდე მერყეობს, ისევე როგორც  $N$  – ჯერ ავღებელი მონეტის წინა ან უკანა მხარით (ავერსით ან რევერსით) დაგარდნის ალბათობა. თითოეული შესაძლო სიდიდის ალბათობა, (იქნება ეს მონეტის წინა მხარის ან 1 ალელის ასლების რაოდენობა) გამოითვლება ბინომიური თეორემის მეშვეობით, რომელიც ალბათობების განაწილებას გვაძლევს. დემების დიდ რაოდენობაში ახალი ალელის სიხშირე ( $p'$ ) საშუალო მნიშვნელობის ანუ საწყისი  $p$  სიხშირის გარშემო შემთხვევით იცვლება.

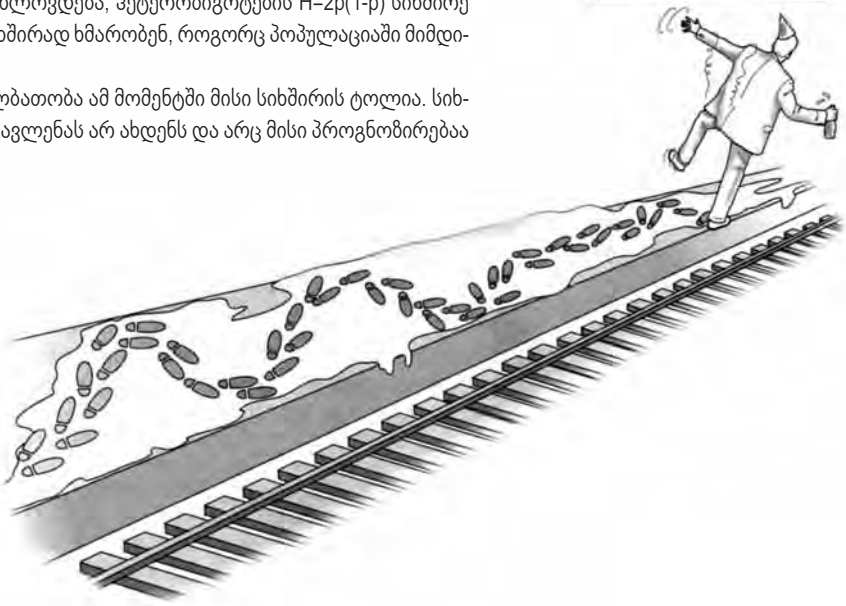
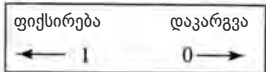
დავაკვირდეთ ერთ-ერთ დემს, სადაც  $p$  სიდიდე 0,5-დან 0,47-მდე შეიცვალა. ვნახავთ, რომ შემდგომ თაობაში ის ისევ შეიცვლება 0,47-დან სხვა სიდიდემდე, რომელიც თანაბარი ალბათობით წინაზე უფრო მცირე ან უფრო დიდი იქნება. შემთხვევითი ცვლილებების პროცესი გრძელდება, სანამ ალელის სიხშირეს რაიმე მასტაბილიზირებელი ძალა 0,5  $p$ -მდე არ დააბრუნებს. საბოლოო ჯამში ის 0-სკენ ან 1-სკენ მიისწრაფის (მიმდინარეობს დრეიფი) და ალელი იკარგება ან ფიქსირდება. (როდესაც ალელის სიხშირე 0-ს ან 1-ს მიაღწევს, ის ვერ შეიცვლება, სანამ პოპულაციაში სხვა ალელი არ იქნება შემოტანილი მუტაციის ან სხვა პოპულაციებთან გენების მიმოცვლის შედეგად). ალელის სიხშირე ჰგავს **მერყე სიარულს**. ის გვაგონებს საახალწლო წვეულების შემდეგ მთვრალი ადამიანის სიარულს გრძელი პლატფორმის გასწვრივ, რომლის ორივე მხარეს ლიანდაგია. თუ ადამიანი ძალიან მთვრალია და ერთ მხარეზე გადადგმულ ნაბიჯებს მეორე მხარეზე გადადგმული ნაბიჯებით ვერ აბალანსებს, მაშინ ის პლატფორმიდან ერთ-ერთ ლიანდაგზე გადავარდება. რა თქმა უნდა, პლატფორმა საკმარისად გრძელი უნდა იყოს (სურ. 10.2).

ზოგიერთ დემში ალელის სიხშირე ერთი თაობიდან მეორემდე შემთხვევით შეიძლება გაიზარდოს, სხვა დემებში კი ის შეიძლება შემცირდეს. ამის შედეგად ალელის სიხშირეები დემებს შორის ცვალებადია. თაობიდან თაობამდე დემებს შორის არსებული ალელის სიხშირის ცვალებადობა იზრდება (სურ. 10.3). ზოგიერთი დემი  $p=0$  ან  $p=1$  მნიშვნელობას აღწევს და აღარ იცვლება. იქ, სადაც რომელიმე ალელი ჯერ არ დაფიქსირდა, ალელის სიხშირეები განაგრძობენ 0-სა და 1-ს შორის გაბნევას, საბოლოოდ კი ყველა თანაბრ ალბათობას იძენს (სურ. 10.4). ის დემები, რომლებიც 0 ან 1 მნიშვნელობას უახლოვდებიან, მზად არიან “□□-□-□†“-“““, ასე რომ პოპულაციების რაოდენობა, რომელიც ფიქსირებულია რომელიმე ალელის მიმართ იზრდება, სანამ მეტაპოპულაციის ყველა დემი ფიქსირებული არ გახდება. აქედან გამომდინარე, თავდაპირველად გენეტიკურად იდენტური დემები შემთხვევით ვითარდებიან და განსხვავებულ გენეტიკურ შემადგენლობას იძენენ (არ დაგვიწყდეთ, რომ ალელებს ჩვენი დაშვებით წარმატებაზე ერთნაირი გავლენა აქვთ, ანუ ისინი ნეიტრალურები არიან).

**გენების დრეიფით გამოწვეული ეპოლუსია**

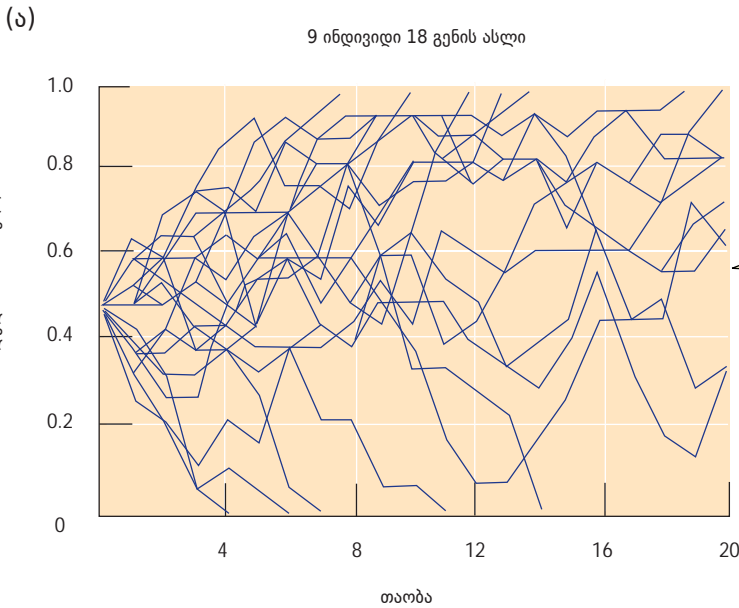
ქვემოთ ჩამოთვლილია ჩვენი მსჯელობიდან გამომდინარე პუნქტები. გენების დრეიფით გამოწვეული ეპოლუსიის მნიშვნელოვანი მაგალითებია:

1. ალელის (ან ჰაპლოტიპის) სიხშირეები პოპულაციაში შემთხვევით იცვლება. საბოლოო ჯამში რომელიმე ალელი ფიქსირდება;
2. აქედან გამომდინარე, ლოკუსზე არსებული გენეტიკური ცვალებადობა კლებულობს და საბოლოოდ ქრება. როდესაც ერთ-ერთი ალელის სიხშირე 1-ს უახლოვდება, ჰეტერომიგოტების  $H=2p(1-p)$  სიხშირე მცირდება. ჰეტერომიგოტიზმის შემცირების სიხშირეს ხშირად ხმარობენ, როგორც პოპულაციაში მიმდინარე გენების დრეიფის სიხშირის განზომილებას;
3. დროის ნებისმიერ მომენტში ალელის ფიქსირების ალბათობა ამ მომენტში მისი სიხშირის ტოლია. სიხშირის ცვლილების წინა ისტორია ამ ალბათობაზე ზეგავლენას არ ახდენს და არც მისი პროგნოზირებაა შესაძლებელი;



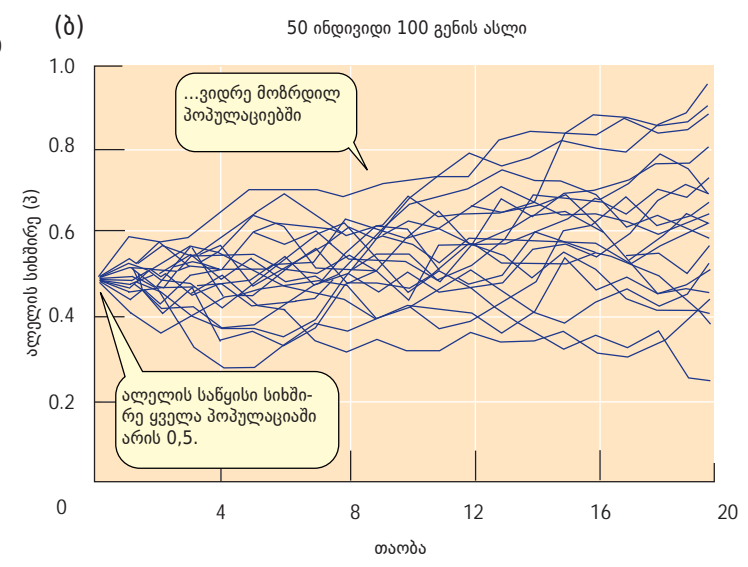
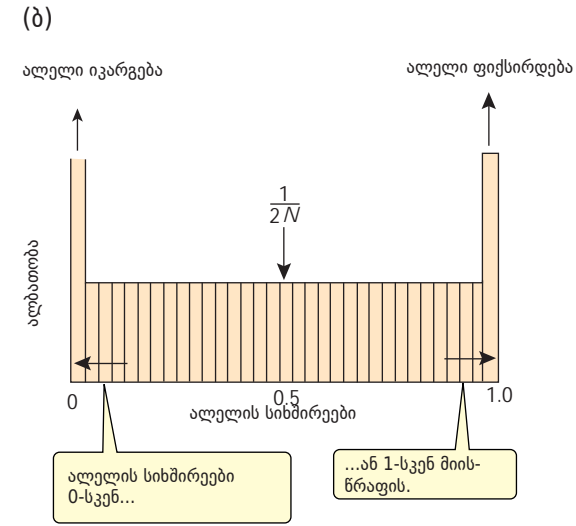
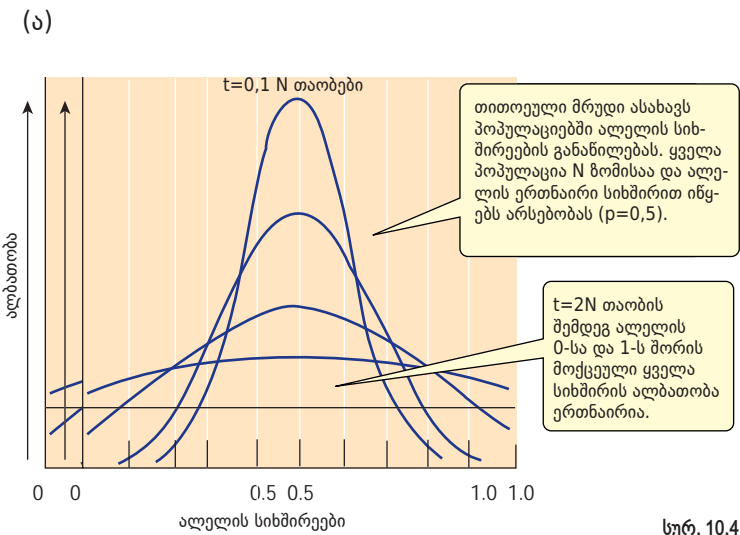
**სურ. 10.2** „ბანცალი“ ანუ „მთვრალი კაცის სიარული“. ადამიანი საბოლოო ჯამში პლატფორმიდან ჩამოვარდება, თუ დიდ მანძილს გადის და შუა მიმართულების შენარჩუნებას ვერ ახერხებს. პლატფორმის კიდეები („0“ და „1“) ალელის დაკარგვას და ფიქსირებას ასახავს.





რხევები ძლიერია და ალელები პატარა პოპულაციებში უფრო სწრაფად იკარგება და ფიქსირდება...

**სურ. 10.3.** (ა) 9 დიპლოიდური ინდივიდისგან ( $2N=18$  გენის ასლი) და (ბ) 50 დიპლოიდური ინდივიდისგან ( $2N=100$  გენის ასლი) შემდგარ პოპულაციებში მომხდარი გენების შემთხვევითი დრეიფის კომპიუტერული სიმულაცია. თითოეული ხაზი 20 თაობისთვის ერთი ალელის ( $p$ ) სიხშირეს ასახავს. თითოეულ პანელზე ალელის სიხშირე 20 რეპლიკაციურ პოპულაციაში იცვლება. ყველა პოპულაცია  $p=0,5$  მნიშვნელობით იწყებს (ანუ გენების ასლების ნახევარ-ნახევარი  $A_1$  და  $A_2$  ალელურია) (After Hartl and Clark 1989).



**სურ. 10.4.** დროის განმავლობაში მიმდინარე გენების დრეიფის პროცესში ალელის მიერ სხვადასხვა შესაძლო სიხშირის მიღების ალბათობის ცვლილება. (ა) თითოეული მრუდი დროის სხვადასხვა მონაკვეთში ალელის 0-სა და 1-ს შორის მოქცეული სიხშირეების ალბათობების განაწილებას გვიჩვენებს. გასული თაობების რაოდენობა ( $t$ ) პოპულაციის სიხშირის  $N$  ერთეულებში იზომება. მაგალითად, თუ პოპულაციაში თავდაპირველად  $N=50$  ინდივიდი, მაშინ  $t=2N$  არის სიხშირეების განაწილება 100 თაობის შემდეგ.  $t=0, 1N$  თაობის შემდეგ ალბათობების განაწილებას ზედა მრუდი ასახავს. ეს მრუდი ასახავს  $N$  ზომის და ალელის სიხშირის თანაბარი სიხშირის მქონე რამდენიმე პოპულაციაში ალელის სიხშირეების განაწილებას. თაობების განმავლობაში მრუდი დაბლდება, სწორდება და განივდება, ვინაიდან ალელის სიხშირეები ყველა პოპულაციაში 0-სკენ ან 1-სკენ მიისწრაფის.  $t=2N$  თაობის შემდეგ 0-სა და 1-ს შორის მოქცეული სიხშირეების ალბათობა ერთნაირი ხდება (იმ პოპულაციების რაოდენობა, სადაც ალელი დაფიქსირდა ან დაიკარგა, პანელზე ნაჩვენებია არ არის). (ბ) ალელის განსხვავებული სიხშირეების მქონე პოპულაციების რაოდენობა  $t=2N$  თაობის შემდეგ. სურათზე ისეთი პოპულაციებიც არის ნაჩვენები, სადაც ალელი დაფიქსირდა ( $p=1$ ) ან დაიკარგა ( $p=0$ ). დაფიქსირებული ან დაკარგული ალელის მქონე პოპულაციების რაოდენობა ერთი თაობის განმავლობაში  $1/(4N)$  კოეფიციენტით იზრდება, და თითოეული ალელის 0-სა და 1-ს შორის მოქცეული სიხშირე თაობის განმავლობაში  $1/(2N)$  კოეფიციენტით მცირდება (ა after Kimura 1955; ბ after Wright 1931.)

4. ალელის ერთი და იგივე სანყის სიხშირის ( $p$ ) მქონე პოპულაციები ცალკეცვლებიან და პოპულაციების  $p$  ნაწილი ამ ალელის მიმართ ფიქსირებული ხდება. პოპულაციების 1- $p$  ნაწილი ალტერნატიული ალელუბის მიმართ ფიქსირდება;
5. თუ ალელი მუტაციის შედეგად ახლახანს წარმოიშვა და გენის  $2N$  ასლს შორის მხოლოდ ერთი ასლით არის წარმოდგენილი, მაშინ მისი სიხშირე იქნება:

$$p_1 = \frac{1}{2N}$$

იგივე ფორმულით გამოითვლება  $p=1$  მნიშვნელობის მიღების ალბათობა. ალელის ფიქსირების ალბათობა მეტა პატარა პოპულაციაში ვიდრე დიდ პოპულაციაში. თუ მრავალ დემში ერთი და იგივე მუტაცია ხდება და თითოეული დემის ზომა არის  $N$ , მაშინ მუტაცია საბოლოოდ დემების  $1/(2N)$  რაოდენობაში დაფიქსირდება. იგივე პრინციპის თანახმად პოპულაციაში მომხდარი ყველა ახალი მუტაციიდან (ყველა ლოკუსზე) საბოლოოდ  $1/(2N)$  ნაწილი დაფიქსირდება;

6. გენების დრეიფით გამოწვეული ევოლუცია მცირე ზომის პოპულაციებში უფრო სწრაფად ხდება. დიპლოიდურ პოპულაციაში ახლად გაჩენილი ნეიტრალური ალელის ფიქსირების საშუალო დრო  $4N$  თაობაა. ეს დრო საკმარისია, თუ პოპულაციის ( $N$ ) ზომა დიდია;

7. მეტაპოპულაციის თავდაპირველად იდენტურ დემებში ალელის საშუალო სიხშირე ( $\bar{p}$ ) არ იცვლება, მაგრამ ვინაიდან თითოეულ დემში ალელის სიხშირე იცვლება და საბოლოოდ 0 ან 1 ხდება, ჰეტეროზიგოტების სიხშირე ( $H$ ) ყველა დემში და მთლიან მეტაპოპულაციაში ნულამდე მცირდება.

### პოპულაციის რეალური ზომა (რაოდენობა)

აქამდე წარმოდგენილი თეორია მესადაგება იდეალიზირებულ და  $N$  რაოდენობის შეჯვარებადი ინდივიდებისგან შემდგარ პოპულაციას. თუ დავთვლით რეალური პოპულაციის ზრდასრული წარმომადგენლების რეალურ ( $N$ ) რაოდენობას აღმოჩნდება, რომ მიღებული რაოდენობა (აღწერის შედეგად მიღებული რაოდენობა) შეიძლება მეტი იყოს, ვიდრე იმ ინდივიდების რაოდენობა, რომლებიც გენებს შემდეგ თაობას ნამდვილად გადაცემენ. მაგალითად, ზღვის სპილოს რამდენიმე დომინანტი მამრი პოპულაციის ყველა მდედრთან წყვილდება. ამიტომ ამ მამრების ალელები მომდევნო თაობებში დისპროპორციულად არის წარმოდგენილი. გენეტიკური თვალსაზრისით წარუმატებული, დაქვემდებარებული მამრები თითქოს არც არსებობენ (სურ. 10.5). აქედან გამომდინარე, ალელის სიხშირეების გენეტიკური დრეიფის სიჩქარე და ჰეტეროზიგოტულობის დაკარგვა მეტი იქნება, ვიდრე პოპულაციის აღწერილი ზომიდან არის მოსალოდნელი, და შესაბამისობაში იქნება იმ სიდიდებთან, რომლებსაც ველოდებით უფრო მცირე ზომის პოპულაციებისთვის. სხვაგვარად რომ ვთქვათ, ფაქტიურად პოპულაცია უფრო მცირეა, ვიდრე ეს ჩანს. რეალური პოპულაციის ეფექტური ზომა ( $N_e$ ) არის იდეალურ პოპულაციაში (სადაც ყველა ინდივიდი მრავლდება) შემავალი ინდივიდების რაოდენობა, რომელთა გენების დრეიფის სიჩქარე იგივეა, რაც რეალურ პოპულაციაში. მაგალითად, თუ პოპულაციაში შემავალ 10000 ზრდასრულ წარმომადგენელს დავთვლით და მათგან მხოლოდ 1000 მრავლდება, მაშინ გენების დრეიფი ისეთი სიჩქარით მიმდინარეობს, თითქოს პოპულაციის ზომა არის 1000. პოპულაციის ეფექტური ზომა იგივე მაჩვენებელია.

პოპულაციის ეფექტური ზომა აღრიცხულ ზომამე ნაკლები რამდენიმე მიზეზის გამო შეიძლება იყოს:

1. მდედრების, მამრების ან ორივეს მიერ დატოვებული შთამომავლობის რაოდენობის ცვალებადობა  $N_e$ -ს ამცირებს. ამ შემთხვევის კარგი მაგალითია ზღვის სპილო.
2. სქესთა 1:1-სგან განსხვავებული შეფარდება პოპულაციის რეალურ ზომას ამცირებს;
3. ბუნებრივი გადარჩევა, შთამომავლობის რაოდენობის ცვალებადობის გამრდიტ  $N_e$ -ს ამცირებს. მაგალითად, თუ დიდი ზომის ინდივიდებს უფრო მეტი შთამომავლობა ჰყავთ, მაშინ გენების დრეიფის სიჩქარე გაიზრდება ყველა ნეიტრალურ ლოკუსზე, რადგან მცირე ზომის ინდივიდები შემდგომ თაობებს მცირე რაოდენობით გენის ასლებს გადასცემენ;
4. როდესაც რამდენიმე თაობა ერთად ცხოვრობს, შვილები მშობლებთან წყვილდებიან. ამგვარი წყვილები ერთი და იგივე გენების იდენტურ ასლებს ატარებენ, ამიტომ გავრცელებული გენების ფაქტიური რაოდენობა მცირდება;
5. ყველაზე მნიშვნელოვანი შეიძლება ის ფაქტორი იყოს, რომ პოპულაციის ზომის ცვლილება  $N_e$ -ს ამცირებს. უფრო დიდი მეგავლენა  $N_e$ -ზე მცირე ზომის პოპულაციების პირობებში ფიქსირდება. მაგალითად, თუ ხუთ წარმატებულ თაობაში შეჯვარებადი ინდივიდების რაოდენობაა 100, 150, 25, 150 და 125,  $N_e$  დაახლოებით 70 იქნება (საშუალო ჰარმონიული\*) და არა საშუალო არითმეტიკული, ანუ 110.

### დაფუძნების ეფექტი

რაოდენობის შემცირებას იმ ზღვრამდე, რომლის გადალახვა პოპულაციას შეუძლია ბოთლის ყელის ეფექ-

**სურ. 10.5.** ჩრდილოეთის ზღვის სპილოს (*Mirounga angustirostris*) პოპულაციის რეალური ზომა აღრიცხულ ზომამე ნაკლებია, რადგან დიდი ზომის მამრების მხოლოდ მცირე ნაწილი წყვილდება მდედრებთან. კონკურენციაში გამარჯვებული მამრი მდედრების მთლიანი „ჰარამხანას“ შთამომავლობას პატრონობს (Photo © Richard Hansen/Photo Researchers).



ტი ეწოდება. განსაკუთრებით საინტერესო ბოთლის ყელი გვაქვს, როდესაც ახალ პოპულაციას კოლონიზების ანუ დამფუძნებლების მცირე რაოდენობა, ზოგჯერ კი ერთი წყვილიც ქმნის (ან, როგორც მწერებში ხდება, ერთი განაყოფიერებული მდედრი, რომელიც სხეულში სპერმას ინახავს). ამ მოვლენის შედეგად მიმდინარე შემთხვევით გენეტიკურ დრეიფს **დამფუძნებლის ეფექტი** ეწოდება. თუ ახალი პოპულაცია სწრაფად იზრდება და დიდ ზომას აღწევს, ალელის სიხშირეები (და აქედან გამომდინარე ჰეტეროზიგოტიზმი) საწყისი პოპულაციისგან არ იქნება დიდად განსხვავებული, თუმცა ზოგიერთ იშვიათ ალელს დამფუძნებლები არ ატარებდნენ. თუ კოლონია მცირე ზომის დარჩება, გენების დრეიფი მაინც შეცვლის ალელის სიხშირეებს და გენეტიკური ცვალებადობა შესუსტდება. თუ კოლონია გააგრძელებს არსებობას და მზდას, მაშინ ახალი მუტაციები ჰეტეროზიგოტიზმს უფრო მაღალ დონეებზეც აღადგენს (სურ. 10.6).

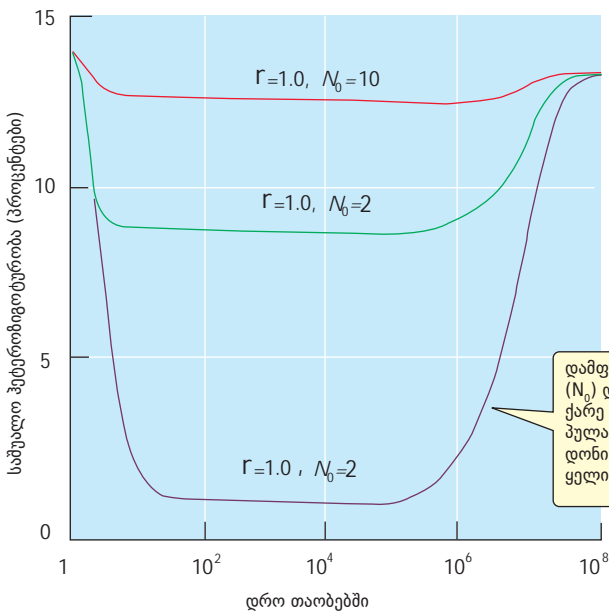
**გენების დრეიფი რეალურ პოპულაციებში**

**ლაბორატორიული პოპულაციები.** პიტერ ბურიმ (1956) ექსპერიმენტი *Drosophila melanogaster*-ზე ჩაატარა და გენების დრეიფი აღწერა. მან ბუების 107 ექსპერიმენტული პოპულაცია აიღო. თითოეული პოპულაცია 8 მდედრისა და 8 მამრისგან შედგებოდა. ყველა ინდივიდი ორი ალელის მიმართ (*bw* და *bw<sup>75</sup>*) იყო ჰეტეროზიგოტული. ეს ალელები თვალის ფერზე აისახება, რომლის მიხედვით შესაძლებელი იყო სამივე გენოტიპის გარჩევა. აქედან გამომდინარე, *bw<sup>75</sup>*-ის საწყისი სიხშირე ყველა პოპულაციაში 0,5 იყო. მეცნიერმა თითოეული პოპულაცია 19 თაობის განმავლობაში გაამრავლა, თან შემთხვევით ირჩევდა ორივე სქესის 8 ბუმს და საჭმლით სავსე ჭურჭელში ათავსებდა (მაშასადამე, თითოეული თაობა 16 ბუმი × 2 გენის ასლი = 32 გენის ასლით იწყებდა არსებობას). პოპულაციებში *bw<sup>75</sup>*-ის სიხშირე სწრაფად გავრცელდა (სურ. 10.7). ერთი თაობის შემდეგ *bw<sup>75</sup>*-ის ასლების რაოდენობა 7-დან ( $q=7/32=0,22$ ) 22-მდე ( $q=0,69$ ) მერყეობდა. მე-19 თაობის შემდეგ 30-მა პოპულაციამ *bw<sup>75</sup>* ალელი დაკარგა, ხოლო 28 პოპულაცია ამ ალელის მიმართ ფიქსირებული გახდა. დაუფიქსირებულ პოპულაციებში ალელის სიხშირეები თანაბრად შუალედური იყო. ბურის მიერ მიღებული შედეგები გენების დრეიფის თეორიით პროგნოზირებულ შედეგებს დაემთხვა (იხ. სურ. 10.4)

მაკკომასმა და ბრაიანტმა (1990) ბუების (*Musca domestica*) ბუნებრივი პოპულაციისგან ოთხი ლაბორატორიული პოპულაცია მიიღეს. ყოველი პოპულაცია გამრავლდა ბოთლის ყელის 3 ვარიანტიდან: 1, 4, და 16 წყვილიდან. თითოეული პოპულაცია სწრაფად გაიზარდა დაახლოებით 1000 ბუმისგან შემდგარ წონასწორულ ზომამდე, ხოლო შემდეგ პოპულაციები ბოთლის ყელის თავდაპირველ ზომებამდე შეამცირეს. მეცნიერებმა ეს პროცედურა 5-ჯერ გაიმეორეს. ბოთლის ყელის მდგომარეობიდან გამოსვლის დროს, ყოველ ცალკე აღებულ შემთხვევაში, მკვლევარები ითვლიდნენ ალელის სიხშირეებს ყოველი პოპულაციის ოთხი პოლიმორფული ფერმენტის ლოკუსისთვის, რისთვისაც ელექტროფორეზი გამოიყენეს (იხ. მე-9 თავი). აღმოჩნდა, რომ საშუალო ჰეტეროზიგოტიზმი ( $\bar{H}$ ) ბოთლის ყელის თითოეული შემთხვევის შემდეგ მონოტონურად მცირდებოდა, და რაც უფრო მცირე იყო ბოთლის ყელის ზომა (საწყის გუნდში წყვილების რაოდენობა), მით უფრო სწრაფად ხდება ეს შემცირება. საბოლოოდ  $\bar{H}$  მნიშვნელობა გენების დრეიფის მათემატიკური თეორიით პროგნოზირებულ მნიშვნელობებს მიუახლოვდა.

**გუნდობრივი პოპულაციები.** როდესაც ბუნებრივი პოპულაციების გენეტიკურ თვისებებზე ვსაუბრობთ, არა

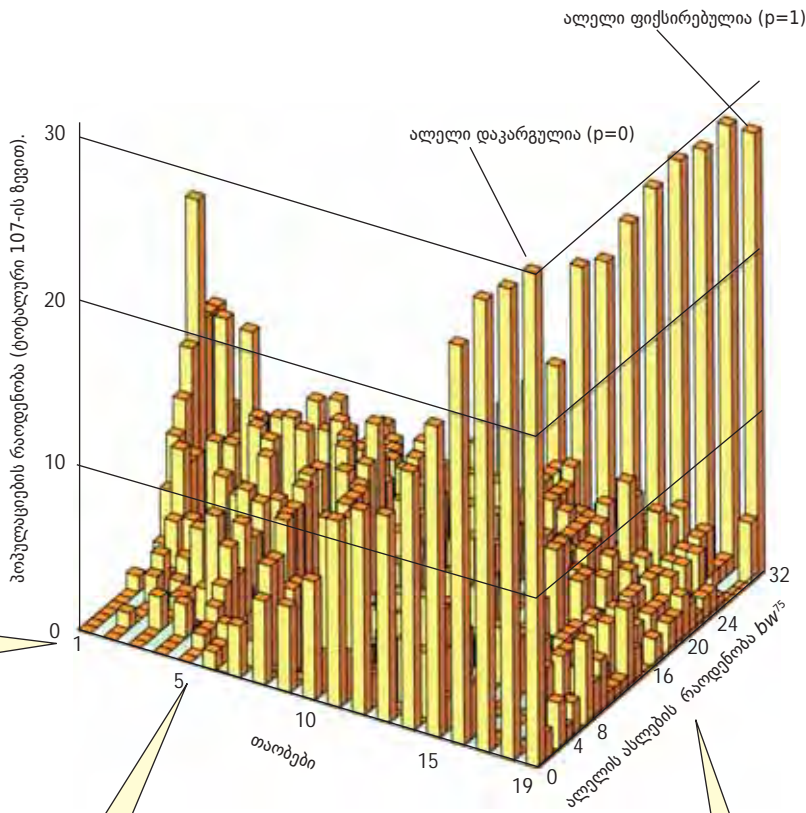




**სურ. 10.6.** ბოთლის ყელის გავლენა გარკვეული ზომის პოპულაციის გენეტიკურ ცვალებადობაზე. გამოილია ჰეტეროზიგოტიზმის მიხედვით. ჰეტეროზიგოტიზმი უფრო მცირდება, როცა დამფუძნებლების რაოდენობა მცირეა ( $N_0=2$ ) და არა ბევრი ( $N_0=10$ ; ზედა მრუდი), იგივე ხდება, როდესაც პოპულაციის ზრდის სიჩქარე დაბალია ( $r=0,1$ ; ქვედა მრუდი) და არა მაღალი ( $r=1$ ). საბოლოო ჯამში მუტაცია ახალ გენეტიკურ ცვალებადობას ხელს უწყობს და ჰეტეროზიგოტიზმი იზრდება. (After Nei et al. 1975.)

დამფუძნებლების რაოდენობა ( $N_0$ ) და პოპულაციის ზრდის სიჩქარე ( $r$ ) ერთად მოქმედებენ პოპულაციაში ჰეტეროზიგოტიზმის დონის შემცირებაზე ბოთლის ყელის გავლის შემდეგ.

გვაქვს ექსპერიმენტებზე დაფუძნებული მონაცემები და არც პოპულაციების ისტორიების შესახებ დეტალური ინფორმაცია. აქედან გამომდინარე, ჩვენ ევოლუციის მიზეზების გარაუდს (როგორცაა გენების დრეიფი ან ბუნებრივი გადარჩევა) სტრუქტურების ინტერპრეტაციის გზით ვცდილობთ. ასეთი გარაუდების გაკეთება მხოლოდ იმ თეორიების საფუძველზე შესაძლებელია, რომლებიც გვეუბნებიან, თუ რა სტრუქტურას უნდა ველოდოთ.



**სურ. 10.7.** გენების შემთხვევითი დრეიფი *Drosophila melanogaster*-ის 107 ექსპერიმენტულ პოპულაციაში. თითოეული პოპულაცია 16  $bw^{75}/bw$  ჰეტეროზიგოტით დაფუძნდა და ყოველ თაობაში 16 ბუბის (8 მდედრი და 8 მამრი) მეშვეობით გამრავალდა.  $bw^{75}$ -ის ასლების რაოდენობის სიხშირეების განაწილება წინა – უკანა მიმართულებით იკითხება, ხოლო შთამომავლობის თაობები მარცხნიდან მარჯვნივ იზრდება.  $bw^{75}$  ალელის რაოდენობა, რომელიც მშობელ პოპულაციაში 16 ასლით იწყება (ანუ სიხშირეა 0,5), თაობათა განმავლობაში 0-დან 32 ასლამდე თანაბრად ნაწილდება. საბოლოო ჯამში  $bw^{75}$  ალელი იკარგება (0 ასლი) ან ფიქსირდება (32 ასლი) (After Hartl and Clark 1989.)

1 თუმცა 107 პოპულაცია 16  $bw^{75}$  ალელით იწყებს არსებობას, პირველივე თაობის შემთხვევაში პოპულაციების ალელის სიხშირეები ცვალებადია.

2 პირველი პოპულაციები, რომლებმაც  $bw^{75}$  ალელი დაკარგეს, მე-6 თაობაში გვხვდება.

3 19 თაობის შემდეგ ალელის სიხშირეები ( $bw^{75}$  ალელის რაოდენობა) 0-სა და 1-ს (32 ასლს) შორის თანაბრად ნაწილდება და პოპულაციების რაოდენობის ზრდასთან ერთად იკარგება (0), ან ფიქსირდება (32).

თუ უფრო მნიშვნელოვანია ერთი ან სხვა რომელიმე მიზეზი.

ბუნებრივ პოპულაციებში არსებული მოლეკულურ-გენეტიკური ცვალებადობის სტრუქტურა ხშირად ისეთია, რომელიც მოსალოდნელი იქნებოდა, გენების დრეიფს ლოკუსებზე გავლენა რომ ქონოდა. მაგალითად, რობერტ სელანდერმა (1970) ცენტრალური ტეხასის ტერიტორიაზე ფართოდ გავრცელებული თავგების (*Mus musculus*) ორ ლოკუსზე არსებული ალოზომური ცვალებადობა შეისწავლა. მეცნიერი თვლიდა, რომ რადგან თავგები ახალ ბელელებში იშვიათად გადადიან და თუ გადადიან, მათ იქაური თავგები დევნიან, მაშინ თითოეულ ბელელში დამოუკიდებელი პოპულაცია ბინადრობს. სელანდერმა თითოეულ ბელელში მობინადრე პოპულაციების ზომა დაადგინა და აღმოაჩინა, რომ მცირე და დიდი პოპულაციების ალელების საშუალო სიხშირეები თანაბარია, მაგრამ ალელის სიხშირის ცვალებადობა მცირე ზომის პოპულაციებში მეტია, როგორც ეს ნეიტრალური, შემთხვევითი მუტაციის შემთხვევაში იყო მოსალოდნელი (ცხრილი 10.1).

ჩვენ ზოგჯერ შეგვიძლია დასკვნების სარწმუნოების გადამოწმება დამოუკიდებელი ინფორმაციის, კერძოდ ისტორიული მონაცემების საფუძველზე. მაგალითად, ჩრდილოეთის ზღვის სპილოს შემტხვევაში (*Mirounga angustirostris*; იხ. სურ. 10.5) ცვალებადობა ელექტროფორემის გზით დადგინდა. შედეგების შემოწმების შედეგად ფერმენტის მაკოდირებელ 24 ლოკუსზე ცვალებადობა არ გამოვლინდა (Bonnell and Selander 1974), რაც ძალიან გასაკვირია, ვინაიდან ბუნებრივი პოპულაციების უმეტესობა მკვეთრად პოლიმორფულია (იხ. მე-9 თავი). ამ სახეობის პოპულაციის ინდივიდების რაოდენობა დღეს 30000-ს აღწევს, თუმცა 1890-იან წლებში ის 20 ცალამდე შემცირდა გაჩაღებული ნადირობის შედეგად. სავარაუდოდ პოპულაციის ეფექტური ზომა კიდევ უფრო ნაკლები იყო, ვინაიდან დაწყვილებას მამრი ზღვის სპილოების 20%-ზე ნაკლები ახერხებს. გენების დრეიფით გამოწვეული მონომორფიზმის ჰიპოთეზას ისტორიული მონაცემები ადასტურებს.

პოპულაციებში, რომლებმაც ბოთლის ყელის ეფექტი განიცადეს, გენეტიკური ცვალებადობის შემცირებულ დონეს მნიშვნელოვანი შედეგები შეიძლება ჰქონდეს. ამის მაგალითია ჩრდილოეთის ზღვის სპილო. ვინაიდან საზიანო ალელების ფიქსირება სიცოცხლისუნარიანობას და გამრავლების უნარს ამცირებს, პოპულაციის გადაშენების რისკი იზრდება. ევროპული გველგესლების მცირე პოპულაციაში სიცოცხლისუნარიანობის შემცირება არის ნათესაური შეგვარებით გამოწვეული დეპრესიის მაგალითი, რომელიც მე-9 თავში უკვე აღვწერეთ. ზოგიერთ შემთხვევაში გენეტიკური ცვალებადობის შემცირება პოპულაციისთვის სასარგებლოა. მაგალითად, არგენტინული ჭიანჭველა (*Linepithema humile*) მშობლიურ ტერიტორიაზე საკმაოდ იშვიათია. არგენტინაში მობინადრე ჭიანჭველებს უხდებათ სხვა მრავალ სახეობებთან თანაარსებობა. მაგრამ როცა ადამიანმა იგი შემთხვევით გადაიყვანა სხვა ადგილას, მას გავრცელების კარგი უნარი აღმოაჩნდა. მაგალითად, არგენტინული ჭიანჭველა კალიფორნიაში ძალიან მრავალრიცხოვანია. მან ადგილობრივი ჭიანჭველების უმეტესობა განდევნა. მშობლიურ ტერიტორიაზე, ანუ არგენტინაში მობინადრე იგივე სახეობა მცირე კოლონიებს ქმნის და თავის ტერიტორიას თავისივე სახეობის სხვა კოლონიებისგან იცავს. კოლონიებს შორის არსებული გენეტიკური სხვაობა „კოლონიის სურნელის“ განსხვავებას იწვევს, რაც აგრესიულ დამოკიდებულებას განაპირობებს. კალიფორნიაში განსხვავებული მდგომარეობაა, რადგან არგენტინული ჭიანჭველების კოლონიები ერთიანდებიან და ძალიან დიდი ზომის, ფართოდ გავრცელებულ „სუპერკოლონიებს“ ქმნიან, რომლებიც რაოდენობრივი სიჭარბის გამო ჭიანჭველების სხვა სახეობებს სრულიად დევნიან. კალიფორნიული კოლონიები გენეტიკურად მსგავსია, რაც დამუქნებლების ეფექტით არის განპირობებული, რომელიც გენეტიკურ ცვალებადობას ამცირებს. აქედან გამომდინარე, კალიფორნიულ კოლონიებს განსხვავებული სუნი არა აქვთ, ერთმანეთის მიმართ აგრესიული არ არიან და სუპერკოლონიებად ერთიანდებიან (Tsutsui et al 2000; სურ. 10.8).

### მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორია

როლი, რომელიც ორგანიზმების მორფოლოგიური და სხვა ფენოტიპური თვისებების ევოლუციაში გენეტიკურმა დრეიფმა შეასრულა, დავის საგანს წარმოადგენს. ნათელია, რომ დნმ-ის და ცილების თანმიმდევრობების დონეზე მიმდინარე გენეტიკური დრეიფი ევოლუციის ძირითადი მიზეზია.

**ცხრილი 10.1. ორ ლოკუსზე მდებარე ალელების სიხშირე თავის პოპულაციის ზომასთან შედარებით**

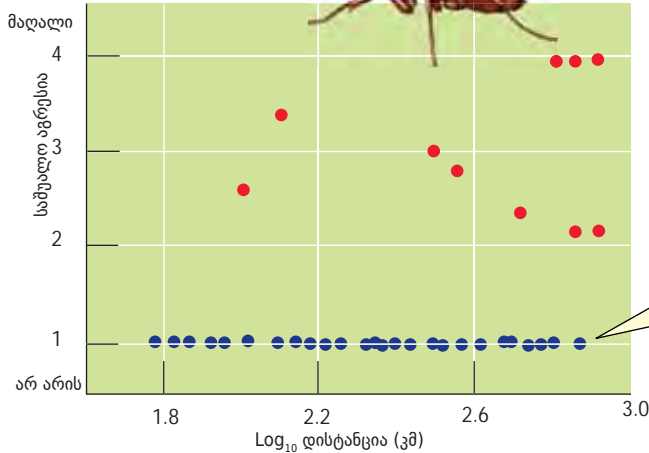
| პოპულაციის დადგენილი ზომა | ნიმუშად აღებული პოპულაციების რაოდენობა | ალელის საშუალო სიხშირე |       | ალელის სიხშირის ცვალებადობა <sup>a</sup> |        |
|---------------------------|--|------------------------|-------|--|--------|
|                           |  | Es-3b                  | Hbb   | Es-3b                                    | Hbb    |
| პატარა (საშუალოდ 10)      | 29                                     | 0,418                  | 0,849 | 0,0506                                   | 0,1883 |
| დიდი (საშუალოდ 200)       | 13                                     | 0,372                  | 0,843 | 0,0125                                   | 0,0083 |

Source: After Selander 1970

<sup>a</sup>ალელის სიხშირის ცვალებადობა პატარა პოპულაციებში მეტია.

30-იანი წლებიდან მოყოლებული 60-იან წლების შუამდე ევოლუციონისტიები ევოლუციის სინთეზური თეორიის ზეგავლენის ქვეშ იყვნენ. მათ სჯეროდათ, რომ ორგანიზმის წარმატებაზე თითქმის ყველა ალელს განსხვავებული ზეგავლენა აქვს. აქედან გამომდინარე, ალელების სიხშირეებზე

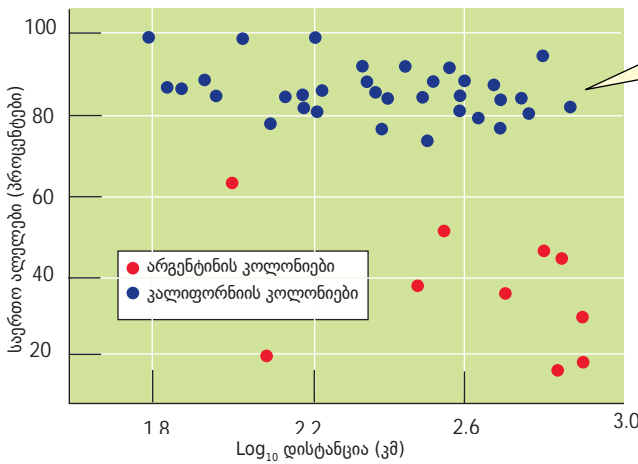
(ა) სახეობათაშიდა აგრესია



**სურ. 10.8.** არგენტინული ჭიანჭველების (*Linepithema humile*) აგრესიის და გენეტიკური მსგავსების დამოკიდებულება კოლონიებს შორის მანძილზე. (ა) ინტროდუცირებული კალიფორნიული პოპულაციის კოლონიებს შორის აგრესია თითქმის არ არსებობს. (ბ) კალიფორნიული კოლონიები გენეტიკურად უფრო მსგავსია, ვიდრე არგენტინის კოლონიები, ვინაიდან პოპულაცია გენეტიკურად ერთგვაროვანია (After Tsutsui et al. 2000.)

კალიფორნიულ კოლონიებს შორის სახეობათაშიდა აგრესია ნაკლებია...

(ბ) გენეტიკური მსგავსება



...და ისინი გენეტიკურად უფრო მსგავნი არიან, ვიდრე არგენტინული კოლონიები.

ძირითადად ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებს. ეს მოსაზრება ეფუძნებოდა იმ გენების კვლევებს, რომელთა მოქმედებას მორფოლოგიური ან ფიზიოლოგიური შედეგები მოჰყვება. 60-იან წლებში მდგომარეობა შეიცვალა და ჩამოყალიბდა თეორია, რომლის მიხედვით ევოლუცია სელექციურად ნეიტრალური ალელების შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფით არის გამოწვეული. 1966 წელს ლევონტინმა და ჰაბიმ დაამტკიცეს, რომ ფერმენტების ლოკუსების დიდი რაოდენობა პოლიმორფულია. მათი აზრით, ბუნებრივი გადარჩევა ასეთ დიდ გენეტიკურ ცვალებადობას ვერ შეინარჩუნებს, ამიტომ მისი დიდი ნაწილი სელექციურად ნეიტრალური უნდა იყოს. იმავე პერიოდში მოტოო კიმურამ (1968) მე-2 თავში აღწერილი ფილოგენეტიკური მეთოდით რამდენიმე ცილის ამინომჟავური თანმიმდევრობის ევოლუციის სიჩქარე გამოთვალა (იხ. სურ. 2.15). აღმოჩნდა, რომ სხვადასხვა გენეალოგიურ შტოებში კონკრეტული ცილა თანაბარი სიჩქარით იცვლება. მეცნიერის აზრით, ბუნებრივი გადარჩევის პირობებში ასეთი ერთგვაროვნება არ არის მოსალოდნელი, მაგრამ ასე იქნება, თუ მოლეკულურ დონეზე მიმდინარე ცვლილებების უმეტესობა მუტაციით და გენების დრეიფით არის განპირობებული. ამ და სხვა ავტორებმა (King and Jukes 1996) საფუძველი ჩაუყარეს დაგას მოლეკულური პოლიმორფიზმის და ევოლუციის შესახებ, რასაც „ნეიტრალისტურ-სელექციონისტური დავა“ ეწოდება. ეს დავა დღემდე არ არის დასრულებული. ამჟამად ყველა თანხმდება, რომ მოლეკულური ცვალებადობის და ევოლუციის რაღაც ნაწილი ნეიტრალურია (ანუ გენების დრეიფის - ნეიტრალური მუტაციის შედეგია), „სელექციონისტები“ თვლიან, რომ მოლეკულური ევოლუციური ცვლილებების მეტი წილი ბუნებრივი გადარჩევით არის გამოწვეული, “—•†□,†•—” კი თვლიან რომ ეს წილი არც ისე დიდია.

**მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორიის** თანახმად, დნმ-ის ან ცილის თანმიმდევრობებში მომხდარი მუტაციების მხოლოდ მცირე ნაწილია სასარგებლო და ფიქსირდება ბუნებრივი გადარჩევის მიერ. მუტაციების უმრავლესობა საშიანოა და ბუნებრივი გადარჩევა მათ გამოირიცხავს. ფიქსირებული მუტაციების დიდი წილი წარმატების მხვრივ ნეიტრალურია და მათი დაფიქსირება გენების დრეიფის საზრუნავია. აქედან გამომდინარე, მოლეკულურ დონეზე მიმდინარე გენეტიკური ცვალებადობის დიდი ნაწილი (დადგენი-



ლი ელექტროფორმით, თუ დნმ-ის სექვენირების შედეგად), სელექციურად ნეიტრალურია და ადაპტაციური მნიშვნელობა არა აქვს. უფრო მეტიც, ამ თეორიის თანახმად მოლეკულურ დონეზე მიმდინარე ევოლუციური ჩანაცვლებები მიახლოებით თანაბარი სიჩქარით ხდება. სახეობებს შორის თანმიმდევრობების განსხვავების ხარისხი შეიძლება მოლეკულურ საათად გამოდგეს, რაც სახეობების დივერგენციის დროის განსაზღვრის საშუალებას მოგვცემს (იხ. მე-2 თავი).

ნეიტრალური თეორია არ ამტკიცებს, რომ ორგანიზმის მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური ან ქცევითი თვისებები ყალიბდება შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფის შედეგად. ასეთი თვისებების უმეტესობა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია და ფუძე წყვილების ჩანაცვლებებს ეფუძნება. ნეიტრალისტების ამრით ეს ჩანაცვლებები დნმ-ის თანმიმდევრობის ცვლილების ძალიან მცირე ნაწილს შეადგენენ. გარდა ამისა, ნეიტრალური თეორია აღიარებს მრავალი მუტაციის საზიანობას. ისინი გამოირიცხებიან ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად. ასე, რომ მათი წვლილი ჩვენს მიერ აღნიშნულ ცვალებადობაში ძალიან მცირეა. ნეიტრალური თეორია აღიარებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებს ფუძე წყვილების ან ამინომჟავების ზოგიერთი განსხვავებების დონეზე. თუმცა ის თვლის, რომ მოლეკულურ დონეზე მომხდარი ცვალებადობის უმეტესი ნაწილი, იქნება ეს ცვალებადობა სახეობის ფარგლებში თუ სახეობებს შორის, წარმატებაზე თითქმის არ აისახება. ამ მოვლენის შესაძლო მიზეზია ის, რომ ფუძე წყვილების თანმიმდევრობებში არსებული სხვაობა არ ითარგმნება ცილების დონეზე არსებულ განსხვავებებში, ანდა ცილის ამინომჟავების თანმიმდევრობების დიდი ნაწილის ცვალებადობა ორგანიზმის ფიზიოლოგიაზე მცირედ აისახება.

### ნეიტრალური თეორიის წესები

დავუშვათ, მუტაცია გენში ერთი თაობის განმავლობაში და ერთ გამეტზე  $u$  თანაბარი სიხშირით ხდება. ამავე დროს მუტაციის საიტების დიდი რაოდენობის გამო ყოველი მუტაცია დნმ-ის (ან ალელის, ან ჰაპლოტიპის) ახალ თანმიმდევრობას ქმნის. ასეთი მუტაციების რაღაც ნაწილი ( $f_0$ ) ეფექტის მხრივ (ანუ ეფექტურად) ნეიტრალურია, ხოლო ნეიტრალური მუტაციების  $u_0 = f_0 u$ , სიხშირე მუტაციის ჯამურ  $u$  სიხშირეზე ნაკლებია. ეფექტის მხრივ (ეფექტურად) ნეიტრალური მუტაცია ნიშნავს, რომ მუტანტი ალელი სხვა ალელების სიცოცხლისუნარიანობაზე ან გამრავლების უნარზე (ანუ წარმატებაზე) გავლენის მხრივ იმდენად მსგავსია, რომ მისი სიხშირის ცვლილებას მხოლოდ გენების დრეიფი განაპირობებს და არა ბუნებრივი გადარჩევა (როგორც მე-12 თავში გამოჩნდება, მუტაცია წარმატებაზე ზოგჯერ მცირედ აისახება. ამ შემთხვევაში ბუნებრივი გადარჩევა და გენების დრეიფი ერთად მოქმედებს, თუმცა მცირე ზომის პოპულაციებში გენების დრეიფი უფრო ძლიერია, ამიტომ მუტანტი ალელის სიხშირის ცვლილება პოპულაციის სიმცირის შემთხვევაში მთლიანად გენების დრეიფით იქნება განპირობებული. მაშასადამე, როდესაც პოპულაცია მცირე ზომისაა კონკრეტული ალელი სხვა ალელთან შედარებით ეფექტურად ნეიტრალური შეიძლება იყოს, ხოლო დიდი ზომის პოპულაციის შემთხვევაში მდგომარეობა განსხვავებულია).

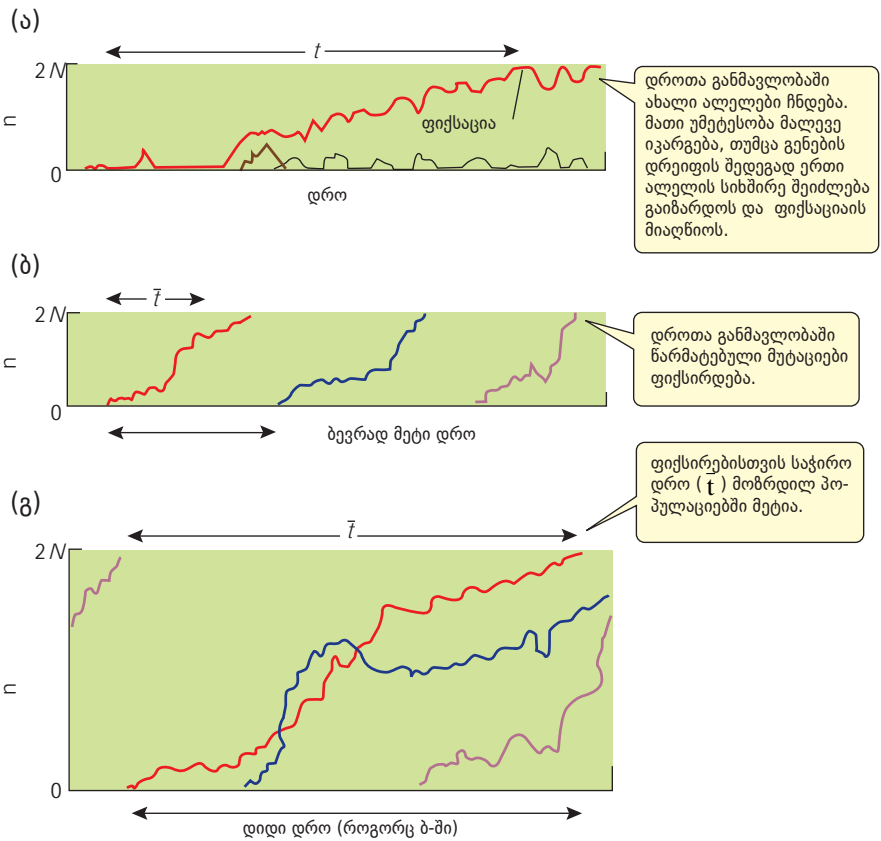
მუტაციის შედეგად ეფექტურად ნეიტრალური ალელების წარმოშობის  $u_0$  სიხშირე გენის ფუნქციაზე არის დამოკიდებული. თუ გენის მიერ კოდირებული ცილის ამინომჟავების დიდი ნაწილი არ შეიცვლება მათ მნიშვნელოვან ფუნქციაზე მოქმედების გარეშე (შეიძლება იმით, რომ ისინი მოქმედებენ იმ ცილის ფორმაზე, რომელიც დნმ-ს ებმის, ან სხვა ცილებზე), მაშინ გენში მომხდარი მუტაციების უმრავლესობა უფრო საზიანო იქნება, ვიდრე ნეიტრალური, ხოლო  $u_0$  სიხშირე მუტაციის ჯამურ  $u$  სიხშირეზე გაცილებით ნაკლები გახდება. ასეთ ლოკუსზე ამბობენ, რომ მას მრავალი ფუნქციონალური შემლუღვა აქვს. მეორე მხრივ, თუ ცილას ამინომჟავებში მომხდარი მრავალი ცვლილებების მიუხედავად ფუნქციონირება შეუძლია, მაშინ  $u_0$  მეტი იქნება. ჩვენ ვვარაუდობთ რომ დნმ-ის რეგიონებს შორის, რომლებიც ცილას აკოდირებენ ნეიტრალური მუტაციის სიხშირე უდიდესია კოდონის მესამე ფუძე წყვილის პოზიციებზე, ხოლო მეორე ფუძე წყვილის პოზიციებზე უმცირესია, რადგან ამ პოზიციებს ინფორმაციის ყველაზე დიდ ან მცირე სიჭარბე აქვთ (იხ. სურ. 8.2). ჩვენ ვთვლით, რომ დნმ-ის ისეთი თანმიმდევრობებისთვის, რომელთა ტრანსკრიფცია არ ხდება და რომლებმაც ცნობილი ფუნქცია არ გააჩნიათ (მაგალითად ინტრონები და ფსევდოგენები), შემლუღების რაოდენობა მცირეა ან საერთოდ არ არსებობს და მათში ნეიტრალური მუტაციის სიხშირე უდიდესია.

დავუშვათ, პოპულაციის ეფექტური ზომა არის  $N_e$ . ლოკუსზე მიმდინარე ნეიტრალური მუტაციის სიჩქარე კი ერთი თაობის განმავლობაში და ერთ გამეტზე არის  $u_0$  (სურ. 10.9). ახალი მუტაციების რაოდენობა საშუალოდ  $u_0 \times 2N_e$ , რადგან მუტაცია გენის  $2N_e$  ასლმა შეიძლება განიცადოს. გენების დრეიფის თეორიიდან გამომდინარე, გენების დრეიფის შედეგად ახალი მუტაციის ფიქსირების ალბათობა მისი  $p$  სიხშირის ანუ  $1/(2N_e)$ -ს ტოლია. მაშასადამე, ნეიტრალური მუტაციების რაოდენობა, რომლებიც ნებისმიერ თაობაში გაჩნდებიან და ოდესმე დაფიქსირდებიან იქნება:

$$2N_e u_0 \times 1/(2N_e) = u_0$$

ე.ი. საშუალოდ, ასეთი მუტაციების ფიქსირებას  $4N_e$  თაობა სჭირდება და ყოველ თაობაში თითქმის იგივე რაოდენობის ნეიტრალური მუტაციები უნდა დაფიქსირდეს. მუტაციების ფიქსირების სიხშირე თეორიულად მუდმივი სიდიდეა და ნეიტრალური მუტაციის სიხშირის ტოლია. სწორედ ეს არის მოლეკულური საათის თეორიული საფუძველი (იხ. მე-2 თავი). ყურადღება მიაქციეთ, რაც არ უნდა განსაცვიფრებელი იყოს, ჩანაცვლე-

**სურ. 10.9.** გენების დრეიფით გამოწვეული ევოლუცია. თითოეული გრაფიკი გვიჩვენებს N ინდივიდისგან (გენის 2N ასლით) შემდგარი დიპლოიდური პოპულაციისთვის მუტაციების ასლების რაოდენობის დროზე დამოკიდებულებას (n). (ა) ახალი მუტაციების უმეტესი ნაწილი წარმოქმნის შემდეგ მალევე ქრება, მაგრამ შემთხვევითი ალელის ფიქსაცია ძლიერდება გენეტიკური დრეიფის შედეგად. ასეთი ფიქსირებისთვის საჭირო საშუალო დრო არის t. (ბ) დიდი დროის განმავლობაში მომხდარი წარმატებული მუტაციები ამ ლოკუსზე ფიქსირდება. (გ) ფიქსირებისთვის საჭირო დრო მოზრდილ პოპულაციებში მცირეა. აქედან გამომდინარე, ასეთ პოპულაციებში ნეიტრალური ალელების რაოდენობა ნებისმიერ დროს მეთი იქნება (After Crow and Kimura 1970).



ბების სიხშირე პოპულაციის ზომამე დამოკიდებული არ არის - თითოეული მუტაცია უფრო ნელა მისწრაფის ფიქსირებისკენ, როდესაც პოპულაცია დიდი ზომისაა, მაგრამ ეს კომპენსირდება წარმოქმნილი მუტაციების დიდი რაოდენობით.

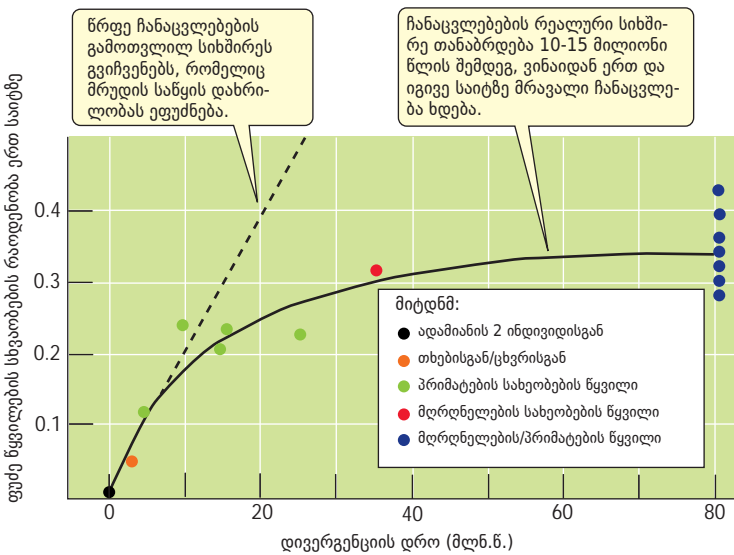
თუ ორი სახეობა საერთო წინაპრისგან t თაობის წინ განცალკევდა და ყოველ სახეობაში ერთი თაობის განმავლობაში  $\mu_0$  ჩანაცვლება მოხდა (საერთო წინაპრის ალელთან შეფარდებით), მაშინ ორი სახეობას შორის ფუძე წყვილების განსხვავებების რაოდენობა იქნება  $D=2\mu_0 t$ , რადგან თითოეულ გენეალოგიურ შტოში  $\mu_0 t$  რაოდენობის ჩანაცვლება გროვდება. თუ გასული თაობების რაოდენობა ვიცით (იხ. მე-8 თავის A ჩანართი), მაშინ ნეიტრალური მუტაციის სიხშირე გამოითვლება როგორც:

$$\mu_0 = D/2t$$

ეს ფორმულა გარკვეულ განმარტებას საჭიროებს. ზოგიერთი საიტზე ფუძე წყვილების ჩანაცვლება დიდი დროის განმავლობაში განმეორებით ხდება, მაგალითად A-დან C-ზე, შემდეგ კი C-დან T-ზე, ან სულაც ისევ A-ზე. აქედან გამომდინარე, სახეობებს შორის დადგენილი განსხვავებების რაოდენობა მომხდარი ჩანაცვლებების რაოდენობაზე ნაკლები იქნება. დივერგენციის შემდეგ გასული დროის ბრდასთან ერთად განსხვავებების რაოდენობა აღარ იზრდება. ეს ჩანს ძუძუმწოვრების სხვადასხვა ტაქსონების მიტოქონდრიული დნმ-ების ერთ ფუძე წყვილზე მოსული განსხვავებების რაოდენობიდან (სურ. 10.10; იხ. აგრეთვე სურ. 2.15).

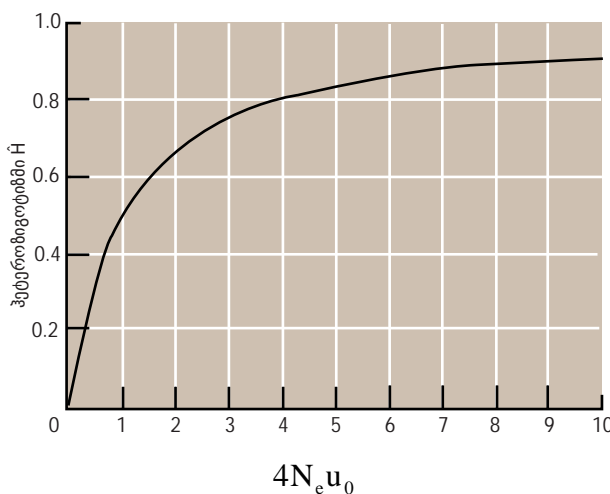
10.10 სურათზე გამოსახული თითოეული წერტილი ტაქსონების წყვილს წარმოადგენს, რომლისთვის საერთო წინაპრის ასაკი ნამარხების მეშვეობით არის გამოთვლილი. განსხვავებული ფუძე წყვილების რაოდენობა 5-10 მილიონი წლის განმავლობაში წრფივად იზრდება, ხოლო შემდეგ გათანაბრებას იწყებს. დაახლოებით 40 მილიონი წლის შემდეგ შეიმჩნევა მცირე შემდგომი დივერგენცია. ამის მიზეზი “ $\square \square - \square$ ,  $-\square \square -$ ” მიმანში მოხვედრაა, ანუ წარმატებული ჩანაცვლებებია. მრუდის წრფივი ნაწილიდან ადვილია მუტაციის სიხშირის გამოთვლა, თუ დავეშვებთ, რომ ფუძე წყვილების ყველა განსხვავება ნეიტრალურ ჩანაცვლებას წარმოადგენს (10.10 სურათზე მუტაციის სიხშირე მილიონი წლის განმავლობაში ერთ გენეალოგიურ შტოში და ფუძე წყვილზე დაახლოებით 0,01 არის, ანუ წელიწადში  $10^{-8}$ ). მრუდის გათანაბრებასთან ერთად მუტაციის სიხშირის გამოთვლა მხოლოდ მრავალი ჩანაცვლებისთვის შემოღებული შესწორებების მეშვეობით არის შესაძლებელი (Li 1997). პლატოზე გამოსული ტაქსონებიდან მიღებული მონაცემები არ გამოგვადგება ჩანაცვლებების სიხშირის გამოთვლაში.

პოპულაციაში ხდება ალელების ან ჰაპლოტიპების მიმოცვლა ანუ დინება (იხ. სურ. 10.8). როდესაც რომელიმე ალელი ფიქსირებულ მდგომარეობას უახლოვდება (საშუალოდ ყოველ 4N თაობაში ერთხელ), სხვა ალელები იკარგება, მაგრამ ახალი ნეიტრალური ალელები მუტაციის შედეგად მუდმივად ჩნდება. ზოგიერთი მათგანი მაშინვე იკარგება გენების დრეიფის შედეგად, ხოლო სხვების სიხშირე იზრდება და ისინი პოლიმორფულ მდგომარეობაში იქამდე წარჩენილებიან, სანამ დაფიქსირდებიან ან დაიკარგებიან. პოპულაციაში რამდენიმე ან მრავალი ალელის იდენტობა დროთა განმავლობაში იცვლება, მაგრამ ცვალებადობის დონე წონასწორობას აღწევს, როდესაც მუტაციის შედეგად ალელების წარმოქმნის დრო დაბალანსებულია იმ სიხშირით, რომლითაც ისინი გენების დრეიფის შედეგად იკარგებიან. ცვალებადობის ეს წონასწორობა დონე წარმოადგენილია ჰეტეროზიგოტების H სიხშირით. ის უფრო მაღალია დიდი პოპულაციებისთვის, ვიდრე პატარებისთვის. წონასწორობის პირობებში ის მათემატიკურად შეიძლება გამოვსახოთ:



**სურ. 10.10.** ერთ საიტზე ფუძე წყვილების განსხვავებების რაოდენობის დამოკიდებულება ძუძუმწოვრების ტაქსონების წყვილის მიტოქონდრიული დნმ-ების საერთო წინაპრისგან გამოყოფის შემდეგ გასულ დროზე (After Brown et al. 1979).

**სურ. 10.11.** ლოკუსზე არსებული ჰეტერომიგოტიზმის წონასწორული დონე იზრდება, როგორც პოპულაციის რეალური ზომის ( $N_e$ ) და ნეიტრალური მუტაციის სიხშირის ( $\mu$ ) ნამრავლის ფუნქცია (After Hartl and Clark 1989.)



$$H = \frac{4N_e\mu}{4N_e\mu + 1}$$

(სურ. 10.11). მაგალითად, თუ ალოზიმებისთვის მუტაციის სიხშირე გამეტებზე  $10^{-6}$ -ია (Voelker et al. 1980), და ეფექტური პოპულაციის ზომა - რაოდენობა  $N_e = 1000$ , ჰეტერომიგოტიზმის წონასწორული სიხშირე 0,004 უნდა იყოს. ხოლო თუ  $N_e$  არის 250000-ი, მაშინ წონასწორული სიხშირე 0,5 იქნება.

**სახეობის ფარგლებში და სახეობებს შორის არსებული ცვალებადობა**

ნეიტრალური თეორიის თანახმად, დროთა განმავლობაში ალელელების ჩანაცვლებების სიხშირე და ჰეტერომიგოტიზმის წონასწორული დონე ნეიტრალური მუტაციების  $\mu$  სიხშირის პროპორციული ხდება. თუ შემდეგებში ან რაიმე სხვა ფაქტორებში განსხვავებების გამო სხვადასხვა ტიპის დნმ-ის თანმიმდევრობების ნეიტრალური მუტაციების ან ფუძე წყვილების საიტების ნეიტრალური მუტაციების სიხშირე განსხვავებულია, მაშინ ის თანმიმდევრობები ან საიტები, რომლებიც უფრო განსხვავდებიან

ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს შორის, სახეობების ფარგლებშიც ცვალებადობის უფრო მაღალ დონეს უნდა ამაყვანებდნენ. ეს ნიშნავს, რომ ლოკუსზე არსებულ ჰეტერომიგოტიზმს და მისი ევოლუციის სიჩქარეს შორის დადებითი კავშირი უნდა არსებობდეს.

ჯონ მაკდონალდმა და მარტინ კრეიტმანმა (1991) მოყვანილი წესი *Adh* (ალკოჰოლ დეჰიდროგენაზის) გენის (იხ. სურ. 9.14) მაკოდირებელი რეგიონის დნმ-ის თანმიმდევრობების 6-დან 120-მდე ასლის ანალიზისთვის გამოიყენეს. კვლევა *Drosophila*-ს ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სამ სახეობაზე ჩატარდა. პოლიმორფული საიტები (განსხვავებები სახეობის შიგნით) და ჩანაცვლებები (სახეობებს შორის არსებული განსხვავებები) კლასიფიცირდა, როგორც სინონიმური, ან არასინონიმური (ამინომჟავების შეცვლის). თუ ჩანაცვლებებით გამოწვეული ცვლილებებისთვის ნეიტრალური მუტაციის სიხშირე  $\mu_n$  არის, ხოლო სინონიმური ცვლილებებისთვის -  $\mu_s$ , მაშინ ნეიტრალური თეორიის თანახმად, სინონიმური განსხვავებებით გამოწვეული ჩანაცვლების სიხშირე როგორც პოლიმორფიზმისთვის ისე ჩანაცვლებებისთვის  $\mu_n:\mu_s$  უნდა იყოს, თუ ჩანაცვლებების ცვლილება მხოლოდ გენების დრეიფით არის გამოწვეული. მონაცემები (ცხრილი 10.2) ადასტურებს, რომ სახეობების განმასხვავებელი პოლიმორფიზმების მხოლოდ 5% (მაგრამ ჩანაცვლებების 29%), ჩანაცვლებით გამოწვეული ცვლილებებია. მაკდონალდის და კრეიტმანის ამრით, ასეთი შედეგი ჩამნაცვლებელი ამინომჟავების ჩანაცვლებების ევოლუციის ადაპტაციური პროცესის მაჩვენებელია, რომელიც ბუნებრივი გადარჩევით იმართება. თუ განახლებული (არასინონიმური) ჩანაცვლებების უმეტესობა სასარგებლოა და არა ნეიტრალური, მაშინ მათი სიხშირე გაიზრდება და უფრო სწრაფად დაფიქსირდება, ვიდრე გენების დრეიფის შემთხვევაში. აქედან გამომდინარე, ამინომჟავური ჩანაცვლებები (არასინონიმური ცვლილებები) პოლიმორფულ მდგომარეობაში უფრო ნაკლებ დროს გაატარებს, ვიდრე სელექციურად ნეიტრალური სინონიმური ცვლილებები და ამიტომ სახეობებში პოლიმორფულ ცვალებადობაზეც ნაკლებად აისახება.

**ადასტურებს თუ არა სახეობათა შედარება ნეიტრალურ თეორიას?**

მსკელობიდან, რომელიც მიმდინარეობდა ფილოგენეტიკური კვლევის დროს მოლეკულური მონაცემების გამოყენების შესახებ (იხ. მე-2 თავი) გაიხსენეთ, რომ ნუკლეოტიდების ან ამინომჟავების ჩანაცვლებების სიხშირე სახეობებს შორის თანმიმდევრობების განსხვავებების რაოდენობიდან შეიძლება ორი მეთოდით გამოითვალოს. პიველი: აბსოლუტური სიხშირე შეიძლება გამოითვალოს საერთო წინაპრისგან ორი ან მეტი ტაქსონის განცალკევების შემდეგ გასული დროის საფუძველზე (იხ. სურ. 2.13). მეორე: სხვადასხვა გენეალოგიური შტოების ევოლუციის ფარდობითი სიჩქარე იმ სხვაობის რაოდენობიდან გამოითვლება, რომლებიც (გარეგუფთან შედარებით) მონოფილეტური ჯგუფის ყოველ წევრში დაგროვდა. (იხ. სურ. 2.14).

დნმ-ის სეკვენირება მოლეკულური ევოლუციის სიჩქარის შესახებ ბევრ ინფორმაციას გვაძლევს. მიღებული ინფორმაცია ადასტურებს, რომ დნმ-ის თანმიმდევრობების მეტი წილის ევოლუცია ნეიტრალურია. პირველი: სინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირე არასინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირეს აღემატება, ამაა ადასტურებს ადამიანის და მღრღნელების სხვადასხვა გენების შედარება (ცხრილი 10.3). ეს ნიშნავს, რომ ყველაზე ხშირად ჩანაცვლებები კოდონებში, მესამე ფუძის პოზიციებზე ხდება, ყველაზე იშვიათად კი მეორე ფუძის პოზიციებზე. მეორე: ჩანაცვლებების სიხშირე უფრო დიდია ინტრონებში



და ფსევდოგენებში (არაფუნქციონალურ გენებში, რომლებიც თანმიმდევრობების მიხედვით ფუნქციონალურ გენებს შეესაბამებიან), ვიდრე იგივე გენში (სურათი 10.12). მესამე: ზოგიერთი გენი, მაგალითად ჰისტონის გენი, სხვა გენებთან შედარებით გაცილებით ნელა იცვლება (ცხრილი 10.3). ითვლება, რომ ნელა განვითარებად გენებს მკაცრად ზღუდავს მათი მუსტი ფუნქცია. ამ მოვლენის საუკეთესო მაგალითია პეპტიდის ჰორმონის ინსულინი. ეს ნივთიერება პროინსულინის ჯაჭვის ორი სეგმენტის სპლაისინგის (შერწყმის) შედეგად წარმოიქმნება, ხოლო მესამე სეგმენტი (C პეპტიდი) გამოიყოფა, და თუ არ ჩავთვლით ინსულინის მზა ჯაჭვის ფორმირებას, სხვა ფუნქციას არ ასრულებს. ძუძუმწოვრებში ამინომჟავური ჩანაცვლებების სიხშირე C პეპტიდის ლოკუსზე 6-ჯერ მეტია, ვიდრე ლოკუსებზე, რომლებიც აკოდირებენ პროინსულინის სხვა ნაწილებს (Kimura 1983). ეს ყველაფერი ადასტურებს, რომ ევოლუციის სიჩქარე მეტად დნმ-ის ისეთ პოზიციებზე, რომელთა ცვლილების შემთხვევაში ეს ცვლილება ყველაზე ნაკლებად აისახება ფუნქციაზე, ანუ ორგანიზმის წარმატებაზე. ასეთი დასკვნა ნეიტრალური თეორიის სისწორეს ადასტურებს.

ნეიტრალური თეორიის პროგნოზის (ფილოგენეტიკურ გენეალოგიურ შტოებში თანმიმდევრობების ევოლუციის სიჩქარის მუდმივობის) დადასტურება უფრო საეჭვოა: - ზოგი სიჩქარე მუდმივია, ხოლო სხვა ცვალებადია. მაგალითად, მღრღნელებისკენ პრიმატებისკენ, და წყვილჩლიქოსნებისკენ მიმავალ ევოლუციურ შტოებში სინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირე (მაგ, ღორი და ცხვარი) თითქმის თანაბარია. ამას ფარდობითი სიჩქარის ტესტი ადასტურებს (სურ. 10.13ა). სამაგიეროდ არასინონიმური ჩანაცვლებები პრიმატებში უფრო მცირე სიხშირით მიმდინარეობს, ვიდრე ორ სხვა რიგში. მღრღნელები, კი ამ მხრივ ყველაზე მაღალ სიჩქარეს ავლენენ (სურ. 10.13ბ). სინონიმური ჩანაცვლებების, რომლებიც სავარაუდოდ ნეიტრალურები არიან, მუდმივი სიხშირე ნიშნავს, რომ მუტაციის ჯამური სიხშირე ( $\mu$ ) ამ გენეალოგიურ შტოებში დროის ერთეულში არ იცვლება. თუ ეს ასეა, მაშინ მღრღნელებში მიმდინარე არასინონიმური ჩანაცვლებების მაღალი სიხშირე სასარგებლო მუტაციების დადებითი გადარჩევით ან პოპულაციის უფრო მცირე ეფექტური ზომით არის გამოწვეული, რაც ოდნავ საშიანო მუტაციების ეფექტს ნეიტრალურს ხდის. ეს შემთხვევა მაღალი რანგის ტაქსონების თანმიმდევრობების ევოლუციის განსხვავებული სიჩქარის ერთ-ერთი მაგალითია. მაგალითად, კუბში მიტოქონდრიული დნმ-ის თანმიმდევრობები უფრო ნელა განიცდიდა ევოლუციას, ვიდრე სხვა ხერხემლიანებში (Evaize et al. 1992). თანმიმდევრობების ევოლუციის სიჩქარის ცვალებადობის მიზეზები დღემდე სრულად არ არის შესწავლილი.

**ცხრილი 10.2. არასინონიმური და სინონიმური ჩანაცვლებები და პოლიმორფიზმები *Drosophila*-ს სამ სახეობაში და სახეობებს შორის<sup>a</sup>**

|                      | პოლიმორფიზმები | ჩანაცვლებები |
|----------------------|----------------|--------------|
| არასინონიმური        | 2              | 7            |
| სინონიმური           | 42             | 17           |
| ჩანაცვლების პროცენტი | 4,5            | 29,2         |

Source: Data from McDonald and Kreitman 1991

<sup>a</sup> *D. melanogaster*, *D. simulans* და *D. yakuba*

**გენების მიმოცვლა და გენების დრეიფი**

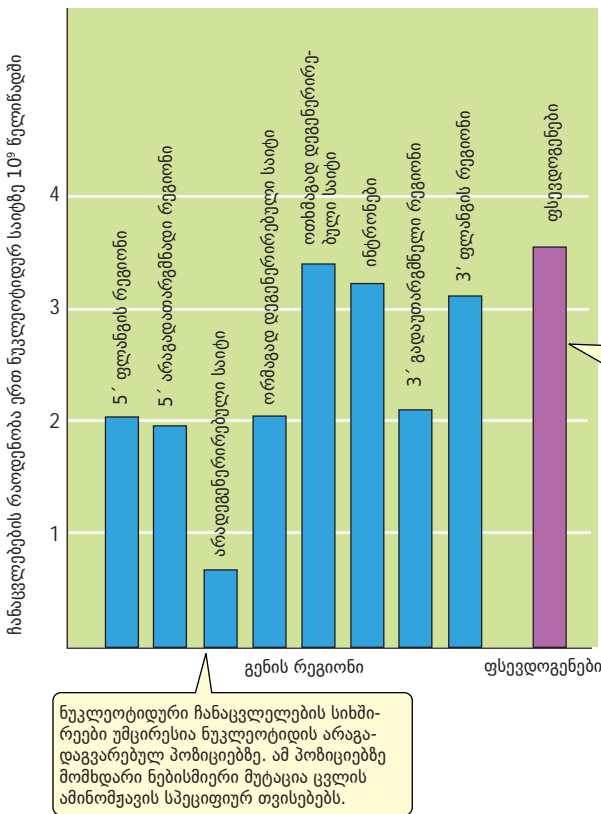
პოპულაციებს შორის ალელის სიხშირის ცვალებადობა  $F_{ST}$  სიდიდით იზომება (იხ. მე-9 თავი). სიჩქარე, რომლითაც პოპულაცია მოძრაობს ერთი ან მეორე ალელის ფიქსაციისკენ პოპულაციის ეფექტური  $N_e$  (ან სიმარტივისთვის  $N$ ) ზომის უკუპროპორციულია. ფიქსირებისკენ მოძრაობას სხვა პოპულაციებიდან გენების დინება (სხვა პოპულაციებთან გენების მიმოცვლა) აბალანსებს. გენების მიმოცვლის სიხშირე  $m$  სიმბოლოთი აღინიშნება. აღწერილი ფაქტორები აღწევენ ბალანსს ანუ წონასწორობას, რომლის დროს ფიქსირების ინდექსის ( $F_{ST}$ ) მიახლოებითი მნიშვნელობაა:

**ცხრილი 10.3. სინონიმური და არასინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირეები ცილის მკოდირებელ გენებში. მონაცემები ადამიანების და მღრღნელების რამდენიმე სახეობის დივერგენციას ეფუძნება.**

| გენი                                  | შედარებული ფუძე წყვილების რაოდენობა | არასინონიმური სიხშირე <sup>a</sup> | სინონიმური სიხშირე <sup>a</sup> |
|---------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| ჰისტონი 3                             | 135                                 | 0,00±0,00                          | 4,52±0,87                       |
| ჰისტონი 4                             | 102                                 | 0,00±0,00                          | 3,94±0,81                       |
| რიბოსომული ცილა S17                   | 134                                 | 0,06±0,04                          | 2,69±0,53                       |
| აქტინი a                              | 376                                 | 0,01±0,04                          | 2,92±0,34                       |
| ინსულინი                              | 51                                  | 0,20±0,10                          | 3,03±1,02                       |
| ინსულინის C პეპტიდი                   | 31                                  | 1,07±0,37                          | 4,78±2,14                       |
| (-გლობინი                             | 141                                 | 0,56±0,11                          | 4,38±0,77                       |
| (-გლობინი                             | 146                                 | 0,78±0,14                          | 2,58±0,49                       |
| იმუნოგლობინი k                        | 106                                 | 2,03±0,30                          | 5,56±1,18                       |
| ინტერფერონი g                         | 136                                 | 3,06±0,37                          | 5,50±1,45                       |
| გლიცერალდეჰიდი-3-ფოსფატ დეჰიდროგენაზა | 332                                 | 0,20±0,04                          | 2,30±0,30                       |
| ლაქტატ დეჰიდრო-გენაზა A               | 331                                 | 0,19±0,04                          | 4,06±0,49                       |

Source: from Li 1997

<sup>a</sup> სიხშირე არის ჩანაცვლებების რაოდენობა, რომელიც მოდის ერთ ფუძე წყვილზე  $10^3$  ნელში. ადამიანების და მღრღნელების დივერგენციის დროდ მიჩნეულია 80 მილიონი წელი ( $8 \times 10^7$ ). ყურადღება მიექცევა, რომ არასინონიმური სიხშირე გაცილებით უფრო ცვალებადია, ვიდრე სინონიმური სიხშირე.



სურ. 10.12. გენების სხვადასხვა ნაწილებში და ფსევდოგენებში მიმდინარე ჩანაცვლებების საშუალო სიხშირეები. მონაცემები მიღებულია ადამიანის და მღრღნელების შედარების შედეგად. ამ კლასებს შორის მოლეკულური ევოლუციის სიჩქარეების განსხვავება ადასტურებს ნეიტრალური თეორიის სისწორეს. ნუკლეოტიდური პოზიციები არ დეგრადირებს, თუ არც ერთი მუტაცია არ იქნება სინონიმური. პოზიციები ორგანოს დეგრადირებულია, როცა ერთი ნუკლეოტიდი სინონიმურია და ოთხბის გადაგვარებულია და როცა დანარჩენი სამი ნუკლეოტიდიდან ერთ-ერთის მუტაცია სინონიმურია (იხ. სურ. 8.2). (After Li 1997).

$$F_{ST} = \frac{1}{4Nm + 1}$$

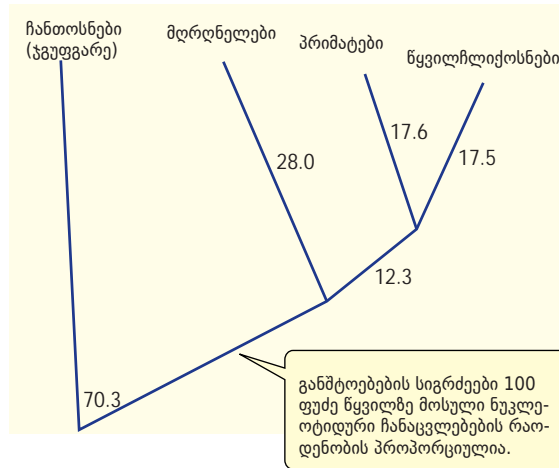
Nm სიდიდე ერთი თაობის განმავლობაში შემოსული იმიგრანტების რაოდენობაა. თუ  $m=1/(N)$  (ანუ ერთი თაობის განმავლობაში და ერთ პოპულაციაზე მხოლოდ ერთი შეჭვარებადი ინდივიდია იმიგრანტი), მაშინ  $Nm=1$  და  $F_{ST}=0,2$ . ეს ნიშნავს, რომ გენების მცირე დინების შედეგად კი ყველა დემის ალელის სიხშირე საკმაოდ მსგავსია და ჰეტეროზიგოტიზმი მაღალი რჩება. თუ მეომთ მოყვანილ ფორმულას ასე გადავწერთ:

$$Nm = \frac{(1/F_{ST}) - 1}{4}$$

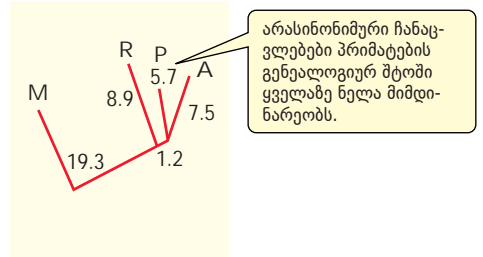
მაშინ ბუნებრივ პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლის სიხშირეს ირიბად დავადგენთ, რადგან  $F_{ST}$ -ის გამოთვლა შესაძლებელია ალელის სიხშირეების ცვალებადობის მეშვეობით. ასეთი ირიბი დადგენა მე-9 თავში აღწერილ პირდაპირი დადგენის მეთოდებზე უკეთესია, რადგან პირდაპირი დაკვირვება, როგორც წესი, ვერ ავლენს დიდ მანძილებზე მიმდინარე მიგრაციას, გენების მასობრივი მიმოცვლის ეპიზოდებს და პოპულაციის გადაშენების ან რეკოლონიზაციის იშვიათ პროცესებს (Slatkin 1985).

არაგადათარგმნადი საიტი ორმაგად დეინერეზული საიტი 3'

(ა) სინონიმური ჩანაცვლებები



(ბ) არასინონიმური ჩანაცვლებები



სურ. 10.13. თანმიმდევრობების ევოლუციის სიჩქარეების მუდმივობა და არამუდმივობა. ჩანათონებს (M), მღრღნელებს (R), პრიმატებს (P) და წვეილჩლიქიანებს (A) შორის 14 ბირთვულ გენში ნუკლეოტიდური ჩანაცვლებების რაოდენობა წარმოდგენილია განმტოვების სიგრძით, რომელიც 100 ფუძე წვეილზე მოსული ჩანაცვლებების რაოდენობის პროპორციულია. (ა) მღრღნელების გენეალოგიურ შტოში არსებული სინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირე (28) არ არის მეტი, ვიდრე პრიმატებამდე (12,3+17,6=29,9) და წვეილჩლიქიანებამდე (12,3+17,5=29,8) მიმავალ გენეალოგიურ შტოებში არსებული სინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირე. (ბ) არასინონიმური ჩანაცვლებები მღრღნელებში უფრო სწრაფად (8,9) მიმდინარეობს, ვიდრე მღრღნელების და პრიმატების ერთობლივი წინაპრის შტოდან თანამედროვე პრიმატებამდე მიმავალ შტოში (1,2+5,7=6,9). პრიმატებში სიხშირე უფრო ნაკლებია (5,7), ვიდრე წვეილჩლიქოსნებში (7,5). ორივე დიაგრამაზე ჩანათონები გარეგუფია. ამ განმტოვებაში მიმდინარე ჩანაცვლებებს ვერ განვასხვავებთ ჩანაცვლებებისგან, რომლებიც მიმდინარეობდა ჩანათონებისკენ და პლაცენტარული ძუძუმწოვრებისკენ მიმავალ შტოში (After Eastale and Collet 1994).

უნდა დავეუშვათ, რომ ალელები, რომლებსაც  $F_{ST}$ -ს ვითვლით სელექციურად ნეიტრალურია ( $F_{ST}$  გენების მიმოცვლის შემცირებულ სიდიდეს მოგვცემს, როდესაც ბუნებრივი გადარჩევა სხვადასხვა ტერიტორიებზე სხვადასხვა ალელებს ანიჭებს უპირატესობას, ხოლო თუ გადარჩევა ყველგან ერთი და იგივე ალელს არჩევს, მაშინ  $F_{ST}$  მნიშვნელობა რეალურზე მეტი იქნება). გენების დრეიფი და გენების მიმოცვლა ყველა ლოკუსზე ერთნაირად აისახება, ხოლო ბუნებრივი გადარჩევა სხვადასხვა ლოკუსებზე მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებელ გეგავლენას ახდენს. აქედან გამომდინარე, თუ პოლიმორფული ლოკუსებიდან თითოეული  $F_{ST}$ -ს დაახლოებით ერთ მნიშვნელობას გვაძლევს, მაშინ გადარჩევა სავარაუდოდ ძლიერი არ არის. აგრეთვე უნდა დავეუშვათ, რომ ალელის სიხშირეებმა გენების მიმოცვლას და გენების დრეიფს შორის წონასწორობას მიაღწია. ეს პირობა არ სრულდება, როდესაც (ნიმუშად აღებული) ტერიტორიები ახლახანს კოლონიზირებული და პოპულაციებმა გენების დრეიფის შედეგად დიფერენცირება ვერ მოასწრეს. პოპულაციების გენეტიკური მსგავსება გენების მიმოცვლის გადაჭარბებულ სიხშირეს მოგვცემს.

ამერიკული ტომრიანი ვირთხა (*Thomomys bottae*) სოროების მთხრელი მდრღნელია. ზედაპირზე იგი იშვიათად ამოღეს. ამ სახეობას შეფერილობისა და სხვა მორფოლოგიური თვისებების ლოკალიზებული ცვალებადობა ახასიათებს. ამიტომ ტაქსონომისტებმა ამ სახეობის 150-ზე მეტი ქვესახეობა აღწერეს. უფრო მეტიც, ლოკალური პოპულაციები ქრომოსომების კონფიგურაციის მხრივ ჩვენთვის ცნობილი ძუძუმწოვრების ნებისმიერ სახეობაზე მეტად განსხვავდებიან. ასეთი გეოგრაფიული ცვალებადობა მიუთითებს, რომ გენების მიმოცვლა ნელი სიხშირით მიმდინარეობს. მეცნიერებმა 50 ადგილიდან (აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთი და მექსიკა) ტომრიანი ვირთხის 825 ნიმუშის პოლიმორფული ფერმენტის 21 ლოკუსი გამოიკვლიეს და ექსტრემალური გეოგრაფიული დიფერენციაცია აღმოაჩინეს (სურ. 10.14). 50-ვე პოპულაციას შორის საშუალო  $F_{ST}$  აღმოჩნდა 0,412 - ( $Nm=0,36$ ), ხოლო არიმონაში იგივე სიდიდე 0,198 იყო - ( $Nm=1,01$ ). გენეტიკურად ყველაზე განსხვავებული პოპულაციები გეოგრაფიულად იყვნენ დაშორებულები, ან მათ საცხოვრებლად უვარგისი არეალი ყოფდა. ორივე ფაქტორი გენების მიმოცვლას ამცირებს. მიუხედავად ამისა, ერთმანეთის ახლოს მცხოვრები პოპულაციებიც კი მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდნენ (Patton and Yang 1977).

**გენების ხეობი და პოპულაციის ისტორია**

წიგნის მე-10 თავში, გენების დრეიფის პრინციპის აღწერისას ვთქვით, რომ ვინაიდან პოპულაციის გენების გენეალოგიური შტოები დროთა განმავლობაში გადაშენდება, გენის ყველა თანამედროვე ასლი წარსულში არსებული გენის ერთი ასლისგან იღებს სათავეს. პოპულაციათა გენების გენეალოგიური ისტორია კოალესცენტური (შეერთების) თეორიის საფუძველია. ეს თეორია იყენებს დნმ-ის თანმიმდევრობების მონაცემებს, და მის საფუძველზე ვირებთ ჰიპოთეზებს სახეობათა პოპულაციების სტრუქტურას და ეფექტური ზომის ( $N_e$ ) შესახებ (Hudson 1990). გაიხსენეთ, რომ თუ შეჭარბებული ინდივიდების რაოდენობა დროში იცვლება,  $N_e$  დაახლოებით საშუალო ჰარმონიულის ტოლია, რაც გაცილებით ახლოსაა პოპულაციის არსებობის განმავლობაში არსებულ მინიმალურ რიცხვთან, ვიდრე საშუალო არითმეტიკულთან. თუ პოპულაცია სწრაფად გაიზარდა ისტორიულად მცირე ზომიდან და მის ოდესღაც არსებულ დიდ ზომას დაუბრუნდა, მაშინ  $N_e$  უკანასკნელ ზომასთან არის მიახლოებული და მისი გამოთვლა კოალესცენტური თეორიის დახმარებით ხდება.

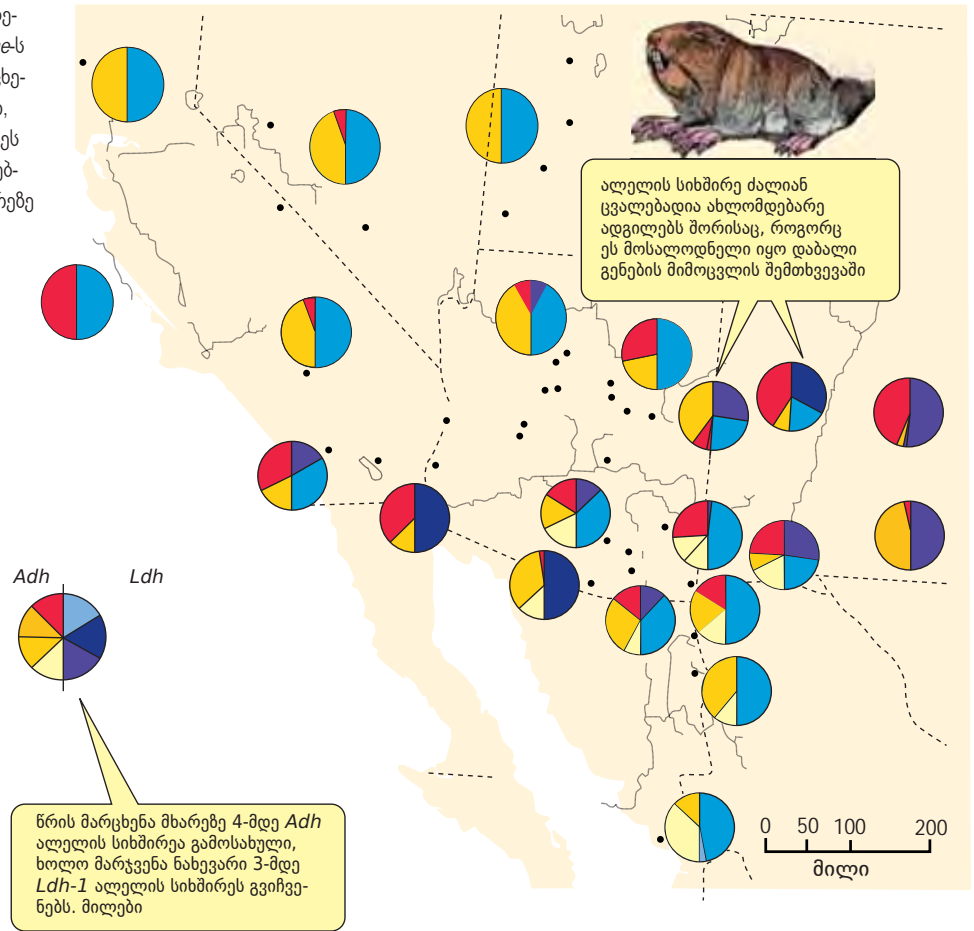
რაც უფრო მცირეა პოპულაციის რეალური ზომა ( $N_e$ ), მით უფრო სწრაფად მიმდინარეობს გენების დრეიფი. ამიტომ დიდი პოპულაციების გენების ასლებთან შედარებით, პატარა პოპულაციის გენების ასლები შედარებით თანამედროვე საერთო წინაპრისგან იღებენ სათავეს (შეადარეთ 10.15 სურათის (ა) და (ბ) ნაწილები). აქედან გამომდინარე, წარსულში თუ ჩავიხედავთ, აღმოჩნდება, რომ დიდი პოპულაციის გენებს საერთო წინაპართან გაერთიანებისთვის მეტი დრო სჭირდება. მათემატიკური მოდელები ადასტურებს, რომ  $N_e$  ინდივიდისგან შემდგარ ჰაპლოიდურ პოპულაციებში გენის ყველა ასლის ( $t_{CA}$ ) საერთო წინაპართან დაბრუნების საშუალო დრო  $2N_e$  თაობაა, ხოლო დიპლოიდურ პოპულაციაში იგივე დროა  $t_{CA}=4N_e$  თაობა. დიპლოიდურ პოპულაციაში გენების ასლების შემთხვევითი წყვილის საერთო წინაპარი  $2N_e$  თაობის წინ წარმოიშვა (მიტოქონდრიული გენებისთვის, რომლებიც მხოლოდ ჰაპლოიდურ მდგომარეობაში არიან და მხოლოდ მდედრების დახმარებით გადადიან  $t_{CA}=N_e$  თაობა)

თუ ორი, შემთხვევითად აღებული გენის ასლის საერთო წინაპარი  $t$  თაობის წინ წარმოიქმნა და თითოეული გენეალოგიური შტო ერთი თაობის განმავლობაში საშუალოდ  $\mu$  მუტაციას განიცდის, მაშინ ყოველი ასლი საერთო წინაპრის შემდეგ განვილი დროში  $\mu t$  მუტაციას დააგროვებს. აქედან გამომდინარე, ამ გენეალოგიურ შტოებს შორის განსხვავებული ფუძე წყვილების რაოდენობა ( $\pi$ )  $2\mu t$  იქნება, ვინაიდან გვაქვს გენის ორი გენეალოგიური შტო ანუ  $t=2N_e$ ,  $\pi=4N_e\mu$ . ჩვენ ველოდებით, რომ გენის ასლებს შორის ფუძე წყვილების სხვაობების საშუალო რაოდენობა მომრდილ პოპულაციებში მეტი იქნება, ვიდრე პატარა პოპულაციებში (10.15 სურათზე გენების ხეებზე არსებული ეს განსხვავება შტოების ერთი ნაწილები და მუტაციებს ასახავს). როდესაც ფუძე წყვილზე მოსული მუტაციის სიხშირე ( $\mu$ ) ვიცით და გზომავთ იმ საიტების საშუალო შეფარდებას, რომლებიც გენების ასლების ( $\pi$ ) შემთხვევით წყვილებს შორის განსხვავულები არიან, შეგვიძლია პოპულაციის ეფექტური ზომა გამოვთვალოთ, როგორც:

$$N_e = \pi/4\mu$$



სურ. 10.14. ალელის სიხშირეების გეოგრაფიული ცვალებადობა ამერიკული ტომრიანი ვირთხას *Thomomys bottae*-ს ორ ელექტროფორემულ ლოკუსზე. ყოველი წრის მარცხენა ნახევარზე 4-მდე *Adh* ალელის სიხშირეა გამოსახული, ხოლო მარჯვენა ნახევარზე 3-მდე *Ldh-1* ალელის სიხშირეს ასახავს. ალელის სიხშირეები ახლოს მდებარე ადგილებშიც კი განსხვავებულია, რაც გენების მიმოცვლის სიმცირეზე მიუთითებს (After Patton and Yang 1977.)



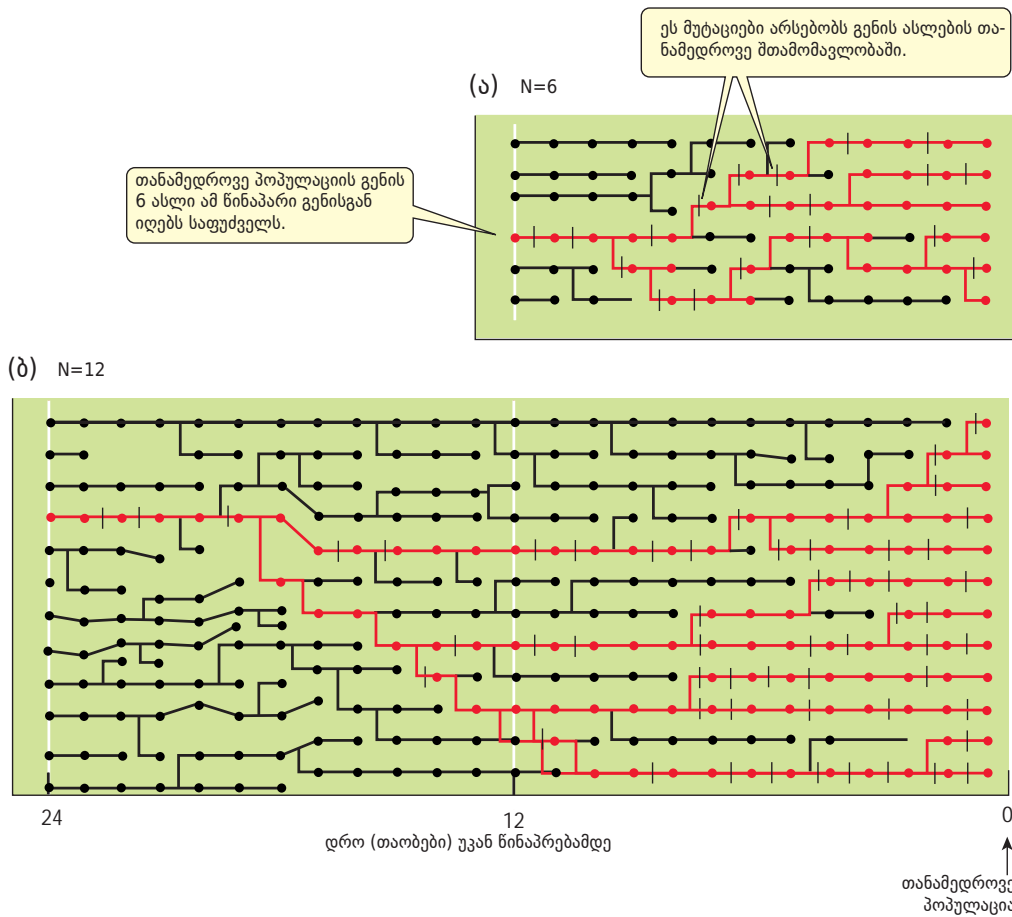
(მიტოქონდრიული გენებისთვის  $N_e = \pi/\mu$ )

**ისევ თანამედროვე Homo sapiens-ის წარმოშობაზე**

ადამიანის მიტოქონდრიული დნმ-ის გენების ხე, რომელიც შედგენილია მთელი მსოფლიოს პოპულაციებიდან აღებულ ნიმუშებზე დაყრდნობით. ხის ფუძე იტოტება აფრიკულ მიტდნმ-ის გენეალოგიური შტოების უმეტესობას შორის და გენეალოგიური შტოების იმ კლადას შორის, რომელიც ზოგ აფრიკულ ჰაპლოტიპს და ყველა არააფრიკულ ჰაპლოტიპს მოიცავს (იხ. სურ. 6.17). მეტიც, არააფრიკულ ჰაპლოტიპებს შორის ნუკლეოტიდური განსხვავებები ნაკლებია, ვიდრე აფრიკულ ჰაპლოტიპებში. მე-6 თავში უკვე აღვნიშნეთ, რომ ეს და სხვა წყაროებიდან მიღებული მონაცემები ადასტურებს „ჩანაცვლების“ ანუ „აფრიკიდან გამოსვლის“ ჰიპოთეზას. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, აფრიკის გარეთ მცხოვრებ ადამიანთა პოპულაცია აფრიკიდან არც თუ ისე დიდი ხნის წინ გავრცელებული შედარებით მცირე ზომის პოპულაციისგან წარმოიშვა და არქაული *Homo sapiens*-ის ევრაზიული პოპულაციები შეჭვარების გარეშე ჩაანაცვლა.

ზემოთ აღწერილი თეორია შემდეგი სახის მონაცემებს ეყრდნობოდა: მიტოქონდრიული დნმ-ის რამდენიმე კვლევა დაადასტურა, რომ ადამიანის ყველა მიტოქონდრიული გენი, აფრიკული თუ არააფრიკული, საერთო წინაპარი გენისგან წარმოიშვა, რომელიც  $t_{CA} = 156000-250000$  წლის წინ არსებობდა (Vigilant et al. 1991; Horai et al. 1995; Ingman et al. 2000). მეცნიერებმა იგივე დასკვნები გააკეთეს Y ქრომოსომის (რომლის მატარებლები მამრები არიან) თანმიმდევრობების და აუტოსომური მიკროსატელიტების ლოკუსების ანალიზის შედეგად (Hammer 1995; Goldstein et al. 1995). რა თქმა უნდა, ეს არ ნიშნავს, რომ ადამიანების პოპულაცია თავდაპირველად მხოლოდ ერთი ქალის და ერთი კაცისგან შედგებოდა. უბრალოდ ნათელია, რომ ყველა სხვა მიტოქონდრიამ და Y ქრომოსომამ შთამომავლების დატოვება ვერ შეძლო.

ყველა მიტოქონდრიული ან Y-დაკავშირებული გენების ყველაზე თანამედროვე საერთო წინაპარი იქამდე არსებობდა, სანამ მოხდა სხვადასხვა ახალი პოპულაციის დივერგენცია. აფრიკული და არააფრიკული თანმიმდევრობების განმასხვავებელი მუტაციების რაოდენობა პოპულაციების დივერგენციის მიახლოებით დროს გვიჩვენებს. მიტოქონდრიულ დნმ-ზე დაყრდნობით, თანამედროვე პოპულაციების დივერგენციის დრო 40000-დან 143000 წლამდე მერყეობს. მიღებული შედეგები გაცილებით უფრო „□□’—†“ იქნებოდა,



სურ. 10.15. გაერთიანების (კოალესცენსის) დრო (ა) პატარა პოპულაციაში და (ბ) დიდ პოპულაციაში. თანამედროვე პოპულაციების გენების ასლები წითლად არის ნაჩვენები, ხოლო მათი წარსულისკენ მიმავალი გენეალოგია ნაჩვენებია დროის იმ მონაკვეთით, სანამ ისინი საერთო წინაპარს არ შეუერთდებიან. გენის ყველა ასლის საერთო წინაპართან დაბრუნების სავარაუდო დრო გენის N ასლისგან შემდგარი ჰაპლოიდური პოპულაციისთვის 2N თაობაა. შტრიხებით ნაჩვენებია მუტაციები. თითოეული მათგანი გენის უნიკალურ საიტზე ხდება. გენის ასლების მუტაციური განსხვავებები მეტია, როდესაც მეტია კოალესცენსის (გაერთიანების) დრო.

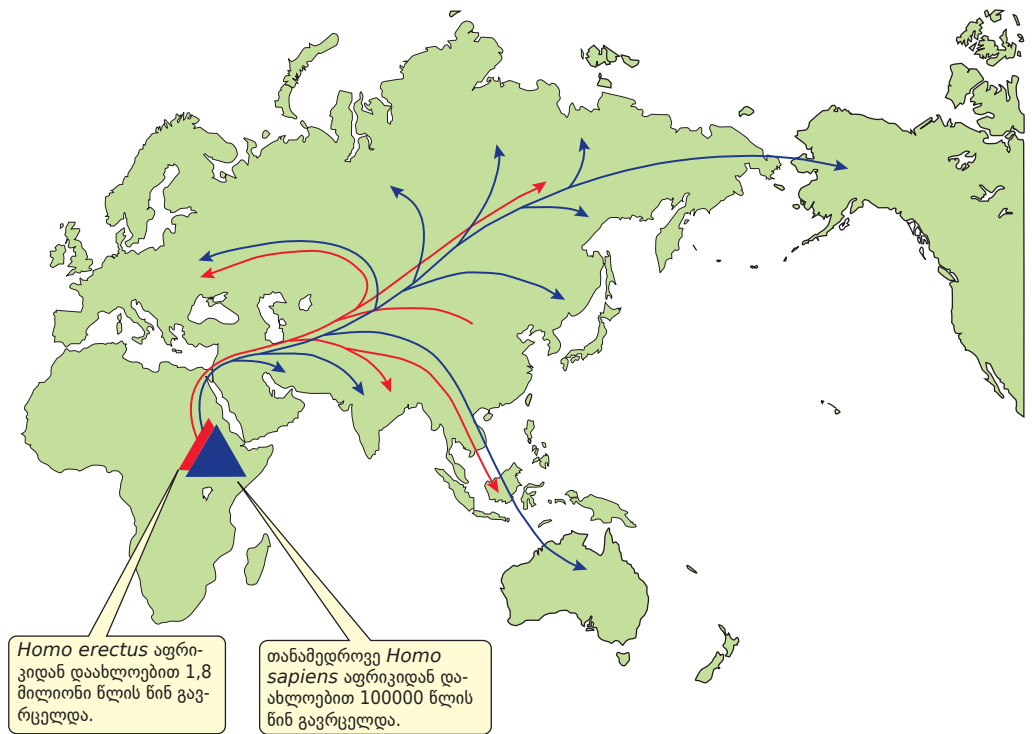
ადამიანთა ძირითადი რეგიონალური პოპულაციები ამ რეგიონებში მცხოვრები არქაული *Homo sapiens*-ისგან რომ წარმოშობილიყვნენ. ეს შედეგები შესაბამისობაშია ნამარხებთან და არქეოლოგიურ მტკიცებულებებთან, რომელთა მიხედვით ანატომიურად თანამედროვე *Homo sapiens*-ი აფრიკის ფარგლებს გარეთ 100000 წლის წინათ გავრცელდა (სურ. 10.16).

თანმიმდევრობების ცვალებადობაზე ( $\pi$ ) დაყრდნობით მიღებული მონაცემებიდან და მუტაციის სიხშირის მონაცემებზე ჩატარებულმა რამდენიმე კვლევამ გამოავლინა ადამიანთა პოპულაციის ეფექტური ზომა (see Hammer 1995; Rogers 1995). ამგვარი კვლევების შედეგად დადასტურდა, რომ ადამიანის პოპულაცია მხოლოდ 4600-დან 11200-მდე ადამიანისგან შემდგარი და ეფექტურად გამრავლებადი პოპულაციისგან იღებს სათავეს! ჩვენი წინაპრები აფრიკაში ქმნიდნენ საკმაოდ ლოკალიზებულ პოპულაციებს. ისინი რომ ევროპასა და აზიაში გავრცელებულნი ყოფილიყვნენ, მაშინ პოპულაციის სიმჭიდროვე ძალიან მცირე იქნებოდა და დემებისგან ერთიანი სახეობა ვერ შეიქმნებოდა. აფრიკულ თანმიმდევრობებთან შედარებით, არააფრიკულ თანმიმდევრობებს შორის არსებული ცვალებადობის დაბალი დონე მიუთითებს, რომ არააფრიკული პოპულაციები აფრიკულ პოპულაციებთან შედარებით უფრო მცირე ეფექტური ზომის მქონე პოპულაციისგან განჩნდნენ (Rogers and Harpending 1992). გენეტიკური მონაცემების დიდი წილი ჩანაცვლების ჰიპოთეზას ადასტურებს.

**რეზიუმე**

1. ორგანიზმის წარმატებაზე ერთგვარი ან თითქმის ერთგვარი ზეგავლენის მქონე ალელების (ნეიტრალური ალელების) სიხშირეები კანონზომიერების გარეშე იცვლება. ამ პროცესს შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფი ეწოდება. ის ამცრებს გენეტიკურ ცვალებადობას და იწვევს ერთი ალელის შემთხვევითი ფიქსირებას და სხვების დაკარგვას, თუ ამ მოვლენას არ ეწინააღმდეგება რაიმე სხვა პროცესები (მაგალითად გენების მიმოცვლა ან მუტაცია).
2. სხვადასხვა ალელები სხვადასხვა პოპულაციებში შემთხვევითი ფიქსირდება.
3. ნებისმიერ დროს არსებობს ალბათობა, რომ კონრეტული ალელი მომავალში დაფიქსირდება. ის მოცემული დროისთვის ალელის სიხშირის ტოლია. მაგალითად, თუ ახლად წარმოქმნილი მუტაცია N ინდივიდისგან შემდგარ დიპლოიდურ პოპულაციაში წარმოდგენილია ერთი ასლით, მაშინ ამ მუტაციის

**სურ. 10.16.** აფრიკიდან ევროპასა და აზიაში *Homo erectus* დაახლოებით 1,8 მილიონი წლის წინ გავრცელდა (წითელი ისრები) და *H. neanderthalensis*-ად და „არქაულ *H. sapiens*“-ად განვითარდა. არსებობს მტკიცებულება, რომ თანამედროვე *H. sapiens* აფრიკაში ცალკე სახეობის სახით წარმოიქმნა და დაახლოებით 100000 წლის წინ მთელს მსოფლიოში გავრცელდა (ლურჯი ისრები). კოლონიზაცია მცირე ეფექტური ზომების მქონე (12000-ზე ინდივიდზე ნაკლები) პოპულაციისთან არის ასოცირებული, რომელმაც თავისი კვალი გენეტიკური ცვალებადობის დაბალი დონის სახით დატოვა. აფრიკის ფარგლებს გარეთ ადამიანის თანამედროვე პოპულაციებს შორის და პოპულაციების შიგნითაც დაბალი გენეტიკური ცვალებადობა არსებობს.



*Homo erectus* აფრიკიდან დაახლოებით 1,8 მილიონი წლის წინ გავრცელდა.

თანამედროვე *Homo sapiens* აფრიკიდან დაახლოებით 100000 წლის წინ გავრცელდა.

- ფიქსირების ალბათობაა  $1/(2N)$ .
4. რაც უფრო პატარაა პოპულაციის ეფექტური ზომა, მით უფრო სწრაფად მიმდინარეობს შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფი. ეფექტური ზომა ხშირად ბევრად ჩამოუვარდება პოპულაციის ხილულ ზომას, რასაც რამდენიმე მიზეზი აქვს.
  5. ექსპერიმენტული და ბუნებრივი პოპულაციების მოგიერთ ლოკუსზე არსებული ალელის სიხშირეები შესაბამისობაშია გენების დრეიფის თეორიის პროგნოზებთან.
  6. გენების დრეიფის თეორიას ხშირად გამოიყენებენ მოლეკულურ დონეზე არსებული ცვალებადობისთვის. მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორიის თანახმად მუტაციების უმეტესობა საზიანოა და მხოლოდ რამდენიმე მათგანია სასარგებლო, მაგრამ სახეობის ფარგლებში და სახეობებს შორის არსებული მოლეკულური ცვალებადობის უმეტესი ნაწილი სელექციურად ნეიტრალურია. ნეიტრალური მუტაციების ფრაქცია ცვალებადია – ის მაღალია ძლიერი ფუნქციონალური შემლედების არმქონე ცილებისთვის და თანმიმდევრობებისთვის, რომელთა ტრანსკრიფცია არ ხდება. ნეიტრალური მუტაციების რაოდენობა უფრო მეტია სინონიმური ჩანაცვლებებისთვის, ვიდრე არასინონიმური (ამინომჟავის ჩამანაცვლებელი) ნუკლეოტიდური ჩანაცვლებებისთვის.
  7. ნეიტრალური თეორიის პროგნოზით, სინონიმური მუტაციები და ნაკლებად შემლედულ გენებში მიმდინარე მუტაციები უფრო სწრაფად ფიქსირდება, ვიდრე ფუნქციაზე მდგრადი მუტაციები. ნეიტრალური თეორიის პროგნოზით ჩანაცვლებები მოცემული გენისთვის ხანგრძლივი დროის განმავლობაში მუდმივი სიხშირით მიმდინარეობს (რაც „მოლეკულური საათის“ საფუძველს ქმნის). მოლეკულური ევოლუციის სიჩქარე იზომება სახეობებს შორის არსებული განსხვავებებით. სინონიმური ჩანაცვლებებისთვის იგი უფრო მუდმივია. ვიდრე არასინონიმური ჩანაცვლებებისთვის.
  8. ნეიტრალურად განვითარებადი ლოკუსის თანმიმდევრობებს შორის სხვაობა დროთა განმავლობაში ნუკლეოტიდებს შორის იზრდება. ეს ხდება ახალი მუტაციების წარმოქმნის გამო. მაგრამ გენების დრეიფი, რომელსაც გენების გენეალოგიური შტოების დაკარგვამდე მივყვართ, ამცირებს გენეტიკურ ცვალებადობას. როცა ეს ფაქტორები ერთმანეთს აბალანსებენ, თანმიმდევრობების ცვალებადობის სიჩქარე წონასწორობას აღწევს. მაშასადამე, როდესაც მუტაციის სიხშირე ვიცით, თანმიმდევრობების ცვალებადობის დონე საშუალებას გვაძლევს გამოვთვალოთ პოპულაციის ისტორიულად ეფექტური ზომა ( $N_e$ ).
  9. თუ გემოთ აღწერილ წესებს გამოვიყენებთ ადამიანის გენების მიმართ, დასტურდება ჰიპოთეზა, რომ ადამიანის პოპულაცია 10000 ან სულაც ნაკლები შეჭვარებადი ინდივიდისგან შემდგარი აფრიკული პოპულაციისგან წარმოიშვა, ხოლო კოლონისტები ევროპასა და აზიაში დაახლოებით 150000 წლის წინ გადავიდნენ.



**ტერმინები და ცნებები**

|   |  |
|---|--|
| ბოთლის ყელი                                   | მეტაპოპულაცია  |
| კოალესცენსია - შეერთება                       | ნეიტრალური ალელი (ნეიტრალური მუტაცია)                        |
| დემი  | ნეიტრალური მუტაციის სიჩქარე                                  |
| პოპულაციის ეფექტური ზომა                      | მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორია                       |
| ეფაქტურად (ეფექტის მხვრივ) ნეიტრალური მუტაცია | არაადაპტაციური ევოლუცია                                      |
| ფიქსირება                                     | შემთხვევითი, “ $\square$ — $\square$ , ‘ $\square$ ’ სიარული |
| დამფუძნებლის ეფექტი                           | შემთხვევითობა  |
| ფუნქციონალური შებენი                          | შერჩევითი კვლევის ცდომილება                                  |
| გენების დრეიფი (=შემთხვევითი გენების დრეიფი)  |  |

**დამატებითი საკითხავი**

*Fundamentals of molecular evolution* by D. Graur and W.-H. Li (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2000). ამ ნაშრომში მიმოხილულია ამ თავში განხილული და ბევრი სხვა საკითხებიც. *The neutral theory of molecular evolution* by M. Kimura (Cambridge University Press, Cambridge, 1983) – ამ ნაშრომში ნეიტრალური თეორია ვრცლად არის მიმოხილული, თუმცა ინფორმაცია გარკვეულწილად მოძველებულია.

**ამოცანები და სადისკუსიო თემები**

- დავუშვათ, გვაქვს დიპლოიდური სახეობის 100 დემისგან შემდგარი სიმრავლე და თითოეული დემი მუდმივი რიცხვისგან, 50 ინდივიდისგან შედგება, ხოლო სხვა 100 დემისგან შემდგარი სიმრავლის თითოეულ დემში 100 ინდივიდი შედის. (ა) თუ დემებში  $A_1$  და  $A_2$  ნეიტრალური ალელების სიხშირეები შესაბამისად 0,4 და 0,6 არის, თითოეული სიმრავლის დემების რა ნაწილი გახდება ფიქსირებული  $A_1$  და  $A_2$  ალელის მიმართ? (ბ) დავუშვათ, თითოეულ დემში ნეიტრალური მუტაცია ხდება. გამოთვალეთ ამგვარი მუტაციის ფიქსირების ალბათობა ყოველი ზომის პოპულაციაში. დემების რა რაოდენობაში გახდება ნეიტრალური მუტაცია ფიქსირებული? (გ) რამდენი თაობა დასჭირდება ფიქსირებას?
- ერთ გამეტაზე, ერთ ფუძე წყვილზე მოსული ნეიტრალური მუტაციის საშუალო სიხშირეა  $10^{-9}$ . რამდენი თაობა დასჭირდება 2000 ფუძე წყვილის მქონე გენში ფუძე წყვილების 20 ჩანაცვლებას? A და B სახეობებს ამ გენში განსხვავებული ფუძე წყვილების რაოდენობა - 92 აქვთ, A და C სახეობებს შორის იგივე რაოდენობა არის 49, ხოლო B და C სახეობებს შორის - 91. დაუშვით, რომ არც ერთ გენეალოგიურ შტოში არც ერთ საიტზე განმეორებითი ჩანაცვლებები არ ხდება. ააგეთ ფილოგენეტიკური ხე, გამოთვალეთ თითოეული განშტოების გასწვრივ მომხდარი ფიქსაციების რაოდენობა და დაადგინეთ სახეობათა წარმოქმნის ორი მოვლენის შემდეგ გასული თაობების რაოდენობა.
- ზოგიერთი ევოლუციური ბიოლოგი თვლის, რომ ნეიტრალური თეორია ნულოვანი შიპოთემის სახით იმისთვის უნდა მივიღოთ, რომ ავსხნათ სახეობებში ან პოპულაციებში არსებული გენეტიკური ცვალებადობა და მათ შორის გენეტიკურ განსხვავება. ასეთ შემთხვევაში, თუ გენების დრეიფის საშუალებით მონაცემების ახსნა შეუძლებელია, ყველაზე უკეთესი ახსნა უნდა მოგვცეს ადაპტაციამ და ბუნებრივმა გადარჩევამ. სხვები თვლიან, რომ ვინაიდან მონაცემები ძალიან ბევრია და ბუნებრივი გადარჩევა განსაზღვრავს სახეობების თვისებებს, მან უნდა ახსნას არჩევანი და ამისი დამტკიცება ნეიტრალური თეორიის მომხრეების საქმეა. რა ძლიერი მხარეები აქვს ამ მოსაზრებებს?
- დარგინის თეორიის ზოგი კრიტიკოსი ამბობს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის კონცეფცია ტავტოლოგიაა (ანუ “ $\square$ — $\square$ ”; წრე). ისინი ამბობენ: “ $\square$ — $\square$ — $\square$ — $\square$ ” გადარჩევა წარმატებულების გადარჩენის პრინციპს ეყრდნობა. მაგრამ წარმატებულები არიან ისინი, ვინც გადარჩნენ. ასე რომ შეუძლებელია არ დაუჯერო თეორიას, ან უგულებელყო ის“. იკამათეთ ამ შეხედულებასთან და დაეყრდნეთ თქვენს კამათში ამ თავის შინაარსს.
- როგორ შეიძლება გენების ხეების გამოყენება სახეობების გეოგრაფიულ პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლის სიჩქარის გამოთვლისთვის? რა დაშვებები უნდა გაკეთდეს? (See Stalkin and Maddison 1989).

6. მეცნიერებს უნდათ ალოზიმების მაგვარი გენეტიკური მარკერების გამოყენებით რამდენიმე სახეობის პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლის (ერთ თაობაზე მოსული მიგრანტების საშუალო რაოდენობის) გამოთვლა. ერთ-ერთი მეცნიერი აპირებს ტყით დაფარულ ადგილებს შორის მყვირალა მაიმუნების გადაადგილების შესწავლას (რომლებიც ბრაზილიაში ინტენსიური ტყის ჭრის ჩატარების შემდეგ შემორჩა). მეორე მეცნიერი ონტარიოს ტბებს შორის ბაყაყების გადაადგილების შესწავლას აპირებს, ხოლო მესამეს დაკვირვების ობიექტი გალაპაგოსის არქიპელაგის 17 ძირითად კუნძულზე, ეკვატორთან ახლოს მობინადრე სკვინჩები არიან. რომელ სახეობაზე დაკვირვება მოგვცემს გენების მიმოცვლის უფრო ზუსტ სიჩქარეს? რატომ?

# ბუნებრივი გადარჩევა და ადაპტაცია

# 11

**ბ**უნებრივი გადარჩევის თეორია „სახეობათა წარმოშობის“ და ევოლუციური თეორიის საფუძველია. ეს თეორია გადარჩენისთვის და გამრავლებისთვის საჭირო ცოცხალი არსებების მრავალრიცხოვან თვისებებს ორგანიზმთა ადაპტაციას უკავშირებს. ეს თეორია განიხილავს საერთო წინაპრებისგან სახეობების დივერგენციას და აქედან გამომდინარე სიცოცხლის უსაზღვრო მრავალფეროვნებას. ბუნებრივი გადარჩევა მართივი კონცეფციაა, მაგრამ მისი გამოყენება მრავალი, ხანდახან საკმაოდ რთული, მოვლენების ასახსნელად შეიძლება. ბუნებრივი გადარჩევის თეორია გამრავლების და სიკვდილიანობის სიჩქარეებს განსაზღვრავს. ბიოლოგიაში ეს ალბათ უმნიშვნელოვანესი თეორიაა. ბუნებრივი გადარჩევის თეორიას უზარმაზარი მნიშვნელობა აქვს ადამიანის აზროვნების ისტორიაში. ფილოსოფოსი დანიელ დენეტი (1995) მას „დარვინის სახიფათო მოსაზრებას“ უწოდებს, ვინაიდან ბუნებრივი გადარჩევის თეორია ცოცხალი სამყაროს მოწყობას ზებუნებრივი, ყოვლისშემძლე შემოქმედის დახმარების გარეშე ხსნის.



ადაპტაციასთან ადაპტაციის მაგალითი. მამრი ტუნგარა ბაყაყი (*Physalaemus pustulosus*) განსხვავებულ ვოკალიზაციას (ხმებს) იყენებს, და მათი საშუალებით მდედრ ბაყაყებს სიგნალს უგზავნის. ამ ადაპტაციით მამრი მდედრს იზიდავს. სამწუხაროდ, მტაცებელი ღამურა *Trachops cirrhosus* ბაყაყის სიგნალებს თავის სასარგებლოდ იყენებს და ბაყაყს თავს ესხმის (Photo © Meriin Tuttle/BCI/Photo Researchers, Inc.)





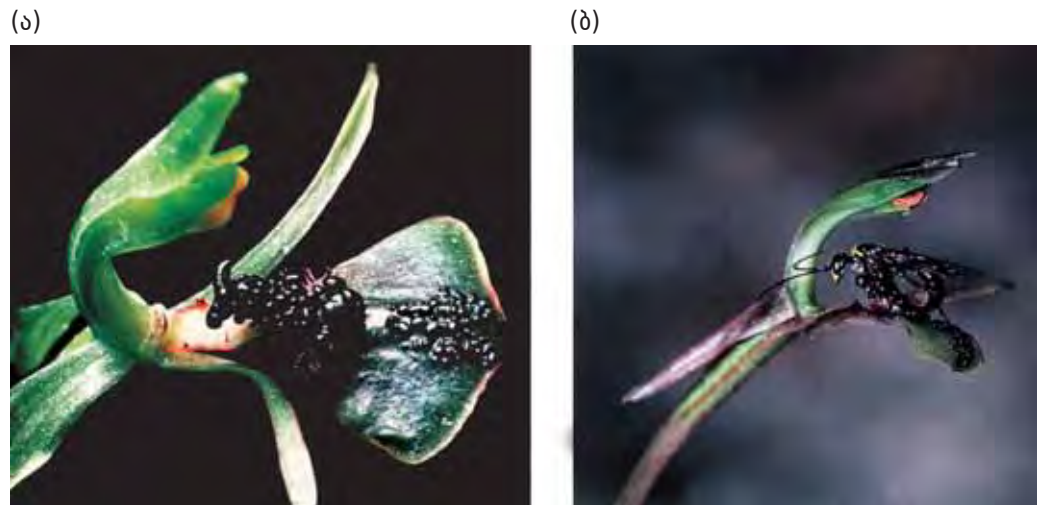
**სურ. 11.1.** აროიდი მცოცავი მცენარე *Monstera tenuis* (Araceae) ამერიკის ტროპიკულ ტყეებში გვხვდება. მას სხვადასხვა ფორმის ფოთლები აქვს. მცირე ზომის, მოკლე ფოთლები ხის ტანის პარალელურად არის განლაგებული, უფრო მაღლა განლაგებულია შუალედური ზომის ფოთლები, მათ ზევით კი დიდი ფოთლებია. ზემოთ განლაგებული დიდი ფოთლები დანაწევრებულია და გრძელი ყუნწები აქვს (After Li and Richards 1991).

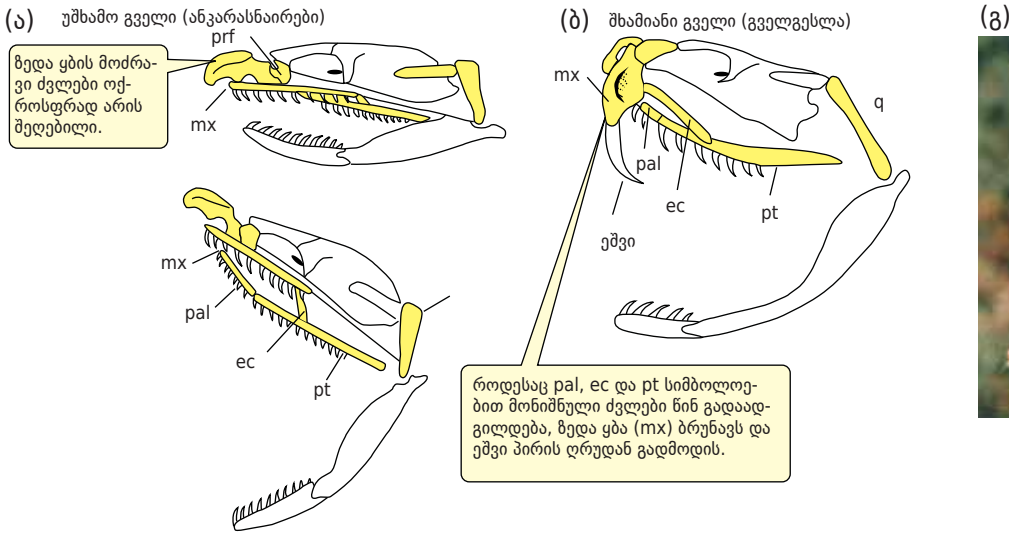
**ადაპტაცია არის თვისება**, რომელიც მისი მატარებელი ორგანიზმის, ალტერნატიული თვისების ფორმის მატარებელ ორგანიზმთან შედარებით, გადარჩენის ან გამრავლების უნარს აძლევს. განსაკუთრებით ეს იმ პოპულაციაში (წინაპრულ მდგომარეობასთან შედარებით) ხდება, რომელშიც ადაპტაცია განვითარდა. ბუნებრივი გადარჩევა ერთადერთი მექანიზმია, რომელიც იწვევს ადაპტაციების ევოლუციას. ბევრი ბიოლოგისთვის ადაპტაცია ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბებული თვისებაა. სიტყვა „ადაპტაცია“ იმ პროცესს ნიშნავს, რომლის განმავლობაში პოპულაციის წევრები უკეთ ეგუებიან გარემოს. ეს მიიღწევა იმ თვისებების შეცვლის მეშვეობით, რომლებიც მოქმედებენ ორგანიზმების გადარჩენის ან გამრავლების უნარზე. ჩვენს მიერ მოყვანილი ადაპტაციის განსაზღვრებები მთლიანად არ წყვეტენ იმას, თუ როგორ უნდა მოხდეს ადაპტაციების (ან ადაპტაციის პროცესის) გამოშვება და განსაზღვრა. მეუთერთმეტე თავში ამ საკითხებს დანვრილებით განვიხილავთ.

**ადაპტაცია მოქმედებაში: რამდენიმე მაგალითი**

- ჩვენ შეგვიძლია მოვიყვანოთ ადაპტაციის ოთხი მნიშვნელოვანი მაგალითი:
- სახლის დეკორატიული მცენარეების წარმომადგენლები *Philodendron* და სხვა აროიდები არიან (Araceae ოჯახის წევრები). ბუნებაში მათი უმეტესობა ტროპიკულ ტყეებში გვხვდება. მრავალი აროიდი მცოცავი მცენარეა. ზოგიერთი აროიდის ახალგაზრდა მცენარე ჩრდილისკენ მიიწევს (მცენარეების უმრავლესობისგან განსხვავებით). ამგვარი სტრატეგიის არჩევის შედეგად აროიდი ხშირად ხის ტანთან მჭიდროდ იზრდება და ხეზე ცოცდება (იხ. სურ. 3.19). მცოცავი ღეროს გასწვრივ გამოსული ფოთლები ბრტყელია და პარალელურად მისდევს ხის ტანს, ხოლო მიწიდან შედარებით მაღლა განლაგებულ ფოთლებს განსხვავებული ფორმა და გრძელი ყუნწი გააჩნიათ, რაც მეტი სინათლის მიღების საშუალებას იძლევა (სურ. 11.1). აქედან გამომდინარე, განვითარების პროცესი ადაპტაციურია. სახეობა სხვადასხვა გარემო პირობებში სხვადასხვა ფენოტიპს იძენს. მოყვანილი მაგალითი ადასტურებს, რომ ადაპტაციის უნარი ახასიათებს როგორც ცხოველებს, ასევე მცენარეებს. დარვინისთვის ამ ფაქტს ძალიან დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა, ვინაიდან ლამარკის თეორიის მიხედვით ცხოველები მემკვიდრეობით იღებენ თვისებებს, რომლებიც მათი მშობლების ქცევის ტიპის გამო შეცვლილია. ლამარკის თეორია ვერ ხსნის მცენარეების ადაპტაციის უნარს.
  - ორქიდეის სახეობების (18000-დან 25000-მდე სახეობა) უმეტეს ნაწილში ყვავილის აგებულება უჩვეულოდ არის შეცვლილი. ამ ყვავილების დამტვერვის მექანიზმები გაოცებას იწვევს. 11.2 სურათზე ნაჩვენებია ორქიდეის დამტვერვის ერთ-ერთი მაგალითი — ფსევდოკოპულაციური დამტვერვა. ამ დროს ყვავილის ნაწილი ფორმას იცვლის და გარკვეულწილად მდებარე მწერს ემსგავსება. გარდა ამისა, ყვავილი სპეციფიურ სურნელს გამოყოფს, რომელიც მდებარე ფუტკრის, ბუზის ან კრაზანას ფერომონს (სურნელს) წააგავს (ფერომონის საშუალებით მწერები საპირისპირო სქესის წარმომადგენლებს იზიდავენ). მამრი მწერი ყვავილთან „წყვილდება“. მტვერი მწერის სხეულის იმ ნაწილს ეკრობა, რომლითაც მწერი მოგვიანებით იმავე სახეობის სხვა ყვავილის ღინგს შეხება. გასათვალისწინებელია ორი მომენტი: ყვავილის ფორმა და სურნელი ამ სახეობის მცენარის გამრავლებას ხელს უწყობს, მაგრამ არ ზრდის მცენარის გადარჩენის შესაძლებლობას. მეორე, მცენარე სხვა ორგანიზმის მოტყუების ანუ ექსპლუატაციის შედეგად მრავლდება: მწერი კი ყვავილთან ამ ტიპის კონტაქტის შედეგად სარგებელს არ იღებს.
  - ხმელეთის ხერხემლიანების უმეტესობის ქალას ძვლები მყარად არის შემრდილი, მაგრამ გველებში ეს ძვლები ნაკლებად შემრდილია. გველებს საკუთარი თავის ზომამზე ბევრად დიდი ზომის მსხვერპლის გა-

**სურ. 11.2.** ფსევდოკოპულაციური დამტვერვა. (ა) ავსტრალიური ორქიდეა *Chiloglottis formicifera* თავისი სურნელით და ყვავილის მუქი ფერის ნაწილის მეშვეობით (რომელიც ფორმით მწერს მოგვაგონებს) მამრ კრაზანებს იზიდავს. (ბ) მამრი კრაზანა ცდილობს ყვავილთან შეჯვარებას და ამ დროს ამტვერებს ყვავილს (Photographs by W.P. Stoutamire, courtesy of W.P. Stoutamire and R.L. Dressler.)





სურ. 11.3. გველების თავის ქალას ნაწილების მოძრაობა. ქვედა ყბის მოძრავი ძვლები ოქროსფერად არის მონიშნული. (ა) უშახმო გველის თავის ქალა. ყბები დახურულია (ზემოთ) და ლიაა (ქვემოთ). (ბ) გველგესლას თავის ქალა. (გ) ამერიკული წითელი ჩხრიალა გველი (*Crotalus ruber*) მსხვერპლზე თავდასხმის მომენტში (ა, ბ after Porter 1972; გ © Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.)

დაცლაპვა შეუძლიათ. ამ პროცესის დროს გველი საოცრად მოხერხებულად მანიპულირებს. პროცესი მთავრდება მსხვერპლის საცლაპავში მოხვდრით. გველის პირი შეიარაღებულია მოლუნული კბილებით, რომლებიც თავისუფლად მოძრავ ძვლებზეა დამაგრებული. ძვლებს მართავენ რთული აგებულების კუნთები და ისინი მოქმედებენ ბერკეტის და მისი საყრდენი წერტილის ანალოგიურად. ქვედა ყბის ძვლები (მანდიბულები) გრძელ, მოძრავ, კვადრატულ ძვალთან არის შესასხრებული. კვადრატული ძვალი შეიძლება ქვედა მხარეს გადაინიოს ისე, რომ მანდიბულები ქალადას ამოვარდება. ეს მნიშვნელოვნად მრდის პირის გაღების შესაძლებლობას (სურ. 11.3ა). ორი მანდიბულას წინა ნაწილები შემრდილი არ არის (ხერხემლიანების უმეტესობისგან განსხვავებით). მათ შორის კავშირი დამყარებულია გაჭიმვადი იოგის მეშვეობით. მანდიბულები ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად წინა მიმართულებით მოძრაობს, შემდეგ მსხვერპლს იტაცებს და საცლაპავის მიმართულებით გადაადგილებს. კბილების მატარებელი ზედა ყბის ძვლები თითქოს ჩამოკიდებულია თავის ქალაზე. ეს ძვლები სხვა ძვლების და კუნთების დახმარებით წინა და უკანა მიმართულებით მოძრაობს. ჩხრიალა გველებს და სხვა გველგესლებს კიდევ უფრო დახვეწილი სისტემა აქვთ. მათი ზედა ყბა მოკლეა და მხოლოდ ერთი გრძელი, ღრუიანი ეშვი აქვს. შხამის დიდი ჭირკვალიდან ეშვამდე გადაჭიმულია სადინარი. პირის დახურვის დროს ეშვი სასის გასწვრივ ლაგდება. როდესაც გველი პირს აღებს, იგივე ბერკეტი, რაც უშახმო გველებში ზედა ყბას ამოძრავებს, მის ზედა ყბას 90°-ით ამოატრიალებს (სურ. 11.3ბ), ეშვი სწორდება და პირის ღრუდან გამოდის. გველების თავის ქალა რთული მექანიზმია. რჩება შტაბეჭდილება, რომ ის ინჟინერმა ააგო. გველების თავისებები ჩამოყალიბდა იმავე ძვლების მოდიფიკაციის შედეგად, რომლებიც სხვა რეპტილიებსაც აქვთ.

- ცხოველების ბევრი სახეობა კოოპერაციულ ქცევაში არის ჩართული. სოციალურ მწერებში მკვეთრად გამოკვეთილია თანამშრომლობა. მაგალითად, ჭიანჭველების კოლონიის შემადგენლობაში შედის ერთი ან რამდენიმე განაყოფიერებული დედოფალი და უამრავი სტერილური მდებრი ანუ მუშა. ხეებზე მობინადრე ავსტრალიის ხის ჭიანჭველა-თერძები (გვარი *Oecophylla*) ცოცხალი ფოთლებისგან ბუდეებს აგებენ. ბუდის ასაგებად მრავალი მუშა ჭიანჭველა კოორდინირებულად მოქმედებს. ჭიანჭველების ჭგუფი ფოთლის ერთ კიდეს ყბას ავლებს და მეორე კიდესთან გადაადგილდება. ასეთი მუშაობის შედეგად ისინი ფოთლის კიდევს აერთიანებენ (სურ. 11.4). ზოგჯერ რამდენიმე ჭიანჭველა ჯაჭვს ქმნის და ფოთლების დაშორებული კიდევები ერთმანეთთან მიაქვს. ფოთლებს ერთმანეთთან მუშები ამაგრებენ, რომლებმაც ჭიანჭველების ლარვები დააქვთ. ლარვა პირის ჭირკვლებიდან აბრეშუმს გამოყოფს, როცა მუშა ჭიანჭველა მას ანტენებით ეხება. სწორედ ამ ნივთიერებით ხდება ფოთლების შეწყობა (მომრდილი ჭიანჭველები აბრეშუმს ვერ გამოყოფენ). ჭიანჭველებს დააქვთ ლარვები წინ და უკან,



სურ. 11.4. ჭიანჭველა-თერძები (*Oecophylla*) ბუდის აგებენ. მუშების ჯაჭვი. მუშები ყბებით ეკიდებიან ერთმანეთზე და ფოთლების კიდევები ერთმანეთთან ახლოს მიაქვთ (Photo from Hölldobler and Wilson 1983; Courtesy of Bert Hölldobler.)



ფოთლის ერთი კიდიდან მეორე კიდემდე, რის შედეგადაც ლარვის მიერ გამოყოფილი აბრეშუმის ძაფები ფოთლის კიდეებს კრავენ. ჭიანჭველების სხვა სახეობების ლარვებისგან განსხვავებით, რომლებიც ქსოვენ აბრეშუმის პარკებს და ამ პარკებში იჭურებიან, *Oecophylla*-ს ლარვები აბრეშუმს მხოლოდ მაშინ გამოყოფენ, როდესაც მათ მუშა ჭიანჭველები ბუდეების ასაგებად იყენებენ. გენეტიკურად განპირობებული ეს საქციელი ადაპტაციაა, რომელიც არ ამაღლებს მუშას რეპროდუქციულ წარმატებას, (მუშა არ მრავლდება), არამედ დედის ანუ დედოფლის რეპროდუქციულ წარმატებას აძლიერებს. დედოფლის შთამომავლობაში შედიან როგორც მუშები, ასევე რეპროდუქციული მდედრი და მამრი ჭიანჭველები. ზოგიერთი სახეობის ინდივიდებს აქვთ თვისებები, რომლებიც იგივე სახეობის სხვა წარმომადგენლებისთვის არის სასარგებლო. ასეთი თვისებების ჩამოყალიბების პროცესი მეცნიერებისთვის განსაკუთრებით საინტერესოა.

## ბუნებრივი გადარჩევის არსი

### მიზანი და მიქანიზმი

ადაპტაციების უმეტესობა კომპლექსური და მიზანმიმართულია, ანუ ადაპტაციები ხელს უწყობენ ფუნქციის შესრულების გაუმჯობესებას. ეს ფუნქციებია ზრდა, კვება, დამტვერვა და სხვა ფუნქციები, რომლებიც გადარჩენას ან გამრავლებას ხელს უწყობს. მაგალითად, ამ თავის დასაწყისში მოყვანილ ფოტოსურათზე გამოსახულია ლამურას ფრთები. მათი აგებულება თითქოს სპეციალურად ფრენისთვისაა დაგეგმილი. უსულო ბუნებაში მსგავსი არაფერი არსებობს. მაგალითად, ჩვენ აზრად არ მოგვივა, რომ ეროზია არის მთების ფორმის შესაცვლელად გამიზნული პროცესი.

ორგანიზმთა ადაპტაციების სირთულე და ფუნქციები ფიზიკური ძალების შემთხვევითი მოქმედებით არ არის განპირობებული. ათასობით წლის განმავლობაში ადამიანებს ეგონათ, რომ ადაპტაციების მიზანმიმართულების არსებობა მხოლოდ გონიერი შემოქმედის არსებობით შეიძლება აიხსნას. ეს არგუმენტი ღმერთის არსებობის უტყუარი მტკიცებულება იყო. მაგალითად, რევერენდ უილიამ პალეი წიგნში „ბუნებრივი თეოლოგია“ (1802) წერს, რომ ისევე, როგორც საათის სიმუსტე საათის გონიერი, მიზანდასახული ოსტატის დამსახურებაა, ასევე ცოცხალი ბუნების ყველა ასპექტი (მაგალითად ადამიანის თვალი) ავლენს „არსებული გეგმის ყველა ნიშანს, მიზნის არსებობის ყველა გამოვლენას“. ისევე, როგორც საათის შემთხვევაში, ეს მიზანი შემოქმედის გეგმაში არსებობს. ანუ თვალს შემოქმედი ჰყავს.

ბუნებრივი პროცესები არ შეიძლება მეცნიერების კვლევის ობიექტი იყოს, ამიტომ როცა დარგინმა სრულიად ბუნებრივი, მატერიალისტური ხედვა შემოგვთავაზა, მან არა მარტო თეოლოგიის და ფილოსოფიის საფუძვლები შეარყია, არამედ სიცოცხლის ნებისმიერი ასპექტის კვლევა მეცნიერების სფეროში გადაიტანა. გონივრული გეგმის არსებობის ალტერნატივაა ბუნებრივი გადარჩევის საშუალებით შექმნილი მოდელები, რომელთა შექმნა არანაირ კავშირში არ არის გონიერ პროცესთან. ბუნებრივი გადარჩევის თანახმად, ორგანიზმების ცვალებადობის გამო იმ ორგანიზმების ჩანაცვლება ხდება, რომელთა გადარჩენის და რეპროდუქციის უნარი ნაკლებია მათი შემცველი ორგანიზმის იგივე თვისებებთან შედარებით. ამ პროცესს არ შეიძლება ჰქონდეს მიზანი, ისევე როგორც ეროზია არ არის კანიონების ფორმირების მიზანმიმართული პროცესი. მომავალს არ შეუძლია ანმყოში მატერიალური მოვლენების გამოწვევა. მაშასადამე, მიზნის ან დანიშნულების ცნება ბიოლოგიაში (და არც ერთ ბუნებრივ მეცნიერებაში) არ არსებობს. დარგინის და თანამედროვე ევოლუციური თეორიის თანახმად, ჭიანჭველა-თერძების მოქმედება გეგმამომიერი ჩანს, ვინაიდან იმ მრავალ შემთხვევით გენეტიკურ ცვლილებას (მუტაციას) შორის, რომლებიც მართავენ ჭიანჭველას წინაპარი სახეობის ქცევას, *Oecophylla*-ს მიერ გამოვლენილი თვისებები გარკვეულ ევოლოგიურ პირობებში გადარჩენის და რეპროდუქციის შესაძლებლობას ზრდიან.

ერთი შეხედვით, ადაპტაციურ ბიოლოგიურ პროცესებს რაღაც მიზნები აქვთ: თერძი ჭიანჭველები ისე მოქმედებენ, თითქოს ბუდის აგება მათი მიზანია; აროიდის ფოთლები სასურველი ფორმისკენ მიისწრაფის და ამ ფორმის მიღების შემდეგ განვითარებას წყვეტს. ასეთი თვისებები ჩვენ თავისუფლად შეგვიძლია მივანეროთ თეოლოგიურ შეხედულებას, რომელიც მიზნის არსებობას ცნობს (მაგალითად: „ის სწავლობს გამოცდის ჩასაბარებლად“). მაგრამ უკრედიის დაყოფის დროს არ არსებობს უკრედიის მიერ მომავლის გაცნობიერება, რომელიც განსაზღვრავს აროიდის ფოთლების ფორმას. იგივე ეხება თერძი ჭიანჭველების ქცევას. მეტიც, მიზანი, რომელიც ჩვენ ერთი შეხედვით დავინახეთ, სინამდვილეში გამოწვეულია პროგრამის მოქმედებით — დნმ-ის თანმიმდევრობებში ჩაწერილი ინფორმაციის კოდირებით და მომზადებით —“—“ამ პროცესებს აკონტროლებს (Mayer 1988). კომპიუტერის მიკროსქემებში პროგრამა ისევე ინახება, როგორც ცოცხალი ორგანიზმების დნმ-ში, თუმცა პროგრამას გონიერი შემოქმედი წერს, ხოლო დნმ-ში ჩაწერილი ინფორმაცია ბუნებრივი გადარჩევის ისტორიული პროცესით არის განპირობებული. ამჟამად ბიოლოგია ორგანიზმების განვითარებას, ფიზიოლოგიას და ქცევას სრულიად მექანიკური პროცესების მოქმედებით ხსნის. პროცესები კი დაპროგრამებული ინსტრუქციის და გარემო პირობების გავლენის ერთობლივი მოქმედებით არის გამოწვეული.



## ბუნებრივი გადარჩევის განსაზღვრება

დღეისთვის ბუნებრივი გადარჩევის მრავალი განსაზღვრება არსებობს (Endler 1986). ჩვენი მიზნებისთვის ბუნებრივი გადარჩევა უნდა განსაზღვროს, როგორც: *ბიოლოგიური ორგანიზმების ფენოტიპურად განსხვავებული კლასებს შორის წარმატებაში არსებული ნებისმიერი მდგრადი სხვაობა*. მოდით ეს განსაზღვრება უფრო დეტალურად განვიხილოთ.

ბიოლოგიური არსების **წარმატება**, რასაც ხშირად **რეპროდუქციული წარმატება**ც ეწოდება, ერთ სულზე მისი რაოდენობის ზრდის საშუალო სიჩქარეა. გენოტიპებში ან ორგანიზმებში მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევის შემთხვევაში წარმატების კომპონენტები შედგება: (1) სხვადასხვა რეპროდუქციულ ასაკამდე გადარჩენის ალბათობისგან; (2) მდებარის ფუნქციონირების საშუალებით გაჩენილი შთამომავლობის (კვერცხების, თესვების) საშუალო რაოდენობისა და (3) მამრის ფუნქციონირების მეშვეობით დაბადებული შთამომავლობის საშუალო რაოდენობისგან. „რეპროდუქციული წარმატება“ იგივე კომპონენტებისგან შედგება, ვინაიდან გადარჩენა გამრავლების წინაპირობა არის.

შთამომავლობის რაოდენობის ცვალებადობას მამრებს შორის მიმდინარე კონკურენციის შედეგად **სქესობრივი გადარჩევა** ეწოდება. ზოგიერთი ავტორი ამ მოვლენას ბუნებრივი გადარჩევისგან განასხვავებს. ჩვენ უფრო გავრცელებულ პრაქტიკას მივყავით, და სქესობრივ გადარჩევას ბუნებრივი გადარჩევის ნაირსახეობად მივიჩნევთ.

გადარჩენის *ალბათობა* და შთამომავლობის *საშუალო რაოდენობა* შედის წარმატების განსაზღვრებაში. ეს ცნებები მოვლენების ან საგნების მხოლოდ *კვლევებს* ეხება, ამიტომ, როგორც წესი, წარმატება მსგავსი არსებების *სიმრავლისთვის* განისაზღვრება. ასეთი არსებები შეიძლება კონკრეტული გენოტიპის მქონე ინდივიდები იყვნენ. ბუნებრივი გადარჩევა მიმდინარეობს, თუ რეპროდუქციულ წარმატებაში არსებობს საშუალო (სტატისტიკურად მდგრადი) სხვაობა. არც ინდივიდის წარმატებაზე საუბარი არის უაზრო, ვინაიდან შემთხვევითობა გამრავლებასა და გადარჩენაზე უცნობი ხარისხით აისახება, რასაც მალე ვნახავთ.

ინდივიდუალურ ორგანიზმებს შორის ნამდვილად არსებობს სხვაობა გადარჩენასა და რეპროდუქციის წარმატებულობაში, მაგრამ ეს სხვაობა უფრო დაბალ დონეზე, კერძოდ გენებში, და უფრო მაღალ დონეზე, კერძოდ პოპულაციებშიც და სახეობებშიც არსებობს. აქედან გამომდინარე, სხვადასხვა ბიოლოგიურ არსებებს განსხვავებული წარმატება ახასიათებთ, რაც აისახება **გადარჩევის სხვადასხვა დონეებში**. ყველაზე ხშირად მსჯელობის საგანია შემდეგ დონეებზე არსებული გადარჩევა: გენების, გენოტიპურად ან ფენოტიპურად განსხვავებული ინდივიდუალური ორგანიზმების, სახეობებში შემავალი პოპულაციებისა და სახეობების. აქედან ყველაზე მნიშვნელოვანია ინდივიდუალურ ორგანიზმებს შორის (ინდივიდუალური გადარჩევა) და გენებს შორის (გენების გადარჩევა) მიმდინარე გადარჩევა.

ბუნებრივი გადარჩევა მხოლოდ მაშინ არსებობს, როდესაც ორგანიზმების სხვადასხვა კლასები წარმატების კომპონენტებზე მოქმედი ნიშანის, ან ნიშნების მიხედვით განსხვავდებიან. ევოლუციური ბიოლოგები დღემდე მსჯელობენ საჭიროა თუ არა ბუნებრივი გადარჩევის განსაზღვრებისთვის ამგვარი განსხვავებების მემკვიდრეობითობის ხსენება (ანუ გენეტიკური საფუძვლის). ჩვენ ვიზიარებთ იმ ბიოლოგების შეხედულებას (e.g., Lande and Arnold 1983), ვინც ინდივიდუალურ ორგანიზმებში მიმდინარე გადარჩევას ფენოტიპების წარმატებაში არსებულ მდგრად სხვაობას მიაწერს. აისახება თუ არა წარმატების ცვალებადობა შემდგომი თაობების გენოტიპების სისხირეებზე დამოკიდებულია იმაზე, მემკვიდრეობითია თუ არა ფენოტიპები, და როგორია მათი მემკვიდრეობითობის ბუნება. მაგრამ ეს მხოლოდ *გადარჩევაზე არსებულ რეაქციას* განსაზღვრავს და არა თავად გადარჩევის პროცესს. თუმცა თუ ჩვენ ფენოტიპურ შეხედულებას გავიზიარებთ, მაშინ ყოველთვის ვიმსჯელებთ მემკვიდრეობით ფენოტიპებს შორის არსებულ ბუნებრივ გადარჩევაზე, ვინაიდან მემკვიდრეობითობა რომ არ ყოფილიყო, გადარჩევას იშვიათად ექნება გრძელვადიანი ევოლუციური ეფექტი.

ჩვენი განსაზღვრების თანახმად, ბუნებრივი გადარჩევა იქამდე არსებობს, სანამ არსებობს ცვალებადი წარმატება. ბუნებრივი გადარჩევა უცხო ძალა არ არის და არც რაიმე მიზანი გააჩნია. ბუნებრივი გადარჩევა მხოლოდ იმ სტატისტიკური განსხვავებების სახელია, რომელიც არსებობს პოპულაციებს, ორგანიზმებს ან გენებს შორის რეპროდუქციულ წარმატებაში.

## ბუნებრივი გადარჩევა და შემთხვევითობა

როდესაც პოპულაციაში შემთხვევითი გენების დრეიფის შედეგად ერთი ნეიტრალური ალელი მეორეთი იცვლება (იხ. მე-10 თავი), ამ ალელის მატარებელი ინდივიდების რაოდენობის ზრდის სიჩქარე მეტი ხდება, ვიდრე მეორე ალელის მატარებელი ინდივიდების რაოდენობის ზრდის სიჩქარე. მიუხედავად ამისა, ამ შემთხვევაში ბუნებრივი გადარჩევა არ მიმდინარეობს, ვინაიდან გენოტიპები წარმატების თვალსაზრისით მდგრადად არ განსხვავდებიან (ალტერნატიული ალელის რაოდენობა ასევე შეიძლება გაიზარდოს). ალელებს შორის *საშუალო განსხვავება* არ არსებობს და ერთი ალელის რაოდენობის ზრდის მეორესთან შეფარდებით გადახრა არ არის. საპირისპიროდ, სხვაობა წარმატებაში არის *საშუალო განსხვავება* ანუ *გადახრა* რეპროდუქციული წარმატების *ალბათობის* სხვაობაში. რა თქმა უნდა ეს არ ნიშნავს, რომ უფრო წარმატებული გენოტიპის (ან ფენოტიპის) მქონე ინდივიდი აუცილებლად გადარჩება და გამრავლდება, ხოლო სხვა გენოტიპის მქონე ყვე-

ლა ინდივიდი მოკვდება. ზოგი ცვალებადობა გადარჩენაში და რეპროდუქციაში დამოუკიდებლად არსებობს – ანუ იშვიათად ითვალისწინებს ფენოტიპურ სხვაობებს. მაგრამ ბუნებრივი გადარჩევა აისახება ბიოლოგიურ არსებებს შორის რაოდენობის ზრდის სიჩქარეების სხვაობაში, რაც არ არის შემთხვევითი მოვლენა. ბუნებრივი გადარჩევა შემთხვევითობის ანტითემისია.

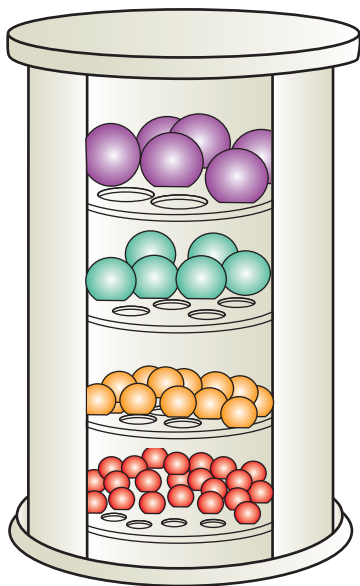
თუ წარმატება და ბუნებრივი გადარჩევა მდგრადი, ან საშუალო განსხვავებებით განისაზღვრება, მაშინ ვერ განვსაზღვრავთ რითი არის ის გამოწვეული: ორ ინდივიდს შორის გამრავლების წარმატების განსხვავების შემთხვევითი მოვლენებით, თუ წარმატებაში სხვაობით. ჩვენ ვერ ვიტყვით, რომ ერთ იდენტურ ტყუპს ნაკლები წარმატება ახასიათებს, თუ მას მეხი დაეცა და ისე გარდაიცვალა (Sober 1984), ასევე ვერ ვიტყვით, რომ რუსი კომპიუტორი ჩაიკოვსკის გენოტიპი (მას ბავშვები არ ჰყავდა) ნაკლებად წარმატებული იყო, ვიდრე იოაჰან სებასტიან ბახის გენოტიპი, რომელმაც მრავალი შვილი დატოვა. გენეტიკური ცვლილებები ბუნებრივი გადარჩევის (და არა შემთხვევით გენეტიკურ დრეიფს) მხოლოდ მაშინ შეგვიძლია მივანეროთ, როცა გამრავლებად პოპულაციებში ვხედავთ მდგრად არაშემთხვევით ცვლილებებს, ან ვიკვლევთ ყოველი ფენოტიპის ინდივიდებს და რეპროდუქციულ წარმატებაში საშუალო სხვაობას ვპოულობთ.

### რაიმეს გადარჩევა და გადარჩევა რაიმესთვის

11.5 სურათზე ნაჩვენებია სათამაშო განსხვავებული ზომის ბურთებით, რომლებიც მედა განყოფილებაშია დალაგებული. ბურთები ძვიდების გავლით ხვრელებში ვარდებიან. ყოველი შემდგომი ძვიდის ხვრელი უფრო მცირე დიამეტრისაა, ვიდრე მის ზევით განლაგებული ძვიდის ხვრელი. თუ ყველაზე მცირე ზომის ყველა ბურთი წითელი ფერის არის, ხოლო მოზრდილი ბურთები სხვა ფერისაა, მაშინ სათამაშო მცირე ზომის, წითელ ბურთებს შეარჩევს ანუ ქვედა დონეზე წითელი ბურთები შეგროვდებიან. მაშასადამე, ჩვენ ერთმანეთისგან უნდა გავარჩიოთ ობიექტის გადარჩევა და თვისებების გადარჩევა (Sober 1984). ამ შემთხვევაში ხდება ბურთების გადარჩევა ანუ შერჩევა მცირე ზომის თვისების მიხედვით ანუ გადარჩევის მიზეზი მცირე ზომაა. ბურთების გადარჩევა ფერისთვის ან ფერის გამო არ ხდება. ბუნებრივი გადარჩევა ასევე შეგვიძლია მივიჩნიოთ ბადედ, რომელიც სხეულის გარკვეული ზომისთვის, დაწყვილების გარკვეული ქცევისთვის ან რაიმე სხვა თვისებისთვის ხდება. მაგრამ ამავე დროს შეიძლება მოხდეს სხვა თვისების შემთხვევითი გადარჩევა, რომელიც დაკავშირებულია გადარჩევად თვისებებთან.

ამ სემანტიკური თვალსაზრისის მნიშვნელობა იმაშია, რომ როდესაც ჩვენ თვისების ფუნქციაზე ვსაუბრობთ, ჩვენ ვგულისხმობთ, რომ არსებობს ამ თვისების მქონე ორგანიზმების ბუნებრივი გადარჩევა და ამავე დროს იმ გენების გადარჩევა, რომლებიც ამ თვისებას განსაზღვრავენ. მაგრამ ჩვენ ვამბობთ, რომ გადარჩევა ხდება თვით ამ თვისების მიმართ. ამ დროს ვვარაუდობთ, რომ ამ თვისებამ მისი მატარებელი ორგანიზმის წარმატება გაზარდა. თვისებას სხვა შედეგებიც შეიძლება ჰქონდეს, რაც მის ფუნქციაში არ შედიოდა და რომელთა მიმართ გადარჩევა არ მიმდინარეობდა. მაგალითად, ადრეულ კომინიუმებში მოხდა გადარჩევა დაპირისპირებული ცერა თითისთვის და მოქნილი თითებისთვის. მილიონობით წლის შემდეგ გაუთვალისწინებელი ეფექტი მივიღეთ. აღმოჩნდა, რომ ამ თვისებების არსებობის გამო ადამიანს პიანინოზე დაკვრა შეუძლია. შეიძლება მოხდეს თევზის სახეობის რომელიმე შეფერილობის გადარჩევა, რომლის მუშევრებით მტაცებელი მას ნაკლებად შეამჩნევს. შეფერილობის ფუნქცია ამ შემთხვევაში მტაცებლების თავიდან აცილებაა. ამგვარი ევოლუციური ცვლილების შედეგი პოპულაციის გადაშენების ალბათობის შემცირება შეიძლება იყოს, თუმცა გადაშენების თავიდან აცილება შეფერილობის ევოლუციის მიზეზი არ არის.

სურ. 11.5. სათამაშო, რომელიც პატარა ბურთებს არჩევს. ბურთები ზემოდან ქვემოთ სულ უფრო პატარა ხვრელებში ცვივა. ამ შემთხვევაში არ ხდება წითელი ბურთების გადარჩევა, არამედ მცირე ზომის გადარჩევა მიხედვით გადარჩევა მიმდინარეობს (After Sober 1984).



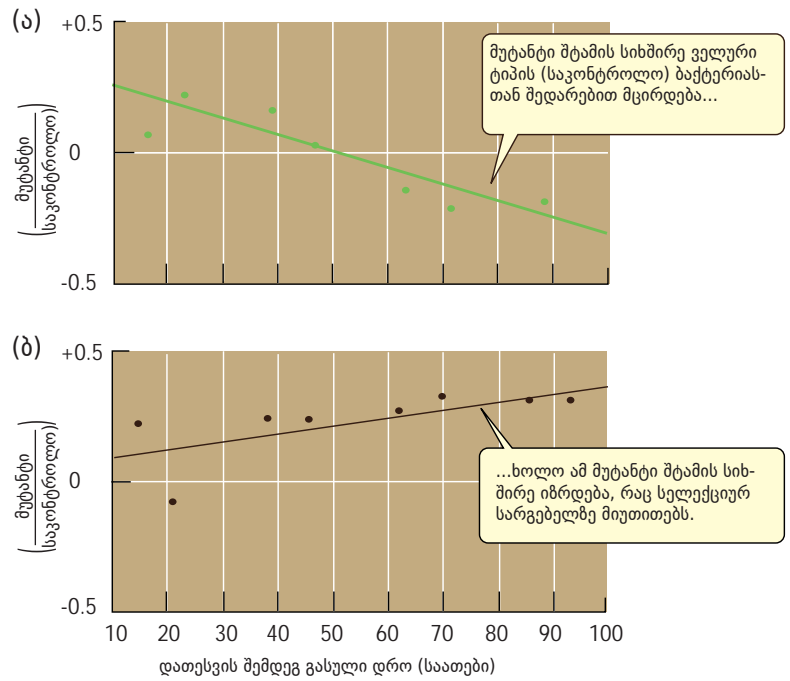
### ბუნებრივი გადარჩევის ექსპერიმენტული კვლევები

ზემოთ მოყვანილ საკმაოდ აბსტრაქტულ შეხედულებებს ბუნებრივი გადარჩევის რამდენიმე კონკრეტული კვლევის მეშვეობით განვმარტავთ. მოყვანილი მაგალითები ასევე გვაჩვენებენ, თუ როგორ არის შესაძლებელი (კონტროლირებადი ექსპერიმენტების მეშვეობით) ბუნებრივი გადარჩევის შესწავლა.

#### ბაქტერიების ჰოპულაციები

ბაქტერიები და სხვა მიკრობები ექსპერიმენტული ევოლუციური კვლევების კარგი ობიექტია, ვინაიდან მათი პოპულაცია ძალაინ სწრაფად იზრდება. ენტონი დინმა და მისმა კოლეგებმა (1986) შეისწავლეს ველური ტიპის *Escherichia coli*-ის შტამის კონკურენცია რამდენიმე ტიპის შტამთან, რომლებიც გენის მხოლოდ ერთი მუტაციით განსხვავდებოდნენ ველური ტიპისგან. ეს გენი არის (-გალაქტოზიდაზას (ლაქტოზას დამშლელი ფერმენტის) მაკოდირებელი გენი. გენოტიპების წყვილები (ყოველი წყვილი შედგებოდა ველური ტიპისგან და მუტანტისგან) ერთად იყვნენ კულტივირებულები ლაქტოზის შემცველ ფინჯანებზე. ლაქტოზა ენერჯის ერთადერთ წყაროს წარმოადგენდა. პოპულაციები იმდენად დიდი ზომის იყვნენ, რომ მხოლოდ გენების დრეიფით გამოწვეული გენოტიპის სისხირების ცვლილებები შეუმჩნეველად ნელი უნდა ყოფილიყო. მართლაც, ზოგიერთ პოპულაციაში მუტანტების და ველური შტამის შეფარდება მრავალი თაობის განმავლობაში არ შეც-

**სურ. 11.6.** ლაქტოზზე გამრდილი *Escherichia coli*-ს ლაბორატორიულ პოპულაციებში (-გალაქტოზიდამას გენის მუტაციის ბუნებრივი გადარჩევა. ყველა მოყვანილ შემთხვევაში მუტაციის მატარებელი შტამი ველური ტიპის ალელის მქონე საკონტროლო შტამთან კონკურენციაში შედის. პოპულაციებში თავდაპირველად ყოველი გენოტიპის უჯრედების თანაბარი რაოდენობაა, ანუ შეფარდების (მუტანტის/საკონტროლო შტამი) ლოგარითმი ნულის ტოლია. გადარჩევის გარეშე ლოგარითმული შეფარდება არ იცვლება. (ა) ერთი მუტანტი შტამის სიხშირე მცირდება, რაც არასასარგებლო გადარჩევაზე მიუთითებს. (ბ) სხვა მუტანტი სახეობის სიხშირე იზრდება, რაც სელექციურ (ადაპტაციურ) სარგებელზე მიაწინებს (After Dean et al. 1986.)



ვლიდა, რაც ამ მუტაციების სელექციურ ნეიტრალურობაზე მიუთითებს. მიუხედავად ამისა, ერთი მუტანტი შტამის სიხშირე შემცირდა. აქედან გამომდინარე მისი წარმატება ველური შტამის წარმატებაზე ნაკლები გახდა, რაც ნაწილობრივ ფერმენტის დაბალი აქტიურობით იყო გამოწვეული. სხვა მუტანტი შტამის, (ფერმენტის უფრო მაღალი აქტიურობით) სიხშირე გაიზარდა. მან ზრდის უფრო მაღალი სიჩქარე გამოავლინა, ვიდრე ველურმა შტამმა (სურ. 11.6).

ასეთი ექსპერიმენტებით ვლინდება ბუნებრივი გადარჩევის არსი.

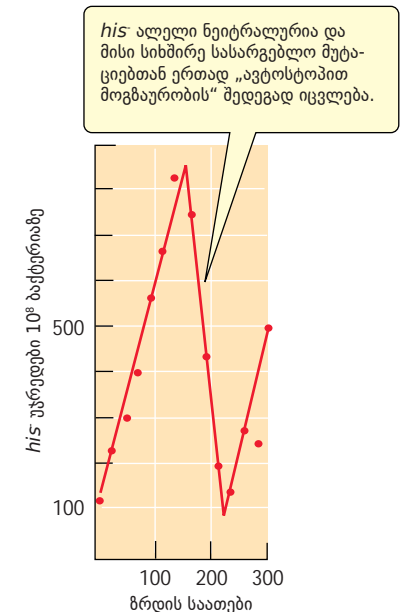
ბუნებრივი გადარჩევა გონიერებას სრულიად მოკლებული პროცესია და წინასწარი მოფიქრების და მიზნების გარეშე მიმდინარეობს. ადაპტაცია, (ანუ ბაქტერიის პოპულაციის ევოლუცია, რომელსაც ლაქტოზას ათვისების მართო საშუალო შესაძლებლობა გააჩნია), სხვადასხვა გენოტიპების გამრავლების განსხვავებული სიჩქარეებით არის განპირობებული, რაც გამოწვეულია ფენოტიპური განსხვავებებით (ფერმენტის აქტიურობით).

ბაქტერიაზე ჩატარებული კიდევ ერთი ექსპერიმენტი „რაიმეს გადარჩევა“ და „რაიმესთვის გადარჩევა“ შორის განსხვავებას გვიჩვენებს. ბაქტერია *E. coli*-ს ველური შტამის *his<sup>+</sup>* ალელი ამინომჟავა ჰისტიდინის მასინთეზირებელ ფერმენტს აკოდირებს, ხოლო *his<sup>-</sup>* ალელები არაფუნქციონალურია. ეს ალელები სელექციურად ნეიტრალურია, როდესაც ჰისტიდინის მიწოდება უზრუნველყოფილია და მუტანტი ალელის მქონე უჯრედებს ზრდა შეუძლიათ. ეტვედმა და სხვებმა (1951) აღმოაჩინეს, რომ ყოველი რამდენიმე ასეული თაობის შემდეგ ჰისტიდინით უზრუნველყოფილ ექსპერიმენტულ კულტურებში ალელის სიხშირეები სწრაფად და მკვეთრად იცვლება (სურ. 11.7). აქედან გამომდინარე, *his* ალელები სხვა ლოკუსებზე არსებულ სასარგებლო მუტაციებთან ერთად სხვა ლოკუსებზე „□—•†“ მოგზაურობენ. ეს მოვლენა ბაქტერიებში ადვილად შესამჩნევია, ვინაიდან რეკომბინაციის სიხშირე აქ ძალიან დაბალია. ზოგჯერ გენოტიპის (მაგალითად, *his*-ის) სიხშირის სწრაფი ზრდა სხვა ლოკუსზე მომხდარ სასარგებლო მუტაციებთან ბმის შედეგია. შესაბამისად, ალტერნატიული ალელი (*his<sup>+</sup>*) სხვა ლოკუსზე მომხდარ ახალ სასარგებლო მუტაციასთან კავშირის შედეგად იცვლება. აქედან გამომდინარე, ამ შემთხვევაში ბაქტერიების პოპულაციაში ხდებოდა ახალი სასარგებლო მუტაციისთვის გადარჩევა, და გადარჩევა ნეიტრალურ ალელებთან დაკავშირებულ *his* ლოკუსში.

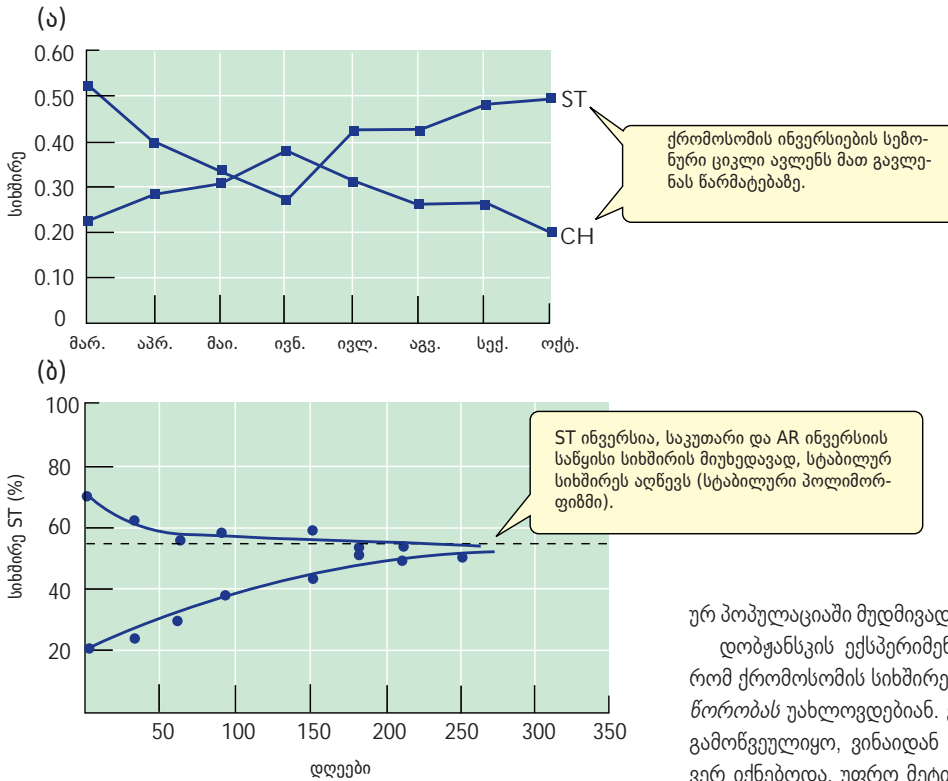
**ინვერსიული პოლიმორფიზმი Drosophila-ში**

*Drosophila pseudoobscura*-ს ბუნებრივი პოპულაციები მკვეთრად პოლიმორფულია ინვერსიების მიხედვით. ინვერსია არის ქრომოსომის გასწვრივ გენების განსხვავებული განლაგება, რაც ქრომოსომის სეგმენტების 180°-ით შემობრუნებით არის განპირობებული (იხ. მე-8 თავი). თეოდორ დობჟანსკიმ ივარაუდა, რომ ასეთი ინვერსიები წარმატებაზე მოქმედებენ, როცა დაინახა, რომ ბუნებრივ პოპულაციებში რამდენიმე ასეთი გადაადგილების სიხშირე რეგულარულ სემონურ ციკლს ავლენს (სურ. 11.8ა). ბუნებრივი პოპულაციების ფარდობითი წარმატების ცვლილება გარემოს და სავარაუდოდ ტემპერატურის შეცვლით იყო განპირობებული. დობჟანსკიმ კვლევა განაგრძო და რამდენიმე ექსპერიმენტი პოპულაციის გალიების გამოყენებით ჩაატარა. პოპულაციის გალია ყუთია, სადაც რამდენიმე ათასი ბუზისგან შემდგარ პოპულაციებს პერიოდულად საჭმლის თასი მიეწოდება. თასებში ბუზები მატლებს დებენ. ერთ-ერთ ასეთ ექსპერიმენტში დობჟანსკიმ (1948) ორი ინვერსიის მქონე რამდენიმე ბუზი გამოიყენა. ერთ ინვერსიას სტანდარტული (ST) უწოდა, მეორეს კი ისრისთავიანი (AR). ინვერსიების გარჩევა ზოლების მიხედვით (ქრომოსომას განსხვავებული ზოლები აქვს) მიკროსკოპის დახმარებით იყო შესაძლებელი. ერთ გალიაში 1119 AT და 485 AR ქრომოსომის ასლის მატარებელი ბუზი მოათავსეს (ანუ შესაბამისად 0,70 და 0,30 სიხშირეები), ხოლო მეორე გალიაში ST და AR სიხშირეების მატარებლები, შესაბამისად 0,19 და 0,81. პირველ გალიაში 15 თაობის შემდეგ ST-ს სიხშირე დაახლოებით 0,54-მდე დავა და გათანაბრდა, ხოლო მეორე გალიაში ST-ს სიხშირე თითქმის იგივე (0,5) ნიშნულამდე გაიზარდა (სურ.

**სურ. 11.7.** *Escherichia coli*-ს ლაბორატორიულ პოპულაციაში ალელის სიხშირე ავტოსტოპის შედეგად იცვლება. *y* დერძზე გამოსახულია სელექციურად ნეიტრალური *his<sup>+</sup>* ალელის სიხშირის შეფარდება ველური ტიპის *his<sup>+</sup>* ალელის სიხშირესთან. *his<sup>-</sup>* ალელის სიხშირე იზრდება, როდესაც მისი მატარებელი უჯრედი სხვა ლოკუსზე სასარგებლო მუტაციას განიცდის, ხოლო მცირდება, როდესაც მეთი სასარგებლო მუტაცია ველური ტიპის უჯრედი ხდება (After Nestmann and Hill 1973.)







**სურ. 11.8.** *Drosophila pseudoobscura*-ს ლაბორატორიულ და ბუნებრივ პოპულაციებში ქრომოსომების ინვერსიების სიხშირეების ცვლილება. (ა) ბუნებრივ პოპულაციაში ST და CH ინვერსიების სიხშირეების სეზონური ცვლილება. ციკლების მდგრადობამ დობჟანსკი დაარწმუნა, რომ ინვერსიებს წარმატებაზე გავლენა აქვთ. (ბ) ST ინვერსიების სიხშირე ექსპერიმენტულ პოპულაციებში. ST ინვერსიების სიხშირე, ST-ს და AR-ის საწყისი სიხშირისგან დამოუკიდებლად, წონასწორულ დონეს აღწევს. ერთი და იგივე სიხშირის მიმართ მომხდარი პოპულაციების კონვერგენცია აჩვენებს, რომ ST და AR ინვერსიები მოქმედებენ წარმატებაზე და ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციაში ორივეს სტაბილურ ანუ დაბალანსებულ პოლიმორფიზმის სახით ინარჩუნებს (ა after Dobzhansky 1970; ბ after Dobzhansky 1948.)

11.8ბ). მოგვიანებით ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა დაადასტურა, რომ ასეთი ცვლილებები რეპლიკაცი-

ურ პოპულაციაში მუდმივად ხდება.

დობჟანსკის ექსპერიმენტების მნიშვნელოვანი შედეგი იმაში მდგომარეობდა, რომ ქრომოსომის სიხშირეები საწყისი სიხშირეების მიუხედავად სტაბილურ წონასწორობას უახლოვდებიან. ეს შედეგი მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევა შეიძლება გამოწვეულიყო, ვინაიდან შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფი იმდენად მდგრადი ვერ იქნებოდა. უფრო მეტიც, ბუნებრივი გადარჩევა ისე, რომ ცვალებადობა შეინარჩუნოს (პოლიმორფიზმი); ეს არ ნიშნავს, რომ აუცილებლად ერთი, საუკეთესო გენოტიპი დაფიქსირდება. ბუნებრივი გადარჩევა გრძელდება მაშინაც, როცა გენოტიპის სიხშირეები წონასწორობას მიაღწევს, ევოლუციური ცვლილება ამ დროს აღარ მიმდინარეობს.

**მამრის რეპროდუქციული წარმატება**

ცხოველების მრავალი სახეობის მამრებს მდედრების მოსაზიდად გარკვეული მორფოლოგიური თვისებები გამოუმუშავდათ. მთავარი მამრის მდედრს გარკვეული ნიშან-თვისებების დემონსტრაციის საშუალებით იზიდავს. ამის კარგ მაგალითს მამალი გვაძლევს. ზოგიერთი ნიშან-თვისების ევოლუცია მდედრის არჩევანის შედეგია. მდედრი მკვეთრი ნიშან-თვისებების მქონე მამრებს ირჩევს. ასეთ მამრებს სხვაბთან შედარებით მეტი რეპროდუქციული წარმატება აქვთ (იხ. მე-14 თავი). მაგალითად, გრძელკუდა (*Euplectes prognie*) ფრინველის მამრს კუდის ბუმბულები ძალიან გრძელი აქვს. მალთ ანდერსონმა (1982) ზოგიერთ მამრს კუდის ბუმბულის ნაწილი მოაჭრა და სხვა მამრებს მიაწება. ამის შედეგად მათი კუდის ბუმბულის ბუნებრივი სიგრძე გაიზარდა. აღმოჩნდა, რომ ჩვეულებრივ მამრებთან შედარებით დამოკლებული კუდების მქონე მამრები მცირე რაოდენობის მდედრებთან დაწყვილდნენ, ხოლო წაგრძელებული კუდების მქონე მამრების მცვეცილების რაოდენობა გაიზარდა (სურ. 11.9).

მამრ გუპიებს (*Poecilia reticulata*) სხვადასხვა შეფერილობის ლაქები აქვთ. ტრინიდადის ზოგიერთ ნაკადულებში ბინადრობენ გუპიები და იქვე გავრცელებულია მათი მთავარი მტერი თევზი *Crenicichla*. ამ ნაკადულებში მობინადრე გუპიების მამრებს მცირე ზომის და ნაკლებად კონტრასტული ლაქები აქვთ, ხოლო შედარებით უსაფრთხო ადგილებში მობინადრე მამრების ლაქები უფრო კონტრასტულია. ჯონ ენდლერმა (1980) *Crenicichla*-ს გავრცელების არეალიდან 200 გუპია აიღო და უსაფრთხო ადგილას გადაიყვანა. 2 წლის (15 თაობის) შემდეგ მეცნიერმა აღმოაჩინა, რომ ახლად ჩამოყალიბებულ პოპულაციაში მამრებს უფრო დიდი ზომის და უფრო მრავალფეროვანი შეფერილობის ლაქები აქვთ. გარეგნულად ისინი დაემსგავსნენ გუპიებს, რომელთაც თავიდანვე შედარებით უსაფრთხო ადგილას ცხოვრობდნენ. ენდლერმა გუპიების პოპულაციები ორანჟურეას ხელოვნურ ტბებშიც გაუშვა. 6 თვის განმავლობაში პოპულაციის რაოდენობა იზრდებოდა, ამის შემდეგ ენდლერმა გუპიებით სავსე ოთხ ტბაში *Crenicichla* თევზი შეიყვანა, შემდეგ ოთხ ტბაში ნაკლებად სახიფათო მტაცებელი თევზი (*Rivulus*), ხოლო ორი პოპულაცია მტაცებლებისგან თავისუფალ გარემოში დატოვა. დაახლოებით 4-10 თაობის შემდეგ მტაცებლებისგან თავისუფალ ტბებში გუპიების ლაქების რაოდენობა და შეფერილობის სიმკვეთრე გაიზარდა, ხოლო მტაცებლებით სავსე გარემოში პირიქით შემცირდა (სურ. 11.10). მრავალი, მკვეთრი შეფერილობის ლაქების მქონე მამრი გუპიები დაწყვილებისას უფრო წარმატებულნი არიან, მაგრამ *Crenicichla* თევზს უადვილდება მათი შემჩნევა და დაჭერა.

ასეთი ექსპერიმენტები ადასტურებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა ხშირად მხოლოდ გამრავლების სიჩქარეების განსხვავებაზე მოქმედებს და არა გადარჩევაზე. დარგინი დაწყვილებაში არსებულ განსხვავებულ

(ა)



**სურ. 11.9.** (ა) გრძელკუდა მამრი ფრენის მომენტში. (ბ) მამრის კუდის სიგრძის ექსპერიმენტული ცვლილების გავლენა დაწყვილების წარმატებაზე. წარმატება მამრის ტერიტორიაზე აგებული ბუდეების რაოდენობით იზომება. 9 ფრინველზე ოთხი სხვადასხვა მანიპულაცია ჩატარდა. ფრინველების ნაწილს კუდის ბუმბულები წაუგრძელეს, ნაწილს კი დაუმოკლეს, ორ სხვადასხვა კონტროლში ერთს ბუმბულები მოჭრეს და შემდეგ მათი სიგრძე ადადგინეს, მეორეს კუდის ბუმბულებს ხელი არ ახლეს (After Andersson 1982; photo courtesy of Malte Andersson).

წარმატებას *სქესობრივ გადარჩევას* უწოდებს. სქესობრივი გადარჩევა განაპირობებს მენჯილების მოპოვებისთვის საჭირო ადაპტაციებს. გუპიაზე ჩატარებული ექსპერიმენტები გვიჩვენებს, რომ თვისება ზოგჯერ *კონფლიქტური გადარჩევის პრესის* (როგორცაა სქესობრივი გადარჩევა და მტაცებლობა) შეგავლენის ქვეშ ექცევა და ევოლუციის მიმართულება იმაზეა დამოკიდებულია, თუ რომელი მოვლენა უფრო ძლიერი. მრავალი სასარგებლო თვისება სინამდვილეში დაკავშირებულია გარკვეულ ზიანთან. ამ მოვლენას საფასურის გადახდა ანუ გასაღება ეწოდება. მაგალითად, მამრი გუპიის შეფერილობის ევოლუცია გამოწვეულია დაწყვილების წარმატებულობასა და მტაცებლის თავიდან აცილებას შორის არსებული საფასურის გადახდით.

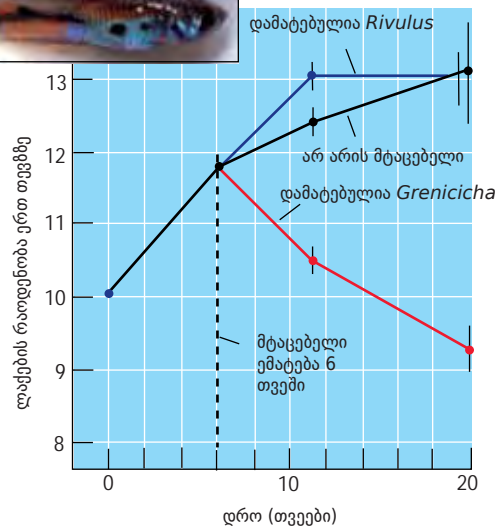
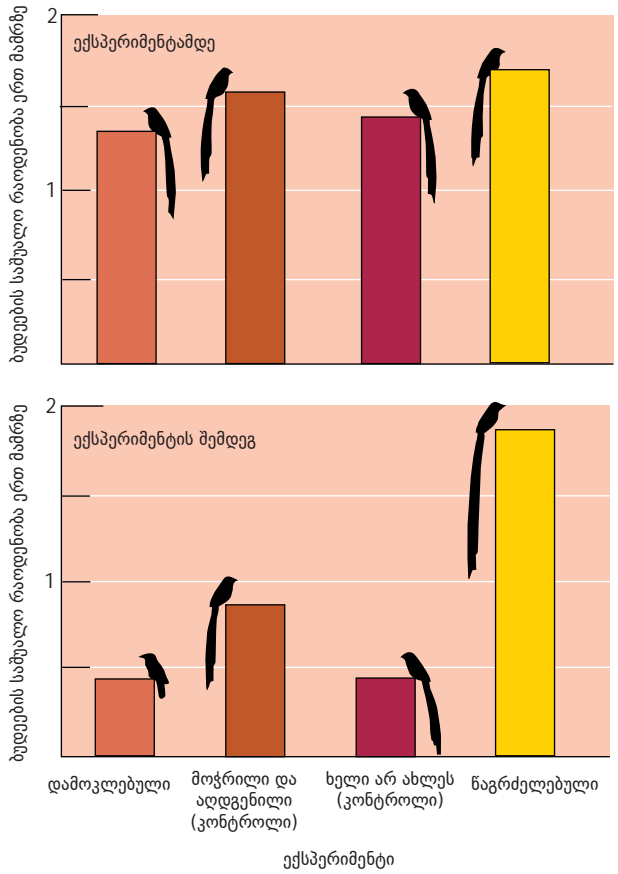
**ფქვილის ხოჭოს პოპულაციის ზომა**

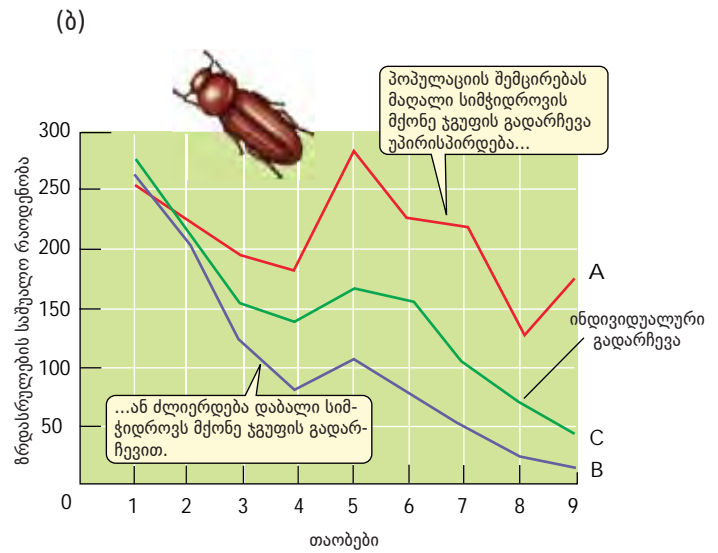
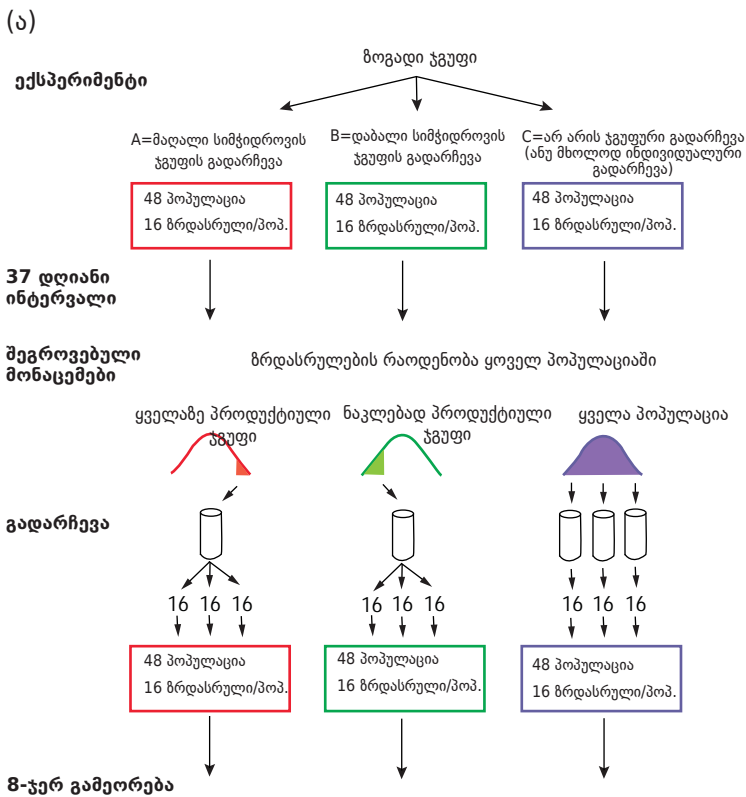
პატარა ხოჭო *Tribolium castaneum* ბელელში და ფქვილის საცავშიც მრავლდება. მატლები და ზრდასრული ხოჭოები ძირითადად ფქვილით იკვებებიან, თუმცა საჭიროების შემთხვევაში საკუთარ კვერცხებსა და ჭურჭებსაც ჭამენ (კანიბალიზმი). მაიკლ ვეიდმა (1977, 1979) ექსპერიმენტის მსვლელობისას 48 პოპულაცია ამ სამი სახეობის საკვებით გამოკვება. თითოეული პოპულაციის ყოველ თაობას ის 16 ზრდასრული ხოჭოს გამრავლებით იღებდა. საკონტროლო პოპულაციები (C ექსპერიმენტი) უბრალოდ ფქვილით საფხვ ახალ ჭურჭელში გადააწყვდა და იქ ამრავლებდა. ერთი თაობის ყოველი პოპულაცია მომდევნო თაობის ერთ პოპულაციას ქმნიდა. A ექსპერიმენტში ვეიდმა ჩაატარა სელექცია პოპულაციის დიდი ზომის მიხედვით, ის 48 პოპულაციის ყოველი თაობის გამრავლებას იწყებდა 16 ხოჭოს გამრავლებით. ხოჭოები ამოიღო დიდი სიმჭიდროვის მქონე სხვა პოპულაციებიდან. B ექსპერიმენტში მცენიერმა იგივე მეთოდით ჩაატარა სელექცია პოპულაციის მცირე ზომის მიხედვით ანუ მცირე სიმჭიდროვის მქონე პოპულაციების ხოჭოები გაამრავლა (სურ. 11.11ა).

სამივე ექსპერიმენტში 9 თაობის განმავლობაში პოპულაციის საშუალო ზომა შემცირდა. უდიდესი შემცირება B ექსპერიმენტში დაფიქსირდა, ხოლო ყველაზე ნაკლები A ექსპერიმენტში იყო (სურ. 11.11ბ). ასევე შემცირდა გამრავლების ჯამური სიჩქარე. C ექსპერიმენტში შემცირება განპირობებული უნდა ყოფილიყო თითოეულ პოპულაციაში მიმდინარე ევოლუციით, ის კი დამოკიდებულია ყოველი პოპულაციის შიგნით მიმდინარე ინდივიდუალური ხოჭოების გენოტიპების ბუნებრივ გადარჩევაზე. ამ პროცესს *ინდივიდუალური გადარჩევა*

**სურ. 11.10.** მამრის შეფერილობის ევოლუცია გუპიების ექსპერიმენტულ პოპულაციებში. პოპულაციების დაფუძნებიდან ექვსი თვის შემდეგ ზოგიერთ პოპულაციაში ზრდასრული გუპიების მათავარი მტერი, მტაცებელი (*Crenicichla*) შეიყვანეს, ზოგიერთში ნაკლებად სახიფათო, ახალგაზრდა გუპიებზე მონადირე მტაცებელი (*Rivulus*)-ი, ხოლო სხვები მტაცებლებისგან თავისუფალ გარემოში დარჩნენ. ოთხი თაობის და ათი თაობის შემდეგ დათვალეს ლაქების რაოდენობა. ვერტიკალური სვეტი იზომება მამრების ცვალებადობა (After Endler 1980; photo courtesy of Anne Houde.)

(ბ)





სურ. 11.1. ინდივიდუალური და ჯგუფური გადარჩევის გავლენა ფეკულის ხოჭოების *Tribolium castaneum*-ის პოპულაციის ზომამზე. (ა) ექსპერიმენტის გეგმა. ჯგუფური გადარჩევა ყოველ თაობაში განპირობებულია ყველაზე პროდუქტიული (A ექსპერიმენტი) ან ნაკლებად პროდუქტიული (B ექსპერიმენტი) პოპულაციებიდან აღებული ხოჭოების გამრავლებით. C ექსპერიმენტის მსგევლობისას მრავლდებოდა ყველა პოპულაცია და ამიტომ ჯგუფური გადარჩევა არ მიმდინარეობდა: ნებისმიერი ცვლილება პოპულაციებში შემავალ ინდივიდებზე ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით იყო გამონგველი. (ბ) სამივე ექსპერიმენტში მრდასრული ხოჭოების საშუალო რაოდენობის ცვლილება (After Wade 1977.)

ვა ეწოდება. შეიძლება ვთქვათ, რომ ეს პროცესი გუპიების შეფერილობამაც მოქმედებს. მაგრამ A და B ექსპერიმენტებში ვეიღმა გადარჩევის სხვა დონეს მიაღწია, ვინაიდან ზოგიერთ პოპულაციას ან ჯგუფს ფენოტიპური თვისების, კერძოდ პოპულაციის ზომის საფუძველზე სიცოცხლის გაგრძელების საშუალება მისცა. ამგვარ პროცესს **ჯგუფური გადარჩევა** ანუ **დემური გადარჩევა** ეწოდება. იგი პოპულაციებში შემავალ გენოტიპებზე ინდივიდუალურ გადარჩევასთან ერთად მოქმედებს. უნდა განვსახვათ პოპულაციის ფარგლებში მიმდინარე გადარჩევა და პოპულაციებს შორის მიმდინარე გადარჩევა.

საკონტროლო პოპულაციების (C) ზომის შემცირება ადაპტაციის ანტითემის (სრულიად საპირისპირო მოვლენას) გავს. ვეიღმა აღმოაჩინა, რომ დამფუძნებლის ჯგუფთან შედარებით, C პოპულაციის მრდასრული ხოჭოები მეტი ალბათობით ჭამდნენ ჭურებს, მდედრები კი უფრო ხშირად დებდნენ მცირე რაოდენობის კვერცხებს, როცა ისინი სხვა ხოჭოებთან ერთად საცდელ ჭურჭელში მოათავსეს. ინდივიდუალური ხოჭოსთვის კანიბალიზმი ცილის მიღების სასარგებლო საშუალებაა თუ მდედრი გრძნობს იმის საფრთხეს, რომ სხვა ხოჭოები მის კვერცხებს შეჭამენ, კვერცხის არდადება შეიძლება მისთვის სასარგებლო იყოს. მაგრამ, თუ ეს თვისება სასარგებლოა ინდივიდისთვის, ის ამავე დროს მაგნეა პოპულაციისთვის, ვინაიდან მისი გამრავლების სიჩქარე კლებულობს.

პოპულაციის მცირე ზომის მიხედვით გადარჩევის (B ექსპერიმენტი) დროს ვეიღმა იგივე ტენდენციები გააძლიერა. მეორე მხრივ, პოპულაციის დიდი ზომისთვის A ექსპერიმენტში ჯგუფის დონეზე ჩატარებული გადარჩევა, *ენინააღმდეგებოდა* პოპულაციის შიგნით მიმდინარე ინდივიდუალურ გადარჩევას, სხვა ხოჭოებთან მოთავსებული A ექსპერიმენტის ხოჭოების ნაყოფიერება C პოპულაციებთან შედარებით მეტი იყო, და ისინი ნაკლებად ჭამდნენ კვერცხებს და ჭურებს. მაშასადამე, ჯგუფებს შორის მიმდინარე გადარჩევამ გავლენა იქონია ევოლუციის მიმართულებაზე.

ვეიღის ექსპერიმენტები გვიჩვენებს, რომ პოპულაციის ზრდის სიჩქარე, ბუნებრივი გადარჩევის გამო, მაშინაც შეიძლება შემცირდეს, თუ ინდივიდუალური ორგანიზმები უფრო წარმატებულნი ხდებიან. ექსპერიმენტიდან ასევე გამომდინარეობს, რომ გადარჩევას შეუძლია ორ დონეზე: ინდივიდებს შორის და პოპულაციებს შორის მოქმედება.



**ეგოისტი გენეტიკური ელემენტები**

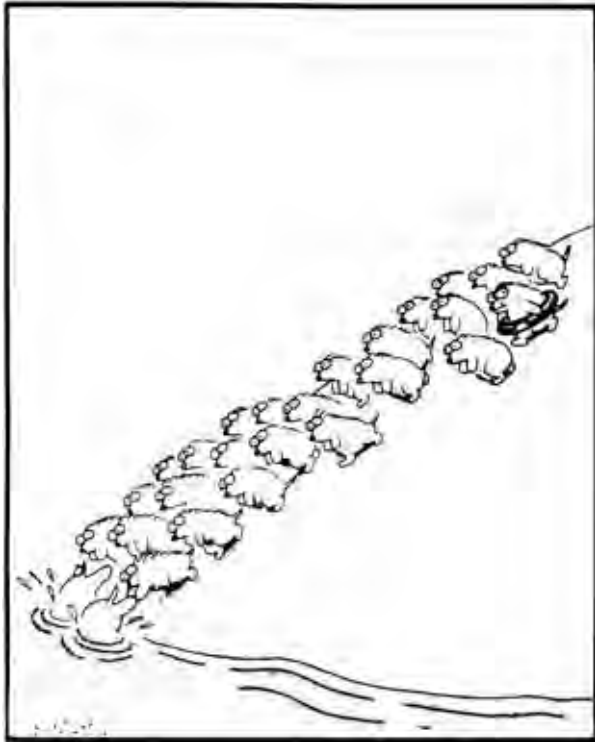
ცხოველებისა და მცენარეების ბევრ სახეობაში არსებობს „ეგოისტი“ გენეტიკური ელემენტები. მათი გადატანა ინდივიდის გენომის სხვა ნაწილზე უფრო დიდი სიჩქარით მიმდინარეობს, ვიდრე ინდივიდის დანარჩენი გენომის. ისინი საზიანოა (ან სულ მცირე არ არის სასარგებლო) ორგანიზმისთვის (Hurst and Werren 2001). მრავალ ასეთ ელემენტს **სეგრეგაციის დარღვევა** ანუ **მიტოზური დრაივი** ახასიათებს. ეს ნიშნავს, რომ ეს ელემენტი ჰეტეროზიგოტების გამეტების ნახევარზე მეტს გადააქვს. მაგალითად, სახლის თაგვის (*Mus musculus*) *t* ლოკუსს რამდენიმე ალელი აქვს. მამრის სპერმის 90%-ზე მეტს გადააქვს ეს ალელი. მამრი ჰეტეროზიგოტულია ერთ-ერთი ასეთი ალელის და ნორმალური *T* ალელის მიხედვით. ჰომოზიგოტურ მდგომარეობაში *t* ალელის გარკვეული ნაწილი მომაკვდინებელია, სხვები კი უნაყოფობას იწვევენ. ამ წარუმატებლობის მიუხედავად, *t* ალელის მიტოზური დრაივი ინდივიდუალურ დონეზე იმდენად დიდია, რომ ის მრავალ პოპულაციაში ძალიან მაღალ სიხშირეს აღწევს. კიდევ ერთი ეგოისტი ელემენტი პარამიტი კრაზანას *Nasonia vitripennis*-ის *psr*-ად წოდებული (დასახელება გამომდინარეობს: “paternal sex ratio”) –დან რაც ნიშნავს მშობელთა სქესების შეფარდებას) მცირე ზომის ქრომოსომაა. ეს ქრომოსომა ძირითადად სპერმის მეშვეობით გადადის. როცა კვერცხუჯრედის განაყოფიერება ამ გენეტიკური ელემენტის შემცველი სპერმით ხდება, მამის ყველა სხვა ქრომოსომა ნადგურდება და მხოლოდ ერთი დედის ნაკრები რჩება. *Nasonia*-ში, ისევე როგორც ყველა *Hymenoptera*-ში მდედრები დიპლოიდური კვერცხებიდან ვითარდებიან, ხოლო მამრები — ჰაპლოიდური კვერცხებიდან. აქედან გამომდინარე, *psr* ელემენტი მდედრ კვერცხებს მამრ კვერცხებად აქცევს, და სპერმის საშუალებით საკუთარი თავის გამრავლებას უზრუნველყოფს. ეს მოვლენა იმისდა მიუხედავად ხდება, რომ მან შეიძლება პოპულაციაში სქესთა შეფარდება შეცვლიოს და პოპულაციის გადარჩენას საფთხე დაემუქრება.

ეგოისტი გენეტიკური ელემენტები კარგად ასახავს ბუნებრივი გადარჩევის არსს. ბუნებრივი გადარჩევა სხვა არაფერია, თუ არა განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატება (ამ შემთხვევაში გენების), რაც არ აისახება ადაპტაციაზე ან რაიმე სახის გაუმჯობესებაზე (ამის საჭიროება არ არსებობს). ამგვარი ელემენტები გადარჩევის სხვადასხვა დონეების მაგალითსაც გვაძლევს: ამ შემთხვევაში გენური გადარჩევა ინდივიდუალური გადარჩევის საპირისპიროდ მოქმედებს. გენებს შორის მიმდინარე გადარჩევა არა მარტო ინდივიდუალური ორგანიზმებისთვის შეიძლება საზიანო იყოს, არამედ სახეობების ან პოპულაციების გადაშენება შეიძლება გამოიწვიოს.

**გადარჩევის დონეები**

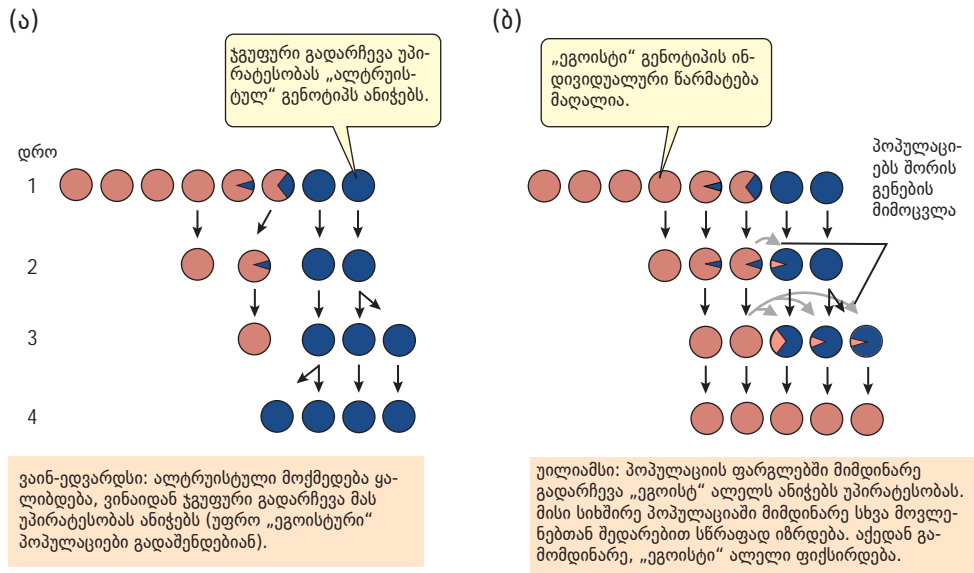
**ორგანიზმების და ჯგუფების გადარჩევა**

ჩვენ ხშირად მოგვისმენია მოსაზრება, რომ ხამანწკები სწრაფად მრავლდებიან იმისთვის, რომ „სახეობის გადარჩენა უზრუნველყონ“, ან ბასრი რქების მქონე ანტილოპები არ ებერთმანეთს, ვინაიდან ბრძოლაში შეიძლება სახეობის გადაშენება გამოიწვიოს. ასეთი გულუბრყვილო მოსაზრების არსებობა მიუთითებს ბუნებრივი გადარჩევის არსის არასწორ გაგებაზე. თუ ნიშან-თვისებები ინდივიდუალური გადარჩევის შედეგად ყალიბდება, ანუ ნაკლებად წარმატებულ ინდივიდებს უფრო წარმატებული ინდივიდები ცვლიან და ეს პროცესი თაობიდან თაობამდე გრძელდება, მაშინ მომავალი გადაშენების საფრთხე ევოლუციის მიმართულებაზე ვერ იმოქმედებს. უფრო მეტიც, **ალტრუისტული თვისება** ანუ ინდივიდის წარმატების შემამცირებელი და სახეობის ან პოპულაციის დონეზე სასარგებლო თვისება, ვერ განვითარდება ინდივიდუალური გადარჩევის შედეგად. თუ ალტრუისტული გენოტიპი ეგოისტურ გენოტიპებს შორისაა მოქცეული, მისი სიხშირე აუცილებლად შემცირდება. ეს იმის გამო მოხდება, რომ ის ერთ სულზე სხვა გენოტიპებთან შედარებით ნაკლები რაოდენობის შთამომავლობას დატოვებს. თუ პოპულაცია მხოლოდ ალტრუისტული გენოტიპებისგან შედგება, მაშინ გაიზრდება ეგოისტი მუტანტის ანუ „მატყუარას“ სიხშირე. ის იმ შემთხვევაშიც დაფიქსირდება, თუ ეგოისტი



სურ. 11.12. ლემინგების მითიური თვითმკვლელობა. პოპულარული გადმოცემის თანახმად, ლემინგები ზღვაში მასობრივად იკლავენ თავს, რომ პოპულაციის სიჭარბე აიცილონ. გარი ლარსონის სურათზე ერთ-ერთი თავგანწირული ლემინგი „მატყუარა“. ხელოვანი გვიხსნის, რატომ არ არის რეალური ამგვარი ალტრუისტული მოქმედება (Reprinted with permission of Chronicle Features, San Francisco.)

**სურ. 11.13.** კონფლიქტი ჯგუფურსა და ინდივიდუალურ გადარჩევას შორის. თითოეული წრე სახეობების პოპულაციებს ასახავს. ამ პოპულაციებს აკვირდებოდნენ დროის ოთხი პერიოდის განმავლობაში. ზოგიერთ ახალ პოპულაციას ქმნიან დაფუძნებული პოპულაციებიდან მოსული კოლონისტები, სხვა პოპულაციები კი გადაშენდებიან. ყოველი წრის ლურჯი და ვარდისფერი არეალების შეფარდება პოპულაციაში „ალტრუსტული“ და „ეგოისტური“ გენოტიპების თანაფარდობას ასახავს. ეგოისტ გენოტიპებს რეპროდუქციის უფრო მაღალი სიჩქარე ახასიათებს (ინდივიდის წარმატება მეტია). გვერდითი ისრები პოპულაციებს შორის გენების დინებას აჩვენებენ. (ა) ალტრუსტული თვისება ჯგუფური გადარჩევის შედეგად ყალიბდება, თუ ეგოისტი გენოტიპებისგან შემდგარი პოპულაციების გადაშენების სიჩქარე ძალიან მაღალია. (ბ) უილიამსის არგუმენტი: ინდივიდუალური გადარჩევა ჯგუფურ გადარჩევაზე სწრაფად მიმდინარეობს, ამიტომ პოპულაციაში ეგოისტი გენოტიპების რაოდენობა იზრდება და ალტრუსტული პოპულაციებში გენების მიმოცვლის შედეგად გადადის. აქედან გამომდინარე, ეგოისტი გენოტიპი მაშინაც კი ფიქსირდება, როცა პოპულაციის გადაშენების სიჩქარეს მრდის.



ორგანიზმებისგან შემდგარ პოპულაციას გადაშენების მეტი საფრთხე დაემუქრება (სურ. 11.12).

ზოგჯერ ინდივიდისთვის ზიანის მომტანი და პოპულაციისთვის სასარგებლო თვისებები მაინც ყალიბდება. ამის მიზეზი ჯგუფური გადარჩევაა. სწრაფად გამრავლებადი ეგოისტი გენოტიპებისგან შემდგარი პოპულაციები საკვების მარაგს უფრო სწრაფად ამოწურავენ და ალტრუსტული გენოტიპებისგან შემდგარ პოპულაციებზე სწრაფად გადაშენდებიან. თუ ეს ასეა, მაშინ სახეობას, როგორც ერთიან მთლიანობას, შეეძლო ალტრუიზმის განვითარება. ალტრუსტული ინდივიდებისგან შემდგარი ჯგუფები მაშინაც უკეთ გადარჩებიან, თუ ყოველი ჯგუფის შიგნით ინდივიდუალური გადარჩევა საპირისპირო მიმართულებით მიმდინარეობს (სურ. 11.13ა).

ჯგუფური გადარჩევის ჰიპოთეზა ჯორჯ უილიამსმა (1966) გააკრიტიკა ცნობილ წიგნში: „ადაპტაცია და ბუნებრივი გადარჩევა“. უილიამსის აზრით, არ არსებობს ადაპტაცია, რომელიც პოპულაციის ან სახეობისთვის სარგებლის მომტანია და ინდივიდისთვის საზიანოა: ან თვისება ადაპტაციური არ არის, ან ის სასარგებლოა ინდივიდისთვის, თუ ინდივიდის გენებისთვის. მაგალითად, მრავალი სახეობის მდებრი პოპულაციის მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში კვერცხს ნაკლები რაოდენობით დებს. მაგრამ მათი მიზანი სულაც არ არის სახეობისთვის საკმარისი საკვების უზრუნველყოფა. როცა პოპულაციის სიმჭიდროვე მაღალია და საკვები ცოტაა, მდებრი უბრალოდ არ შეუძლია ბევრი კვერცხის ფორმირება. შემცირებული ნაყოფიერება ამ შემთხვევაში უბრალოდ ფიზიოლოგიური აუცილებლობაა და არა ადაპტაცია. მეტიც, მდებრი ხშირად უფრო წარმატებულია, როცა ამ პირობებში ნაკლებ კვერცხს დებს. იგი საკვების რაოდენობის გაზრდას ელოდება, რომ მის შთამომავლობას გადარჩენის მეტი შანსი ჰქონდეს.

უილიამსმა ჯგუფური გადარჩევის საწინააღმდეგო მარტივი არგუმენტი მოიყვანა. ინდივიდუალური ორგანიზმების რაოდენობა გაცილებით მეტია, ვიდრე ამ ორგანიზმებისგან შემდგარი პოპულაციების. ორგანიზმების “□” (დაბადება და სიკვდილი) გაცილებით უფრო სწრაფი პროცესია, ვიდრე პოპულაციების მიმოცვლა. პოპულაციები ყალიბდებიან კოლონიზაციის შედეგად და გაცილებით ნაკლები სიჩქარით გადაშენდებიან. ყოველ დონეზე მიმდინარე გადარჩევისთვის საჭიროა – ინდივიდებს შორის თუ პოპულაციებს შორის – დაბადებისა და სიკვლის სიჩქარეში სხვაობა. აქედან გამომდინარე, ნაკლებად წარმატებული ინდივიდების უფრო წარმატებული ინდივიდებით ჩანაცვლების სიჩქარე ბევრად აღემატება ნაკლებად წარმატებული პოპულაციების მეტად წარმატებული პოპულაციებით ჩანაცვლების სიჩქარეს. აქედან გამომდინარე, ინდივიდუალური გადარჩევა ჯგუფურ გადარჩევაზე ძლიერია (სურ. 11.13ბ). თუმცა ზოგიერთი ევოლუციური ბიოლოგი აღიარებს ევოლუციაში ჯგუფური გადარჩევის მნიშვნელობის არსებობას (e.g., Wilson 1983), უმრავლესობა კი თვლის, რომ თვისებების ძალიან მცირე რაოდენობა იმის გამო განვითარდა, რომ მათ პოპულაციისთვის ან სახეობისთვის სარგებელი მოაქვთ.

თუ პოპულაციისთვის სარგებლის მომტანი ადაპტაციები იშვიათია, მაშინ რითი ავხსნათ ჭიანჭველების შემდეგი თვისება, რომ ისინი კოლონიისთვის მუშაობენ და არ მრავლდებიან? რატომ ყვირიან ფრინველები და აფრთხილებენ გუნდს, როცა მათ მტაცებელი უახლოვდებათ? უილიამ ჰემილტონის (1964) აზრით, ეს, ერთი შეხედვით ალტრუსტული, მოქმედება **ოჯახური გადარჩევის** შედეგია. ოჯახური გადარჩევა გენის დონეზე მიმდინარე გადარჩევად შეგვიძლია ჩავთვალოთ (იხ. მე-14 თავი). პოპულაციაში ალტრუსტული მოქმედების ალელის სიხშირე შეიძლება გაიზარდოს, თუ ამ ქცევისგან სარგებელს იმ ინდივიდის ნათესავები იღებენ,

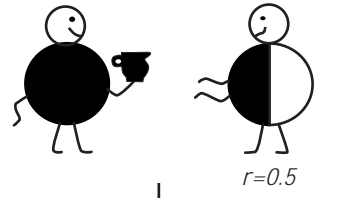
**სურ. 11.14.** ოჯახური გადარჩევის შედეგად მიმდინარე ალტრუიზმის და ეგოიზმის ევოლუცია. ოჯახი შედგება ალტრუისტ ან ეგოისტი ინდივიდისგან და მისი ძმისგან. ინდივიდის და მისი ძმის საერთო გენების ასლების შეფარდება (0,5) არის. ის აღნიშნულია სხეულის მუქი ნაწილით. (ა) ალტრუისტს ძმისთვის სარგებელი მოაქვს (საკვები) და მის წარმატებას (ნაჩვენებია სხეულის ზომით) ზრდის, სანამ შემდეგ თაობაში გადაცემული საერთო ალელის რაოდენობა ალტრუისტის გენეტიკური წარმატების შემცირებას გადააჭარბებს. (ბ) ეგოისტი ინდივიდი (ნაჯახით ხელში) ამცირებს მისი ძმის წარმატებას, მაგრამ საკუთარი თავის წარმატებას კიდევ უფრო ზრდის. ასე რომ ეგოისტური საქციელი მათი საერთო ალელის გადატანას ზრდის (From Wilson 1975.)

რომელიც ამ ქცევას ამჟღავნებს. ალტრუისტის ნათესავებს ალტრუისტული ალელის ასლი მეტი ალბათობით ექნებათ, ვიდრე პოპულაციის ნებისმიერ სხვა წევრს. ალტრუისტისაა ზრდის მისი ნათესავების წარმატებას მაშინაც, თუ მისი საკუთარი წარმატება მცირდება, რითაც მან შეიძლება ამ ალელის სიხშირე გაზარდოს. (სურ. 11.14). აქედან გამომდინარე, ოჯახური გადარჩევა გადარჩევის ისეთი ფორმაა, რომლის დროსაც ალელები განსხვავდებიან წარმატებით. ალელების მატარებლები მოქმედებენ ინდივიდების რეპროდუქციულ წარმატებაზე (ნათესავების). ნათესავებმა კი საერთო წინაპრისგან იგივე ალელები მიიღეს.

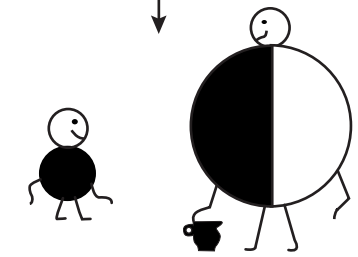
**სახეობების გადარჩევა**

როდესაც ორგანიზმთა ჯგუფები სახეობები ან უფრო მაღალი რანგის ტაქსონებია, მათ შორის მიმდინარე გადარჩევის სახეობების გადარჩევა ან ტაქსონების გადარჩევა ეწოდება (Stanley 1979; Williams 1992). განვიხილოთ ნათესაური კავშირის მქონე ორი კლასი. ისინი განსხვავდებიან რამდენიმე თვისებით. მაგალითად, ორქიდეებს (Orchidaceae) როგორც წესი ძალიან მოდიფიცირებული ყვავილები ახასიათებთ (სურნელი, ყვავილის ფორმა), რაც სპეციალიზირებული მწერების მიერ მათ დამტვერვას სტიმულირებს. ყვავილები სხვადასხვა ორქიდეების სახეობებს განსხვავებული აქვს, ყუნწები კი შემობრუნებული (სურ. 11.15). ორქიდეების მონათესავე ირისებს (Iridaceae) სწორი ყუნწები აქვს და ისინი ნაკლებად სპეციალიზირებული მწერების მიერ იმტვერება. დავუშვათ (რაც როგორც ჩანს მიზეზია), რომ ყვავილის ფორმის ცვლილება ორქიდეებში მეტ რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს, ვიდრე ირისებში, რადგან ორქიდეას ყვავილის ნებისმიერი ცვლილება სხვადასხვა სპეციალიზირებულ დამტვერვას მეტი ალბათობით იზიდავს. ამ შემთხვევაში სახეობების წარმოქმნის სიხშირე ორქიდეებში უფრო მაღალი იქნება და ორქიდეას სახეობების რაოდენობა სწრაფად გაიზარდება

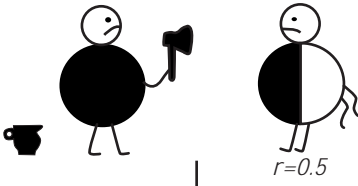
(ა) **ალტრუიზმი.** ალტრუისტს ძმისთვის სარგებელი მოაქვს. ძმის მასთან საერთო გენების 1/2 აქვს.



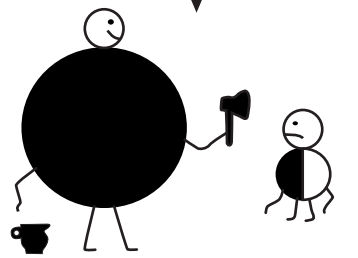
ალტრუისტის შემცირებული წარმატების მიუხედავად, მისი გენების მეტი წილი შემდეგ თაობას გადაეცემა.



(ბ) **ეგოიზმი.** ეგოისტი ინდივიდის მოქმედებას ძმისთვის ზიანი მოაქვს.



საზიანო მოქმედება ძმის წარმატებას ამცირებს, ხოლო ეგოისტი ინდივიდის წარმატება იზრდება.



(ა)

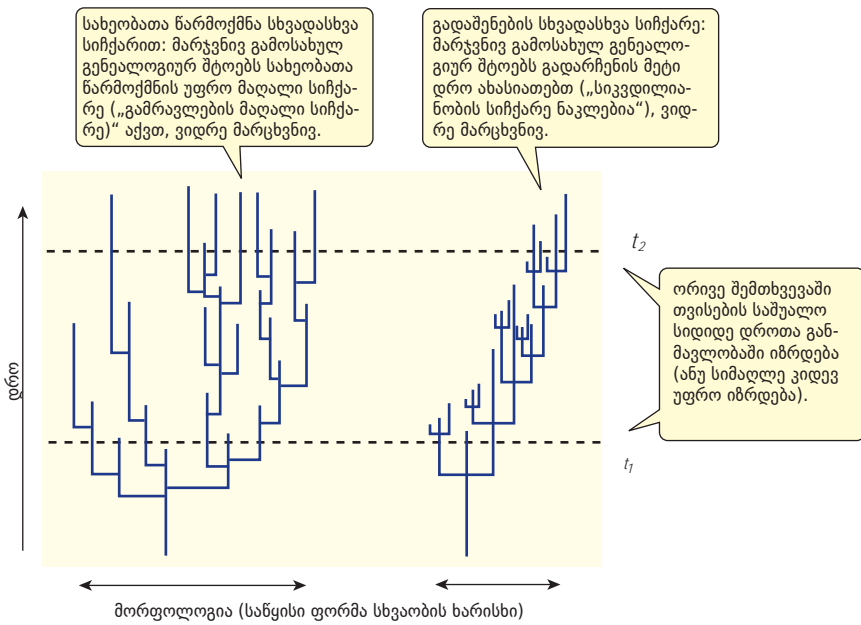


(ბ)



**სურ. 11.15.** (ა) კალიფსოს ორქიდეას (*Calypso bulbosa*) და (ბ) ირისის (*Iris macrospora*) ყვავილები. ორქიდეას მკვეთრად შეცვლილი ყვავილი ქვემოთ იხრება, ვინაიდან ყვავილის ყლორტთან დამაკავშირებელი ყუნწი 180°-ით არის გადახრილი. მრავალ ორქიდეას ძალიან სპეციალიზირებული დამტვერვის სისტემა აქვს. ეს ალბათ იმის მიზეზია, რომ ორქიდეა მცენარეების ერთ-ერთ უდიდეს ოჯახს ქმნის (ა, photo © Paine, Inc.; ბ, photo by Gerald and Buff Corsi, California Academy of Sciences.)





**სურ. 11.16.** სახეობების გადარჩევა (ნიშან-თვისების განსხვავებული ფორმების მქონე სახეობების განსხვავებული გამრავლების უნარი). x ლერძზე ნაჩვენებია მორფოლოგიური თვისება, მაგალითად, სხეულის ზომა. (ა) სახეობების წარმოქმნის განსხვავებული სიჩქარე. გენეალოგიური შტოები, რომლებშიც თვისებას მეტი სიდიდე აქვს (ფილოგენეზში მარჯვნივ) სახეობების წარმოქმნის უფრო მაღალი სიჩქარე ახასიათებს, ვიდრე თვისების დაბალი სიდიდის მქონე შტოებს. ეს ინდივიდუალური ორგანიზმების უფრო მაღალი გამრავლების სიჩქარის ანალოგურია. (ბ) განსხვავებული გადაშენება და გადარჩევა: გენეალოგიური შტოები, რომელთა ნიშან-თვისების სიდიდეს გადარჩენის მეტი დრო ახასიათებს. ეს ინდივიდუალური ორგანიზმის გადარჩენის მეტი ხარისხის ანალოგურია. ორივე შემთხვევაში თვისების მეტია  $t_2$  დროში საშუალო სახეობებს შორის სიდიდე (მეღა დაშტრიხული ხაზი), ვიდრე  $t_1$  დროში (After Gould 1982.)

(მართლაც, ორქიდეას სახეობების რაოდენობა 19500-ს აღწევს. მცენარეებში ეს უდიდესი ოჯახია, ხოლო ირისების სახეობების რაოდენობა დაახლოებით 1750). თუ ორივე ოჯახს ერთად განვიხილავთ, მაშინ ევოლუციური დროის განმავლობაში შეცვლილი ყვავილების და მოლუნული ყუნწების მქონე სახეობების რაოდენობა იცვლება. სახეობების საშუალო მდგომარეობაც “-□-□-”-ჯ სიჩქარეებში არსებული სხვაობის გამო მთლიანად უნდა შეიცვალოს. ახალ სახეობებში ერთი ან რამდენიმე თვისების (სახეობათა წარმოქმნის სიჩქარე) შეფარდების ცვლილება ანალოგურია პოპულაციაში რეპროდუქციული სიჩქარის მიხედვით განსხვავებული გენოტიპების შეფარდების ცვლილების. (სურ. 11.16).

სხვადასხვა თვისებების მქონე სახეობებში სხვაობა გადაშენების სიჩქარეში აგრეთვე ცვლის საშუალო ფენოტიპს. ამის კარგი მაგალითია სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობების მეტი რაოდენობა შედარებით ახლო ნათესაური კავშირის, უსქესო გამრავლების მქონე სახეობებთან. მცენარეების და ცხოველების მრავალი ჯგუფი უსქესოდ გამრავლებულ ევოლუციურ შტოებს წარმოქმნის, თუმცა ყველა ეს ევოლუციური შტო ძალიან ახალგაზრდაა. ეს დადგინდა სქესობრივ ფორმებთან მათი გენეტიკური მსგავსების შედარებით. კვლევების თანახმად, უსქესო ფორმის გადაშენების სიჩქარე მეტია, ვიდრე სქესობრივი ფორმების. დიდი ხნის წინ წარმოქმნილი უსქესო ფორმებიდან ვერც ერთმა დღემდე ვერ მიაღწია. (Normark et al. 2003).

ორქიდეის/ირისის მაგალითში სახეობების გადარჩევა სპეციალიზირებული დამტვერავის მიხედვით მოხდა (ანუ სპეციალიზირებული დამტვერავი იწვევდა სპეციალიზაციის უფრო მაღალ სიჩქარეს). ყუნწის სტრუქტურასა და დამტვერავის ფორმას შორის კავშირის გამო, მიმდინარეობდა მოლუნული ყუნწების (და არა მოლუნული ყუნწებისთვის) გადარჩევა. მცენარის ამ სახეობებში მოლუნული ყუნწების მზარდი რაოდენობა, სახეობათა წარმოქმნის სიჩქარესთან მოულოდნელი კავშირის შედეგია.

## ადაპტაციის არსი

### ადაპტაციის განსაზღვრება

ყველა ბიოლოგი თანახმაა, რომ ადაპტაციური თვისებები მრდის წარმატებას ზოგ ალტერნატიულ თვისებებთან შედარებით. გარდა ამისა, ზოგიერთ ავტორს ადაპტაციის განსაზღვრებაში ისტორიული პერსპექტივა შეაქვს.

ადაპტაციის არაისტორიული განსაზღვრება რიგს და შერმანს (1993) ეკუთვნის: „ადაპტაცია ფენოტიპის ნაირსახეობაა, რომელიც მოცემულ გარემოში ყველაზე მაღალი წარმატების მქონე სიმრავლიდან წარმოიქმნება“. ეს განსაზღვრება რეპროდუქციულ წარმატებაზე თვისების გავლენას მხოლოდ აწმყოში განიხილავს, სხვა სახის გავლენასთან შედარებით. ჰარვეი და პაგელი (1991) მეორე უკიდურესობაში გადადიან და ამბობენ: „თვისება მხოლოდ მაშინ არის ადაპტაცია, როდესაც ის შექმნილია და განვითარებულია გადარჩევის სპეციფიკურ აგენტზე საპასუხოდ. ისტორიაზე დაფუძნებული ასეთი განსაზღვრება ითხოვს თვისების წარმატებაზე გავლენის შედარებას, თვისების კონკრეტული ნაირსახეობის წარმატებაზე გავლენასთან. მაგალითად, თვისების წინაპარი ფორმის. წინაპარი ფორმის შესახებ ინფორმაციას ფილოგენეტიკური ან პალეონტოლოგიუ-

(ა)



(ბ)



სურ. 11.17. ეგზაპტაცია და ადაპტაცია. (ა) *Alcidae* ოჯახის წევრებში, როგორცაა კაირა (*Uria aalge*), ფრთას შეიძლება წყლის ქვეშ „ფრენისთვის“ განკუთვნილი ეგზაპტაცია ვეწოდოთ. (ბ) პინგვინის მოლიფიცირებული ფრთა (სურათზე ნაჩვენებია მაგელანის პინგვინი *Spheniscus magellanicus*) წყლის ქვეშ უკეთესად გადაადგილებისთვის განკუთვნილი ადაპტაციაა. (ა, photo © Allan Doug/photolibrary.com; ბ, photo © Pete Oxford/naturepl.com)

რი მონაცემები გვაწვდის.

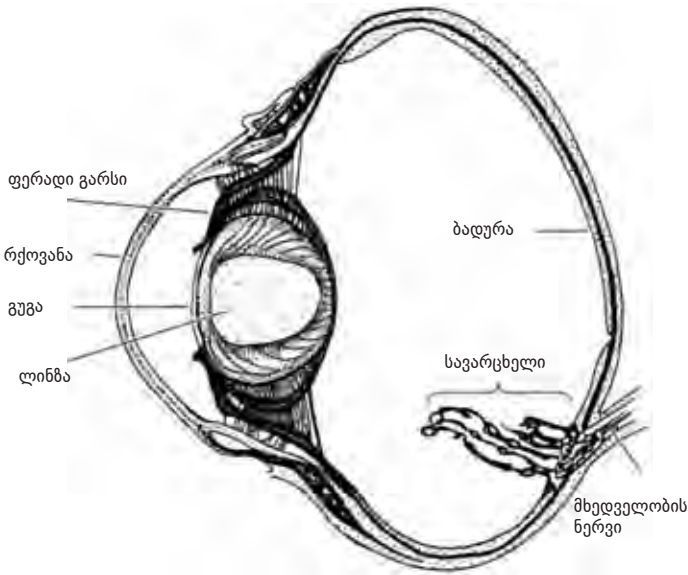
ისტორიაზე აქცენტის გადატანის ერთ-ერთი მიზეზია ის, რომ თვისების ფორმა შეიძლება ფილოგენეტიკური განვითარების შედეგი იყოს და არა ადაპტაცია. დარგინი ნათლად ხედავდა, რომ თვისება შეიძლება სასარგებლო ყოფილიყო, მაგრამ დღევანდელი ფუნქციისთვის არ განვითარებულა, ან მას ფუნქცია საერთოდ არ ჰქონდა: „ახლად დაბადებული ძუძუმწოვრების თავის ქალას ნაწილების შეერთების ადგილები მშობიარობისთვის მშვენიერი ადაპტაციაა. ის ნამდვილად ესმარება ცხოველს შვილის გაჩენაში და აუცილებელიც არის, მაგრამ შეერთების იგივე ადგილები ბარტყებში და ახლად გამოჩევილ რეპტილიებშიც გვხვდება. ეს სახეობები კი კვერცხიდან იჩეკებიან. კვერცხის ნაჭუჭის დამტვრევაში ეს თვისება ნამდვილად არ გამოდგება. აქედან გამომდინარე, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ეს სტრუქტურა ორგანიზმის მრდის კანონებით არის განპირობებული, მაღალი რანგის ცხოველებს კი ეს თვისება მშობიარობის დროს გამოადგათ“ („სახეობათა წარმოშობა“, მე-6 თავი). შეიძლება თუ არა ჩავთვალოთ, რომ თვისება ადაპტაციურია დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად ჩავწვდებით ამ მოვლენის არსს. მაგალითად, ჩვენ ვიცით, რომ გალაპაგოსის კუნძულებზე მობინადრე სკვინჩების სახეობის ფარგლებშიც და სახეობებს შორისაც ნისკარტის სიგრძე ცვალებადია (იხ. სურ. 3.22). ჩნდება შეკითხვა, არის თუ არა ნისკარტის საშუალო სიგრძე (ერთ სახეობაში 11,5მმ-ია, ხოლო მეორე სახეობაში 8,1მმ) ადაპტაციური ნიშანი? (Grant 1986). მაგრამ აზრს მოკლებულია მსჯელობა სკვინჩას თვისების (გალაპაგოსის იგუანისგან განსხვავებით ოთხი და არა ხუთი თითი) ადაპტურობაზე, ვინაიდან ფრინველების წინაპარმა მეხუთე თითი დიდი ხნის წინ დაკარგა. ეს თვისება ამის მერე არც ერთ ფრინველში არ აღდგენილა. თუ დაგვაინტერესა, რატომ აქვს სახეობას ერთი და არა სხვა თვისება, პასუხი იქნება ადაპტაცია, ან ფილოგენეტიკური ისტორია.

**პრეადაპტაცია** თვისებაა, რომელიც შემთხვევით ახალ ფუნქციას ასრულებს. მაგალითად, თუთიყუშებს ძლიერი, ბასრი ნისკარტი აქვთ. მისი დახმარებით თუთიყუში ნაყოფითა და მარცვლეულით იკვებება. ახალ ზელანდიაში შინაური ცხვარის შეყვანის შემდეგ, ადგილობრივი თუთიყუში კეა (*Nestor notabilis*) რამდენიმე ცხვარს თავს დაესხა, კანი გაუჭრა და ცხვრის ცხიმის ჭამა დაიწყო. ახალი ფუნქციის შესასრულებლად თუთიყუშის ნისკარტი შემთხვევით აღმოჩნდა გამოსადეგი, რაც კანის გაჭრის პრეადაპტაციად შეგვიძლია ჩავთვალოთ.

ახალი ფუნქციის შესასრულებლად გაერთიანებულ პრეადაპტაციებს **ეგზაპტაციები** ეწოდება (Gould and Vrba 1982). მაგალითად, *Alcidae* ოჯახის (ვთქვით კაირას), ფრინველების ფრთები ცურვის ეგზაპტაციად შეიძლება განვიხილოთ. ეს ფრინველები წყლის ქვეშ ისევე „დაფრინავენ“, როგორც ჰაერში (სურ. 11.17ა). გადარჩევამ შემდგომშიც შეიძლება ისე შეცვალოს ეგზაპტაცია, რომ მოლიფიკაცია გადაიქცევა თვისების ახალი ფუნქციისთვის ადაპტაციად: მაგალითად, პინგვინის ფრთები ისეა მოლიფიცირებული, რომ ფარფლების ფუნქციას ასრულებს, ჰაერში ფრენისთვის კი არ გამოდგება (სურ. 11.17ბ).

**როგორ უნდა ამოვიცნოთ ადაპტაცია?**

ორგანიზმის ყველა თვისება ადაპტაცია არ არის. თვისებების სხვა შესაძლო განმარტებებიც არსებობს. პირველი, თვისება შეიძლება იყოს ფიზიკური ან ქიმიური მოვლენების აუცილებელი შედეგი. ჰემოლოგობინის სისხლს წითელ შეფერილობას ანიჭებს, მაგრამ წითელი ფერი არ არის ადაპტაცია — ეს თვისება ჰემოგლობინის აგებულების შედეგია. თვისება შეიძლება განვითარდეს შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფის, და არა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად. მეორე, ზოგჯერ თვისება იმიტომ კი არ ვითარდება, რომ მას ადაპტაციური სარგებელი მოაქვს, არამედ იმიტომ, რომ ის დაკავშირებულია სხვა თვისებასთან. ისინი კი თავის მხრივ ადაპტაციურ სარგებელს იწვევს. გენეტიკური ავტოსტოპი, რომელიც გამოვლინდა ეტვუდის და სხვების მიერ ბაქტერიებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტში, ამგვარი კავშირის ერთ-ერთი მიზეზია. მესამე მაგალითია პლეიტ-



**სურ. 11.18.** ფრინველის თვალის განივკვეთაში ნაჩვენებია სავარცხელი. სავარცხელის ფუნქციის შესახებ 30-ზე მეტი ჰიპოთეზა არსებობს, მაგრამ ყველაზე სარწმუნოა, რომ ის ბადურას ჟანგბადით ამარაგებს (After Gill 1995.)

როზია, ანუ გენის ფენოტიპური ეფექტი მრავალ თვისებაზე. მეოთხე, როგორც წინა თავში გამოჩნდა, თვისების ფორმა შეიძლება ფილოგენეტიკური ისტორიის შედეგად იყოს. მაგალითად, დარვინმა თავის ქალას ნაწილების შეერთების ადგილების ანალიზის შედეგად დაადგინა, რომ ეს თვისება წინაპარი ფორმაა.

ზოგიერთი ავტორი ალტერნატიული ჰიპოთეზების დიდი რაოდენობის გამო თვლის, რომ თვისება არ უნდა ჩავთვალოთ ადაპტაციად, სანამ ამის რაიმე მტკიცებულება არ გამოჩნდება (Williams 1966). ამავე დროს უნდა ვიცოდეთ, რომ ორგანიზმის თვისებების უმრავლესობა ადაპტაციაა. იმის დასადგენად, რომ თვისება კონკრეტული ფუნქციების ადაპტაციაა რამდენიმე მეთოდი არსებობს. ამ მეთოდებს ჯერ მოკლე და არასრულად, ხოლო შემდეგ თავებში უფრო დეტალურად მიმოვიხილავთ.

**სირთული.** თუ თვისების ფუნქციას მომენტალურად ვერ ვსაზღვრავთ, ხშირად ვვარაუდობთ, რომ თუ ის რთულია, მას ადაპტაციური ფუნქცია აქვს, რადგან სირთულე მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად შეიძლება ჩამოყალიბდეს. მაგალითად ფრინველების თვალის ბადურის წინ განლაგებულია სისხლძარღვებით ძალიან მდიდარი სპეციფიკური სტრუქტურა. მას სავარცხელს ეძახიან (სურ. 11.18). მეცნიერებმა ახლახანს აღმოაჩინეს, რომ სავარცხელი ბადურას ჟანგბადს აწვდის, თუმცა ამ ორგანოს სირთულის გამო, და იმის გამო, რომ ის ფრინველების ყველა სახეობაში გვხვდება, მანამდეც ხვდებოდნენ მისი მნიშვნელოვანი ფუნქციის შესახებ.

**გეგმა.** თვისების ფუნქცია ხშირად დგინდება გეგმასთან შესაბამისობის მიხედვით, რომელიც ინჟინერს შეეძლო მოეფიქრა გარკვეული ამოცანის შესრულებისთვის. თვისების ფუნქციის დადგენა შესაძლებელია მოდელის პროგნოზირებით. მაგალითად, ცხელ კლიმატში მოზინადრე მცენარეების ფოთლები წვრილია ან დანაწევრებული (სურ. 11.19). ეს თვისებები შესაბამისობაშია მოდელთან, რომლის მიხედვით მცირე ფოთლის ზედაპირზე არსებული ცხელი ჰაერის თხელი "ქიქიქიქიქი..." ფენა ქართი უფრო სწრაფად იფანტება, ვიდრე დიდი ფოთლის ზედაპირიდან. ამიტომ მცირე ფოთლის ტემპერატურა უფრო ეფექტურად კლებულობს. ამგვარი ანალიზებს ფუნქციონალურ მორფოლოგიაში და ეკოლოგიურ ფიზიოლოგიაში აწარმოებენ.

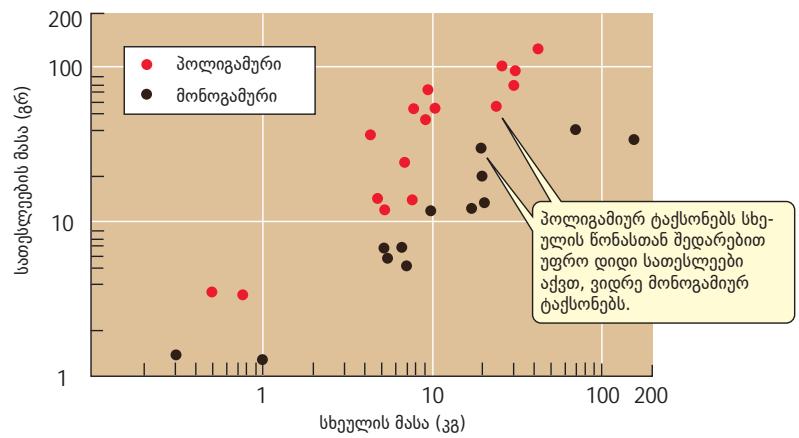
**ექსპერიმენტი.** ზოგჯერ ექსპერიმენტი აჩვენებს, რომ თვისება გადარჩენის ან გამრავლების უნარს, ან რალაც სხვა ფუნქციებს (მოძრაობა ან თავდაცვა) აძლიერებს. ამ თვისების მატარებელი ინდივიდის წარმატება სხვა ინდივიდის წარმატებაზე მეტი ხდება. ანდერსონმა (1982) ექსპერიმენტულად შეცვალა *Vidua* –ს ფრინველების მამრების კულის სიგრძე (იხ. სურ. 11.9) და აჩვენა, რომ ხელოვნურად შექმნილი ცვლილება თვისების



**სურ. 11.19.** ფუნქციონალურ-მორფოლოგიური ანალიზი ადასტურებს, რომ პატარა ზედაპირიდან მის ირგვლივ წარმოქმნილი ცხელი ჰაერის ფენა უფრო სწრაფად იფანტება, ვიდრე დიდი ზედაპირიდან. ბევრ ტროპიკულ და უდაბნოს მცენარეს დიდი ზომის ფოთლები აქვს, მაგრამ ისინი დაყოფილია ფოთლაკებად, მაგალითად, აკაცია (ა) ან დანაწევრებულია, მაგალითად ბანანი (ბ). როგორც ჩანს ფოთლების ფორმა ტემპერატურის შემცირების ადაპტაცია არის. (ა, photo © Premaphotos/naturepl.com; ბ, photo © Mireille Vautier/Alamy Images.)



სურ. 11.20. პოლიგამიურ და მონოგამიურ პრიმატებში სათესლეების წონასა და სხეულის წონას შორის კავშირი (After Harvey and Pagel 1991).



ადაპტაციური ფუნქციის საჩვენებლად შეიძლება გამოვიყენოთ. ამ შემთხვევაში დაწყვილების წარმატებაში მისი როლის საჩვენებლად.

**შეღარების მეთოდი.** შეღარების მეთოდი თვისების ადაპტაციური მნიშვნელობის დადგენის ძლიერი საშუალებაა. ეს მეთოდი სახეობების ნაკრების შედარებას გულისხმობს, რათა ჩამოყალიბდეს ან შემოწმდეს ადაპტაციის ან სხვა ევოლუციური მოვლენის ჰიპოთეზა. ამ მეთოდში „ბუნებრივი ევოლუციური ექსპერიმენტების“ სასარგებლო თვისებებია გამოყენებული. მათ კონვერგენტული ევოლუცია იძლევა. თუ თვისება გადარჩევის მსგავსი გენოლის შედეგად მრავალ გენეალოგიურ შტოში დამოუკიდებლად ყალიბდება, მაშინ მისი ფუნქციის გარკვევა შესაძლებელია მასთან კორელირებული ევოლოგიური ან სხვა სელექციური ფაქტორების განსაზღვრით. მაგალითად, ნექტარი მკვებავი ფრინველების სულ მცირე ექვს გენეალოგიურ შტოში განვითარდა გრძელი, წვრილი ნისკარტი (იხ. სურ. 3.8). სხეულის დიდი ზომის დამოუკიდებელი ევოლუცია ჩრდილოეთში მოხილვადი ძუძუმწოვრების მრავალ სახეობაში ხდება. ეს ნიშნავს, რომ დიდი ზომა დაბალი ტემპერატურის მიმართ ადაპტაციაა. გვები, რომლითაც ცხოველი მოგებას აღწევს (ამ თვისების შეძენის შემდეგ) შეიძლება დადგინდეს ფიზიოლოგიური და ფიზიკური პრინციპებიდან, რაც მე-9 თავში განვიხილეთ.

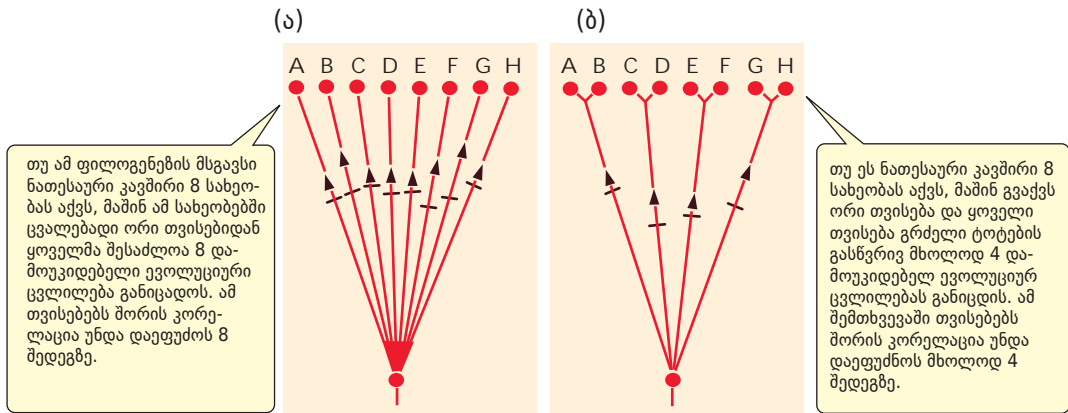
პირიქით, კორელაციის პროგნოზი შეგვიძლია, თუ მოდელის საფუძველზე დავუშვებთ, რომ მოსალოდნელი ადაპტაციური თვისებები, განმეორებით განვითარდებიან მოცემულ სელექციურ ფაქტორზე საპასუხოდ. მაგალითად, როცა რაიმე სახეობის მდელი რამდენიმე მამრთან წყვილდება, რამდენიმე მამრის სპერმა კვერცხის განაყოფიერებისთვის კონკურენციაში შედის. აქედან გამომდინარე, მეტ სპერმის მქონე მამრებს უპირატესობა ექნებათ. პრიმატებში სპერმის რაოდენობა სათესლეების ზომასთან არის დაკავშირებული, ამიტომ პოლიგამიურ სახეობებში დიდი სათესლეების მქონე მამრებს რეპროდუქციული უპირატესობა გააჩნიათ. პოლ ჰარვეიმ და მისმა თანამშრომლებმა სხვადასხვა პრიმატების დაწყვილების ქცევის და სათესლეების ზომის შესახებ ინფორმაცია შეაგროვეს და აღმოჩნდა, რომ პოლიგამიურ ტაქსონებში სათესლეების წონა სხეულის წონასთან შედარებით ბევრად მეტია, ვიდრე მონოგამიურ ტაქსონებში (რაც პროგნოზის შესაბამისია) (სურ. 11.20).

მოყვანილი მაგალითი რამდენიმე მნიშვნელოვან მოსაზრებას ბადებს. ამ შემთხვევაში ადაპტაციური ჰიპოთეზა ჯერ ჩამოყალიბებული არ იყო ვინაიდან ეს არავის სჭირდებოდა. ჰიპოთეზის შემოწმებისთვის საჭირო მონაცემები სახეზე იყო, მაგრამ ორ ცვლადს შორის კავშირი არ იყო ცნობილი, სანამ ჰარვეიმ და თანამშრომლებმა მონაცემები არ შეაგროვეს. ადაპტაციური ჰიპოთეზა ძალიან სასარგებლოა, ვინაიდან ისეთი კვლევებისკენ გვიბიძგებს, რაც მანამდე წარმოუდგენელი იყო.

მეორე, ვინაიდან სათესლეების ზომასა და დაწყვილებას შორის კავშირი აპრიორულად ცნობილი არ იყო, ჰიპოთეზის შედეგად პროგნოზი დაიბადა. როგორც წესი, ევოლუციური თეორიის და სხვა მრავალი მეცნიერული დარგის პროგნოზები, იმას ეხება ვარაუდია, თუ რას მივიღებთ საჭირო მონაცემების შეგროვების შემდეგ. პროგნოზი ევოლუციურ თეორიაში არ ნიშნავს, რომ ჩვენ აუცილებლად სახეობების ევოლუციის მომავალ მიმართულებას განვსაზღვრავთ. ჰიპოთეზების საფუძველზე გაკეთებული პროგნოზები **ჰიპოთეტიკურ-დედუქციურ მეთოდს** შეადგენს, რომელიც დარგინმა ერთ-ერთმა პირველმა გამოიყენა (Ghiselin 1969; Ruse 1979).

მესამე, გამოთქმული ჰიპოთეზა დასტურდება, რადგან პოლიგამიური და მონოგამიური ტაქსონების სათესლეების საშუალო ზომა სტატისტიკურად მნიშვნელოვან განსხვავებას ამჟღავნებს. განსხვავების დადგენისთვის საჭიროა დამუშავებული მონაცემების საკმარისი რაოდენობა, ანუ საკმაოდ დიდი ამონარიდი. სტატისტიკური ტესტის ვარგისიანობისთვის თითოეული შედეგი სხვებისგან დამოუკიდებელი უნდა იყოს. ჰარვეის და სხვებს საკმარისი ზომის ნიმუში ექნებოდათ, თუ დამოუკიდებელი მონაცემების სახით მარმომეტების და ტამარინების (Callithricidae) დაახლოებით 30 სახეობას აიღებდნენ და არა ერთს. ამ ოჯახის ყველა წევრი მო-

**სურ. 11.21.** ფილოგენეტიკური კორელაციის პრობლემა შედარებითი მეთოდის გამოყენებისას. დავეშვათ, ორ თვისებას შორის კორელაციის მეშვეობით ადაპტაციის ჰიპოთეზას ვამოწმებთ. ეს თვისებები სათესლეების ზომაა (გამოსახული ისრებით) და დანაყოფების სისტემა (შტრიხებით). ანალიზი რვა სახეობისთვის (A-H) კეთდება. (ა) თუ სახეობები ნათესავებია, როგორც ეს ფილოგენეტიკურ ხეზეა ნაჩვენები, თვისების ფორმა ყოველ სახეობაში დამოუკიდებლად ისრების და შტრიხების სახით განვითარდება. ვიღებთ 8 სახეობისგან შემდგარ ნიმუშს. (ბ) თუ სახეობები ნათესავეები არიან და მათ საერთო წინაპარი ჰყავთ, ორივე თვისების ფორმა ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების ყოველ წყვილში შეიძლება მსგავსი იყოს, და არა დამოუკიდებელი ადაპტაციური ევოლუციის შედეგი. ზოგიერთი ავტორი თვლის, რომ ორი თვისების ანალიზი არ არის საკმარისი ჰიპოთეზის დამოუკიდებელი ტესტირებისთვის, ამ შემთხვევაში ოთხი ნიმუში უნდა აგველო (After Felsenstein 1985.)



ნოგამიურია. მაშასადამე, მონოგამია ერთხელ ჩამოყალიბდა და უცნობი მიზეზის გამო ოჯახის ყველა წარმომადგენელი მონოგამური გახდა. შეიძლება მონოგამია ყველა სახეობისთვის სასარგებლოა, ან იქნებ პოლიგამიის ევოლუციას გარკვეული შინაგანი შეზღუდვა მაშინაც უშლის, როცა ის სასარგებლოა. ჩვენი ჰიპოთეზის თანახმად, სათესლეების ზომა დანაყოფების სისტემის საპასუხოდ ვითარდება, ამიტომ სავარაუდოდ, ამ ოჯახის განსხვავებული სახეობები მხოლოდ ერთ ევოლუციურ ცვლილებას განიცდიან. აქედან გამომდინარე, მონაცემების დამუშავების შემდეგ მხოლოდ ერთი შედეგი გვაქვს (სურ. 11.21). ეს ნიშნავს, რომ თუ ჩვენ ადაპტაციის ჰიპოთეზის შემოწმებისთვის კონვერგენტულ ევოლუციას (ანუ შედარების მეთოდს) გამოვიყენებთ, უნდა დავთვალოთ დამოუკიდებელი, კონვერგენტული, ევოლუციური მოვლენების რაოდენობა, რომლის შედეგადაც თვისების ფორმა ერთი ან მეორე სელექციური ფაქტორის არსებობის პირობებში განვითარდა (Ridley 1983; Felsenstein 1985; Harvey and Pagel 1991). შედარებითი მეთოდის სწორი გამოყენებისთვის აუცილებელია ფილოგენეტიკური ინფორმაცია (მიუხედავად ამისა, ზოგიერთი ბიოლოგის აზრით, გენეტიკურად ცვალებადი თვისებების შემთხვევაში მხოლოდ ფილოგენეტიკურად დამოუკიდებელი თვისებების ცვლილებების დათვლა არ არის აუცილებელი, ვინაიდან თვისებები შეუმღუდავია და სხვადასხვა ადაპტაციურ ოპტიმუმადე სწრაფად ვითარდება (Reeve and Sherman 1993; Westoby et al. 1997).

### რას არ უნდა ველოდეთ ჰუნებრივი გადარჩევისგან და ადაპტაციისგან

ბუნებრივი გადარჩევის და ადაპტაციის ზოგადი თვისებების შესახებ დისკუსიას რამდენიმე გავრცელებული არასწორი შეხედულების და შეცდომის განილვით დავასრულებთ, რომელიც ადაპტაციური ევოლუციის თეორიიდან გამოჰყავთ.

#### ადაპტაციის აუცილებლობა

ძალიან გულუბრყვილია მოსაზრება, რომ თუ სახეობის გარემო შეიცვალა, ის აუცილებლად ადაპტირებული უნდა გახდეს შეცვლილი გარემოს მიმართ, ან უნდა გადაშენდეს. გარემოს ყველა ცვლილება პოპულაციის ზომას არ ამცირებს. გარემოს ცვლილება, რომელსაც გადაშენების საფრთხე არ ახლავს, გარკვეული თვისების გადარჩევას იწვევს. მაგალითად, პოლარული დათვების ბენვის თეთრი ფერი შეიძლება სასარგებლო იყოს, მაგრამ შეიძლება გადარჩენისთვის არ იყოს აუცილებელი (Williams 1966). შეცვლილი გარემო სულაც არ ითხოვს ახალი ადაპტაციების გადარჩევას. ახალი ადაპტაციები შეიძლება სრულიად უცვლელ გარემოში წარმოიქმნან. ეს ხდება ახალი მუტაციების წარმოქმნის შედეგად, რომელთა გარეშეც ნებისმიერი ადრეც არსებული გენეტიკური ცვალებადობა არ ხდება. უკვე ვთქვით, რომ პოპულაციის ან სახეობის გადაშენების შესაძლებლობა არ აისახება ინდივიდუალური ორგანიზმების გადარჩევაზე და ამიტომ ვერ გამოიწვევს ადაპტაციების ევოლუციას.

#### სრულყოფილებისკენ სწრაფვა

დარვინი ამოხსნა: „ბუნებრივი გადარჩევა აბსოლუტურ სრულყოფილებას ვერ წარმოქმნის და რამდენადაც ვიცით, დღემდე ასეთი მაღალი სტანდარტები ბუნებაში არ არსებობს“ (Darwin, *The origin of species*, chapter 6). გადარჩევა შეიძლება პოპულაციაში მხოლოდ მოცემული დროისთვის მეთი წარმატების მქონე გენეტიკური ცვლაებადობა დააფიქსიროს. ის ვერ დააფიქსირებს ყველა შესაძლებელი ვარიანტიდან საუკეთესოს, თუ ის აქამდე არ წარმოიქმნა. საუკეთესო შესაძლებელი ვარიანტების სხვადასხვანაირი შეზღუდვების გამო ხშირად

შორს არიან სრულყოფილებისგან. მაგალითად, ენერჯის ან საკვები ნივთიერების ფიქსირებული რაოდენობის პირობებში მცენარე უფრო დიდი რაოდენობით თესლს წარმოქმნის, მაგრამ ეს თესლის ზომის ან მცენარის რაიმე სტრუქტურის ზომის შემცირების ხარჯზე ხდება (იხ. მე-17 თავი)

### პროგრესი

ევოლუციის „პროგრესულობა“ რთული საკითხია (Nitecki 1988; Ruse 1996). სიტყვა „პროგრესი“ გარკვეულწილად მიზნის ქონას ნიშნავს. ჩვენ კი ვიცით, რომ ევოლუციას მიზნები არა აქვს. თუ პროგრესს ყოველგვარ ქვეტექსტს მოვაცილებთ და მხოლოდ „გაუმჯობესებად“ მივიჩნევთ, ამ შემთხვევაშიც კი „უმჯობესის“ კრიტერიუმი კონკრეტულ ორგანიზმზე დამოკიდებულია. ცხოველების უმეტესობისთვის, მაგალითად, ჩხრიალა გველისთვის, სწავლის უკეთეს უნარს ან ტვინის რთულ აგებულებას იგივე ადაპტაციური სარგებელი ექნება, რაც ადამიანისთვის შხამის გამოუმუშავების სისტემას. „გაუმჯობესების“ ან „ეფექტურობის“ საზომი სახეობის ნიშანზე ან ამოცანაზე უნდა იყოს დამოკიდებული. მიუხედავად ამისა, მრავალი ადაპტაცია გარკვეულ კონტექსტში პროგრესულადაც შეგვიძლია ჩავთვალოთ. ამ საკითხს 21-ე თავში დანვრისთვის შევხებით.

### ჰარმონია და ბალანსი ბუნებაში

როგორც ვნახეთ, გენების და ინდივიდუალური ორგანიზმების დონეზე მიმდინარე გადარჩევა „ეგოისტურია“. ზრდის მაღალი სიხშირის მქონე გენი ან გენოტიპი სხვა ინდივიდების ხარჯზე მატულობს. მრავალნაირი ეგოისტური ქცევა, რომელსაც ორგანიზმი მონათესავე ინდივიდების მიმართ ავლენს, ცვალებადია. ორგანიზმები არაფერს ერიდებიან დაწყებული ტერიტორიის დაცვიდან, დამთავრებული პარაზიტისა და საკუთარი ნაშიერების დახოცვით. ორგანიზმთა შორის თანამშრომლობაც არსებობს, თუმცა ეს მოვლენა სპეციალურ განმარტებას საჭიროებს. მაგალითად, როდესაც მშობელი შთამომავლობისთვის საკვებს აგროვებს და საკუთარ თავს მტაცებელის თავდასხმის რისკის ქვეშ აყენებს, მისი მოქმედება თანამშრომლურია, თუმცა ამის მიზეზი ალტრუიზმი არ არის. მის გენებს, მათ შორის მშობლიური მზრუნველობის მაკოდირებელი გენებს, შთამომავლობაც ატარებს, და თუ მშობელი საკვებს არ შეაგროვებს ამ გენების გადარჩენის შანსი ნაკლებია. ეს მოვლენა ოჯახური გადარჩევის მაგალითია. სახეობებში ოჯახური გადარჩევა თანამშრომლობის ევოლუციის მნიშვნელოვანი საფუძველია (იხ. მე-14 თავი).

ოჯახური გადარჩევა სახეობებს შორის არ მოქმედებს, ამიტომ სავარაუდოდ „ბუნებრივ გადარჩევას სახეობაში მხოლოდ სხვა სახეობისთვის სასარგებლო მოდიფიკაციის გამოწვევა არ შეუძლია“ (Darwin, *The origin of species*, chapter 6). თუ სახეობა ავლენს ქცევას, რომელსაც სხვა სახეობისთვის სარგებელი მოაქვს, მაშინ ან ეს ქცევა ინდივიდისთვის სასარგებლოა (როგორც ეს ფუტკრების შემთხვევაშია, რომლებიც მცენარეების ნექტარით იკვებებიან და თან მცენარეებს ამტვერებენ), ან სარგებლის მიძღვნილი სახეობა მეორე სახეობით მანიპულირებს და ატყუებს (კარგი მაგალითია მწერს და ორქიდეას კოპულაცია). სახეობებს შორის მუტუალისტური ურთიერთქმედების დიდი წილი ერთმანეთის ექსპლუატაციას მოიცავს (იხ. მე-18 თავი)

ზოგიერთ ევოლოციურ საზოგადოებაში არსებობს წონასწორობა ანუ ე.წ. „ბუნების ბალანსი“. ის ჰარმონიისკენ სწრაფვით განპირობებული არ არის. მტაცებელი და მსხვერპლი ერთად არსებობენ. ეს იმიტომ კი არ ხდება, რომ მტაცებელი საკუთარ თავს ზღუდავს, არამედ ან მსხვერპლი თავდაცვას ახერხებს ან მტაცებლების რაოდენობას რაიმე სხვა ფაქტორი ზღუდავს. ამოტი და მინერალური საკვები ნივთიერებები ტროპიკულ ტყეებში სწრაფად და „ეფექტურად“ მიმოიქცევა. ეს იმიტომ კი არ ხდება, რომ ეკოსისტემები გადაირჩა, ან მიზნად დაისახეს ასეთი მოქმედება, არამედ იმიტომ, რომ გაბნეული საკვებისთვის კონკურენციის პირობებში მიკრო-ორგანიზმები ისე განვითარდნენ, რომ უფრო სწრაფად დაშალონ ნარჩენები. მცენარეები კი ისე განვითარდნენ, რომ შეითვისონ ნარჩენების დაშლის შედეგად განთავისუფლებული საკვები. საკვები ნივთიერებების მოპოვების უნარისთვის ინდივიდუალური ორგანიზმების გადარჩევა იმ დინამიკაზე აქვს გავლენა, რომელსაც ეკოსისტემის „ეფექტურობას“ ვეძახით. არავითარი მეცნიერული საბუთი არ არსებობს, რომ ეკოსისტემები ჰარმონიისკენ და ბალანსისკენ მისწრაფიან (Williams 1992a).

### მორალი და ეთიკა

ბუნებრივი გადარჩევა უბრალოდ ორგანიზმების ან გენების განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატებაა. აქედან გამომდინარე, ბუნებრივი გადარჩევა არ შეიძლება იყოს მორალური ან ამორალური, სამართლიანი ან უსამართლო, კეთილი ან ბოროტი. ისევე, როგორც ქარი, ეროზია, ენტროპია და სხვა მოვლენები. მაშასადამე, ბუნებრივი გადარჩევი შეუძლებელია ადამიანური მორალის ან ეთიკის გამართლება ან დასაბუთება. სამწუხაროდ, ევოლუციური თეორიის გამოყენებას ხშირად ამ მიზნებით ცდილობენ. დარვინი გულისტკივილით ამბობს: «მე დავამტკიცე, რომ „ძლიერი მართალია“, ამიტომ ნაპოლეონიც მართალია და ყველა მატყუარა გამყიდველიც მართალია“. მე-19 საუკუნის მიწურულს და მე-20 საუკუნის დასაწყისში სოციალ-დარვინისტებმა ჰერბერტ სპენსერის თამადაობით განაცხადეს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა სასარგებლო ბუნების კანონია და ინდივიდებს, რასებს და ერებს შორის შეუჩერებელი ბრძოლის შედეგად სოციალურ პროგრესს განაპირობებს. ევოლუციური თეორია ნაცისტებმა ევგენიკის და რასიზმის გასამართლებად გამოიყენეს. ჩვენ



უნდა გვახსოვდეს, რომ ევოლუციურ თეორიაში ან მეცნიერების რომელიმე სხვა დარგში მორალის ან ამორალურობის ძიება უაზრობაა. ბუნებაში, თუ გამოვრიცხავთ ადამიანის საზოგადოებას, ამგვარი ცნებები არ არსებობს და მეცნიერება მხოლოდ იმას აღწერს, რაც არის და არა იმას, რა უნდა იყოს. **ნატურალისტური სოფიზმი (შეცდომა)**, რომ რაც „ბუნებრივია“ ის აუცილებლად „კარგია“, ფილოსოფიურ საფუძველს მოკლებულია.

## რეზიუმე

1. თვისება გარკვეული ფუნქციისთვის შექმნილი ადაპტაციაა, თუ ის ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ამ ფუნქციისთვის ჩამოყალიბდა და ამ თვისების მქონე არსებების რაოდენობის ფარდობითი მრდის სიჩქარე ანუ წარმატება გაიზარდა.
2. ბუნებრივი გადარჩევა ფენოტიპურად განსხვავებული ბიოლოგიური არსებების წარმატების მდგრადი სხვაობაა და შემთხვევითობის ანტითემისია. ბუნებრივი გადარჩევა მიმდინარეობს გენებს, ინდივიდუალურ ორგანიზმებსა და პოპულაციების ან სახეობების ჯგუფებს შორის.
3. ორგანიზმების ან გენების დონეზე მიმდინარე გადარჩევა ყველაზე მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ამ ერთეულების რაოდენობა და რეორგანიზაციის სიჩქარე პოპულაციების და სახეობების იგივე სიჩქარეს ალემბატება. მაშასადამე, ნაკლებად სავარაუდოა, რომ თვისებების უმეტესობა ჯგუფური გადარჩევის შედეგად ვითარდება. თუმცა ჯგუფური გადარჩევა თეორიულად ერთადერთია, რომელსაც სახეობებისთვის სარგებლის მომტანი თვისებების ევოლუციის ხელშეწყობა მაშინაც შეუძლია, როცა ამ თვისებებს ინდივიდუალური ორგანიზმისთვის ზიანი მოაქვს.
4. ყველა თვისება ადაპტაცია არ არის. ადაპტაციის განსაზღვრისა და ახსნის მეთოდები ფუნქციის და გემის კვლევას, წარმატებასა და სახეობებში არსებულ ცვალებადობას შორის კავშირის ექსპერიმენტულ კვლევასა და სახეობის თვისებებსა და გარემოსთან, ან სხვა თვისებებთან შედარებით მეთოდის სწორი გამოყენებისთვის აუცილებელია ფილოგენეტიკური ინფორმაცია.
5. არ არის აუცილებელი, რომ ბუნებრივმა გადარჩევამ განაპირობოს ევოლუციური პროგრესი. მას არ სჭირდება ბუნებაში ჰარმონიის ან ბალანსის დამყარება და ყოველგვარი მორალური შინაარსისგან თავისუფალია. ბუნებრივი გადარჩევა ადამიანის მოქმედებაში მორალის ან ეთიკის გამართლებისთვის არ გამოდგება.

## ტერმინები და ცნებები

ადაპტაცია

ალტრუისტული თვისება

შედარების მეთოდი

ეგზაპტაცია (ფუნქციის ან ცვლილების

შეცვლა ევოლუციის განმავლობაში)

წარმატება

ფუნქცია

გადარჩევა გენების დონეზე

ჯგუფური გადარჩევა

აგტოსტოპი

ჰიპოთეტურ-დედუქციური მეთოდი

ინდივიდუალური გადარჩევა

დემებს შორის გადარჩევა

ოჯახური გადარჩევა

გადარჩევის დონეები

მეიოზური დრაივი (სეგრეგაციის დარღვევა)

ნატურალისტური სოფიზმი

პრეადაპტაცია

რეპროდუქციული წარმატება

ეგოისტი გენეტიკური ელემენტები

სქესობრივი გადარჩევა

სახეობების გადარჩევა

ტაქსონების გადარჩევა

## დამატებითი საკითხავი

*Adaptation and natural selection*, by G. C. Williams (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1966) ინდივიდუალური და ჯგუფური გადარჩევის არსის შესახებ ნათელი და ღრმა ნაშრომია, რომელსაც შეუძლია მკითხველებზე გავლენა იქონიოს. იხილეთ იგივე ავტორის: *Natural selection: Domains, levels, and Challenges*

(Oxford University Press, New York 1992)

R. Dawkins, *The selfish gene* (Oxford University Press, Oxford and San Francisco, 1989) და *The blind watchmaker* (Notron, New York, 1986) ამ წიგნებში სიღრმისეულად გაშუქებულია ბუნებრივი გადარჩევის არსი. ეს ნაშრომები ფართო აუდიტორიისთვის განკუთვნილ ბევრ სხვა საკითხს ეხება. შედარებით ტექნიკური სახის ნაშრომებია: *The nature of selection: Evolutionary theory in philosophical focus* by E. Sober (MIT Press, Cambridge, MA 1984) და *The comparative method in evolutionary biology* by P. H. Harvey and M. D. Pagel (Oxford University Press, Oxford 1991). ეს უკანასკნელი ნაშრომი შედარებით მეთოდს და მის ფილოგენეტიკურ საფუძვლებს ეხება.

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. მოიყვანეთ კრიტერიუმები ან საზომები, რომლითაც დაადგინოთ, რომ პოპულაცია გარკვეული ევოლუციური ცვლილების შემდეგ უკეთესად არის ადაპტირებული, ვიდრე იქამდე იყო.
2. განიხილეთ მწერების საწინააღმდეგო საშუალებებისადმი რემისტენტულობის ალელის პირველი ასლი, რომელიც ინსექციტიდის მიმართ დაუცველ პოპულაციაში მუტაციის შედეგად წარმოიშვა. არის თუ არა ეს მუტაცია ადაპტაცია? თუ რამდენიმე თაობის შემდეგ პოპულაციის დიდი ნაწილი რემისტენტულია, არის თუ არა რემისტენტულობა ადაპტაცია? თუ პოპულაციაში, რომელსაც ამ ნივთიერებასთან შეხება არ ჰქონია აღმოვაჩინოთ ინსექციტიდის მიმართ რემისტენტულობის გენეტიკურ ცვალებადობას, არის თუ არა ეს ცვალებადობა ადაპტაცია? თუ მწერის პოპულაცია ორი ალელის მიხედვით პოლიმორფულია, ყოველი ალელი ერთ-ერთი პესტიციდის მიმართ რემისტენტულობას განაპირობებს, არის თუ არა ეს ცვალებადობა ადაპტაცია? ამ ორი რემისტენტულობიდან არის თუ არა რომელიმე ადაპტაცია?
3. ადაპტაციები თვისებებია, რომელთაც მრდიან მათი მატარებელი ორგანიზმის წარმატებას, რამაც განაპირობა მათი განვითარება. ხანდახან ამბობენ, რომ წარმატება ტავოლოგიური და ამრს მოკლებული ცნებაა. ამ არგუმენტის თანახმად, ადაპტაცია „ყველაზე წარმატებულის გადარჩენის“ შედეგად ჩნდება, ხოლო ყველაზე წარმატებული არის ის, ვინც გადარჩება. შესაბამისად, წარმატების ან ადაპტაციურობის დამოუკიდებელი საზომი არ არსებობს. შეაფასეთ ეს არგუმენტი (See Sober 1984).
4. ხშირად ამბობენ, რომ თვისება, რომელიც ინდივიდუალური ორგანიზმისთვის სასარგებლოა, არის გარკვეულ კვლავში დიდი რაოდენობის სახეობების არსებობის მიზეზი. მაგალითად, ფრთები ფრთიანი მწერების დიდი მრავალფეროვნების მიზეზია პრიმიტიულ, უფრო მწერებთან შედარებით. როგორ განაპირობებს ინდივიდისთვის სასარგებლო თვისება სახეობათა მრავალფეროვნებას? როგორ შეიძლება შევამოწმოთ ჰიპოთეზა, რომ გარკვეულმა თვისებამ ორგანიზმთა გარკვეული ჯგუფის მრავალფეროვნება განაპირობა?
5. მოიყვანეთ ევოლუციის პროცესში გამოუსადეგი ორგანიზმების (როგორცაა გამოქვაბულებში მოპინადრე ცხოველების თვალები) დაკარგვის ადაპტაციური და არადაპტაციური ჰიპოთეზა. როგორ შეიძლება ამ ჰიპოთეზების შემოწმება?
6. ჩამოთვალეთ კრიტერიუმები, რომელთა მეშვეობით შეგვიძლია ჩავთვალოთ, რომ ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მიმდინარე ევოლუცია „პროგრესს“ იწვევს. ასევე მიაკვლიეთ ბიოლოგიურ ლიტერატურას, სადაც რომელიმე კრიტერიუმი დადასტურებულია.

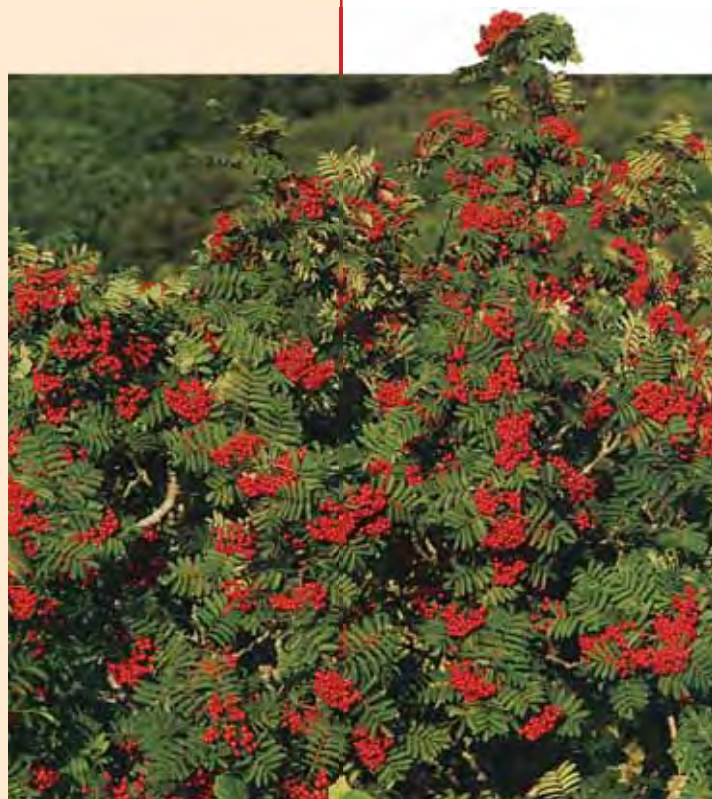




# ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკური თეორია

# 12

**ბ**უნებრივი გადარჩევა ევოლუციური პროცესების თეორიის ყველაზე მნიშვნელოვანი ცნებაა. ორგანიზმების საინტერესო თვისებების უმეტესობა სწორედ ამ მოვლენით აიხსნება, იქნება ეს დნმ-ის, როგორც გენეტიკური ნივთიერების წარმოშობა თუ ადამიანის ტვინის რთული აგებულება. ბუნებრივი გადარჩევის უმარტივესი კონცეფცია არის განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატება. ის ძალიან ბევრ მოვლენას ხსნის, მაგრამ უნდა გავითვალისწინოთ მისი და მისი შედეგების მოქმედების მრავალი გზა. განსაკუთრებით ეს მნიშვნელოვანია სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებში, სადაც ხდება რეკომბინაცია, და არსებობს ფენოტიპისა და გენოტიპს შორის კავშირი. ამ სირთულეების ფონზე უამრავი შეკითხვა ჩნდება: რატომ არის სახეობებში



ზოგიერთი თვისება ცვალებადი, ხოლო სხვები არა? რამდენად დიდ მრავალფეროვნებას შეგვიძლია ველოდეთ სხვადასხვა პოპულაციებს შორის, მაგალითად, ჩვენი პოპულაციის შემთხვევაში? ყალიბდება თუ არა პოპულაციებში ერთი და იგივე ადაპტაცია გარემოს კონკრეტული გავლენის საპასუხოდ? როგორ ყალიბდება თანამშრომლური და ეგოისტური ქცევა? რითი აიხსნება ფარშევანგის ბუმბულების მკვეთრი შეფერილობა, ხამანკების და თელეების უზომო ნაყოფიერება, რატომ ცოცხლობს ზოგი ბუზი მხოლოდ ერთ დღეს, რატომ ატარებს მამრი ზღვის ცხენის შთამომავლობას მუცელში ან რატომ არის ამდენად მრავალრიცხოვანი ადამიანის გენომის გადატანადი გენეტიკური ელემენტები?

**გამრავლების მაქსიმიზაცია.** ცირცელის (*Sorbus aucurapia*) მრავალრიცხოვანი ნაყოფით ფრინველები იკვებებიან. აუთვისებელ თესლს კი ბუნებაში ავრცელებენ. გაბნეული თესლის მხოლოდ მცირე ნაწილი ახერხებს ფესვის გადგმას და გამრავლების ასაკამდე მიღწევას (Photo © Geoff Dore/naturepl.com.)

დარვინი სრულად აცნობიერებდა, რომ ევოლუციური ცვლილებების სრულყოფილი თეორია მემკვიდრეობითობის მექანიზმის გააზრებას საჭიროებს. ეს გააზრება მხოლოდ 1900 წლებში დაიწყო, როცა მენდელის ნაშრომი აღმოაჩინეს. თანამედროვე ევოლუციური თეორიის განვითარება მენდელის გენეტიკის და დარვინის გადარჩევის თეორიის სინთეზით დაიწყო. „ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკური თეორია“ (როგორც ერთ-ერთმა პირველმა პოპულაციის გენეტიკოსმა რ.ა. ფიშერმა უწოდა 1930 წელს გამოცემულ წიგნს) თანამედროვე ევოლუციური თეორიის საფუძველია, ხოლო ამ თეორიზე დამოკიდებულია ჩვენს მიერ ადაპტაციური ევოლუციის გააზრება.

ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკური თეორიის შესწავლისას გადარჩევის შემდეგი მნიშვნელოვანი მომენტები უნდა გვახსოვდეს:

- *ბუნებრივი გადარჩევა არ არის იგივე რაც ევოლუცია.* ევოლუცია ორეტაპიანი პროცესია: პირველი ეტაპი მუტაციის ან რეკომბინაციის შედეგად გენეტიკური ცვალებადობის წარმოქმნაა, რასაც მოჰყვება ალელების და გენოტიპების სიხშირეების ცვლილება. ამ ცვლილებას ძირითადად იწვევს გენების დრეიფი ან ბუნებრივი გადარჩევა. ბუნებრივი გადარჩევა ან გენების დრეიფი ცვალებადობის წარმოშობაზე პასუხისმგებელი არ არის;
- *ბუნებრივი გადარჩევა განსხვავდება ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ევოლუციისგან.* გადარჩევა ზოგჯერ ხდება, ანუ ყველა თაობაში გენოტიპების გადარჩენა ან ნაყოფიერება განსხვავებულია, მაგრამ გენოტიპების და ალელების შეფარდება თაობიდან თაობამდე არ იცვლება.
- *შეიძლება ითქვას, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მაშინაც არსებობს, თუ სხვადასხვა ფენოტიპების საშუალო რეპროდუქციული წარმატება ცვალებადია, მაგრამ ბუნებრივ გადარჩევას ევოლუციური ეფექტი არა აქვს, თუ ფენოტიპების გენოტიპები არ განსხვავდება.* მაგალითად, კლონის გენეტიკურად იდენტური წევრების გადარჩევას ევოლუციური შედეგები არ აქვს, თუნდაც ისინი ფენოტიპურად განსხვავდებოდნენ. აქედან გამომდინარე, საჭიროა გენოტიპების რეპროდუქციული წარმატების მაშინაც აღწერა, თუ გენოტიპების წარმატება განსხვავებულია ფენოტიპებში არსებული განსხვავების გამო;
- *ბუნებრივი გადარჩევა საშუალო რეპროდუქციული წარმატების ცვალებადობა (რომელიც მოიცავს გადარჩენას), ამიტომ თვისება ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ვერ განვითარდება, თუ ის ინდივიდის გადარჩენაზე ან რეპროდუქციულ წარმატებაზე დადებით მეგავლენას არ ახდენს.* ცხენი გრძელთმიან კუდს ბუზების მოსაგერიებლად იყენებს, თუმცა ეს თვისება მხოლოდ ცხენის კომფორტის გამო არ ჩამოყალიბებულა და სავარაუდოდ რეპროდუქციული წარმატების ამაღლებას უწყობს ხელს. ალბათ იმიტომ, რომ მცირდება ბუზების მიერ გადატანილი ავადმყოფობებით გამოწვეული სიკვდილიანობა.

გენების დრეიფის, ინბრიდინგის და გენების მიმოცვლისგან (რომლებიც გენომის ყველა ლოკუსზე ერთი და იგივე დონით მოქმედებს) განსხვავებით სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებში ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ალელების სიხშირეების ცვალებადობა სხვადასხვა ლოკუსზე საკმაოდ დამოუკიდებლად ვითარდება. უფრო მეტიც, სახეობების სხვადასხვა თვისებები სხვადასხვა სიჩქარით ვითარდება (მომავალი ევოლუცია), რაც მოსალოდნელია, როდესაც ბუნებრივი გადარჩევა გარკვეული თვისებების ცვლილებას იწვევს, ხოლო სხვა თვისებებზე არ მოქმედებს (იხ. მე-2 თავი). ყოველივე მემოთქმულიდან გამომდინარე, ბუნებრივი გადარჩევის ანალიზს ერთი ცვალებადი ლოკუსით ვიწყებთ, რომელიც ცვლის ფენოტიპურ თვისებას.

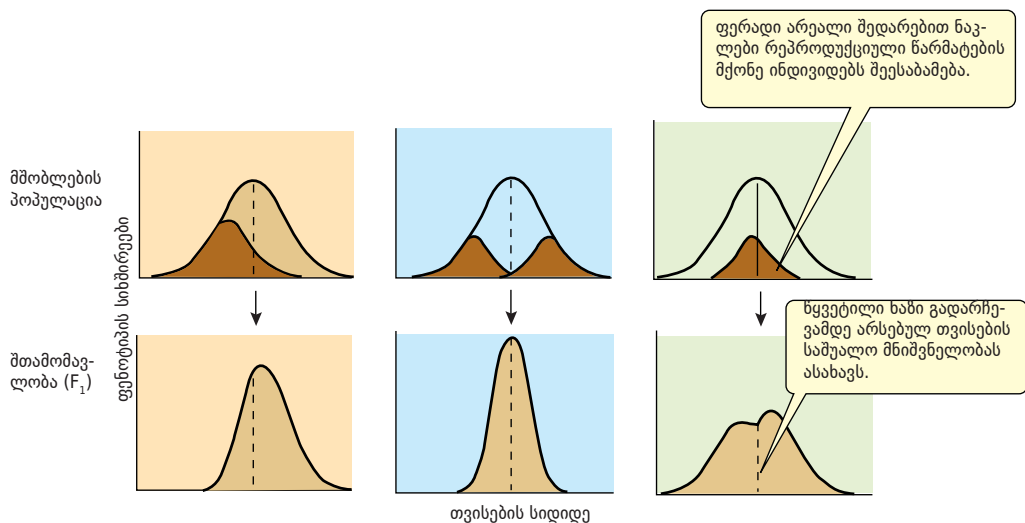
## წარმატება

სანამ სხვა დონეზე არ გადავალთ, ბუნებრივ გადარჩევაზე მსჯელობას პოპულაციებში შემავალი ინდივიდუალური ორგანიზმების გადარჩევის დონეზე გავაგრძელებთ. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგები დამოკიდებულია 1) ფენოტიპსა და წარმატებას შორის კავშირზე და 2) ფენოტიპსა და გენოტიპს შორის კავშირზე. ეს კავშირი შემდეგ იძლევა 3) წარმატებასა და გენოტიპს შორის კავშირს, რაც 4) ევოლუციური ცვლილებების არსებობას ან არარსებობას განსაზღვრავს.

## გადარჩევის ტიპები

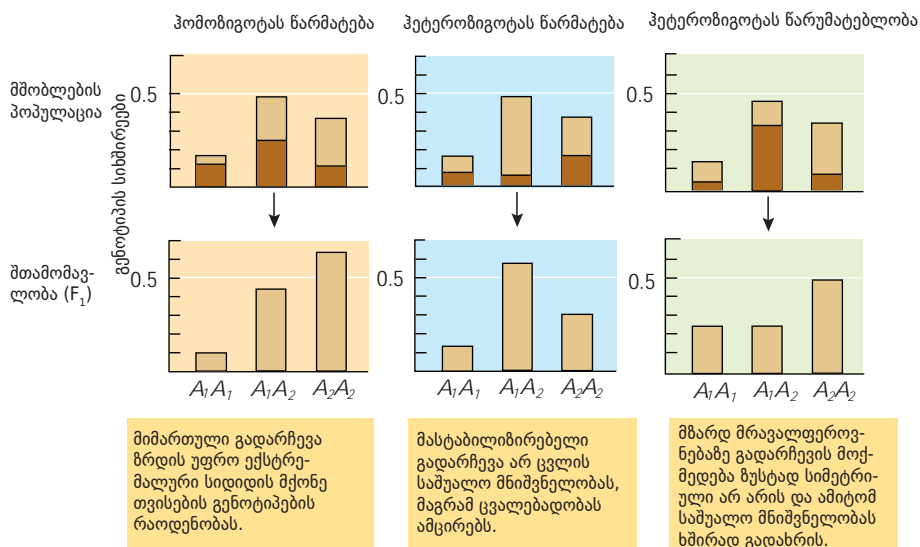
ფენოტიპისა და წარმატების კავშირი შეიძლება ავლნერთ, როგორც ერთ-ერთი გადარჩევის სამი ტიპიდან (სურ. 12.1). თუ ერთი, უკიდურესი ფენოტიპი ყველაზე წარმატებულია, რაოდენობრივი (მუდმივად ცვალებადი) თვისებისთვის, როგორცაა ზომა, გადარჩევა **მიმართულია**. გადარჩევა **მასტაბილიზირებულია** (ნორმალიზირებული), როცა ყველაზე წარმატებულია შუალედური ფენოტიპი, ხოლო **მრავალფეროვნების გამომწვევია (დიზრუპტიული)**, როდესაც ორი ან მეტი ფენოტიპი უფრო წარმატებულია, ვიდრე შუალედური ფენოტიპები. გადარჩევის მოცემული რეჟიმის დროს რომელ *გენოტიპს* ექნება უმაღლესი წარმატება დამოკიდებულია ფენოტიპსა და გენოტიპს შორის კავშირზე. მაგალითად, თუ  $A_1A_1$  გენოტიპი ყველაზე დიდ ზომას განაპირობებს, დიდი ზომისთვის მიმართული გადარჩევის დროს ის ყველაზე წარმატებული იქნება. მაგრამ  $A_1A_2$  გენოტიპი

(ა) რაოდენობრივი (მუდმივად ცვალებადი თვისება)



სურ. 12.1. გადარჩევის ტიპები (ა) მემკვიდრეობით რაოდენობრივი (მუდმივად ცვალებადი) თვისების მიხედვით და (ბ) პოლიმორფიზმი, რომელიც შედგება ერთ ლოკუსზე მდებარე ორი ალელისგან. ა და ბ სურათებზე ზედა გრაფიკები აჩვენებენ მშობლების თაობაში გადარჩევამდე არსებულ განაწილებას. ფერადი არეალები ნაკლები წარმატების მქონე ინდივიდებს გვიჩვენებს. (ა) სურათზე დაშტრიხული ხაზი წინაპარ თაობაში თვისების საშუალო მნიშვნელობას აჩვენებს. ა და ბ სურათების ქვედა გრაფიკები გადარჩევის შემდეგ  $F_1$  თაობაში სისხრის განაწილებას აჩვენებენ (After Endler 1986.)

(ბ) პოლიმორფიზმი (2 ალელი ერთ ლოკუსზე)



მიმართული მასტაბილიზირებელი მრავალფეროვნების გამზრდელი

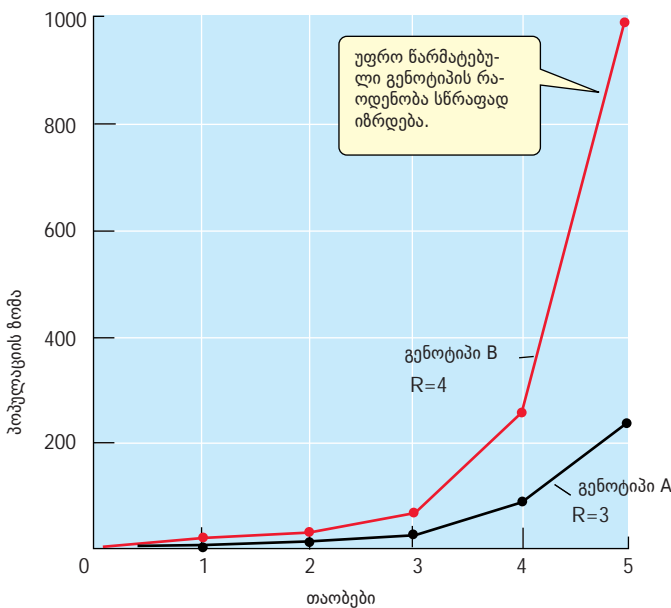
მასზე წარმატებული იქნება, თუ ის ორივე ჰომოზიგოტასთან შედარებით უფრო დიდ ზომას განაპირობებს. როგორც მალე ვნახავთ, ასეთ განსხვავებას მნიშვნელოვანი ევოლუციური შედეგები შეიძლება ჰქონდეს: პოპულაცია დიდი ზომის ფენოტიპისთვის ფიქსირდება, როდესაც ჰომოზიგოტა უდიდეს ზომას განაპირობებს, მაგრამ არა მაშინ, როდესაც უდიდეს ზომას ჰეტეროზიგოტა იძლევა.

ფენოტიპისა და წარმატებას შორის კავშირი გარემოზე დამოკიდებული, ვინაიდან გარემოს სხვადასხვა პირობები სხვადასხვა ფენოტიპს ანიჭებს უპირატესობას. ეს კავშირი ასევე დამოკიდებულია წარმატება/ფენოტიპი ურთიერთკავშირის შესაბამისად თვისების საშუალო და ცვალებადი მნიშვნელობის გავრცელების ხარისხზე. მაგალითად, თუ სხეულის საშუალო ზომა ოპტიმალურზე ნაკლებია, მაშინ მისი მიმართული გადარჩევა გაგრძელდება, სანამ ის ოპტიმალურის შესაბამის (მიახლოებით მაინც) მნიშვნელობას მიაღწევს. ამის შემდეგ თვისება მასტაბილიზირებელი გადარჩევის ობიექტი ხდება.

წარმატების განსაზღვრა

ჩვენ გადარჩევის მხოლოდ იმ შედეგებს ვიხილავთ, რომლებიც მემკვიდრეობითობაზე დამოკიდებული. ამიტომ ისეთ მოდელს გამოვიყენებთ, სადაც თითოეულ გენოტიპს საშუალო წარმატება აქვს. გენოტიპს განსხვავებული ფენოტიპური გამოხატულებები აქვს, ვინაიდან განვითარებაზე გარემო მოქმედებს. ამიტომ გენოტიპის წარმატება მისი მატარებელი რამდენიმე ფენოტიპის წარმატების საშუალოა. მაგალითად, *Drosophila pseudoobscura*-ს კონკრეტულ გენოტიპს ბუსუსების ცვალებადი რაოდენობა ახასიათებს, რაც დამოკიდებულია





სურ. 12.2. უსქესოდ გამრავლებად პოპულაციაში ერთ ორგანიზმზე ორი გენოტიპის ზრდის განსხვავებული სიჩქარე.

ტემპერატურაზე, რომელზეც ბუმი ვითარდება (იხ. სურ. 9.18). მაშასადამე, თუ წარმატება ბუსუსების რაოდენობაზე დამოკიდებული, მოცემული გენოტიპის წარმატება დამოკიდებული იქნება ყოველ ტემპერატურაზე განვითარებული ბუზების რაოდენობაზე.

გენოტიპის წარმატება არის ერთი ან რამდენიმე თაობის შემდეგ ამ გენოტიპის მატარებელი ინდივიდების მიერ პოპულაციის სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობაში შეტანილი წვლილი. მას სიცოცხლის ისტორიის ერთ და იმავე ეტაპზე ზომავენ. წარმატებას ხშირად ზომავენ, როგორც ერთი თაობის კვერცხების ან შთამომავლობის საშუალო რაოდენობას, რომლებიც წინა თაობის კვერცხების ან დაბადებული ნაშიერების საშუალო რაოდენობის შთამომავლები არიან. ამ საშუალო რაოდენობას რეპროდუქციული წარმატება ეწოდება. მასში არა მხოლოდ რეპროდუქციული პროცესის შედეგად დატოვებული შთამომავლობის საშუალო რაოდენობა შედის, არამედ გადარჩენილების რაოდენობაც, რადგან გადარჩენა გამრავლების წინაპირობაა.

წარმატების განსაზღვრა ყველაზე ადვილია უსქესოდ გამრავლებადი (პართენოგენეზური) ისეთი პოპულაციისთვის, რომელშიც ყველა ზრდასრული წარმომადგენელი ერთხელ, ერთდროულად მრავლდება (არაგადაფარვადი თაობები) და შემდეგ კვდება. მაგალითად, ასე ხდება ერთი სემონის სიცოცხლის ხანგრძლივობის მქონე პართენოგენეზურ გრძელცხვირებში და სხვა მწერებში. დავუშვათ, ასეთი ორგანიზმის პოპულაცია მხოლოდ მდედრებისგან შედგება და რეპროდუქციულ ასაკამდე მიღწეული A გენოტიპის მატარებელი კვერცხების პროპორციული რაოდენობა არის 0,05, თითოეული რეპროდუქციული მდედრი კი საშუალოდ 60 კვერცხს დებს (ეს მისი ნაყოფიერებაა). ამ შემთხვევაში A-ს წარმატება არის: (გადარჩენილების პროპორციული რაოდენობა) × (საშუალო ნაყოფიერება) = 0,05 × 60 = 3. სწორედ ეს არის შთამომავლების რაოდენობა, რომელსაც A გენოტიპის მქონე საშუალო დაბადებული ინდივიდი შემდეგ თაობას გადასცემს. ამ გენოტიპისგან შემდგარი პოპულაცია ერთ თაობაზე 3-ის ტოლი კოეფიციენტით გაიზრდება. აქედან გამომდინარე, მიღებული სიდიდე ერთ სულზე გენოტიპის ჩანაცვლების სიხშირეა, ანუ პოპულაციის ზრდის R სიჩქარეა. თუ B გენოტიპის გადარჩენის მაჩვენებელი არის 0,1, ხოლო საშუალო ნაყოფიერებაა 40, მაშინ წარმატების მნიშვნელობა 4-ია. ერთ სულზე ზრდის ამ სიჩქარის მქონე ორივე გენოტიპის რაოდენობა გაიზრდება, მაგრამ უფრო დიდი R-ის მქონე გენოტიპის პროპორციული რაოდენობა უფრო სწრაფად გაიზრდება (სურ. 12.2).

გენოტიპის ყოველ *i* ერთეულზე ზრდის  $R_i$  სიჩქარე გენოტიპის აბსოლუტური წარმატებაა. გენოტიპის ფარდობითი  $W_i$  წარმატება არის მისი R სიდიდის შეფარდება რომელიმე მითითებულ (მონათესავე) გენოტიპთან. მითითებულ გენოტიპს ხშირად უდიდესი R აქვს ანუ მისი წარმატება 1.0 – ია. ჩვენს მაგალითში  $W_A = 3/4 = 0,75$  და  $W_B = 1.0$ . საშუალო  $\bar{W}$  წარმატება არის პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების საშუალო წარმატება ყველაზე წარმატებულ გენოტიპთან შედარებით. ჩვენს მაგალითში თუ A და B გენოტიპების სიხშირეებია შესაბამისად 0,2 და 0,8, მაშინ საშუალო წარმატება იქნება  $\bar{W} = (0,2)(0,75) + (0,8)(1) = 0,95$ . საშუალო წარმატება პოპულაციის ზრდას არ ასახავს, ვინაიდან ის ფარდობითი საზომია.

კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ტერმინი გადარჩევის კოეფიციენტია. ის s სიმბოლოთი აღინიშნება და წარმოადგენს სიდიდეს, რომლითაც ერთი გენოტიპის წარმატება მითითებულ გენოტიპთან შეფარდებით მცირდება. ჩვენს მაგალითში  $W_A = 0,75$ , ამიტომ  $s = 0,25$ . გადარჩევის კოეფიციენტის მიხედვით იზომება უფრო წარმატებული გენოტიპის გადარჩევითი უპირატესობა, ანუ მისი გადარჩევის ინტენსიურობა ნაკლებად წარმატებულ გენოტიპთან შედარებით.

მათემატიკური მეთოდებით იოლად მტკიცდება, რომ გადარჩევის პირობებში გენეტიკური ცვლილების სიჩქარე გენოტიპების ფარდობით და არა აბსოლუტურ წარმატებაზე დამოკიდებული. სიჩქარე, რომლითაც პოპულაციაში B გენოტიპი დომინანტური ხდება ჩვენ ჰიპოთეტურ მაგალითში ერთნაირი უნდა იყოს. მნიშვნელობა არა აქვს A და B გენოტიპების R მნიშვნელობა იქნება: 0,6 და 0,8, 15 და 20, 300 და 400 და ა.შ.

### წარმატების კომპონენტები

სიცოცხლისუნარიანობა და მდედრის ნაყოფიერება წარმატების მხოლოდ ორი შესაძლო კომპონენტია. წარმატების კომპონენტები უფრო რთული ბუნებისაა, როცა სახეობა სქესობრივად მრავლდება და სიცოცხლის განმავლობაში რამდენჯერმე ტოვებს შთამომავლობას. თაობების გადაფარვისას, მაგალითად, ადამიანებში და განმეორებითი გამრავლების მქონე სხვა სახეობებში, გენოტიპის აბსოლუტური წარმატება შეიძლება გაიზომოს, როგორც: პოპულაციაში ერთ სულზე დროის ერთეულში მისი ზრდის სიჩქარე *r* (იხ. მე-17 თავი.) ზრდის სიჩქარე ყველა ასაკობრივ კლასამდე გადარჩენილი ინდივიდების პროპორციულ რაოდენობაზე და ყველა ასაკობრივი კლასის ნაყოფიერებაზე დამოკიდებული. *r*-ზე არა მხოლოდ შთამომავლობის რაოდენობა, არამედ მდედრის გამრავლების ასაკიც აისახება. როდესაც A და B გენოტიპის მდედრები შესაბამისად

6 თვის და 12 თვის ასაკში ერთი და იგივე რაოდენობის შთამომავლობას ბადებენ, A-ს მრდის სიჩქარე (წარმატება) B-ზე დაახლოებით ორჯერ მეტია, ვინაიდან A-ს შთამომავლების ორი თაობა ჰყავს, როდესაც B მხოლოდ ერთხელ გამრავლდა. მამრების განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატება ასევე ხშირად აისახება წარმატებაში არსებულ სხვაობაზე.

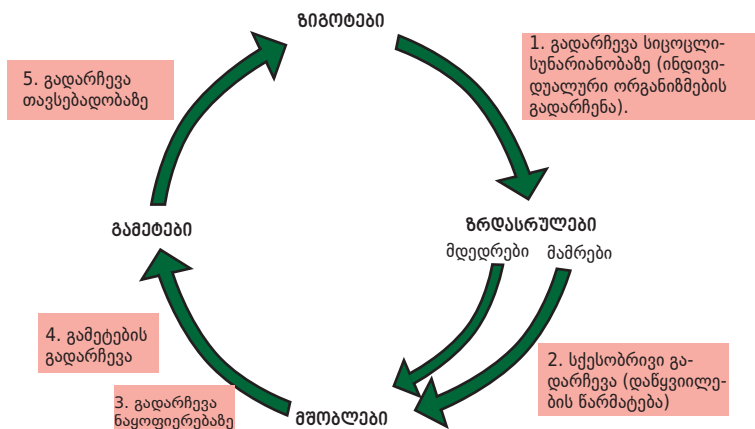
სქესობრივი გზით გამრავლებულ სახეობებში გენოტიპები არა მხოლოდ საკუთარი თავის ასლებს ქმნის, არამედ ჰაპლოიდური გამეტებსაც გადასცემს. აქედან გამომდინარე, გენოტიპის სიხშირეები გაერთიანებულ გამეტებში ალელების სიხშირეებზეა დამოკიდებული. ალელების სიხშირეები „მიგოტურ“ (ორგანიზმის) სტადიაზე გადარჩევის რამდენიმე კომპონენტის გავლენის ქვეშ არიან. ზოგჯერ გამეტის სტადიაზე იგივე ხდება (სურ. 12.3; Christiansen 1984). 12.1 ცხრილში ჩამოთვლილია გადარჩევის კომპონენტები სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობებში.

ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ევოლუცია დამოკიდებულია იმ ხერხზე, რომლითაც ყოველი მიგოტური და ყოველი გამეტური გენოტიპის წარმატების კომპონენტები განაპირობებენ ალელების სიხშირეების ცვლილებებს. წარმატების კომპონენტები ყოველი გენოტიპისთვის ერთიანდებიან ჯამურ წარმატებაში (ჩვეულებრივ, მათი გადამრავლების გზით). მაგალითად, ზემოთ მოყვანილ მარტივ მაგალითში გენოტიპების წარმატება თითოეული გენოტიპის გადარჩევისა და ნაყოფიერების გამრავლებით დადგინდა. ერთ გენოტიპს მეტი ნაყოფიერება ჰქონდა, ხოლო მეორე გენოტიპს უკეთესი გადარჩევა ახასიათებდა: გენოტიპს, სხვა გენოტიპთან შედარებით, წარმატების რომელიმე კომპონენტი შეიძლება უკეთესი ჰქონდეს, სხვა კომპონენტები კი უარესი, თუმცა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგს ჯამური წარმატება განსაზღვრავს.

### გადარჩევის მოდელები

შემდგომი მსჯელობისას გასამარტივებელ დაშვებას მივიღებთ: ვთქვათ პოპულაცია ძალიან დიდი ზომისაა, ასე რომ გენეტიკური დრეიფი შეიძლება არ მივიღოთ მხედველობაში; დაწყვილება შემთხვევითია; მუტაციები და გენების მიმოცვლა არ ხდება; და სხვა ლოკუსებზე მიმდინარე გადარჩევა არ მოქმედებს ჩვენთვის საინტერესო ლოკუსზე. მოგვიანებით შევცვლებით ასეთი არარეალისტური დაშვებების შეცვლას. სიმარტივისთვის ასევე დავუშვათ, რომ დისკრეტული თაობების მქონე სახეობებში გადარჩევა გენოტიპების განსხვავებული გადარჩევის გზით მოქმედებს. გადარჩევის სხვა კომპონენტების შემთხვევაში და გადაფარვადი თაობების მქონე სახეობებში ეს პრინციპები თითქმის იგივეა, თუმცა მონაცემების ანალიზისას ეს ფაქტორები სირთულეებს ქმნის.

თუ ლოკუსზე მდებარე ორი ალელის ( $A_1, A_2$ ) სიხშირეებია  $p$  და  $q$ , სიხშირის ცვლილება ერთი თაობიდან მეორეზე გადასვლისას  $Dp$ -თი გამოიხატება. როცა ალელის სიხშირე იზრდება ეს სიდიდე დადებითია და უარყოფითია, როცა ალელის სიხშირე მცირდება. ის  $0$ -ის ტოლია, როცა  $p$  წონასწორობაშია. გადარჩევის ნებისმიერ მოდელში ალელის სიხშირეების ცვლილება სხვადასხვა გენოტიპების ფარდობით წარმატებაზე და თავად ალელის სიხშირეებზეა დამოკიდებული.  $A$  ჩანართში მოყვანილია გადარჩევის რამდენიმე მოდელის მათემატიკური საფუძვლები.



სურ. 12.3. ბუნებრივი გადარჩევის კომპონენტები, რომელთაც სქესობრივი გზით გამრავლებული ორგანიზმის წარმატებაზე მთელი სიცოცხლის განმავლობაში შეიძლება გავლენა ჰქონდეთ. ახლად წარმოქმნილი მიგოტების სტადიიდან გენოტიპები განსხვავდებიან: (1) მრდასრულ ასაკამდე გადარჩევის ალბათობით; (2) შეძენილი მენჯილეების, განსაკუთრებით მამრების, რაოდენობით; (3) ვინც მშობლები გახდნენ ნაყოფიერებით განსხვავდებიან (წარმოქმნილი გამეტების, განსაკუთრებით კვერცხუჯრედების, რაოდენობით) 4) გადარჩევა შეიძლება მოხდეს გამეტების ჰაპლოიდურ გენოტიპებს შორის, როგორც ხდება განსხვავებული სიცოცხლიუნარიანობის მქონე გამეტებში ან მეთოზური დრაივის დროს. 5) გამეტური გენოტიპების ზოგიერთი კომბინაცია უფრო თავსებადაა, ვიდრე სხვა გენოტიპების (After Chistiansen 1984.)

### ცხრილი 12.1. გადარჩევის კომპონენტები სქესობრივი გზით გამრავლებულ ორგანიზმებში

- I. მიგოტური გადარჩევა**
  - ა. *სიცოცხლისუნარიანობა*. ყველა გამრავლებად ასაკში გენოტიპის გადარჩევის ალბათობა. დრო, რომლის განმავლობაში ორგანიზმი გამრავლების ბოლო ასაკის შემდეგ ცოცხლობს, არ აისახება ამ გენოტიპის შენატნზე მომდევნო თაობებში და არც წარმატებაზე აქვს გავლენა.
  - ბ. *დანჯილეების წარმატება*. ინდივიდის მიერ მოპოვებული მენჯილეების რაოდენობაა. დანჯილეების წარმატება ზოგადი წარმატების კომპონენტია, როცა მენჯილეების რაოდენობა ინდივიდის შთამომავლობის რაოდენობაზე აისახება. უმეტესად ეს მამრების შემთხვევაში ხდება. მდედრის ყველა კვერცხუჯრედი კი შეიძლება ერთმა მამრმა გაანაყოფიეროს. დანჯილეების წარმატების ცვალებადობა სქესობრივი გადარჩევის საფუძველია.
  - გ. *ნაყოფიერება*. მდედრზე მოსული სიცოცხლისუნარიანი შთამომავლობის საშუალო რაოდენობაა. განმეორებით გამრავლებად სახეობებში ყოველი შთამომავლობის მიერ წარმატებაში შეტანილი წვლილი დამოკიდებულია იმ ასაკზე როცა დედამ შთამომავალი დაბადა (იხ. მე-17 თავი). დანჯილეების ნაყოფიერება მხოლოდ დედის გენოტიპზე (კვერცხუჯრედების რაოდენობაზე), ან ორივე მენჯილის გენოტიპზე (თუ გვაქვს რეპროდუქციული შეუთავსებლობა) შეიძლება იყოს დამოკიდებული.
- II. გამეტური გადარჩევა**
  - დ. *სეგრეგაციის უპირატესობა* (სეგრეგაციის დარღვევა ან მეთოზური დრაივი). ალელს უპირატესობა აქვს, როდესაც ის პეტრომიოტიკას გამეტების ნახევარზე მეტში გროვდება.
  - ე. *გამეტას სიცოცხლისუნარიანობა*. გამეტას სიცოცხლისუნარიანობის დამოკიდებულება იმ ალელზე, რომელსაც გამეტა ატარებს.
  - ვ. *წარმატებული განაყოფიერება*. ალელი ცვლის გამეტას მიერ კვერცხუჯრედის განაყოფიერების უნარს (მაგალითად, მტვრიანის მილის ბუტკომდე ჩაზრდის სიჩქარე ცვალებადია).

**ჩანართი 12A. გადარჩევის მოდელები მუდმივი წარმატებით**

ბუნებრივი გადარჩევის პირობებში თავდაპირველად ალელის სიხშირის ცვლილების ზოგად მოდელს (Hartl and Clark 1997) განვიხილავთ და შემდეგ მას რამდენიმე კონკრეტული შემთხვევისთვის შევცვლით. დავუშვათ, ორი ალელის ლოკუსის მქონე სამი გენოტიპის ფარდობითი წარმატება განსხვავებულია სხვადასხვა გადარჩევის გამო:

|                     |          |          |          |
|---------------------|----------|----------|----------|
|                     | $A_1A_1$ | $A_1A_2$ | $A_2A_2$ |
| სიხშირე დაბადებისას | $p^2$    | $2pq$    | $q^2$    |
| ფარდობითი წარმატება | $w_{11}$ | $w_{12}$ | $w_{22}$ |

გადარჩენილ მრდასრულებს შორის  $A_1A_1:A_1A_2:A_2A_2$  შეფარდება არის:

$$p^2w_{11}:2pqw_{12}:q^2w_{22}$$

ხოლო მათ გამეტებს შორის ალელების შეფარდება ( $A_1:A_2$ ) არის:

$$[p^2w_{11}+1/2(2pqw_{12})]:[1/2(2pqw_{12})+q^2w_{22}]$$

გამარტივების შემდეგ გვექნება:

$$p(pw_{11}+qw_{12}):q(pw_{12}+qw_{22})$$

გამეტების სიხშირეები წარმოადგენენ ალელის სიხშირეებს შემდეგი თაობის შთამომავლობას შორის. თითოეული წევრის გამეტების ჯამზე გამრავლებით მიიღება:

$$p(pw_{11}+qw_{12})+q(pw_{12}+qw_{22})=p_2w_{11}+2pqw_{12}+q_2w_{22}=\bar{w}$$

მაშასადამე, გადარჩევის შემდეგ ალელის სიხშირეები ( $p'$ ,  $q'$ ) გამეტას სიხშირეებია, ან:

$$p' = \frac{p(pw_{11} + qw_{12})}{\bar{w}}$$

$$q' = \frac{q(pw_{12} + qw_{22})}{\bar{w}}$$

თაობათა შორის ალელის სიხშირის ცვლილება  $Dp=p'-p$  ან

$$\Delta p = \frac{p(pw_{11} + qw_{12}) - p\bar{w}}{\bar{w}}$$

$\bar{w}$ -ს ჩანაცვლება და ალგებრული გარდაქმნები მოგვცემს:

$$\Delta p = \frac{pq[p(w_{11} - w_{12}) + q(w_{12} - w_{22})]}{\bar{w}} \quad (A1)$$

გადარჩევის სხვადასხვა შემთხვევების ანალიზი შეგვიძლია, თუ  $\bar{w}$ -ს ნაცვლად წარმატების ზუსტ მნიშვნელობებს შევიტანთ. ქვემოთ ჩამოთვლილია რამდენიმე მნიშვნელოვანი შემთხვევა:

1. სასარგებლო დომინანტი ალელი, საზიანო რეცესიული ალელი ( $w_{11}=w_{12}>w_{22}$ )

A.1 განტოლებებში  $w_{11}$ -ის,  $w_{12}$ -ის და  $w_{22}$ -ის ნაცვლად შესაბამისად 1-ს, 1-ს და 1-ს-ს ვსვამთ. საშუალო წარმატება  $p^2(1)+2pq(1)+q^2(1-s)=1-sq^2$  (გახსოვდეთ, რომ  $p^2+2pq+q^2=1$ ). ალელის სიხშირის ცვლილების ფორმულაა:

$$\Delta p = \frac{spq^2}{1 - sq^2}$$

ან

$$\Delta p = \frac{-spq^2}{1 - sq^2} \quad (A2)$$

2. სასარგებლო ალელი ნაწილობრივ დომინანტურია, საზიანო ალელი ნაწილობრივ რეცესიულია ( $w_{11}>w_{12}>w_{22}$ ).

დავუშვათ,  $h$  სიდიდე 0-სა და 1-ს შორის არის მოქცეული და წარმატებისთვის საჭირო დომინანტურობის ხარისხს მომავს. შემდეგ  $w_{11}$ -ის,  $w_{12}$ -ის და  $w_{22}$ -ის ნაცვლად შესაბამისად 1-ს, 1- $hs$ -ს და 1- $s$ -ს ვსვამთ (თუ  $h=0$ ,  $A_2$  ალელი სრულად რეცესიულია). ალგებრული გარდაქმნების შედეგად მივიღებთ:

$$\Delta p = \frac{-sqh[h(1 - 2q) + sq]}{1 - 2pqhs - sq^2} \quad (A3)$$

$q>0$ -სთვის შედეგი დადებითია, ამიტომ  $A_1$  ალელი იზრდება და ფიქსირდება. თუ  $h=1/2$ , A3 ფორმულა მარტივდება და გვაქვს:

$$\Delta p = \frac{spq}{[2(1 - sq)]}$$

3. ჰეტერომიგოტას წარმატება ორივე ჰომომიგოტას წარმატებას აღემატება ( $w_{11}<w_{12}<w_{22}$ )

$s$  და  $t$  გადარჩევის კოეფიციენტებად გამოვიყენოთ და  $A_1A_1$ -ის,  $A_1A_2$ -ის და  $A_2A_2$ -ის წარმატება შესაბამისად 1-ს, 1 და 1- $t$  იქნება. ამ შედეგების A1 განტოლებაში ჩასმა მოგვცემს:

$$\Delta p = \frac{pq(-sp + tq)}{1 - sp^2 - tq^2} \quad (A4)$$

თუ შემოვიღებთ  $Dp=0$ , მაშინ სტაბილური „შინაგანი წონასწორობა“ გვაქვს. ამ შემთხვევაში  $sp=tq$ .  $q$ -ს ნაცვლად 1- $p$  ჩავსვამთ და წონასწორული  $p$  სიხშირე იქნება  $t/(s+t)$ . მაშასადამე,  $A_1$ -ის სიხშირე  $A_2A_2$ -ის სანიანადმდეგო გადარჩევის ფარდობითი სიძლიერის პროპორციულია.

4. ჰეტერომიგოტას წარმატება ორივე ჰომომიგოტას წარმატებაზე ნაკლებია ( $w_{11}>w_{12}<w_{22}$ )

ეს შემთხვევა წინა შემთხვევის საპირისპიროა, ამიტომ  $A_1A_1$ -ის,  $A_1A_2$ -ის და  $A_2A_2$ -ის წარმატებები შესაბამისად იყოს 1+ $s$ , 1 და 1+ $t$ . ალელის სიხშირის ცვლილების განტოლება:

$$\Delta p = \frac{pq(sp - tq)}{1 + sp^2 + tq^2} \quad (A5)$$

$Dp$  დადებითია, თუ  $sp>tq$ , ხოლო უარყოფითია, როცა  $sp<tq$ . თუ შემოვიღებთ  $Dp=0$  და განტოლებას  $p$ -სთვის ამოვხსნით, შინაგანი წონასწორობა  $p=t/(s+t)$  იქნება, თუმცა ეს არასტაბილური წონასწორობაა. მაგალითად, როდესაც  $s=t$ , არასტაბილური წონასწორობაა  $p=0,5$ . ამ შემთხვევაში  $Dp$  დადებითია, თუ  $p>q$  (ანუ  $p>0,5$ ) და უარყოფითია, თუ  $p<q$ . ალელის სიხშირე ამ შემთხვევაში ორი სტაბილური წონასწორობიდან ( $p=1$  ან  $p=0$ ) ერთ-ერთში ხვდება.

**მიმართული გადარჩევა**

**თეორია.** შედარებით საზიანო ალელის უფრო სასარგებლო ალელის მიმართ ჩანაცვლება ადაპტაციური ევოლუციის საფუძველია. ასეთი ჩანაცვლება მაშინ ხდება, როდესაც სასარგებლო ალელის მქონე ჰომომიგოტას პოპულაციის ნებისმიერი სხვა გენოტიპის ჰეტერომიგოტაზე მეტი ან ტოლი წარმატება აქვს.

სასარგებლო ალელი ხშირად გავრცელებულია, თუ უწონდელ გარემო პირობებში ის გადარჩევის მხვრივ ნეიტრალური იყო და შენარჩუნდა დამაბალანსებელი გადარჩევის ერთ-ერთი ფორმის მიერ (იხ. გვ. 280). მიუხედავად ამისა, როგორც წესი სასარგებლო ალელი თავდაპირველად იშვიათია, თუ ის ახლად წარმოქმნილი მუტაციაა, ან ადრე ის საზიანო იყო და გარემოს ცვლილებამ სასარგებლო გახადა.

სასარგებლო ალელზე, რომლის სიხშირე ძალიან დაბალი სიხშირიდან იზრდება, ამბობენ, რომ ის პოპულაციას იპყრობს. ძალიან იშვიათი ალელის (სანამ მისი სიხშირე არ გაიზრდება) პოპულაციაში ფიქსირების





სურ. 12.4. ჩრდილოეთი ამერიკის სამხრეთ-დასავლეთ უდაბნოებში მოხინდრე არიმონის მარჯვის ასპიდის (*Micrurus euryxanthus*) გამაფრთხილებელი (აპოსემატური) შეფერილობა. თუ უგემური ან სახიფათო ორგანიზმების პოპულაციაში ასეთი შეფერილობა მაღალი სიხშირით თავიდანვე იქნებოდა წარმოდგენილი, მაშინ მტაცებლები მალე ისწავლიდნენ აპოსემატურად შეფერილი ორგანიზმების არიდებას, ან მათ ეს თვისება ნელ-ნელა შეიძინეს. ნაკლებად გასაგებია როგორ გაიზარდა ასეთი შეფერილობის ახალი, იშვიათი მუტაციის სიხშირე, თუ ასეთი მუტაციის შედეგად ორგანიზმი მტაცებლებისთვის ადვილად შესამჩნევია (Photo © John Cancalosi/naturepl.com.)

ალბათობა ნაკლებია. ამ წესის თანახმად, ზოგი შესაძლებელი ადაპტაცია ვერ განვითარდება, ვინაიდან თუ თავდაპირველად ისინი იშვიათად გვხვდება, მათი რაოდენობა არ გაიზრდება. მაგალითად, შხამიანი მარჯვის ასპიდებს (*Micrurus*) წითელი, ყვითელი და შავი ფერების ზოლები ახასიათებს (სურ. 12.5). ასეთ მკვეთრ შეფერილობას აპოსემატური (გამაფრთხილებელი) შეფერილობა ეწოდება. ის ორგანიზმისთვის სასარგებლოა, ვინაიდან მტაცებლები ამ ფერებს საფრთხესთან აიგივებენ და თავდასხმას ერიდებიან. ასეთი შეფერილობის განვითარების ისტორია დიდი ხნის განმავლობაში თავსატეხი იყო, ვინაიდან ამგვარი გარეგნობის მქონე პირველ მუტანტ გველებს აუცილებლად იოლად შეამჩნევდა მტაცებელი. თუ მივიღებთ, რომ ყველა მარჯვის ასპიდი აპოსემატური შეფერილობის იყო, მაშინ გასაგები ხდება, რომ მტაცებლებს განუვითარდათ მათ მიმართ მიზლი (და მართლაც ზოგ მტაცებელ ფრინველს როგორც ჩანს თანდაყოლილი მიზლი აქვს მარჯვის გველების მიმართ) – მაგრამ, როგორ დაიწყო გველის ამ ადაპტაციის ზრდა, დღემდე გაუგებარია. ერთი შესაძლო ახსნაა, რომ მტაცებლები სხვა მკვეთრად შეფერილი ორგანიზმებისგან, მაგალითად კრამანებისგან, გამოცდილება შეიძინეს და დასაწყისშივე ერიდებოდნენ აპოსემატურ გველებს.

მიმართული გადარჩევის მარტივი მაგალითია სიტუაცია, როცა ჰეტეროზიგოტას წარმატება ორი ჰომოზიგოტას წარმატებას შორისაა მოქცეული (ანუ წარმატებასთან დაკავშირებული არც ერთი ალელი დომინანტური არ არის). სამი გენოტიპის სიხშირე და წარმატება ასე შეიძლება აღინიშნოს:

| გენოტიპი  | $A_1A_1$ | $A_1A_2$  | $A_2A_2$ |
|-----------|----------|-----------|----------|
| სიხშირე   | $p^2$    | $2pq$     | $q^2$    |
| წარმატება | 1        | $1-(s/2)$ | $1-s$    |

თუ ამ წარმატებას A ჩანართის  $A_1$  განტოლებაში შევიტანთ და განტოლებას ამოვხსნით, აღმოჩნდება, რომ სასარგებლო  $A_1$  ალელის სიხშირე ერთი თაობის განმავლობაში შემდეგი სიდიდით იზრდება:

$$\Delta p = \frac{1/2spq}{1-sq} \quad (12.1)$$

სადაც  $(1-sq)$  არის საშუალო  $\bar{W}$  წარმატება.

12.1 განტოლების თანახმად,  $\Delta p$  დადებითია, როდესაც  $p$  და  $q$  ნულზე მეტია. აქედან გამომდინარე,  $A_1$  ალელი იზრდება და ფიქსირდება ( $p=1$ ), ხოლო  $p=1$  სტაბილური წონასწორობაა. ზრდის სიჩქარე ( $\Delta p$ -ს მნიშვნელობა) პროპორციულია როგორც გადარჩევის  $s$  კოეფიციენტის ასევე ალელის  $p$  და  $q$  სიხშირეების. მაშასადამე, ევოლუციური ცვლილების სიჩქარე იზრდება ლოკუსზე ცვალებადობის მატებასთან ერთად (როცა გადარჩევა სუსტია ევოლუციური ცვლილების სიჩქარე ჰეტეროზიგოტების  $2pq$  სიხშირის დაახლოებით პროპორციულია).

12.1 განტოლებიდან გამომდინარეობს მეორე მნიშვნელოვანი შედეგი:  $\Delta p$  დადებითია, სანამ  $s$  ნულს აღემატება, მაშინაც, როცა  $s$  სიდიდე ძალიან მცირეა. აქედან გამომდინარე, სანამ სხვა ევოლუციური ფაქტორები არ ჩაირთვნენ, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად მცირე სარგებელის მომტანი თვისების ფორმაც კი ფიქსირდება. ეს ნიშნავს, რომ სახეობებს შორის ძალიან ტრივიალური თვისებების ოდნავი განსხვავებაც კი, იქნება ეს ბუმბუბე ბუსუსების განაწილება, თუ ფოთლის ძარღვები, ალბათ ადაპტაციის სახით განვითარდა. სწორედ ამ მოვლენით აიხსნება, ერთი შეხედვით, თვისებების „სრულყოფილებისკენ სწრაფვა“. მაგალითად, ზოგიერთი



სურ. 12.5. კოსტა რიკაში გავრცელებული შენიღბული მწვანე კუტკალია (*Mimetica crenulata*). არათანაბარი მოხაზულობა, მომრგვალებული ფორმები და ფრთის მკვეთრი ძარღვები საოცრად მოგვაგონებს ხმელ, მკვდარ ფოთოლს (Courtesy of P. Naskrecki.)

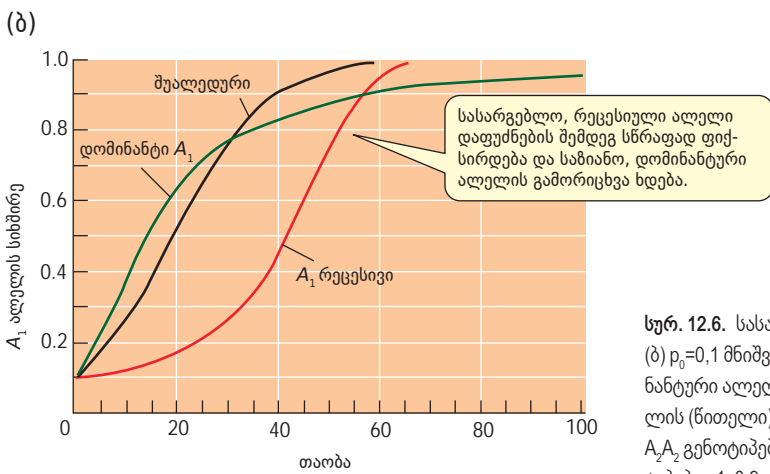
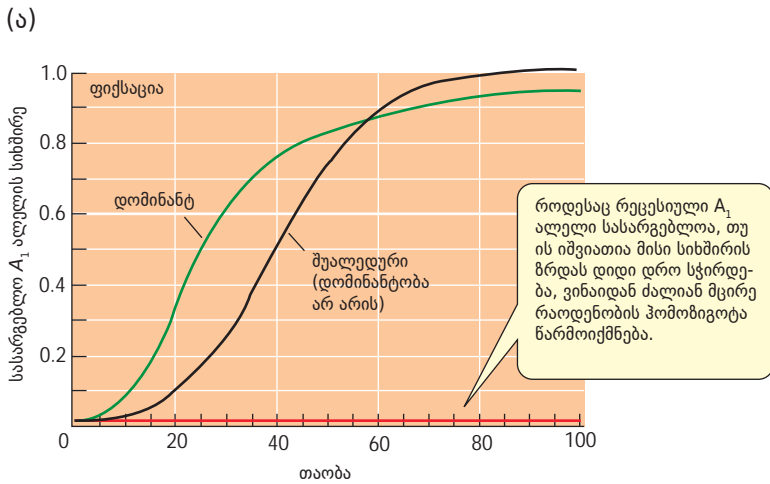
მწვანე კუტკალია ხმელ ფოთოლს გასაოცრად ჰგავს. ფრთებზე მათ გამჭვირვალე „ფანჯრები“ უჩნდება, რომლებიც სოკოების ან წყალმცენარეების ცხოველმოქმედების შედეგად წარმოქმნილ ნახვრეტებსა და ლაქებს მოგვაგონებს (სურ. 12.5). მკითხველმა შესაძლოა იფიქროს, რომ მტაცებლებისგან თავის დაცვისთვის ნაკლები მსგავსებაც საკმარისია. მართლაც, ზოგიერთი სახეობა ნაკლებად შენიღბულია, მაგრამ თუ ერთი ზედმეტი ლაქა ოდნავ მაინც ზრდის გადარჩენის ალბათობას, გადარჩევამ ის შეიძლება დააფიქსიროს.

იგივე განტოლებები, რომლებიც სასარგებლო ალელის რაოდენობის ზრდას აღწერენ, საზიანო ალელის ბედსაც ასახავენ. თუ  $A_1$  და  $A_2$  შესაბამისად სასარგებლო და საზიანო ალელებია, ხოლო მათი სიხშირეებია  $p$  და  $q$ , და თუ  $p+1=q$ , მაშინ  $Dp=-Dq$ . გადარჩევას, რომელიც ამცირებს ან აქრობს საზიანო მუტაციის სიხშირეს, გამწმენდი გადარჩევა ეწოდება. ეს უბრალოდ მიმართული გადარჩევაა, რომელიც უპირატესობას ანიჭებს სასარგებლო, ჰომოზიგოტურ გენოტიპს.

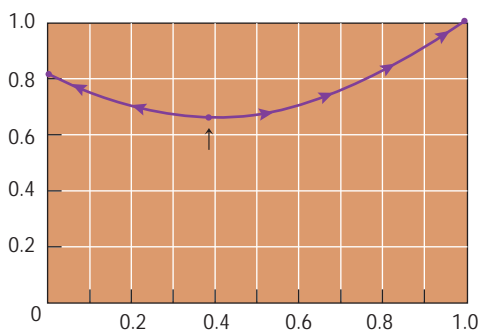
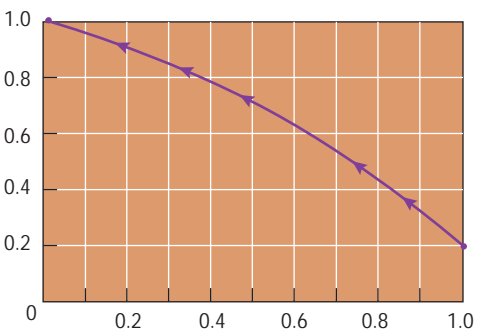
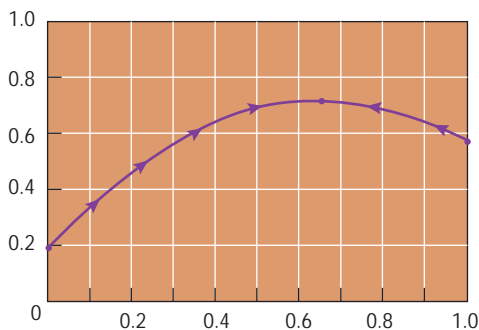
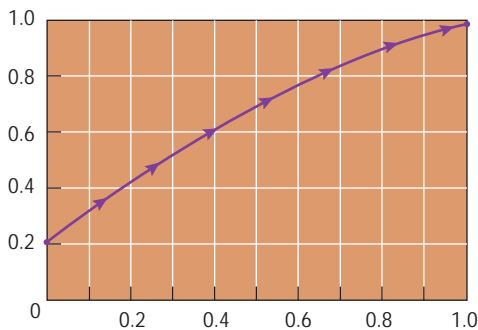
სასარგებლო ალელის მიერ რომელიმე საზიანო ალელის ჩანაცვლებისთვის საჭირო თაობების რაოდენობა დამოკიდებულია ალელის სანყის სიხშირეებზე, გადარჩევის კოეფიციენტზე და დომინანტურობის ხარისხზე. (სურ. 12.6). როცა სასარგებლო ალელი დომინანტურია და არა რეცესიული, მისი სიხშირე დაბალიდან უფრო სწრაფად იზრდება, ვინაიდან მისი ექსპრესია (გამოხატვა) ჰეტეროზიგოტურ მდგომარეობაში ხდება. სანამ მისი სიხშირე საკმაოდ არ გაიზრდება, მისი მატარებლები თითქმის ყველა მხოლოდ ჰეტეროზიგოტები არიან. იმის შემდეგ, რაც სასარგებლო დომინანტი ალელის სიხშირე გაიზრდება, იწყება საზიანო, რეცესიული ალელის სიხშირის ძალიან ნელი შემცირება, რადგან იშვიათი რეცესიული ალელები უმეტესად ჰეტეროზიგოტური ფორმით გვხვდება და გადარჩევისგან დაცულია.

12.1 განტოლებიდან შეიძლება კიდევ ერთი თეორიული დასკვნის გამოტანა. წილადის მნიშვნელო პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების საშუალო ფარდობითი  $\bar{W}$  წარმატებაა. ის საზიანო ალელის სიხშირის ( $q$ ) შემცირებასთან ერთად იზრდება. ბუნებრივი გადარჩევის მიმდინარეობის პროცესში საშუალო წარმატება იზრდება. ამ დამოკიდებულების გრაფიკულ გამოსახულებაზე (სურ. 12.7ა) ვხედავთ, რომ პოპულაცია მისი საშუალო წარმატების ზრდის პროცესში თითქოს „გორაკზე“ ადის, სანამ მწვერვალს მიაღწევს.

და ბოლოს, 12.1 განტოლების გამოყენებით მოცემული მონაცემებიდან საინტერესო დასკვნები გამოგვაქვს. თუ გვაქვს მონაცემები ლოკუსზე გენოტიპების სიხშირეების შესახებ (და ასევე ალელების  $p$  და  $q$  სიხშირეების სიდიდეები) და ასევე წარმატებულ თაობებში ალელის სიხშირეების მონაცემები (ანუ  $Dp$ -ს სიდიდე) გვაქვს, მაშინ ეს განტოლება შეიძლება  $s$ -ისთვის ამოიხსნას. სწორედ ეს არის ბუნებრივი გადარჩევის სიძლიერის დადგენის ერთ-ერთი მეთოდი. გადარჩევის კოეფიციენტის გამოთვლისთვის რამდენიმე სხვა მეთოდსაც იყენებენ. მათ შორის



სურ. 12.6. სასარგებლო ალელის ( $A_1$ ) სიხშირის ზრდა სანყის ( $A$ ) სიხშირეების (ა)  $p_0=0,01$  და (ბ)  $p_0=0,1$  მნიშვნელობიდან. თითოეულ გრაფიკზე გამოსახული სამი მრუდი სრულად დომინანტური ალელის (მწვანე), შუალედურად დომინანტური ალელის (შავი) და რეცესიული ალელის (წითელი) ზრდას გვიჩვენებს. სასარგებლო, დომინანტური  $A_1$  ალელისთვის  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_1$  გენოტიპების წარმატება შესაბამისად 1, 1 და 0,8. „შუალედურ“ შემთხვევაში იგივე წარმატებები 1, 0,9 და 0,8, ხოლო სასარგებლო, რეცესიული  $A_1$  ალელისთვის გვაქვს 1, 0,8 და 0,8.



არის ბუნებრივ პოპულაციებში შემავალი განსხვავებული გენოტიპების გადარჩენის მაჩვენებლის (ან წარმატების სხვა კომპონენტების) დადგენა (Endler 1986).

**მიმართული გადარჩევის მაგალითები.**

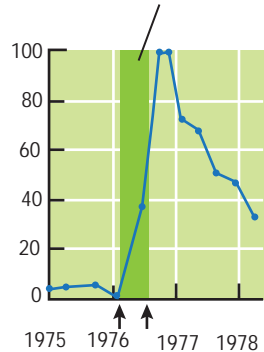
თუ ლოკუსი დიდი ხნის განმავლობაში განიცდის მიმართული გადარჩევის ზემოქმედებას, მაშინ უპირატესი (სასარგებლო) ალელი ახლოსაა წონასწორობასთან ანუ დაფიქსირებასთან. მიმართული გადარჩევის დინამიკის შესწავლა ყველაზე მოსახერხებელია ახლად შეცვლილ გარემოში. მაგალითად, ადამიანის ჩარევის შედეგად შეცვლილ გარემოში. ასეთ პირობებში მიმდინარე სწრაფი ევოლუციის ბევრი მაგალითია გამოკვლეული. მრავალი მათგანი პოლიგენური თვისებების ცვლილებას წარმოადგენს, რომელსაც მომდევნო თავში განვიხილავთ.

ერთლოკუსიანი თვისების სწრაფი ევოლუციის მაგალითია რუხი ვირთაგვას (*Rattus norvegicus*) რემისტენტულობა ვარფარინისადმი (Bishop 1981). ვარფარინი სისხლის შედეგების საწინააღმდეგო საშუალებაა. ის K ვიტამინის რეგენერაციაზე პასუხისმგებელი ფერმენტის გამოყოფას ხელს უშლის. K ვიტამინი აუცილებელი კოფაქტორია სისხლის შედეგებისთვის საჭირო ფაქტორების წარმოებისთვის. ვარფარინით მოწამლული ვირთხები ხშირად მცირე ჭრილობის მიღების შემდეგ სისხლისგან იცლებიან და იღუპებიან. ვარფარინისადმი რემისტენტულობის მუტაცია ფერმენტს ისეთი მიმართულებით ცვლის, რომ ის ვარფარინისადმი ნაკლებად მგრძობიარე ხდება, ამავე დროს ის ნაკლებად უწყობს ხელს K ვიტამინის რეგენერაციას და ამიტომ აუცილებელია საკვებიდან ვიტამინის მიღება.

ბრიტანეთში ვარფარინი ვირთაგვას საწამლავის სახით 1953 წლიდან გამოიყენება. 1958 წლისთვის აღმოჩნდა, რომ ვარფარინისადმი რემისტენტული ვირთაგვას პოპულაციები წარმოიქმნენ. რემისტენტულ ვირთაგვებს გადარჩენის მეტი უნარი ჰქონდათ. მუტაციის სიხშირე თანთანობით თითქმის 1-მდე გაიზარდა (სურ. 12.8). რემისტენტულმა ვირთაგვებმა სარგებელის გარდა დიდი ზიანიც მიიღეს, მგრძობიარეებთან შედარებით. მათ K ვიტამინი უფრო მეტად სჭირდებათ. თუ საწამლავის მიწოდება წყდება, რემისტენტულობის ალელის სიხშირე სწრაფად ეცემა.

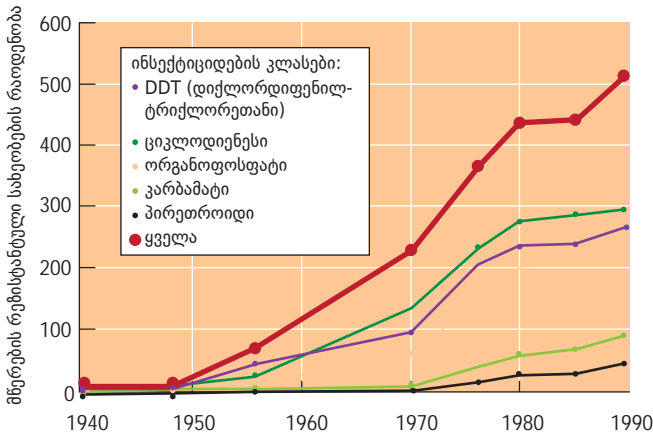
ბევრი მწერი და ტკიპა რემისტენტულია მწერების საწინააღმდეგო საშუალებების მიმართ (Metcalf and Luckmann 1994; Roush and Tabashnik 1990). ბევრ სახეობაში რემისტენტულობა მე-20 საუკუნის 40-იან წლებში ჩამოყალიბდა, როდესაც ფართოდ დაიწყო სინთეტიკური პესტიციდების გამოყენება. 90-იან წლებში 500-ზე მეტი სახეობის პოპულაცია ერთი ან რამდენიმე მწერის საწინააღმდეგო საშუალების მიმართ რემისტენტული გახდა (სურ. 12.9). ზოგიერთი სახეობა, მაგალითად კოლორადოს კარტოფილის ხოჭო (*Leptinotarsa decemlineata*)

**სურ. 12.7.** ორი ალელის მქონე ერთი ლოკუსისთვის საშუალო წარმატების ( $\bar{W}$ ) ალელის სიხშირეზე ( $p$ ) დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი გენოტიპების განსხვავებული გადარჩენის დროს. თითოეული გრაფიკი „ადაპტაციურ ლანდშაფტს“ გვიჩვენებს. ის შეგვიძლია შევადაროთ ან გორაკად ჩავთვალოთ, რომელზეც პოპულაცია მოძრაობს. ალელის ნებისმიერი მოცემული  $A_1(p)$  სიხშირიდან საშუალო წარმატება გადაადგილდება იმ მიმართულებით, რომელიც ზრდის ( $\bar{W}$ ) საშუალო წარმატებას. ისრებით ნაჩვენებია ალელის სიხშირის ცვლილების მიმართულება. (ა) მიმართული გადარჩევა. ამ შემთხვევაში  $A_1$  გენოტიპს უპირატესობა ენიჭება. წონასწორობა ( $\hat{p} = 1$ ) სტაბილურია: ჩანაცვლების შემთხვევაში ალელის სიხშირე  $p=1$  მიწვიწველობას უბრუნდება. (ბ) მიმართული გადარჩევა, რომლის დროს ფარდობითი წარმატებები ა გრაფიკის საპირისპიროდ არის განაწილებული, რაც სავარაუდოდ გარემო პირობების შეცვლის შედეგია. ამ შემთხვევაში  $A_1$  გენოტიპს აქვს უპირატესობა. (გ) ჭარბი დომინირება (ჰეტერომიგოტას უპირატესობა). პოპულაცია ნებისმიერი სანყისი წერტილიდან სტაბილურ, პოლიმორფულ წონასწორობაში ( $\hat{p}$ ) გადადის. (დ) არასაკმარისი დომინირება. შინაგანი წონასწორობა (ამ შემთხვევაში  $\hat{p} = 0.4$ ) არასტაბილურია, ვინაიდან ოდნავი გადაადგილება  $p$ -ს ალელის სიხშირის  $\hat{p} = 0$  ( $A_1$ -ის დაცარგვა) და  $\hat{p} = 1$  ( $A_1$ -ის ფიქსირება) სტაბილურ წონასწორობაში გადასვლას იწვევს. აქედან გამომდინარე, მრუდი ორი პიკის მქონე ადაპტაციური ლანდშაფტია (After Hartl and Clark 1989.)



**სურ. 12.8.** უელსში მცხოვრები ვირთაგვების პოპულაციაში ვარფარინისადმი რემისტენტული ინდივიდების პროპორციული რაოდენობა. ასეთი ინდივიდების რაოდენობა გაიზარდა, როცა 1976 წელს ვარფარინის შხამის გამოყენება დაიწყო, ხოლო პროგრამის დასრულების შემდეგ მათი რაოდენობა კვლავ შემცირდა (After Bishop 1981.)





**სურ. 12.9.** ფეხსახსრიანი პარაზიტების სახეობების რაოდენობა. მათ მწერების საწინააღმდეგო საშუალებების ხუთი კლასის მიმართ რემისტენტულობა გამოიმუშავეს. ზედა მრუდი მწერების საწინააღმდეგო საშუალებების მიმართ რემისტენტული სახეობების ჯამურ რაოდენობას გვიჩვენებს (After Metcalf and Luckmann 1994.)

რემისტენტული გახდა პესტიციდების ყველა ძირითადი კლასის მიმართ (Roush and McKenzie 1987). რემისტენტულობის ევოლუცია მრდის დანახარჯებს სოფლის მეურნეობაში და მთავარი დაბრკოლებაა მწერების მიერ გადატანილი ავადმყოფობების წინააღმდეგ ბრძოლაში (მაგ. მალარია). ამ და სხვა მიზეზების, მათ შორის მრავალი პესტიციდის ბუნებრივ ეკოსისტემებზე და ადამიანის ჯანმრთელობაზე მომზამველი ზეგავლენის გამო, ენტომოლოგიური კვლევების მთავარი მიზანია პარაზიტების რაოდენობის კონტროლის ალტერნატიული მეთოდების შემუშავება.

მწერების ბუნებრივ პოპულაციებში რემისტენტულობა ინსექტიციდების მიმართ ხშირად ფართო ეფექტის მქონე ერთ მუტაციას ეფუძნება (Roush and McKenzie 1987). რემისტენტულობის ალელი (R) მგრძობიარობის ალელზე ნაწილობრივ ან სრულად დომინანტურია. R ალელებს, როგორც წესი, დაბალი სიხშირე ისეთ პოპულაციებში ახასიათებთ, რომლებმაც არ უხდებათ მწერების საწინააღმდეგო საშუალებების წინააღმდეგ ბრძოლა. თუმცა ასეთი საშუალების გამოყენების შემდეგ, 2-3 წელიწადში, ალელების სიხშირე თითქმის ფიქსირების დონემდე იზრდება, ვინაიდან

ძალიან მაღალია მგრძობიარე გენოტიპების სიკვდილიანობა. ინსექტიციდების არარსებობისას რემისტენტული გენოტიპების წარმატება მგრძობიარე გენოტიპების წარმატებაზე 5-10%-ით ნაკლებია და მათი სიხშირე მცირდება. ვარფარინისაღმ რემისტენტულობის ანალოგიურად, ინსექტიციდების მიმართ რემისტენტობას **ადაპტაციის საფასური** ანუ **ურთიერთგაცვლა** ახასიათებს. სასარგებლო თვისებებს ხშირად „გვერდითი მოვლენები“ ახლავს, რომლებიც გარკვეულ გარემო პირობებში საზიანოა.

**საზიანო ალელები უზენაესი პოპულაციებში**

თეორიულად, ლოკუსზე მდებარე ყველაზე სასარგებლო ალელი უნდა დაფიქსირდეს მიმართული გადარჩევის შედეგად, თუმცა საზიანო ალელები ხშირად განაგრძობს არსებობას, ვინაიდან განმეორებადი მუტაციის და გენების მიმოცვლის შედეგად ხელახლა ხდება მათი შემოტანა სხვა პოპულაციებიდან, სადაც გარემოს განსხვავებული გავლენის გამო მათ უპირატესობა აქვთ. ყველა შემთხვევაში საზიანო ალელის სიხშირე *სტაბილური წონასწორობისკენ მიიწევს*. *სტაბილური წონასწორობა ბალანსია გადარჩევის შედეგად საზიანო ალელის გამორიცხვის სიჩქარესა და იმ სიჩქარეს შორის, რომლითაც, მუტაციის ან გენების მიმოცვლის შედეგად, ამ ალელის ხელახლა შემოტანა ხდება.*

**გადარჩევა და მუტაცია.** დავუშვათ, საზიანო, რეცესიული  $A_2$  ალელის სიხშირეა  $q$  და ის სხვა ალელებისგან მუტაციის  $u$  სიხშირით წარმოიქმნება, ალელების ჯამური სიხშირეა  $p=1-q$ . მუტაციის შედეგად  $A_2$ -ის სიხშირე ყოველ თაობაში  $sp$  სიდიდით იზრდება, ხოლო გადარჩევის გამო მისი სიხშირის შემცირება  $-spq^2/\bar{w}$  შეადგენს ( $A$  ჩანართის  $A_2$  განტოლება). წონასწორობის მდომარეობაში მრდის სიჩქარე შემცირების სიჩქარის ტოლია:

$$sp = \frac{spq^2}{\bar{w}}$$

სადაც  $\bar{w} = 1 - sq^2$ .

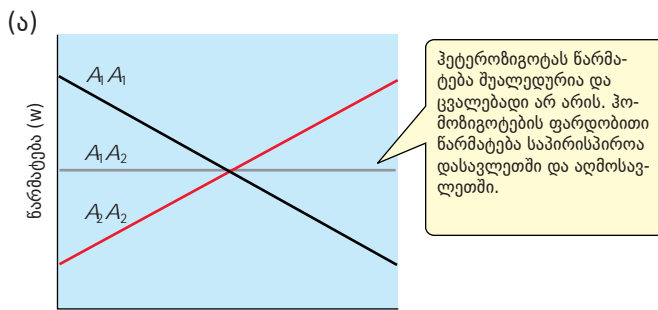
დავუშვათ,  $A_2$  იშვიათია, ასე, რომ  $\bar{w}$  მიახლოებით 1-ის ტოლია. ზემოთ მოყვანილი განტოლება  $q$ -სთვის ამოვხსნათ. შედეგად წონასწორულ  $\hat{q}$  სიხშირეს მივიღებთ, ჩვენ ვნახებთ, რომ  $\hat{q}^2 = u/s$  და:

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}}$$

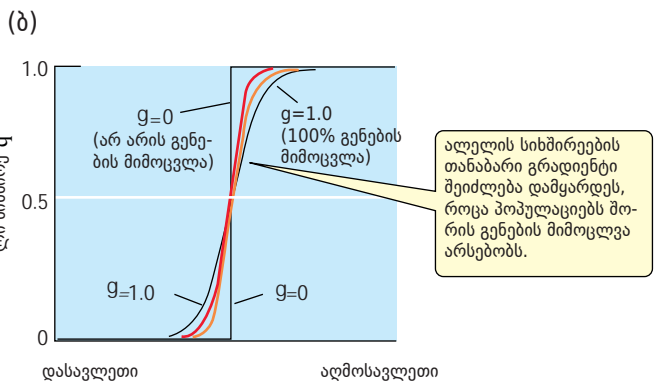
საზიანო, რეცესიული ალელის წონასწორული სიხშირე მუტაციის სიხშირის პირდაპირპროპორციულია და გადარჩევის სიძლიერის უკუპროპორციულია. მაშასადამე, თუ  $s$   $u$ -ზე გაცილებით მეტია, ალელი ძალიან იშვიათი იქნება. მაგალითად, თუ  $s=1$  (ანუ  $A_2$  რეცესიული, ლეტალური ალელია) და მუტაციის სიხშირეა  $10^{-6}$ , მაშინ წონასწორული სიხშირე  $0,001$ -ის ტოლი გახდება, მაგრამ ამ ალელის მქონე თითქმის ყველა ზიგოტა ჰეტერომიგოტული იქნება. თუ საზიანო ალელი ნაწილობრივ ან სრულად დომინანტურია, მისი წონასწორული სიხშირე კიდევ უფრო ნაკლები იქნება, ვინაიდან გადარჩევა ორიგესი, ჰომომიგოტური და ჰეტერომიგოტური მდგომარეობის მატარებლების, წინააღმდეგ ხდება. ასეთი მუტაციურ-გადარჩევითი ბალანსი ხსნის, თუ რატომ *Drosophila*-ს პოპულაციების (ასევე ადამიანების და სხვა სახეობების) მრავალი ქრომოსომა იშვიათ მუტაციებს ატარებს, რომლებიც ჰეტერომიგოტურ მდგომარეობაში წარმატებას ოდნავ ამცირებენ, ხოლო ჰომომიგოტურ მდგომარეობაში მომავკვდინებელნი არიან (Crow 1993; იხ. სურ. 9.9).

**გადარჩევა და გენების მიმოცვლა.** სახეობის სხვადასხვა პოპულაციებში და გარემოს სხვადასხვა პირობებში უპირატესობა ხშირად სხვადასხვა ალელებს ენიჭებათ. შესაბამისად, თუ გენების მიმოცვლა არ მიმდინარეობს, ზოგ პოპულაციაში  $A_2$  ალელის  $q$  სიხშირე 1-ის ტოლი იქნება, სხვა პოპულაციაში კი 0-ის ტოლი. პო-

**სურ. 12.10.** გადარჩევით და გენების მიმოცვლით გამოწვეული გეოგრაფიული ცვალებადობა, როცა გენოტიპები გეოგრაფიული გრადიენტის მიხედვით გრადუალურად იცვლება. (ა) აღმოსავლეთ-დასავლეთი გრადიენტის გასწვრივ მობინადრე პოპულაციებისთვის  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების  $W_{11}$ ,  $W_{12}$  და  $W_{22}$  ფარდობითი წარმატებები.  $A_1A_1$ -ის წარმატება „დასავლეთში“  $A_2A_2$ -ის წარმატებაზე მეტია, ხოლო „აღმოსავლეთში“ ნაკლებია. (ბ)  $A_2$  ალელის სიხშირე გრადიენტის გასწვრივ მობინადრე პოპულაციების არეალში. თითოეული მრუდი გენების მიმოცვლის (g) განსხვავებულ დონეს ასახავს, რომელიც 0-დან 100%-მდე იცვლება ( $g=1$ ). გენების მიმოცვლის დაბალი დონის პირობებში ალელის სიხშირე უფრო მკვეთრად არის დახრილი (After Endler 1973.)

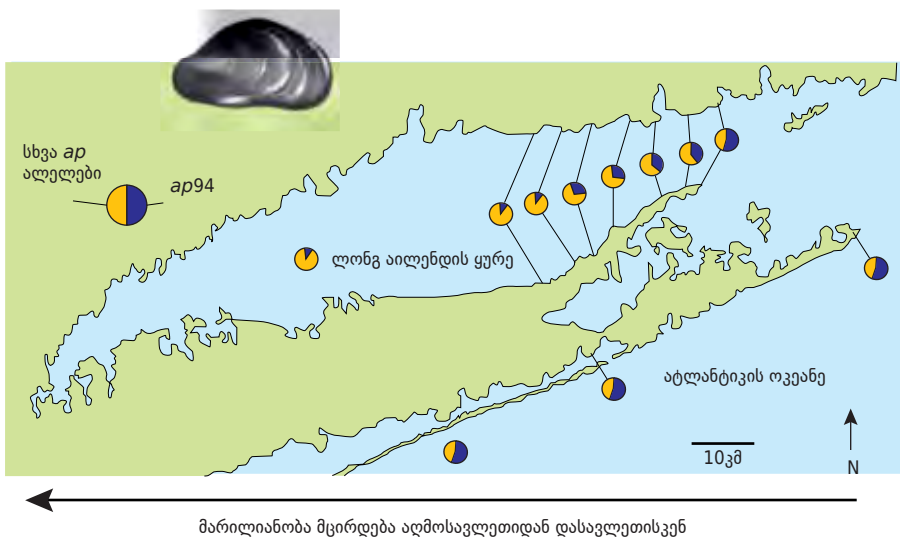


პულაციებს შორის გენების მიმოცვლის შედეგად ამ პოპულაციისთვის საზიანო ალელი შეიძლება მასში მოხვდეს. ალელის სიხშირე პოპულაციაში წონასწორულ მნიშვნელობას ( $\hat{q}$ ) შეიძენს, ვინაიდან გენების მიმოცვლის და გადარჩევის შედეგად ალელების შეტანა აბალანსებს მათ გამორიცხვას. ასე რომ გენების მიმოცვლა პოპულაციების გენეტიკურ ცვალებადობაში მონაწილეობს. თუ გენების მიმოცვლა გადარჩევას ბევრად აღემატება, მაშინ პოპულაცია, რომელიც განსხვავებულ გარემო პირობებში და მცირე ტერიტორიაზე ბინადრობს, მის გარშემო მობინადრე პოპულაციებისგან გენეტიკურად განსხვავებული არ გახდება (Lenormand 2002).

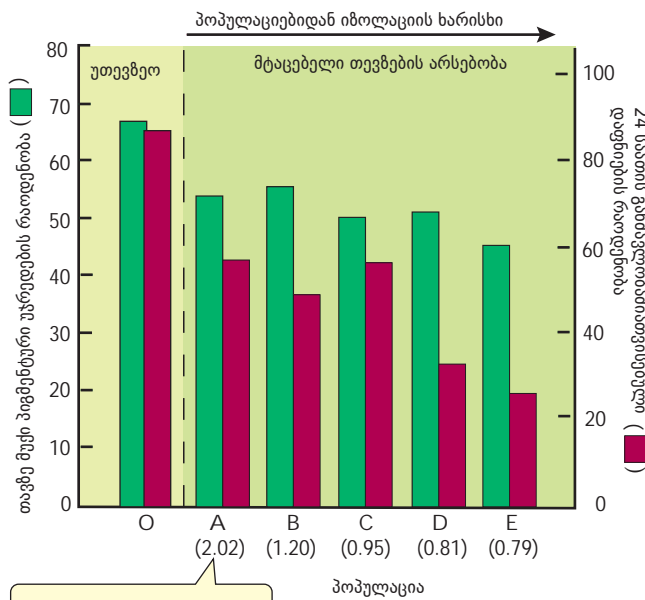


თუ ადგილობრივი პოპულაციები გარემოს, რომლის ფარგლებს გარეთ სხვადასხვა გენოტიპების წარმატება იცვლება, გრადიენტის გასწვრივ განაწილებულნი არიან (სურ. 12.10ა), მაშინ, თუ გრადიენტის გასწვრივ პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა არ არსებობს, გარემოს თანდათანობითი ცვლილების პირობებშიც კი ალელის სიხშირე მკვეთრად შეიცვლება (საფეხურებრივი გრადიენტი) (სურ. 12.10ბ). ეს მანამდე ხდება, სანამ ყოველ პოპულაციაში ერთ ან მეორე ჰომოზიგოტას უდიდესი წარმატება აქვს. ალელის სიხშირეების თანაბარი გრადიენტი დამყარდება, თუ გრადიენტის გასწვრივ მობინადრე პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა არსებობს. გრადიენტის სიგანე (მაგალითად, q-ს 0,2-დან 0,8-მდე ცვლილების მანძილი)  $V/s$ -ისადმი პროპორციულია, სადაც V არის გენების დისპერსიის მანძილი, ხოლო s – მათ წინააღმდეგ მიმართული გადარჩევის ძალა (გადარჩევის კოეფიციენტი). თუ გადარჩევა მჭიდროდ არის დაკავშირებული გენების მიმოცვლასთან, მაშინ ალელის სიხშირეების ციკაბო გრადიენტს მივიღებთ ანუ პოპულაციების დიფერენციაცია ძლიერია.

ლონგ-აილენდ-საუნდის ყურეში მობინადრე ცისფერი მიდიის (*Mytilus edulis*) ამინოპეპტიდაზას I ლოკუსზე განლაგებულ ალელებს მკვეთრი გრადიენტი ახასიათებს. ლონგ-აილენდ-საუნდი დაახლოებით 160 კილომეტრის სიგრძის წყლის სივრცეა, სადაც დასავლეთიდან აღმოსავლეთისკენ ანუ ოკეანესთან ყურის შეერთების ადგილთან მიახლოებისას მარილიანობა იზრდება. ერთ-ერთი  $ap^{94}$  ალოზიმის სიხშირე დასავლეთით 0,12-დან ოკეანესთან მიახლოებისას 0,55-მდე იზრდება (სურ. 12.11). ამინოპეპტიდაზა I-ის ფერმენტი ცილიდან ბოლო ამინომჟავებს აცლის. თავისუფალი ამინომჟავების უკრედისშიდა კონცენტრაცია იზრდება და



**სურ. 12.11.** ლონგ-აილენდ-საუნდის ყურეში და მიმდებარე ტერიტორიებზე მობინადრე მიდიის (*Mytilus edulis*)  $ap^{94}$  ალელის სიხშირე. წრის ფერადი ნაწილი სიხშირეს ასახავს. ყურის აღმოსავლეთიდან დასავლეთისკენ გადაადგილებისას მარილიანობა მცირდება და ალელის სიხშირე 30კმ-ის მანძილზე სწრაფად მცირდება. გრადიენტი ნარჩუნდება ყურეში  $ap^{94}$  ალელის საწინააღმდეგო გადარჩევით და ოკეანის იმ პოპულაციებთან, სადაც ეს ალელი სასარგებლოა, გენების მიმოცვლით (After Koehn and Hilbish 1987.)



Nm სიდიდე მტაცებელი თევზებისგან თავისუფალი პოპულაციიდან გენების მოდინების სიჩქარეა.

**სურ. 12.12.** გენების მიმოცვლა სალამანდრა *Ambystoma barbouri*-ის ლარვებში ამცირებს მტაცებელი თევზების საწინააღმდეგოდ მიმართულ ადაპტაციას. ორივე გრაფიკი გვიჩვენებს თვისების საშუალო მნიშვნელობას „თევზისგან თავისუფალ“ გარემოში მობინადრე პოპულაციისთვის (O), და თევზთან ერთად მობინადრე ხუთი პოპულაციისთვის, რომლებიც მზარდად იზოლირებულია თავისუფალი პოპულაციებისგან. Nm გენების დინამის სიდიდე A-დან E პოპულაციებში მტაცებლებისგან თავისუფალი პოპულაციებიდან. ეს სიდიდე ეფუძნება ალოზიმის ალელის სიხშირეების მიხედვით გამოთვლილ  $F_{ST}$  მნიშვნელობებს (იხ. მე-10 თავი). მკვეთრი შეფერვა (მწვანე სვეტები) გამოითვლება თავის არეში მუქი პიგმენტის უკრედეტის კონცენტრაციის მიხედვით. მკრთალი შეფერილობა მომგებიანია ლარვებისთვის, რომლებიც თევზით საცხე მდინარეებში ცხოვრებენ. წითელი სვეტები კვების სიჩქარეს ასახავს, როცა სალამანდრას ლარვებით საცხე ექსპერიმენტულ ჭურჭელში საკვები, კიბოსნაირი *Daphnia* გაუშვს, ხოლო შემდეგ თევზის ქიმიური სურნელი გაავრცელეს. ლარვებს, რომლებიც თევზის სუნის შეგრძნებისას შეუძლებიან, რომ მტაცებელს მათი შემწევა გაუჭირდეს, კვების მცირე სიჩქარე ახასიათებს, (After Storfer and Sih 1998; Storfer et al. 1999.)

მარილიან წყალში ოსმოსური ბალანსის შენარჩუნებას ხელს უწყობს. რიჩარდ კონემა, ჯერი პილბიშმა (1987) და მათმა კოლეგებმა აღმოაჩინეს, რომ ამინოპეტიდაზა I-ის აქტიობა  $ap^{94}$  ალელის მატარებელ მიდიებში უფრო ძლიერია, ვიდრე სხვა გენოტიპებში.  $ap^{94}$  გენოტიპებს უკრედეტებში ამინომეჯავს უფრო მაღალი დონე აქვთ, ოკეანის მაღალი მარილიანობის პირობებში უპირატესობა  $ap^{94}$  ალელს ენიჭება. ნაკლებად მარილიან წყლებში ოსმოსური ბალანსის შესანარჩუნებლად საკმარისია ამინომეჯავის დაბალი კონცენტრაცია. ამ პირობებში ამინოპეტიდაზა I-ის აქტიურობა ზიანის მომტანი, რადგან ცილის დაშლა ენერჯის და ამოტის დაკარგვას იწვევს და დანაკარგის კომპენსირება მხოლოდ უკეთესი კვებით არის შესაძლებელი. მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ ლონგ-აილენდ-საუნდის ყურეში ახლახანს დაფუძნებულ ახალგაზრდა მიდიებში  $ap^{94}$  ალელის სიხშირე უფრო მაღალია, მაგრამ ასაკთან ერთად მისი სიხშირე მცირდება, ვინაიდან  $ap^{94}$  მიდიების სიკვდილიანობის სიხშირე სხვა მიდიებთან შედარებით მაღალია. ლონგ-აილენდის ყურეში  $ap^{94}$  ალელის არსებობა განპირობებულია ოკეანიდან მიდიების ლარვების შემოტანით.

გენების მიმოცვლა მოგჭერ ამცირებს ადგილობრივ გარემოსთან პოპულაციის ადაპტაციის დონეს. მაგალითად, სალამანდრას (*Ambystoma barbouri*) ლარვების ნაწილი ცხოვრობს მდინარეებში, სადაც მრავალი მტაცებელი თევზი ბინადრობს. მათ უფრო მკრთალი შეფერილობა ახასიათებს, ვიდრე თევზისგან თავისუფალ ადგილებში მობინადრე ლარვებს. ლარვების მკრთალი შეფერილობა გარემოსთან არის შეხამებული. მტაცებლებს მათი აღმოჩენა უჭირთ. მტაცებელი თევზით მდიდარ წყლებში მობინადრე სალამანდრების პოპულაციები თევზის სუნზე უფრო მკვეთრად რეაგირებენ, თავშესაფარს ეძებენ და აქტიურობას წყვეტენ, თუმცა ასეთი ქცევა ამცირებს კვების შესაძლებლობას. მიუხედავად ამისა, არც ერთი ეს

ადაპტაცია არ არის კარგად განვითარებული პოპულაციებში, რომლებსაც “□—□” პოპულაციებთან გენების მიმოცვლის მაღალი დონე ახასიათებს (სურ. 12.12; Storfer and Sih, 1998; Storfer et al. 1999).

### პოლიმორფიზმის შენარჩუნება დამაბალანსებელი გადარჩევის მიერ

40-იან წლებამდე მეცნიერები თვლიდნენ, რომ ყოველ ლოკუსზე საუკეთესო ალელი („ველური ტიპის“) ბუნებრივი გადარჩევის მიერ თითქმის უნდა დაფიქსირდეს. ცვლელადობა კი მუტაციის შედეგად ახლახანს წარმოქმნილი იშვიათი, საზიანო ალელებით არის განპირობებული, რომელსაც გამწმენდი გადარჩევა გამორიცხავს. ამის მაგივრად, როგორც მე-9 თავში ვიხილეთ, ბუნებრივი პოპულაციების კვლევებმა მკვეთრი ცვლელადობა გამოავლინა. ამის მიზეზი შეიძლება იყოს (1) განმეორებადი მუტაცია, რომელიც საზიანო ალელს წარმოქმნის. ამ ალელებზე კი მხოლოდ სუსტი გადარჩევა მოქმედებს, (2) გენების მიმოცვლის შედეგად სხვა პოპულაციებიდან საზიანო ალელების შემოსვლა (რომლებიც ამ პოპულაციებში გადარჩევის შედეგად ფაგორიტები გახდნენ), (3) გადარჩევის ნეიტრალურობა (ანუ გენების დრეიფი) და (4) პოლიმორფიზმის შენარჩუნება ბუნებრივი გადარჩევის საშუალებით. ბოლო, მე-4 პიპოთეზა ეკუთვნის ბრიტანელ ევოლუციის გენეტიკოსებს, რომელთა ლიდერი ბ. ფორდი იყო, და თეოდორ დობჟანსკის გავლენის ქვეშ მყოფ ამერიკელ პოპულაციის გენეტიკოსებს. ეს მეცნიერები ე.წ. ბალანსის სკოლის წარმომადგენლები არიან, რომლის თანახმად, გენეტიკური ცვლელადობის დიდი ნაწილი დამაბალანსებელი გადარჩევის საშუალებით ნარჩუნდება (დამაბალანსებელი გადარჩევა პოლიმორფიზმის შემანარჩუნებელი გადარჩევა).

თანამედროვე ევოლუციისმ გენეტიკაში ეს ურთიერთგამომრიცხავი შეხედულებები დღემდე არსებობენ. ბუნებრივი პოპულაციებში გენეტიკური ცვლელადობის მიზეზები ბოლომდე გაამრებული არ არის. ბუნებრივი გადარჩევის რამდენიმე მოდელი მდგრად, სტაბილურ პოლიმორფიზმს განაპირობებს. თუმცა ხარისხი, რომლითაც ისინი პოპულაციებში გენეტიკური ცვლელადობას იწვევენ, ცნობილი არ არის.

### ჰეტერომიგოტას უპირატესობა

თუ ჰეტერომიგოტას წარმატება ორივე ჰომომიგოტას წარმატებას აღემატება, მაშინ წარმატებულ თაობებში ორივე ალელი გამრავლდება. გამეტების გაერთიანება მიგოტებში კი სამივე ტიპის გენოტიპს მოგვცემს. ჰეტერომიგოტას უპირატესობას აგრეთვე ჭარბი დომინირება ანუ ერთლოკუსიანი ჰეტერომისი ეწოდება. ის გამოიხატება მდგრად წონასწორობაში, რომლის დროსაც ალელების სიხშირე დამოკიდებულია ორი ჰომომიგოტას წარმატების სიდიდების ბალანსზე (ანუ გადარჩევის კოეფიციენტზე) (სურ. 12.13; იხ. აგრეთვე ჩანართი A და სურ. 12.7გ).

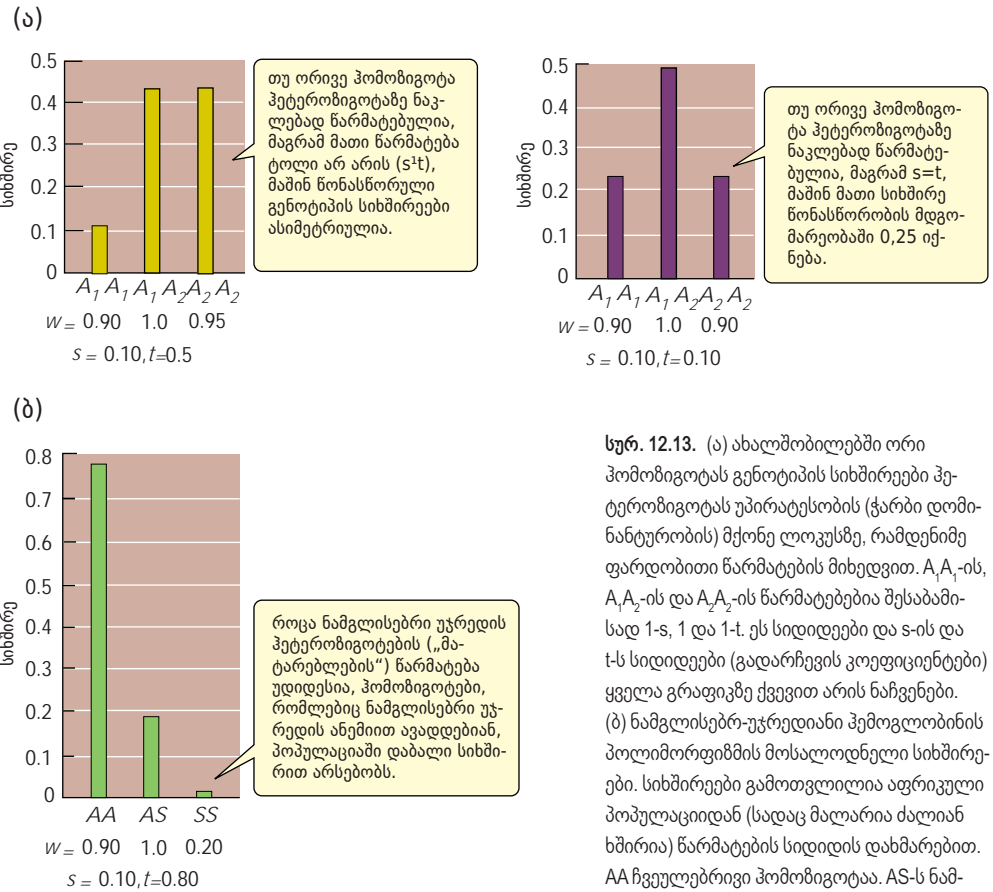


რამდენიმე ან მრავალ ლოკუსზე განლაგებული ჰეტერომიგოტური გენოტიპები ხშირად არიან უფრო წარმატებულნი, ვიდრე ჰომომიგოტური გენოტიპები. მაგალითად, ინბრიდინგის დეპრესია ხშირად გვხვდება, როცა ორგანიზმები ინბრიდინგის პირობებში მეტ ჰომომიგოტურობას იძენენ (იხ. მე-9 თავი). ეს მოვლენა ძირითადად დომინანტურობით და არა ჭარბი დომინანტურობით აიხსნება: შეჯვარებული შტოები საშიანო, რეცესიული ალელების მიმართ ჰომომიგოტურები ხდებიან. ძნელია დამტკიცება, რომ გარკვეულ ლოკუსზე არსებულ ჰეტერომიგოტას (Aa) ორივე ჰომომიგოტაზე (AA, aa) მეტი წარმატება აქვს. დავეშვათ, პოპულაციაში ქრომოსომების უმეტესობა Ab და aB არის, სადაც A და B ფავორიტი დომინანტური ალელებია, ხოლო a და b ორ მჭიდროდ შეჭიდულ ლოკუსზე განლაგებული რეცესიული ალელებია. ჰომომიგოტები Ab/Ab და aB/aB არასასურველ რეცესიას გამოხატავენ და მათი წარმატება Ab/aB ჰეტერომიგოტას წარმატებაზე ნაკლებია. თუ მხოლოდ ერთი ლოკუსის ფენოტიპური გავლენა ვიცით, შეიძლება აღმოჩნდეს, რომ ის წარმატების მხრივ ჭარბ დომინანტურობას ამჟღავნებს. განსახილველ ლოკუსზე ჰეტერომიგოტას ასეთ ამკარა, მაგრამ ფიქტიურ უპირატესობას **ასოციატური ჭარბი დომინანტურობა** ეწოდება.

კარგად არის აღწერილი წარმატების

მხრივ ჭარბი დომინანტურობის რამდენიმე შემთხვევა. მცენარე *Arabidopsis thaliana*-ს ჰომომიგოტების გადარჩენა ლოკუსის მიხედვით ნაკლებია, ვიდრე ჰეტერომიგოტების, თუმცა ამის მიზეზები დადგენილი არ არის (Mitchell-Olds 1995). ჰეტერომიგოტას უპირატესობის საუკეთესოდ ცნობილი შემთხვევა აფრიკის და ხმელთაშუა ზღვის ადამიანის ზოგიერთ პოპულაციაში (-ჰემოგლობინის ლოკუსი (Cavalli-Sforza and Bodmer 1971). ამ ლოკუსზე მდებარე ერთი ალელი ნამგლისებრ-უჯრედულ ჰემოგლობინის (S) აკოდირებს, რომელიც A ალელის მიერ კოდირებული ჩვეულებრივი ჰემოგლობინისგან ერთი ამინომჟავური ჩანაცვლებით განსხვავდება. ყნებადის დაბალი კონცენტრაციის პირობებში S ჰემოგლობინი წარმოქმნილ კრისტალებს ქმნის. ამ კრისტალებს ყნებადის ცუდად გადააქვთ, რის გამოც წითელი სისხლის უჯრედები ნამგლის ფორმას იღებს და უფრო სწრაფად იშლება. ამ შემთხვევაში ჰეტერომიგოტები (AS) მსუბუქი ანემიით ავადდებიან, ხოლო ჰომომიგოტებში (SS) ანემია უფრო ძლიერია (ნამგლისებრი უჯრედის დაავადება). ეს ადამიანები მრდარულ ასაკამდე ვერ აღწევენ და იღუპებიან. მალარიით გამოწვეული სიკვდილიანობა „ჩვეულებრივ“ (AA) ჰომომიგოტებში უფრო ხშირია, ვიდრე (AS) ჰეტერომიგოტებში, რადგან მალარიის გამომწვევი ერთუჯრედიანი პარაზიტი (*Plasmodium falciparum*) წითელი სისხლის უჯრედებში ვითარდება. ჰეტერომიგოტების წითელი სისხლის უჯრედები უფრო სწრაფად იშლება, რაც პარაზიტის მრდას ხელს უშლის. აქედან გამომდინარე, ჰეტერომიგოტების სიცოცხლისუნარიანობა ორივე ჰომომიგოტაზე მეტია (სურ. 12.13ბ) და S-ის სიხშირე აფრიკის ზოგიერთ Yრეგიონში, სადაც მალარიის შემთხვევები ხშირია, საკმაოდ მაღალია (დაახლოებით  $q=0,13$ ) (ფარდობითი წარმატება შესაბამისად  $W_{AA}=0,89$ ,  $W_{AS}=1$ ,  $W_{SS}=0,2$ ). ჰეტერომიგოტას უპირატესობა დაპირისპირებული გადარჩევითი ფაქტორების ბალანსიდან გამომდინარეობს. ეს ფაქტორებია ანემია და მალარია. როდესაც მალარია არ არსებობს, დამაბალანსებელი გადარჩევა გმას უთმობს მიმართულ გადარჩევას, რადგან AA გენოტიპის წარმატება უდიდესი ხდება. აფრიკელების ამერიკულ პოპულაციაში, სადაც მალარია არ გვხვდება, S-ის სიხშირე დაახლოებით 0,05-ია და სიკვდილიანობის გამო კიდევ უფრო მცირდება.

ნამგლისებრი უჯრედის ჰემოგლობინი ერთ-ერთი პოლიმორფიზმია, რომელიც მალარიის მიმართ რემისტენტულობასთანაა დაკავშირებული. მალარია ყოველწლიურად დაახლოებით 2 მილიონ ადამიანს იწირავს. თალასემია a- ან (-ჰემოგლობინის ჯაჭვის სინთეზის ნაწილობრივი ან სრული დათრგუნვით ხასიათდება და მრავალი წერტილოვანი მუტაციით და დიდი ზომის ამოშლებით არის განპირობებული. ეს მოვლენა ძალიან ხშირია ადამიანის ბევრ ტროპიკულ და სუბტროპიკულ პოპულაციაში. თალასემია ასოცირებულია მალარიას მიმართ რემისტენტულობასთან. დღემდე არ არის დადასტურებული, რომ ჰეტერომიგოტების წარმატება მე-



**სურ. 12.13.** (ა) ახალშობილებში ორი ჰომომიგოტას გენოტიპის სიხშირეები ჰეტერომიგოტას უპირატესობის (ჭარბი დომინანტურობის) მქონე ლოკუსზე, რამდენიმე ფარდობითი წარმატების მიხედვით.  $A_1A_1$ -ის,  $A_1A_2$ -ის და  $A_2A_2$ -ის წარმატებები შესაბამისად 1-s, 1 და 1-t. ეს სიდიდეები და s-ის და t-ის სიდიდეები (გადარჩევის კოეფიციენტები) ყველა გრაფიკზე ქვევით არის ნაჩვენები. (ბ) ნამგლისებრ-უჯრედიანი ჰემოგლობინის პოლიმორფიზმის მოსალოდნელი სიხშირეები. სიხშირეები გამოთვლილია აფრიკული პოპულაციიდან (სადაც მალარია ძალიან ხშირია) წარმატების სიდიდის დახმარებით. AA ჩვეულებრივი ჰომომიგოტაა. AS-ს ნამგლისებრი უჯრედის მატარებელია, ხოლო SS ნამგლისებრი უჯრედის ანემიით ავადდება.

ტია ჰომოზიგოტების წარმატებაზე (Clegg and Weatherall 1999). G6PD ლოკუსზე მალარიასთან დაკავშირებულ პოლიმორფიზმს მოგვიანებით აღვწერთ.

**ანტაგონისტური და ცვალებადი გადარჩევა**

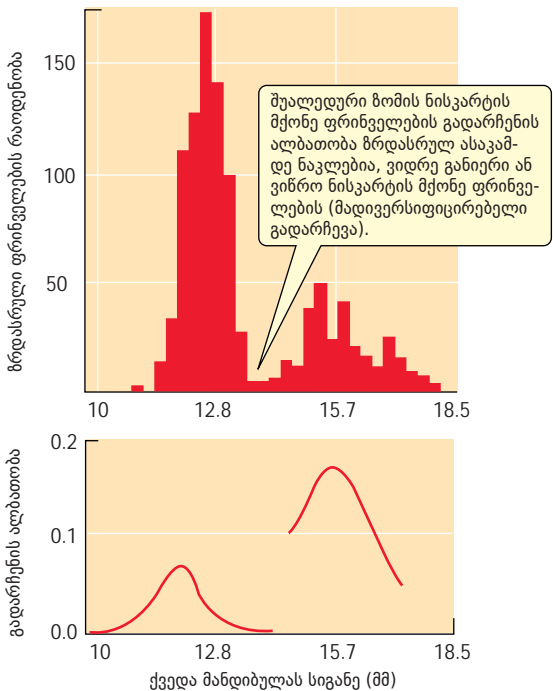
ნამგლისებრი უკრედის პოლიმორფიზმზე მოქმედი საპირისპირო ძალები ანტაგონისტური გადარჩევის მაგალითია. ამ შემთხვევაში ის პოლიმორფიზმს ინარჩუნებს, ვინაიდან ჰეტეროზიგოტას უდიდესია წარმატება აქვს. ჩვეულებრივ, ანტაგონისტური გადარჩევა პოლიმორფიზმს არ ინარჩუნებს (Curtis et al. 1994). დავუშვათ, ლარვას სტადიაზე მწერის გადარჩენის კოეფიციენტი  $A_1A_1$  და  $A_1A_2$  გენოტიპებისთვის არის 0,5, ხოლო იგივე კოეფიციენტი  $A_2A_2$  გენოტიპისთვის 0,4-ია. ამავე დროს ზემოთ ჩამოთვლილი გენოტიპებისთვის გადარჩენილი ლარვების შეფარდება, რომლებიც შემდგომ ჭუპრის სტადიაზეც გადარჩნენ არის 0,6 და 0,9. სხვაგვარად რომ ვთქვათ,  $A_1$  ალელი  $A_2$  ალელთან შედარებით ზრდის ლარვას გადარჩენას, მაგრამ ჭუპრის გადარჩენას ამცირებს.  $A_1A_1$  და  $A_1A_2$  გენოტიპებისთვის რეპროდუქციულ ასაკამდე მიღწეული მწერების პროპორციული რაოდენობა  $(0,5)(0,6)=0,3$  არის, ხოლო  $A_2A_2$  გენოტიპისთვის იგივე რაოდენობაა  $(0,4)(0,9)=0,36$ . აქედან გამომდინარე,  $A_2A_2$ -ს ჯამური გადარჩევა უპირატესობა აქვს და  $A_2$  ალელი ფიქსირდება.

ცვალებადი გარემო ერთი გამრავლებადი პოპულაციის ფარგლებში სხვადასხვა თაობებში სხვადასხვა გენოტიპებს უპირატესობას ანიჭებს (დროებითი ცვალებადობა), ან სხვადასხვა გენოტიპები სხვადასხვა მიკროჰაბიტატებსა და რესურსებს უკეთ ეგუებიან (სივრცითი ცვალებადობა). ანტაგონისტური გადარჩევის ანალოგიურად, არ არის აუცილებელი, რომ ცვალებადმა გარემომ შეინარჩუნოს გენეტიკური ცვალებადობა, თუმცა ზოგიერთ შემთხვევაში ეს ასეა (Felsenstein 1976; Hedrick 1986).

გარემოს დროებითი ცვალებადობა ზოგჯერ ამცირებს სიჩქარეს, რომლითაც რომელიმე ალელი ფიქსაციას უახლოვდება, მაგრამ მრავალ ალელს ფიქსაციისგან უსასრულოდ ვერ დაიკავებს. გარემოში სივრცითი ცვალებადობა პოლიმორფიზმს ინარჩუნებს, თუ ერთ პოპულაციაში შემავალი სხვადასხვა ჰომოზიგოტა საუკეთესოდ არის ადაპტირებული მიკროჰაბიტატების ან რესურსების მიმართ, ან სხვადასხვა „ნიშებს“ იკავებს (ამ მოვლენას ზოგჯერ მრავალი ნიშის პოლიმორფიზმი ეწოდება). სტაბილური, მრავალი ნიშის პოლიმორფიზმი

გვხვდება, როცა ერთი ორგანიზმი მხოლოდ ერთი გარემოს ზემოქმედებას განიცდის. ასეთი პოლიმორფიზმი აგრეთვე „მსუბუქი“ გადარჩევის შემთხვევაში გვაქვს. მსუბუქი გადარჩევა მიმდინარეობს, როცა კონკრეტულ მიკროგარემოში გადარჩენილი ორგანიზმების რაოდენობას განსაზღვრავს შემზღვეველი ფაქტორი, მაგალითად სივრცის ან საკვების გამო კონკურენციის პირობებში შედარებით ძლიერი გენოტიპის გადარჩენის ალბათობა მეტია. ამ შემთხვევაში გადარჩევა გადარჩენილ ორგანიზმებში გენოტიპის სიხშირეებს განსაზღვრავს, მაგრამ არა მათ ჯამურ რაოდენობას. ძლიერი გადარჩევა მიმდინარეობს, როდესაც მიკროგარემოში ინდივიდის გადარჩენის ალბათობა აბსოლუტურ წარმატებაზე არის დამოკიდებული და არა კონკურენტების სიმჭიდროვეზე. ამ შემთხვევაში გადარჩევა არა მხოლოდ გენოტიპის სიხშირეებს, არამედ გადარჩენილების ჯამურ რაოდენობასაც განსაზღვრავს (მაგალითად, მწერების საწინააღმდეგო საშუალებებისადმი რემისტენტულობის გადარჩევა ძლიერი შეიძლება იყოს, ვინაიდან მწერის გადარჩენის ალბათობა დამოკიდებული მხოლოდ მისი გენოტიპის რემისტენტულობასა ან მგრძობიარებაზე. სამაგიეროდ, პირის აპარატის წაგრძელებული ნაწილების გადარჩევა, რომლის საშუალებით ფუტკარი ყვავილებიდან ნექტარს უფრო სწრაფად იღებს, მსუბუქი იქნება, თუ მოკლე ენის მქონე ფუტკრები ნექტარის მიღებას, გადარჩენას და გამრავლებას გრძელი ენის მქონე კონკურენტების არარსებობის პირობებში მოახერხებენ.

მრავალნიშაიანი პოლიმორფიზმის კარგი მაგალითია ასტრილიდების ოჯახის წარმომადგენელი ფრინველი (*Pyrenestes ostrinus*) (Smith 1993). აფრიკული სკვინჩის ეს პოპულაცია ნისკარტის სიგანის ბიომოდალური განაწილებით ხასიათდება (სურ. 12.14ა). განსხვავება განიერ და ვიწრო ნისკარტებს შორის ერთი ალელის განსხვავებით არის გამოწვეული. ისლი ამ ფრინველების ძირითადი საკვებია. ორი მორფა სხვადასხვა ეფექტურობით მოიპოვებს ისლის სხვადასხვა სახეობების თესლს. განიერი ნისკარტის მქონე ფრინველები მყარ თესლს ამტვრევენ, ხოლო ვიწრო ნისკარტის მქონე ფრინველებს რბილი თესლი ურჩევნიათ. სმიტმა 2700 ახალგაზრდა ფრინველი გამოიკვლია და დაადგინა, რომ შუალედური ნისკარტის მქონე ფრინველების მრავალ ასაკამდე გადარჩენის ალბათობა ნაკლებია,



**სურ. 12.14.** მრავალნიშაიანი პოლიმორფიზმი ასტრილიდების ოჯახის წარმომადგენელში. (ა) რგოლებით მონიშნული ახალგაზრდა ფრინველების მრავალ ასაკამდე გადარჩენის ალბათობის დამოკიდებულება ქვედა მანდიბულას სიგანეზე, რომელიც ნისკარტის საზომია. (ბ) ქვედა მანდიბულას სიგანის განაწილება მრავალ ასაკამდე გადარჩენილებში ბიომოდალურია. მცირე და ფართო ნისკარტის მორფები შესაბამისად მარცხნივ და მარჯვნივ არის ნაჩვენები (After Smith 1993; photographs courtesy of Thomas B. Smith.)

ვიდრე ვინრო ან განიერი ნისკარტის მქონე ფრინველების (სურ. 12.14ბ). მაშასადამე, გამრავალფეროვნების-კენ მიმართული გადარჩევა სხვადასხვა რესურსზე ორიენტირებული სხვადასხვა გენოტიპების წარმატებას ეფუძნება და პოლიმორფიზმს ინარჩუნებს.

**სისხირეუი დამოკიდებული გადარჩევა**

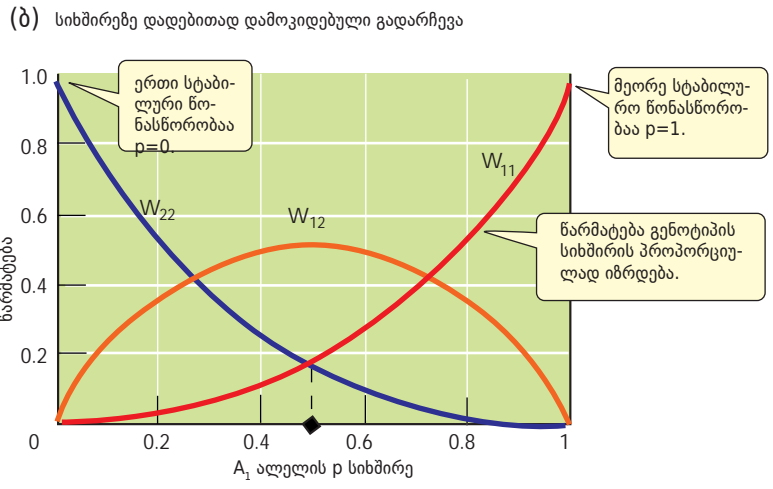
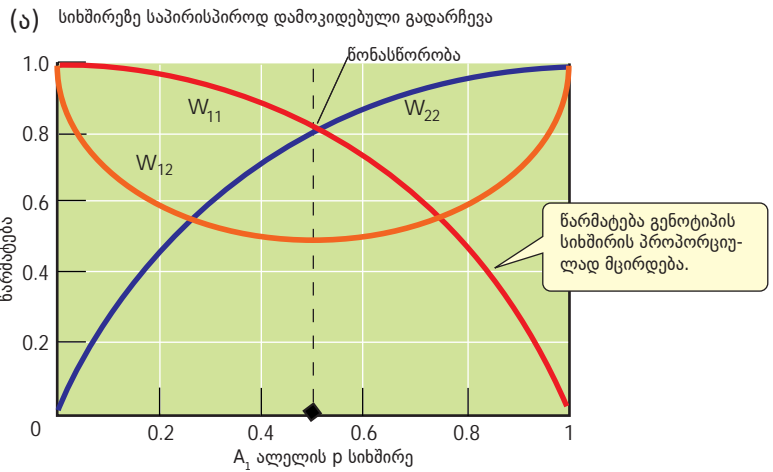
მოცემულ გარემოში აქამდე განხილულ მოდელებში თითოეული გენოტიპის წარმატება უცვლელად ითვლებოდა. ძალიან ხშირად გენოტიპის წარმატება პოპულაციაში გენოტიპის სისხირეებზე დამოკიდებული. მაშასადამე, პოპულაცია სისხირეზე დამოკიდებული გადარჩევის შემოქმედებას განიცდის. დამაბალანსებელი გადარჩევის ეს სახეობა მრავალ პოლიმორფიზმს ინარჩუნებს და ცხოველთა ქცევის ევოლუციაზე მნიშვნელოვანი გავლენა აქვს, რასაც მე-14 თავში განვიხილავთ.

**სისხირეუი დამოკიდებული გადარჩევის საპირისპირო გადარჩევა.** ასეთი გადარჩევის დროს რაც უფრო იშვიათია პოპულაციაში შემავალი ფენოტიპი, მით მეტია მისი წარმატება (სურ. 12.15ა). მაგალითად, დომინანტური ფენოტიპის ( $A_1A_1$  ან  $A_1A_2$  გენოტიპით) ერთ სულზე მოხული გადარჩენის ან გამრავლების სისხირე უდიდესია, როცა ის ძალიან იშვიათია. რაც უფრო გავრცელებული ხდება იგი, მით უფრო მცირდება ეს მაჩვენებლები. იგივე შეიძლება ითქვას რეცესიულ ფენოტიპზე ( $A_2A_2$  გენოტიპით). მაშასადამე, როდესაც  $A_2$ -ის სისხირე მაღალია, ის მცირდება, ვინაიდან  $A_2A_2$ -ის წარმატება  $A_1A_1$  და  $A_1A_2$  გენოტიპების წარმატებას ჩამოუვარდება. იგივე ხდება  $A_1$ -ის შემთხვევაში. როგორც არ უნდა იყოს ალელის სანყისი სისხირეები, ისინი სტაბილური წონასწორობისკენ იხრება, რომელიც გვაქვს, როცა ორი ფენოტიპის სისხირე თანაბარია (ანუ როცა  $q^2=0,5$ ). ამ წერტილზე ორივე ფენოტიპის საშუალო წარმატება თანაბარია და არც ერთ მათგანს უპირატესობა არა აქვს.

სისხირეზე უარყოფითად დამოკიდებულ გადარჩევას მრავალი ბიოლოგიური მოვლენა განაპირობებს. ასეთი მოვლენების კარგი მაგალითია მცენარის მრავალი სახეობის თავის თავთან შეუთავსებელი ალელები. ამგვარი ალელები აუტროსინგს აძლიერებს, რადგან რომელიმე ასეთი ალელის მატარებელი მტვერი მისი წარმომქმნელი მცენარის ან იგივე ალელის მატარებელი სხვა მცენარის სვეტში კარგად ვერ ჩაიზრდება. როცა მცენარის პოპულაციაში  $S_1$ ,  $S_2$  და  $S_3$  ალელები გვაქვს,  $S_1$  ტიპის მტვერი დინგში ჩაიზრდება და  $S_2S_3$  გენოტიპის კვერცხუჭრედებს განაყოფიერებს, მაგრამ  $S_1S_2$  ან  $S_1S_3$  გენოტიპების კვერცხუჭრედების განაყოფიერება არ შეუძლია.  $S_2$  მტვერი მხოლოდ  $S_1S_3$  მცენარეს ანაყოფიერებს, ხოლო  $S_3$  მტვერი მხოლოდ  $S_1S_2$  მცენარისთვის გამოდგება (ყურადღება მიაქციეთ, რომ მცენარე ამ ლოკუსის მიხედვით არ შეიძლება ჰომოზიგოტური იყოს). მუტაციის შედეგად გაჩენილი ახალი  $S$  ალელების სისხირე შეიძლება გაიზარდოს, ვინაიდან ისინი თავდაპირველად იშვიათები არიან. სისხირე იზრდება სანამ  $1/k$  მიაღწევს, სადაც  $k$  პოპულაციაში  $S$  ალელების რაოდენობაა. უნდა ველოდოთ, რომ თვითშეუთავსებელი ალელების დიდი რაოდენობა გვექნება და ყველას სისხირე წონასწორობა მდგომარეობაში დაახლოებით ერთნაირი იქნება. მცენარის მოცივით სახეობაში ათასობით ასეთი ალელი არსებობს.

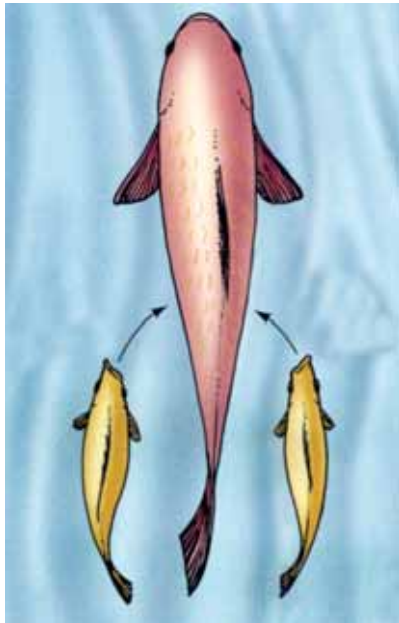
მიჩიო ჰორიმ (1993) სისხირეზე დამოკიდებული გადარჩევის მშვენიერი მაგალითი გაანალიზა ტანგანიკის ტბაში მობინადრე ციხლიდას *Perissodus microlepis*-ის შემთხვევაში. ეს ციხლიდა სხვა ციხლიდებს ძირითადად უკნიდან უახლოვდება და მსხვერპლს გვერდიდან ქერცლს აცლის. ციხლიდას პირი მარჯვნივსკენ (მემარჯვენე) ან მარცხნივსკენ (მემარცხენე) არის მოლუწული (სურ. 12.16ა). მემარჯვენე ინდივიდ-

**სურ. 12.15.** სისხირეზე დამოკიდებული გადარჩევის ორი ფორმა, რომელთა შემთხვევაში თითოეული გენოტიპის წარმატება დამოკიდებულია პოპულაციაში მის სისხირეზე. (ა) სისხირეზე უარყოფითად დამოკიდებული გადარჩევა. გენოტიპის წარმატება მის სისხირესთან ერთად მცირდება, ის კი ალელის სისხირეზე ( $p$   $A_1$  ალელის სისხირეა) დამოკიდებული.  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების სისხირეებია  $W_{11}=1-sp^2$ ,  $W_{12}=1-spq$  და  $W_{22}=1-sq^2$ . მრუდები გამოთვლილია  $s=1$  მნიშვნელობისთვის. სტაბილური წონასწორობა გვაქვს  $p=q=0,5$  მნიშვნელობაზე. (ბ) სისხირეზე დადებითად დამოკიდებული გადარჩევა, რომლის დროს გენოტიპის წარმატება მის სისხირესთან ერთად იზრდება.  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების წარმატებებია შესაბამისად  $1+sp^2$ ,  $1+2spq$  და  $1+sq^2$  (After Hartl and Clark 1989.)

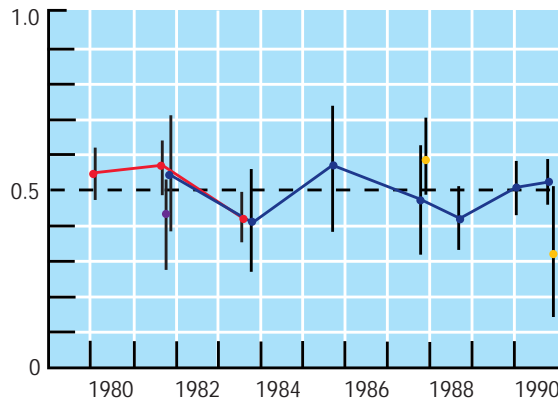




(ა)



(ბ)



სურ. 12.16. სიხშირეზე უარყოფითად დამოკიდებული პოლიმორფიზმი ქერცლით მკვებავ ციხლიდაში *Perissodus microlepis*. (ა) მემარჯვენე ანუ მარჯვისკენ მოხრილი პირის მქონე და მემარცხენე ანუ მარცხნისკენ მოხრილი პირის მქონე თევზები მსხვერპლს ორივე მხრიდან უტევენ. (ბ) მემარჯვენე ფორმების სიხშირის ცვალებადობა ტანგანიკის ტბის სანაპიროს გასწვრივ მდებარე ორ ტერიტორიაზე. (ბ after Hori 1993.) მარჯვენე მოხრილი პირი მარცხენე მოხრილი პირი მემარცხენე ინდივიდების სიხშირე ნიშუმის ალების წელი

ბი მსხვერპლს მარცხნიდან უახლოვდებიან, ხოლო მემარჯვენე ინდივიდები პირიქით მოქმედებენ. ეს ორი მორფა ერთ ლოკუსზე მდებარე ორ ალელს ეფუძნება. მათი სიხშირე 0,5-ის გარშემო იცვლება (სურ. 12.16ბ). სიხშირეების სტაბილიზაცია მსხვერპლის ქცევის შედეგად ხდება. როცა მემარჯვენე თევზი უფრო მრავალრიცხოვანია, მსხვერპლი მარცხენა მხრიდან მოახლოვებას უფრო ხელს და ამიტომ უფრო ხშირად თავდასხმის მსხვერპლი მარჯვენა მხრიდან ხდება. ამის შედეგად უფრო იშვიათი მემარჯვენე ინდივიდი მეტ სარგებელს იღებს. პირიქით, მემარცხენე მორფა უფრო წარმატებულია კვებაში, როცა მემარჯვენეს სიხშირე მეტია.

გადარჩევა ხშირად დამოკიდებულია სიხშირეზე, როცა გენოტიპები შეზღუდული რესურსებისთვის კონკურირებენ. ასე ხდება მაგალითად, მსუბუქი გადარჩევის ზემოთ აღწერილ მოდელში. დავუშვათ, ორი გენეტიკურად განსაზღვრული  $P_1$  და  $P_2$  ფენოტიპი პირველი ან მეორე რესურსით იკვებება, მაგრამ  $P_1$  პირველი რესურსისთვის კონკურენციაში უფრო ძლიერია, ხოლო  $P_2$  მეორე რესურსისთვის კონკურენციაში მძლავრობს. თუ  $P_1$  იშვიათია, ყოველი  $P_1$  ინდივიდი პირველი რესურსისთვის კონკურენციაში ამ მხვრივ უფრო სუსტ  $P_2$  ინდივიდებთან შვება და მისი სიხშირის ზრდის სიჩქარე ერთ სულზე  $P_2$  ინდივიდებთან შედარებით მაღალი იქნება. როდესაც  $P_1$  ინდივიდების სიხშირე გაიზარდება, ყოველ  $P_1$  ინდივიდს იგივე გენოტიპის უფრო მეტ ინდივიდთან მოუწევს კონკურენცია. ამის შედეგად მისი ზრდის სიჩქარე ერთ სულზე  $P_2$  ინდივიდებთან შედარებით შემცირდება. იგივე ეხება  $P_2$  ფენოტიპს.

ეს ფაქტი ილუსტრირებულია *Anthoxanthum odoratum* ბალახზე ჩატარებული ექსპერიმენტით. ეს ბალახი უსქესოდ, მორჩების მეშვეობით მრავლდება. ბუნებრივ გარემოში ნორმან ელსტრენდმა და იანის ანტონოვიცმა (1984) მცირე ზომის მორჩები ცენტრში დარგეს, მათ გარშემო კი კონკურენტები მოათავსეს. გარშემო მენარეებს ან ცენტრალურ მცენარეების გენოტიპი ჰქონდა, რომელიც ვეგეტაციური ყლორტებით გამრავლების შედეგად გაჩნდა მშობლიური მცენარეებისგან, ან სხვა გენოტიპი, რომელიც თესლით სქესობრივი გამრავლების შედეგად შეიძინეს. ზრდის სემონის შემდეგ ცენტრალური მცენარეები უფრო დიდი ზომის იყო და დიდი რაოდენობით თესლს წარმოქმნიდა (ანუ მეტი წარმატება ჰქონდათ), როცა განსხვავებული გენოტიპის მცენარეებით იყვნენ გარს შემორტყმულნი. მაშინ, როცა მათ გარშემო იგივე გენოტიპის მქონე მცენარეები იყვნენ, მათი ნაყოფიერება და წარმატება ნაკლები იყო. სწორედ ასეთ სურათს ველოდებით, როდესაც სხვადასხვა გენოტიპები სხვადასხვა რესურსებს მოიხმარს (შესაძლებელია, რომ განსხვავებული გენოტიპის მქონე მცენარეები სხვადასხვა მინერალურ ნივთიერებებს მოიხმარს). ერთი და იგივე გენოტიპის მქონე ინდივიდების ინტენსიური კონკურენცია სიხშირეზე უკუდამოკიდებულ გადარჩევას გვაძლევს. სოფლის მეურნეობის დარგში მოღვაწე მცენარეები ხშირად აღგენენ, რომ სხვადასხვა მარცვლეული კულტურების ერთად დარგვა მეტ მოსავალს იძლევა.

**სქესთა შეფარდების ეპოლუსცია.** რატომ არის ცხოველების მრავალ სახეობაში დაახლოებით თანაბარი სქესთა შეფარდება (1:1)? ამ შეკითხვაზე პასუხის გაცემა რთულია, რადგან ჯგუფური გადარჩევის პერსპექტივიდან უნდა ველოდოთ, რომ მდედრებისკენ გადახრილი შეფარდება უფრო სასარგებლოა, ვინაიდან ასეთი პოპულაციის რაოდენობა უფრო სწრაფად გაიზარდება. თუ სქესთა შეფარდება ვითარდება ინდივიდუალური გადარჩევის შედეგად, და ყველა მდედრი ერთი და იგივე რაოდენობის შთამომავლობას ტოვებს, მაშინ რატომ აქვს უპირატესობა გენოტიპს, რომელიც სქესთა თანაბარ შეფარდებას იწვევს?

ამ თავსატეხის ამოხსნა დიდმა პოპულაციურმა გენეტიკოსმა რ. ა. ფიშერმა (1930) შეძლო, ვინც პირველმა გაიაზრა, რომ ვინაიდან ყველა ინდივიდს დედა და მამა ჰყავს, მდედრები და მამრები მომდევნო თაობების წარმოშობაში თანაბრად იღებენ მონაწილეობას და ამიტომ თანაბარი საშუალო წარმატება აქვთ. აქედან გა-

მომდინარე, ინდივიდები, რომელთა შთამომავლობის სქესთა შეფარდება ცვალებადია, შვილიშვილების და შვილთაშვილების რაოდენობითაც განსხვავებულნი იქნებიან ანუ, თუ წარმატებას ორი ან მეტი თაობის განმავლობაში დავითვლით, მათი წარმატება განსხვავებული იქნება.

მივიღოთ, რომ სქესთა შეფარდება არის მამრების პროპორციული რაოდენობა და განვასხვაოთ პოპულაციაში არსებული სქესთა შეფარდება (პოპულაციაში სქესთა შეფარდება — S) ინდივიდუალური მდედრის შთამომავლობაში არსებული სქესთა შეფარდებისგან (ინდივიდუალური სქესთა შეფარდება — s). დიდ, შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციაში გენოტიპის (რომელიც იძლევა ინდივიდუალურ სქესთა მოცემულ შეფარდებას) წარმატება სქესთა შეფარდებაზე დამოკიდებულია. ის კი თავის მხრივ ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების მქონე სხვადასხვა გენოტიპების სიხშირეებზეა დამოკიდებული. უმცირესობაში მყოფი სქესის ერთ სულზე მოსული საშუალო რეპროდუქციული წარმატება უმრავლესობაში მყოფ სქესზე მეტია. ამიტომ გადარჩევა ისეთ გენოტიპებს ანიჭებს უპირატესობას, რომელთა ინდივიდუალური სქესთა შეფარდება მთლიან პოპულაციაში უმცირესობაში მყოფი სქესისკენ არის გადახრილი.

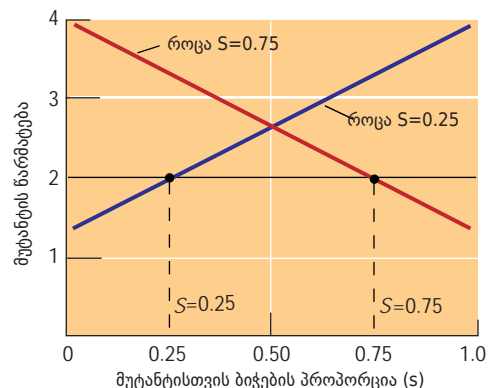
მაგალითად, პოპულაციაში სქესთა შეფარდება არის 0,25 (1 მამრი 3 მდედრზე), ვინაიდან ეს პოპულაცია ამ ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების მქონე გენოტიპისგან შედგება. დავუშვათ, თითოეულ მდედრს 4 შთამომავალი ჰყავს. შთამომავლობის საშუალო რაოდენობა მდედრზე არის 4. მაგრამ, ვინაიდან ყველა შთამომავალს მამაც ყავს, მამრის მიერ ჩასახული შთამომავლობის საშუალო რაოდენობაა 12 (რადგან თითოეული მამრი საშუალოდ 3 მდედრთან წყვილდება). აქედან გამომდინარე, თითოეულ მდედრს გოგონებისგან 4 შვილიშვილი ჰყავს, ხოლო ბიჭებისგან 12 შვილიშვილი. შვილიშვილების ჯამური რაოდენობა არის  $(3 \times 4) + (1 \times 12) = 24$ . ამჯერად დავუშვათ, რომ იშვიათი გენოტიპი 0,50 ინდივიდუალური სქესთა შეფარდებით (2 გოგონა და 2 ბიჭი) შემოდის პოპულაციაში. ყველა ასეთ ინდივიდს გოგონებისგან  $2 \times 4 = 8$  შვილიშვილი რჩება, ხოლო ბიჭებისგან  $2 \times 12 = 24$  შვილიშვილი. სულ 32 შვილიშვილი გროვდება. ეს მეტია, ვიდრე ფართოდ გაგრცელებული მდედრებისკენ გადახრილი გენოტიპის ერთ სულზე მოსული საშუალო რაოდენობა. ალელის სიხშირე, რომელიც მამრებისკენ გადახრილი შთამომავლობის ფორმირებას იწვევს, მდედრებისკენ გადახრილ ამგვარ პოპულაციაში გაიზრდება. პირიქით, თუ პოპულაციაში სქესთა შეფარდება მამრებისკენ არის გადახრილი, მაშინ გაგრცელება მდედრებისკენ გადახრილი ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების გამომწვევი ალელი. ამ ლოგიკიდან გამომდინარე, სქესთა თანაბარი შეფარდების (0,5) გამომწვევი გენოტიპის წარმატება უდიდესია და მას სხვა გენოტიპი ვერ შეცვლის (სურ. 12.17) (სქესთა 0,5 შეფარდების გამომწვევი გენოტიპი აგლენს ევოლუციურად სტაბილურ სტრატეგიას (ESS). მას მე-14 თავში დავუბრუნდებით).

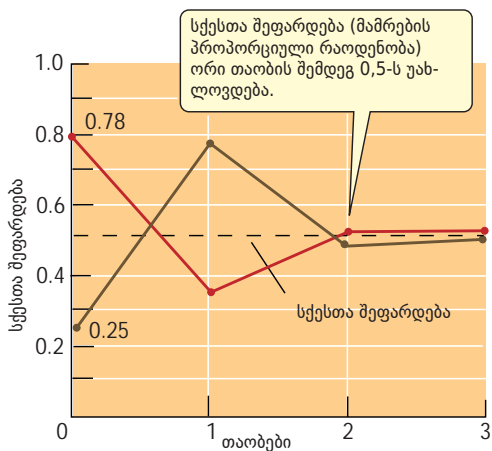
ალექსანდრა ბასოლომ (1994) მეომთ ალწერილი თეორია შეამოწმა გამბუზების ოჯახის წარმომადგენელი *Xiphophorus maculatus*-ის შემთხვევაში. ამ სახეობას სქესის W, X და Y სამი ტიპის ქრომოსომა აქვს. XX, WX ან WY მდედრებია, ხოლო XY ან YY მამრებია. ექვსი შესაძლო შეჯვარებიდან ოთხი სქესთა 0,5 შეფარდებას გვაძლევს, მაგრამ XX-ის YY-თან დაწყვილების შედეგად მხოლოდ მამრები ჩნდებიან. WX-ის XY-თან დაწყვილების შემდეგად კი 0,25 მამრი ჩნდება, ანუ გვაქვს ცვალებადობა გენოტიპებს შორის ინდივიდუალურ სქესთა შეფარდებაში. ბასოლომ ამ ქრომოსომების სხვადასხვა სიხშირეების მქონე ექსპერიმენტული პოპულაციები შექმნა. ამ პოპულაციებს სხვადასხვა შეფეროების ალელები აქვთ, რაც ქრომოსომების სიხშირეებზე დაკვირვებას აადვილებს. ორი პოპულაციის სქესთა საწყისი შეფარდება (მამრების პროპორციული რაოდენობა) 0,25% და 0,78% არის. ორი თაობის შემდეგ ორივე პოპულაციაში სქესთა შეფარდება 0,5-ს მიუახლოვდა, რაც ფიშერის თეორიის პროგნოზთან შესაბამისობაშია (სურ. 12.18).

### ეპოლუციური ცვლილების შედეგები

ევოლუციის ერთ-ერთი უმთავრესი წესის თანახმად, საწყისი გენეტიკური პირობები, გენეტიკური ცვლილების რამდენიმე მიმართულებიდან ანუ ტრანექტორიიდან, ერთ-ერთს არჩევს. მაშასადამე, *პოპულაციის ევოლუცია*

**სურ. 12.17.** სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის ასახვა სქესთა შეფარდებაზე. პერიოდულად პოპულაციაში ჩნდებიან სქესთა განსხვავებული ინდივიდუალური შეფარდების მქონე მუტანტები (s არის მდედრის შთამომავლობაში ბიჭების პროპორციული რაოდენობა). ყოველი ასეთი მუტანტის წარმატება ეფუძნება შვილიშვილების საშუალო რაოდენობას და პოპულაციაში სქესთა შეფარდებაზე (S) დამოკიდებულებას. პოპულაციაში ინდივიდების საშუალო წარმატება არის 2. თუ S=0,25 ანუ პოპულაციის 25% მამრია, მუტანტის წარმატება მის შთამომავლობაში ბიჭების რაოდენობის პირდაპირპროპორციულია და თუ მუტანტის s მნიშვნელობა 0,25-ზე მეტია, გაგრცელებული გენოტიპის საშუალო წარმატებას აღემატება. ნებისმიერი ასეთი მუტანტის სიხშირე იზრდება. თუ S=0,75 მუტანტის წარმატება ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების უკუპროპორციულია. მისი წარმატების სიხშირე იზრდება, როდესაც s 0,75-ზე ნაკლებია (After Charnov 1982.)





სურ. 12.18. *Xiphophorus maculatus*-ის ორ ექსპერიმენტულ პოპულაციაში სქესთა შეფარდების (მამრების პროპორციული რაოდენობა) ცვლილება. პოპულაციებში სქესთა სანყის შეფარდებები 0,25% და 0,78%. ორი თაობის შემდეგ სქესთა შეფარდება 0,5-ს უახლოვდება (After Basolo 1994.)



*Heliconius melpomene* *Heliconius erato*

ხშირად დამოკიდებულია მის უწინდელ ევოლუციურ ისტორიაზე. სიხშირეზე დადებითად დამოკიდებული გადარჩევა და ჰეტერომიგოტას ჩამორჩენა მრავალი შედეგის, მრავლობითი სტაბილური წონასწორობის, გამომწვევი ორი მნიშვნელოვანი ფაქტორია.

**სიხშირეზე დადებითად დამოკიდებული გადარჩევა**

სიხშირეზე დადებითად დამოკიდებული გადარჩევის დროს განმეორების წარმატება მით უფრო მაღალია, რაც უფრო მითია ამ განმეორების სიხშირე პოპულაციაში. ამის შედეგად, დაფიქსირდება ის ალელი, რომლის სიხშირე პოპულაციაში თავდაპირველად უფრო მეტია (იხ. სურ. 12.15ბ).

მაგალითად, არსებობს უგემური ტროპიკული პეპელას *Heliconius erato*-ს მრავალი განსხვავებული გეოგრაფიული რასა. ისინი ძირითადად შეფერილობით განსხვავდებიან. თითოეული რასა მონომორფულია. გვერდი-გვერდ მცხოვრები გეოგრაფიული რასები ჯვარდებიან მხოლოდ რამდენიმე კილომეტრის სიგანის ფარგლებში. ამ სახეობის შეფერილობის გეოგრაფიული ცვალებადობა *Heliconius*-ის სხვა უგემური სახეობის ცვალებადობასთან მჭიდრო კავშირშია, რაც მიუღერის მიმიკრიის კარგი მაგალითია (სურ. 12.19). მტაცებლები, რომლებმაც რომელიმე სახეობის ინდივიდებთან კონტაქტის შედეგად უარყოფითი გამოცდილება მიიღეს, მეორე სახეობის გარეგნულად მსგავს პეპლებსაც თავს არიდებენ.

ჯეიმს მალეტმა და ნიკოლას ბარტონმა (1989) დაამტკიცეს, რომ *Heliconius erato* სახეობაში ერთი გეოგრაფიულ რასიდან მეორეში გენების მიმოცვლას (დინებას) ეწინააღმდეგება სიხშირეზე დადებითად დამოკიდებული გადარჩევა: იმიგრანტი პეპლები, რომელთა შეფერილობა განსხვავდება ლოკალური შეფერილობისგან, რომელსაც ამ პირობებში უპირატესობა აქვს, მტაცებლების მსხვერპლი ხდება. გადარჩევა მათ წინააღმდეგ მიმდინარეობს, მტაცებლები არ ერიდებიან ამ შეფერილობას. მალეტმა პერუში მოზინადრე ორი გეოგრაფიული რასის საკონტაქტო ზონის ორივე მხარეს *H. erato*-ს სხვა რასა გაუშვა და კონტროლის სახით იგივე რასის, მაგრამ სხვა ადგილიდან აღებული პეპლებიც გაუშვა. გარკვეული დროის შემდეგ მეცნიერმა მონიშნული პეპლები დაიჭირა, მათი ამოცნობა ადვილად შესაძლებელია. აღმოჩნდა, რომ საკონტროლო პეპლებთან შედარებით, რომელთაც იგივე შეფერილობა აქვთ რაც ადგილობრივ პოპულაციას, ალოპატრიული შეფერილობის მქონე პეპლების რაოდენობა ბევრად მცირე იყო. ფრინველებმა ნისკარტებით იმ პეპლების ფრთებზე დატოვეს ნიშნები რომლებმაც შეძლეს მტაცებლებისგან გაქცევა. ამ ნიშნების მიხედვით მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ პეპლები გაქრნენ ფრინველების მტაცებლობის შედეგად. მათ გამოთვალეს ორივე პოპულაციაში „არასწორი“ შეფერილობის საწინააღმდეგოდ მოქმედი გადარჩევის კოეფიციენტი. ის 0,52-ის ტოლი აღმოჩნდა. ეს ნიშნავს, რომ ყოველ ძირითად ლოკუსზე, რომელიც აკონტროლებს რასებს შორის შეფერილობის განსხვავებებს, გადარჩევის კოეფიციენტის სიდიდე  $s=0,17$  არის. ეს მართლაც ძალიან ძლიერი გადარჩევაა.

**ჰეტერომიგოტას წარუმატებლობა**

როდესაც ჰეტერომიგოტას წარმატება ორივე ჰომომიგოტას წარმატებაზე ნაკლებია, ადგილი აქვს ჰეტერომიგოტას წარუმატებლობას ანუ ნაკლებ დომინანტრობას. თუ პოპულაცია თავდაპირველად  $A_1A_1$ -ს მიმართ მონომორფულია და  $A_2$  ალელი შემდგომში მუტაციის ან გენების მიმოცვლის შედეგად პოპულაციაში დაბალი სიხშირით შემოდის, მაშინ თითქმის ყველა  $A_2$  ალელს ( $A_1A_2$ ) ჰეტერომიგოტები ატარებს. ამ ჰეტერომიგოტების წარმატება  $A_1A_1$ -ზე ნაკლებია, ამიტომ გადარჩევა  $A_2$ -ის სიხშირეს ( $q$ ) 0-მდე ამცირებს. ასევე, თუ  $A_2A_2$ -ის მონომორფულ პოპულაციაში  $A_1$  ალელი შემოდის ისიც გამოირიცხება, ვინაიდან  $A_2A_2$ -ის წარმატება  $A_1A_2$ -ს აღემატება. მონომორფიზმი, რომელიც  $A_1A_1$ -სთვის ან  $A_2A_2$ -სთვის არსებობს წარმოადგენს სტაბილურ წონასწორობას. ალელი, რომლის სიხშირე თავდაპირველად უფრო მეტი იყო გადარჩევის შედეგად

სურ. 12.19. გეოგრაფიული ცვალებადობის და მიუღერის მიმიკრიის გასაოცარი შემთხვევა. მარჯვნივ გამოსახული პეპლები ცენტრალური და სამხრეთი ამერიკის რეგიონებში მოზინადრე *Heliconius erato* სახეობის გეოგრაფიული რასებია. მარცხნივ გამოსახული პეპლები იგივე რეგიონებში მოზინადრე და მათთან შორეული ნათესაური კავშირის მქონე *Heliconius melpomene* სახეობის გეოგრაფიული რასებია. ორივე სახეობა მტაცებლებისთვის უგემურია. *H. erato*-ს რასები შეხვედრის ადგილებში გარკვეულწილად ჯვარდებიან, მაგრამ ჰიბრიდული ზონა ძალიან ვიწროა. იგივე ეხება *H. melpomene* სახეობას (From Cornell University Insect Collection, courtesy of Andrew Brower.)



ფიქსირდება. ეს მოდელი ქრომოსომების ზოგიერთ გადაწყობას, მაგალითად ინვერსიას და ტრანსლოკაციას მესადაგება, ვინაიდან ამ დროს ჰეტერომიგოტების ნაყოფიერება მცირდება მეიოსის დროს ქრომოსომების არაზუსტი სეგრეგაციის შედეგად (იხ. სურ. 8.21 და 8.22).

თუ გვაქვს ჰომომიგოტები სხვადასხვა წარმატებით და ორივეს წარმატება ჰეტერომიგოტას წარმატებაზე მეტია, მაშინ პოპულაციაში ნაკლებად წარმატებული ჰომომიგოტისთვის დაფიქსირებული საშუალო წარმატება ნაკლებია, ვიდრე მაშინ, თუ ის სხვა ჰომომიგოტისთვის დაფიქსირდებოდა. მაგრამ, *გადარჩევას არ შეუძლია პოპულაციის ნაკლებად წარმატებული მდგომარეობიდან მეტად წარმატებულ მდგომარეობაში გადაყვანა. აქედან გამომდინარე, არ არის აუცილებელი, რომ ბუნებრივ გადარჩევას პოპულაცია მიჰყავდეს ყველაზე ადაპტაციურ გენეტიკური შემადგენლობისკენ.*

**ადაპტაციური ლანდშაფტი**

ჩვენ შეგვიძლია პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების საშუალო წარმატება ( $\bar{W}$ ) ალელის ნებისმიერი სიხშირისთვის ( $p$ ) გამოვთვალოთ, ხოლო შემდეგ ავაგოთ  $\bar{W}$ -ს  $p$ -ზე დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი (იხ. სურ. 12.7ა,ბ). როდესაც წარმატებები მუდმივია, ბუნებრივი გადარჩევა ალელის სიხშირეებს ისე ცვლის, რომ საშუალო წარმატება ( $\bar{W}$ ) იზრდება და პოპულაცია ამ მრუდის დახრილობის გასწვრივ მალეა ადის. პოპულაციის მდებარეობა ამ აღმართზე ალელის სიხშირეების სამომავლო ცვლილებას გვიჩვენებს: უბრალოდ უნდა ვნახოთ, ალელის სიხშირის მიმართულების რომელი ცვლილება გაზრდის  $\bar{W}$ -ს. ნაკლებად დომინანტური ლოკუსისთვის მრუდი შუაშია ჩაღრმავებული, ხოლო  $p=0$  და  $p=1$  მნიშვნელობების შემთხვევაში ამომხეილია (იხ. სურ. 12.7დ). მაშასადამე, ბუნებრივი გადარჩევა  $p$ -ს მრდის ან ამცირებს და ეს დამოკიდებულია იმაზე, პოპულაცია  $\bar{W}$  მრუდის მინიმუმის მარცხნიდან თუ მარჯვნიდან იწყება.

12.7 სურათზე გამოსახულ გრაფიკებს ხშირად **ადაპტაციური ლანდშაფტი** ანუ ადაპტაციური ტოპოგრაფიები ეწოდება. 12.7დ სურათზე გამოსახული მრუდი ორი **ადაპტაციურ პიკს** ავლენს, რომლებიც **ადაპტაციური ველით** არიან განცალკევებულნი. ეს მეტაფორა სიუელ რაიტს ეკუთვნის და ევოლუციურ ბიოლოგიაში ხშირად გამოიყენება. მას მეტეფქსმეტე თავში დავებრუნდებით. მრუდზე თითოეული წერტილი (ადაპტაციური ლანდშაფტი) ასახავს ჰიპოთეტურ პოპულაციაში ინდივიდების *საშუალო* წარმატებას. ეს პოპულაცია შედგება (ამ შემთხვევაში)  $p^2$ ,  $2pq$  და  $q^2$  სიხშირეების მქონე სამი გენოტიპისგან.  $p$ -ს ყველა შესაძლო მნიშვნელობა ანუ ყველა შესაძლო ჰიპოთეტური პოპულაცია  $x$  ლერძზე განსხვავებულ მნიშვნელობას, მაშასადამე ლანდშაფტის განსხვავებულ წერტილს გვაძლევს. როგორც 17დ სურათზეა ნაჩვენები,  $\bar{W}$ -ს და  $p$ -ს დამოკიდებულებას ორი ან მეტი მაქსიმუმი გააჩნია, ორ გენეტიკურად განსხვავებულ პოპულაციას (ამ შემთხვევაში  $p=0$  და  $p=1$  მნიშვნელობებით) ერთ და იგივე გარემო პირობებში ერთნაირი საშუალო წარმატება ( $\bar{W}$ ) შეიძლება ჰქონდეს, თუმცა ეს აუცილებელი არ არის. განსხვავებული გარემო, რომელიც ერთმანეთის მონათესავე გენოტიპების წარმატებას ცვლის, ნებისმიერი ლანდშაფტის სხვადასხვა წერტილებით კი არ არის წარმოდგენილი, არამედ *სხვადასხვა ლანდშაფტებით* ანუ  $\bar{W}$ -სა და  $p$ -ს სხვადასხვა ურთიერთკავშირით.

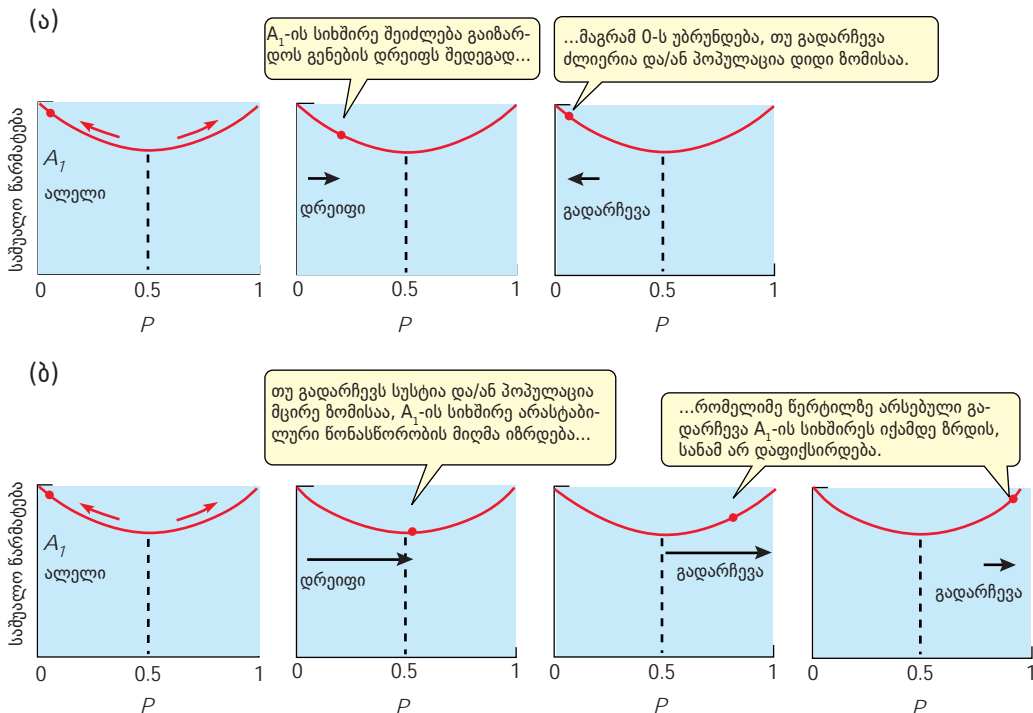
**გადარჩევისა და გენების ღრეიფის ურთიერთქმედება**

გადარჩევის თეორიაზე საუბრისას ვუშვებდით, რომ პოპულაციის ზომა რეალურად უსასრულოა. *სასრულ* პოპულაციაში გადარჩევა და შემთხვევითობა ერთდროულად აისახება ალელის სიხშირეებზე. ისევე როგორც მტგრის ნაწილაკის მოძრაობაზე ერთდროულად აისახება მიზიდულობის დეტერმინისტული ძალა და აირის მოლეკულებთან შემთხვევითი შეჯახებები (ბრაუნის მოძრაობა), ასევე პოპულაციის რეალური ზომა ( $N_e$ ) და გადარჩევის ძალა ( $s$ ) ალელის სიხშირეებს ერთდროულად ცვლის. შემთხვევითი გენეტიკური დრეიფის მეგავლენა უმნიშვნელოა, როცა ლოკუსზე მიმდინარე გადარჩევა პოპულაციის ზომთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული, რაც ნიშნავს, რომ  $s \gg 1/(4N_e)$ -ზე ბევრად მეტია. თუ  $s \ll 1/(4N_e)$ -ზე ბევრად ნაკლებია, მაშინ გადარჩევა იმდენად სუსტია, რომ ალელის სიხშირეები ძირითადად გენების დრეიფის შედეგად იცვლება: ალელები *თითქმის ნეიტრალურია*.

პოპულაციის ზომის გავლენას გადარჩევის ძალაზე რამდენიმე მნიშვნელოვანი შედეგი აქვს: 1) პოპულაციაში შეიძლება ვერ მიაღწიოს მუსტად ალელის იმ წონასწორულ სიხშირეს, რომელიც მისი გენოტიპების წარმატებიდან პროგნოზირებული იყო: ამის მაგივრად ის შეიძლება გენების დრეიფის შედეგად წონასწორული სიხშირის სიახლოვეს მერყეობდეს; 2) გადარჩევის შედეგად ოდნავ სასარგებლო მუტაციის ფიქსირების ალბათობა მცირეა, თუ პოპულაციის ზომა მცირეა, ვინაიდან მცირე ზომის პოპულაციის შემთხვევაში მეტია ალელის შემთხვევითი დაკარგვის ალბათობა. პირიქით, თუ გადარჩევა სუსტია და პოპულაცია მცირე ზომისაა, საზიანო მუტაციები შეიძლება გენეტიკური დეიფით დაფიქსირდეს; 3) ბოთლის ყელი პოპულაციისთვის დროებით პირობებს ქმნის, როცა გენეტიკური დრეიფი გადარჩევას ეწინააღმდეგება და საზიანო ალელის სიხშირე იზრდება. მაგალითად, შეიძლება ოდნავ საზიანო მუტაციები დაფიქსირდეს და მოლეკულურ დონეზე პოპულაციების დივერგენციაში თავისი წვლილი შეიტანოს.

პრინციპი, რომ გენეტიკური დრეიფი შეიძლება გადარჩევაზე უფრო მძლავრი იყოს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია, თუ ჰეტერომიგოტების წარმატება ნაკლებია, ასე რომ ადაპტაციურ ლანდშაფტს ორი პიკი ექნება

**სურ. 12.20.** პიკის შეცვლა, რომელიც გამოწვეულია გენების დრეიფისა და ბუნებრივი გადარჩევის ერთობლივი მოქმედებით. ორი ალელის ან ქრომოსომის გადაწყობისთვის, რომლებიც ჰეტერომიგოტას წარმატებას ამცირებენ,  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების წარმატება შესაბამისად 1, 1-s და 1 არის. მრუდი აჩვენებს საშუალო ( $\bar{w}$ ) წარმატებას p-ს ყველა შესაძლო სიდიდისთვის,  $A_1$ -ის სიხშირეს, და ის შეგვიძლია ორი პიკის ( $p=0$  და  $p=1$ ) მქონე ადაპტაციურ ლანდშაფტად ჩავთვალოთ. არასტაბილური წონასწორობა არსებობს  $p=0,5$  მნიშვნელობაზე და დამტრისხული ხაზით არის ნაჩვენები. p-ს მნიშვნელობა კონკრეტული დროისთვის ფერადი წერტილით არის გამოსახული. (ა)  $A_1$ -ის სიხშირე დასაწყისში დაახლოებით 0-ის ტოლია და შეიძლება გენების დრეიფის შედეგად გაიზარდოს, მაგრამ თუ პოპულაცია დიდი ზომისაა, იგი ნულს უბრუნდება. (ბ) თუ პოპულაციის ზომა მცირდება, გენების დრეიფის შედეგად p შეიძლება გაიზარდოს და აცდეს არასტაბილურ წონასწორულ სიხშირეს (0,5). ასეთ შემთხვევაში გადარჩევა  $A_1$ -ის სიხშირეს ზრდის, სანამ ის არ დაფიქსირდება.



(იხ. სურ. 12.7დ). მხოლოდ გადარჩევას არ შეუძლია პოპულაციის ჩამოიყვანა ერთი პიკიდან და ველის გაგლით მეორე პიკზე აყვანა, მაშინაც, თუ მეორე პიკი უფრო მაღალია: შეუძლებელია, რომ თავდაპირველად ცუდად ადაპტირებული პოპულაცია შემდგომში უკეთ ადაპტირებული გახდეს (12.20ა). მცირე ზომის პოპულაციის პირობებში ალელის სიხშირეები გენების დრეიფის შედეგად იმდენად იცვლება, რომ მათ შეუძლიათ ადაპტაციური ველის გადაკვეთა, რის შემდეგ გადარჩევას შეუძლია მეორე პიკზე პოპულაციის აყვანა (სურ. 12.20ბ). **პიკის შეცვლის** ასეთი ალბათობა (Barton and Charlesworth 1984) დამოკიდებულია პოპულაციის სიმაღლის სხვაობაზე (საშუალო წარმატება), რომელიც ველსა და საწყის პიკს შორის არსებობს.

როცა გვაქვს მრავალი სტაბილური წონასწორობა, *გენეტიკური დრეიფი* და *გადარჩევა ერთად მოქმედებს, რომ გაკეთდეს ის, რისი გაკეთებაც მართო გადარჩევას არ შეუძლია* და პოპულაცია ერთი ადაპტაციური პიკიდან მეორეზე გადადის. ეს თეორია ხსნის როგორ წარმოიქმნება პოპულაციების განსხვავდება ნაკლებად დომინანტური ქრომოსომების გადაკვეთების შედეგად, მაგალითად, ტრანსლოკაციებისა და პერიციენტრული ინვერსიების. ფიქრობენ, რომ ქრომოსომების ზოგიერთი გადაკვეთება ნაკლები დომინანტურობის მოდელს ექვემდებარება, ვინაიდან ჰეტერომიგოტების ნაყოფიერება ორივე ჰომოზიგოტაზე ნაკლებია (იხ. მე-8 თავი). მაგალითად, აგსტრალიური კალიას *Vandiemenna viatica*-ს ადგილობრივი პოპულაციები ქრომოსომების სხვადასხვანაირი შერწყმის და პერიციენტრული ინვერსიების მიხედვით მონომორფული არიან. ამგვარი ქრომოსომების მქონე ჰეტერომიგოტებს ბევრი ანეუპლოიდური გამეტა აქვს. ნებისმიერი ასეთი ქრომოსომის სიხშირეს, რომელიც გენების მომიცვლას სხვა განლაგების მხვრივ მონომორფულ პოპულაციაში შემოქვს, ბუნებრივი გადარჩევა ამცირებს. აქედან გამომდინარე, ორიდან არც ერთი „ქრომოსომული რასა“ არ არის სიმპატრიული; სამაგიეროდ მათი შეხვედრა ხდება „დაძაბულობის ზონაში“ რომლის სიგანე მხოლოდ 200-300 მეტრია (White 1978). კალიები არ დაფრინავენ და საკმაოდ უძრავნი არიან, ამიტომ ადგილობრივი პოპულაციები მცირე ზომისაა და გენების დრეიფს საშუალება აქვს პიკის დროდადრო შეცვლის, რის შედეგადაც ფიქსირდება ქრომოსომის ახალი განლაგება.

**ბუნებრივი გადარჩევის მოლეკულური ნიშნები**

**თეორიული მოლოდინი**

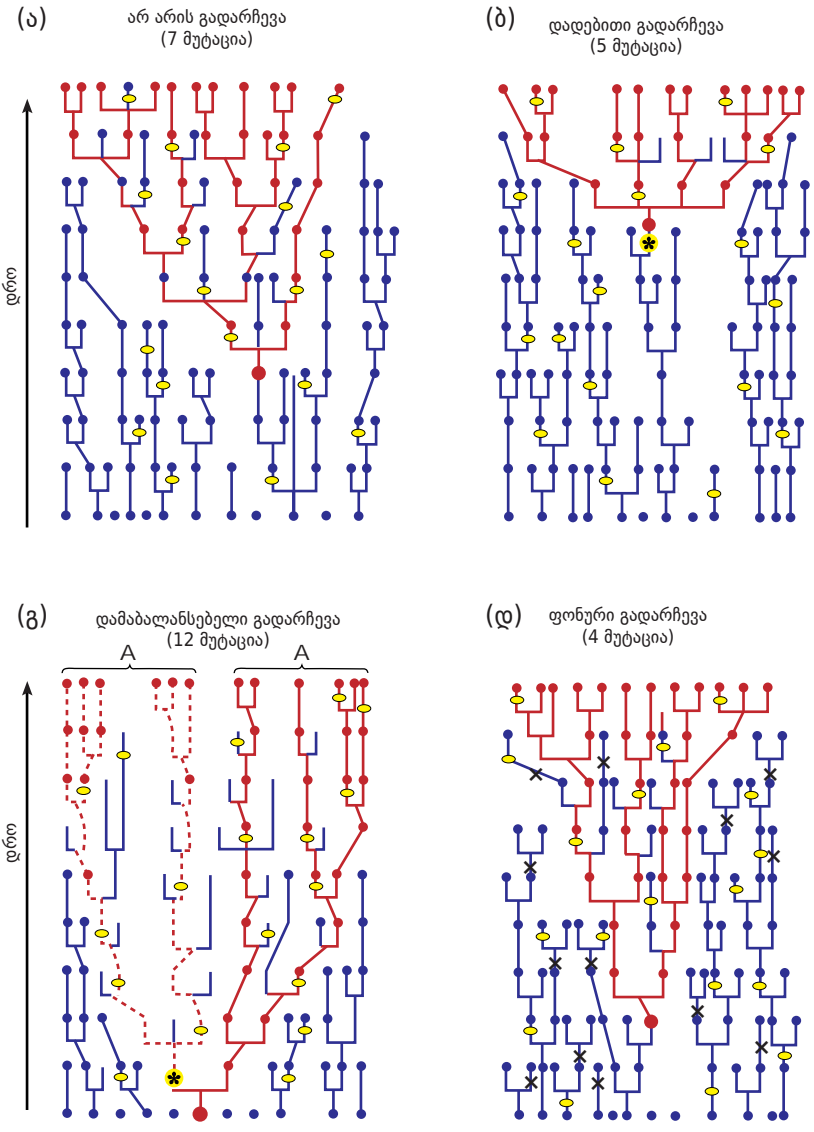
როცა ცვალებადობის მოდელი განსხვავდება მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორიიდან გამომდინარე მოდელისგან, დნმ-ის თანმიმდევრობების ცვალებადობა ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების დასტური ხდება. მე-10 თავში ვნახეთ, რომ მუტაციას და გენების დრეიფს შორის წონასწორობის პირობებში დიპლოიდურ პოპულაციაში თანმიმდევრობების ცვალებადობის მოსალოდნელი რაოდენობა ნუკლეოტიდურ საიტზე არსებული ჰეტერომიგოტების სიხშირით გამოიხატება და არის

$$\frac{4N_e u_0}{4N_e u_0 + 1}$$

სადაც  $N_e$  პოპულაციის რეალური ზომაა, ხოლო  $u_0$  ნეიტრალური მუტაციების სიხშირეა. მეტიც, დნმ-ის თანმიმდევრობების ნუკლეოტიდები, რომლებიც სხვადასხვა ცვალებად საიტებზე მდებარეობს, წონასწორობის მდგომარეობის დროს ერთმანეთთან არ კორელირებენ, ვინაიდან რეკომბინაცია ყველაზე შეჭიდულ საიტებს შორისაც კი წონასწორობს კავშირს გამოიწვევს (იხ. მე-9 თავი).

დავუშვათ, ბუნებრივი გადარჩევა გენის ფუძე წყვილის კონკრეტულ საიტზე მოქმედებს და განვიხილოთ ამ გადარჩევის შედეგად იმ საიტების ნეიტრალურ ცვალებადობაზე, რომლებიც არჩეულ საიტთან მჭიდროდ შეჭიდულებია. დადებითი მიმართული გადარჩევა (მიმართული გადარჩევა სასარგებლო მუტაციისთვის) ამცირებს მჭიდროდ შეჭიდულ საიტებზე არსებულ ცვალებადობას. თუ სასარგებლო მუტაცია გენში ხდება, რომლისთვის პოპულაციაში ნეიტრალური ცვალებადობა არსებობს, და თუ გადარჩევა ამ მუტაციას აფიქსირებს, მაშინ პოპულაციაში გენის ყველა ასლი იმ ერთი ასლიდან აიღებს საფუძველს, სადაც მუტაცია მოხდა. მუტაციასთან შეჭიდული ნეიტრალური, ცვალებადი საიტები ასევე ფიქსირდება ავტოსტოპის საშუალებით. მაშასადამე, ყოველგვარ ნეიტრალურ ცვალებადობას გენში გადარჩევის განმეორების გამო მოიცილება და როცა ახალი ნეიტრალური მუტაციები სასარგებლო გენის ასლებში ხდება, ის მხოლოდ ნელ-ნელა აღდგება. დნმ-ის გრძელ მონაკვეთზე მიმდინარე გადარჩევის განმეორებითი ცვალებადობა გამოიწვევს გენომის ისეთ რეგიონებს, სადაც რეკომბინაციის სიხშირე შედარებით დაბალია. თუ პოპულაციის მაშინ ვაკვირდებით, როცა სასარგებლო მუტაცია მაღალ სიხშირეს აღწევს, და იქამდე, სანამ ის დაფიქსირდება, მაშინ დავარევისტირებთ სხვადასხვა ნეიტრალურ, პოლიმორფულ საიტებს შორის არსებულ არანაწარმოებულ შეჭიდულობას, რადგან სასარგებლო მუტაცია ერთმა-

|   |                    |
|---|--------------------|
| ● | ნეიტრალური მუტაცია |
| ★ | სასარგებლო მუტაცია |
| × | მავნე მუტაცია      |



**სურ. 12.21.** პოპულაციაში გენების ასლების გენეალოგიური შტოების სქემა ნეიტრალურ მოდელთან შედარებით, ასახავს გადარჩევის სამი რეჟიმის ნუკლეოტიდურ მრავალფეროვნებაზე გავლენას (შეადარეთ 10.15 სურათს). ყოველი დიაგრამის თავში ნაჩვენებია თანამედროვე პოპულაცია (წარმოდგენილია გენის 12 ასლით), ხოლო თანამედროვე გენების ასლების წინაპრები გენების წითელი ხეებით არის აღნიშნული. ყოველ დიაგრამაზე გენის ზოგიერთი გენეალოგიური შტო (ლურჯი ხაზები) გადაშენდება შემთხვევითი მოვლენების გამო. ამგვარ დიაგრამებზე მიღებულია დაშვება, რომ გენში რეკომბინაცია არ ხდება. წრეებით ნაჩვენებია ყოველი გენის სხვადასხვა საიტზე არსებული გადარჩევის მხრივ ნეიტრალური მუტაციები. (ა) მხოლოდ ნეიტრალური მუტაციები. თანამედროვე გენების ასლები ცვალებადია 7 მუტაციის მიხედვით. (ბ) სასარგებლო მუტაციის დადებითი გადარჩევა ვარსკვლავით არის გამოსახული. გადარჩევის განმეორების მოქმედების შედეგად ამ გენის გენეალოგიური შტო ყველა სხვას ჩაანაცვლებს, ამიტომ თანამედროვე ასლები სასარგებლო მუტაციის შემდეგ მომხდარი მხოლოდ 5 მუტაციით განსხვავდება. (გ) A და A' ალელების დამაბალანსებელი გადარჩევა. უკანასკნელი გენეალოგიური შტო (დამტრისხული ხაზები) ვარსკვლავით აღნიშნული მუტაციის შედეგად წარმოიქმნა. ორი გენის გენეალოგიური შტო დიდი ხნის განმავლობაში არსებობს, ამიტომ ნეიტრალური შემთხვევისგან განსხვავებით მათში ბევრი მუტაცია დაგროვდა. (დ) ფონური გადარჩევა. სამიანი მუტაციები x სიმბოლოთაა აღნიშნული. ისინი ზოგიერთი გენის ასლებს აქრობენ და გადარჩენილი ნეიტრალური მუტაციების რაოდენობას ამცირებენ.



ნეთთან დაკავშირებულ, შეჭიდული საიტების კონკრეტულ ნუკლეოტიდებთან რჩება ასოცირებული.

გენების ევოლუციურ შტოებში აშკარაა გადარჩევის გამწმენდის გავლენა. განვიხილოთ ორი არაშეჭიდული ლოკუსი, რომელთაგან ერთ-ერთი მხოლოდ გენების დრეიფის შედეგად ვითარდება (სურ. 12.21ა), ხოლო მეორე გადარჩევის გამწმენდის გავლენას განიცდის (სურ. 12.21ბ). თუ ნეიტრალურად განვითარებად გენს შევადარებთ, გადარჩევის შედეგად დაფიქსირებული გენის ასლები, შედარებით თანამედროვე საერთო წინაპრისგან წარმოიშვა (რომელშიც სასარგებლო მუტაცია მოხდა). ამ გენის ასლებში ნეიტრალურმა მუტაციებმა ვერ მოასწრეს დაგროვება და ამიტომ მათი თანმიმდევრობები უფრო მსგავსია. გადარჩევის გამწმენდი პოპულაციის ზომისთვის ბოთლის ყელს მოგვაგონებს, ვინაიდან ამცირებს პოპულაციის ცვალებადობას და აძლიერებს გენების ასლების გენელოგიურ კავშირებს, თუმცა ბოთლის ყელი მთლიან გენომზე აისახება და არა იმ რეგიონზე, რომელიც სასარგებლო მუტაციის გარშემოა.

დამაბალანსებელი გადარჩევის გავლენა (მაგალითად, პეტეროზიგოტას უპირატესობის ან სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის) დადებითი მიმართული გადარჩევის საპირისპიროდ მოქმედებს. დავეუბნოთ, პოლიმორფულ საიტზე შენარჩუნებულია ორი ვარიანტი და ამ საიტის ახლოს რეკომბინაცია თითქმის არ ხდება. პოპულაციის გენის ასლები ორი წინაპარი ასლისგან (რომლებიც სანყისი, სელექციურად სასარგებლო ალტერნატიული ნუკლეოტიდების მატარებლები არიან) იღებენ სათავეს. თითოეული წინაპარი ასლი გენების გენელოგიური შტოების, რომლებმაც სელექციური საიტების ახლოს ნეიტრალური მუტაციები შეაგროვეს, დასაბამია (სურ. 12.21გ). მაშასადამე, სელექციური საიტის სიახლოვეს დამაბალანსებელ გადარჩევას დაქვემდებარებული გენი მეტ ცვალებადობას მხოლოდ ნეიტრალური ცვალებადობის მქონე გენთან შედარებით ამჟღავნებს (Striebeck 1983). პოპულაციიდან აღებული თანმიმდევრობების გენელოგიის შემთხვევაში ყველა თანმიმდევრობის საერთო წინაპარი უფრო ხანდაზმულია, ვიდრე მაშინ, თუ თანმიმდევრობების ევოლუცია მხოლოდ გენების დრეიფის შედეგად მოხდებოდა, ვინაიდან გადარჩევა ორი გენის ევოლუციურ შტოს უფრო დიდხანს ინარჩუნებს. გადარჩევამ პოლიმორფიზმი იმდენად დიდი ხას შეიძლება შეინარჩუნოს, რომ ამ პერიოდში სახეობის წარმოქმნაც კი ხდება. ამ შემთხვევაში გენების ორივე ევოლუციური შტო ორი (ან მეტი) სახეობის მემკვიდრე შეიძლება იყოს და ყოველ სახეობაში ზოგიერთი გენის ასლი გენელოგიურად სხვა სახეობების გენებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში იქნება, ვიდრე იგივე სახეობის სხვა გენებთან.

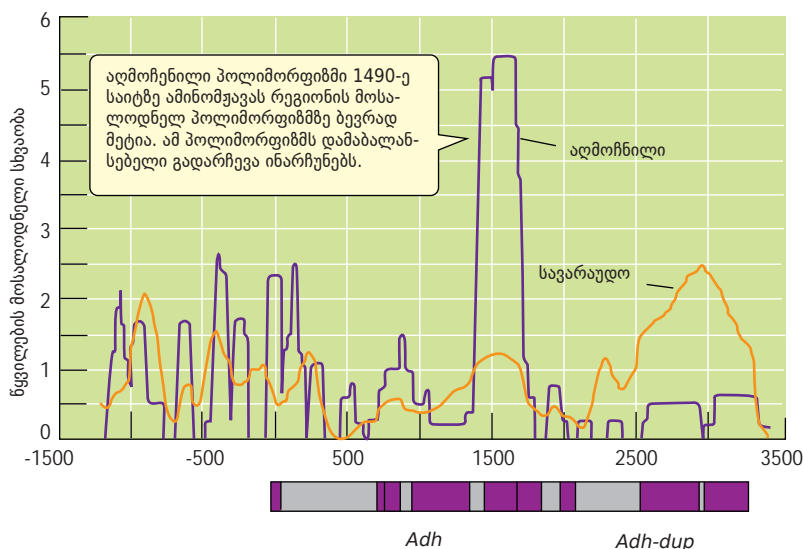
საზიანო მუტაციების საწინააღმდეგო გამწმენდი გადარჩევა მჭიდროდ შეჭიდულ საიტებზე ნეიტრალურ პოლიმორფიზმს ამცირებს. ბრაიან ჩარლზვორტი და მისი კოლეგები (Charlesworth et al. 1993; Charlesworth 1994a) ამ მოვლენას ფონურ გადარჩევას უწოდებენ. მეცნიერები აღნიშნავენ, რომ როცა საზიანო მუტაციის ასლი პოპულაციიდან ქრება, ასევე გამოირიცხება მასთან შეჭიდული სელექციურად ნეიტრალური მუტაციები (სურ. 12.21დ). აქედან გამომდინარე, პოპულაციის რეალური ზომა დნმ-ის ამ რეგიონისთვის, გამეტების იმ პროპორციულ რაოდენობამდე მცირდება, რომლებიც საზიანო მუტაციებისგან თავისუფალი არიან. როცა საზიანო მუტაციის სიჩქარე მაღალია, მუტაციები ძალიან საზიანოა, ან რეკომბინაციის სიჩქარე ძალიან დაბალია, ნეიტრალური მუტაციისთვის პეტეროზიგოტიზმის დონის შემცირება ყველაზე მკვეთრად არის გამოსახული.

## მაგალითები

ჩარლზ აკვადრომ და მისმა კოლეგებმა (1994) გამოიკვლიეს *Drosophila melanogaster*-ის გენებში (რომლებიც ქრომოსომების რეკომბინაციის სიჩქარის მიხედვით განსხვავებულ რეგიონებშია განლაგებული) თანმიმდევრობების ცვალებადობა. მეცნიერებმა 19 ლოკუსისთვის რეკომბინაციის სიჩქარესა და π-ს (ფუძე წყვილების პროპორცია, რომელიც განსხვავებულია გენების ასლების შემთხვევით წყვილებს შორის; იხ. მე-10 თავი) შორის ძლიერი კორელაცია დაადგინეს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თანმიმდევრობის ცვალებადობა უმცირესი გენომის იმ ნაწილებში იყო, სადაც რეკომბინაციის სიჩქარე იყო დაბალი. სხვა მკვლევარებმა აღმოაჩინეს, რომ გენებს ნაკლები თანმიმდევრობების ცვალებადობა არა მარტო დაბალი რეკომბინაციის სიჩქარის მქონე რეგიონებში აქვთ, არამედ არსებული ცვალებადობის სიხშირეებიც დაბალია. თეორიული ანალიზის თანახმად, ასეთი სტრუქტურა უფრო შეესაბამება სასარგებლო მუტაციებისთვის მიმდინარე დადებით გადარჩევას (გადარჩევის განმწმენდას), ვიდრე საზიანო მუტაციების წინააღმდეგ მიმართულ ფონურ გადარჩევას (Andalfallo and Przeworski 2001).

გეოგრაფიული ცვალებადობის კლინალური სტრუქტურა (იხ. სურ. 9.25) ადასტურებს, რომ დამაბალანსებელი გადარჩევის ზოგიერთი ტიპი *Drosophila melanogaster*-ის ალკოჰოლდეჰიდროგენაზის (*Adh*) „სწრაფი“ და „ნელი“ ალომიზების პოლიმორფიზმს ინარჩუნებს, რაც განპირობებულია 1490-ე პომიციამდე ერთი მუტაციით (სურ. 9.14). 1490-ე პომიციასთან მჭიდროდ შეჭიდულ საიტებზე არსებული სინონიმური პოლიმორფიზმის დონე უდიდესია *Adh* გენის რეგიონში, რაც დამაბალანსებელი გადარჩევის ჰიპოთეზას ადასტურებს (სურ. 12.22).

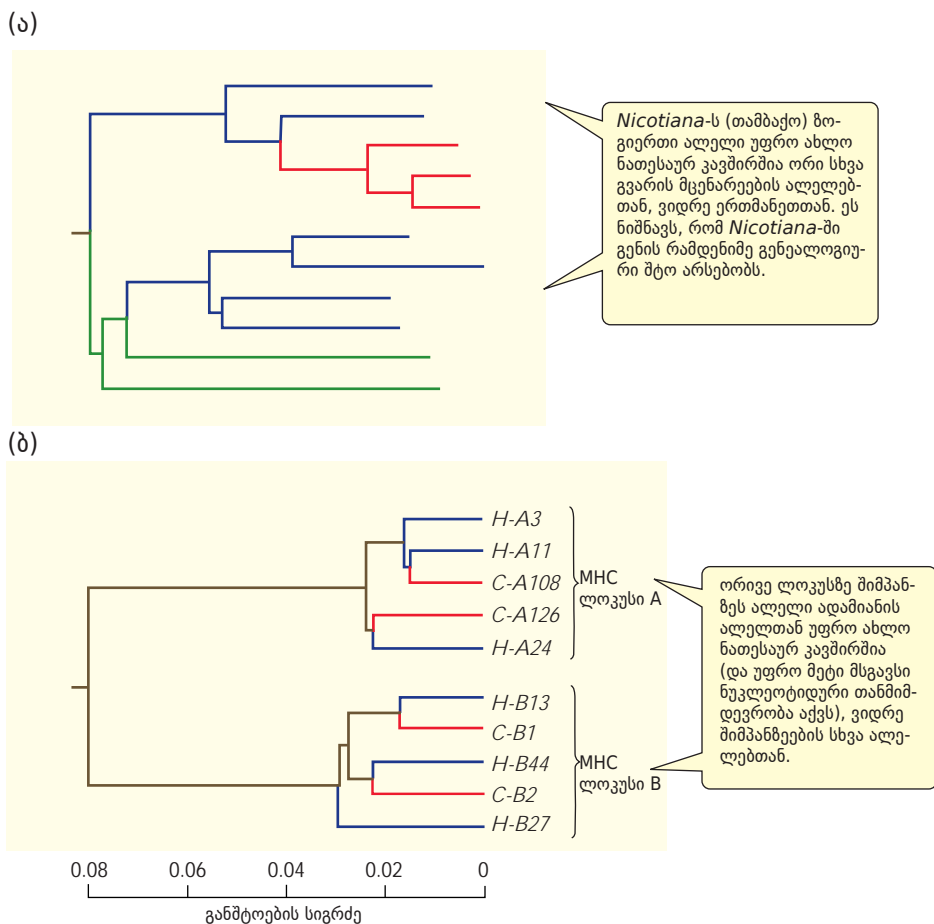
გენების გენელოგია დამაბალანსებელ გადარჩევას ასევე ადასტურებს. სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევა ხშირად პოლიმორფიზმს მცენარეების თვითშეუთავსებელ ალელებში ინარჩუნებს. Solanaceae ოჯახში მიმდინარე გადარჩევა ამგვარ პოლიმორფიზმებს იმდენად დიდ ხანს ინარჩუნებს, რომ მცენარეების სხვადასხვა გვარების (რომლებიც 30 მილიონი წლის წინ განცალკევდნენ, მაგ., პეტუნია და თამბაქო) მრავალი ალელი ერთმანეთთან გენელოგიურად უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არის, ვიდრე იგივე სახეობის



სურ. 12.22. ნუკლეოტიდის პოლიმორფიზმის დონის გრაფიკი *Drosophila melanogaster*-ის *Adh* რეგიონში. რეგიონში შედის *Adh* ლოკუსი და «*Adh-dup*» გენი. გრაფიკის ქვემოთ გამოსახული სვეტები წარმოადგენს ამ გენების ევოლუციურ ხროვებს. x ღერძზე გამოსახული ციფრები ნუკლეოტიდის პოზიციებს ასახავს, რომელიც 0-დან *Adh* გენით იწყება. არატრანსლირებადი რეგიონი *Adh*-ის მიმართულებით ზევითაა. ცვალებადობის მოსალოდნელი დონე ნეიტრალურ მოდელსა, თითოეულ რეგიონში *D. melanogaster*-სა და ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობას შორის დივერგენციის დონეს ეფუძნება. სინონიმური ცვალებადობის დონე ძალიან მაღალია 1490-ე პოზიციამდე არსებული არასინონიმური პოლიმორფიზმის სიახლოვეს განლაგებულ საიტებზე, როგორც ეს მოსალოდნელია, თუ პოლიმორფიზმს დამაბალანსებელი გადარჩევა ინარჩუნებს (After Kreitman and Hudson 1991.)

სხვა ალელებთან (სურ. 12.23ა). ამის მსგავსად, ძირითადი ქსოვილების თავსებადობის (MHC) კონკრეტული გენების ალელების ევოლუციური შტოები უფრო ძველია, ვიდრე ადამიანის და შიმპანზეს განცალკევების დრო (სურ. 12.23ბ). ამ გენების მიერ კოდირებული ცილები უცხო პეპტიდებს (ანტიგენებს) ებმის, რაც იმუნური რეაქციის მთავარი საფეხურია. სხვადასხვა ანტიგენების ცვალებადი MHC ცილები განსხვავებულია, ამიტომ პეტეროზოგონების რეაქციების სპექტრი შეიძლება უფრო ფართო იყოს და მეტი წარმატება ჰქონდეს, ვიდრე პომომიგონებს (Nei and Hughes 1991).

სურ. 12.23. ხანგრძლივი დამაბალანსებელი გადარჩევის ზემოქმედებს შედეგად პოლიმორფიზმი საერთო წინაპრისგან ორმა ან მეტმა სახეობამ შეიძლება შემკვიდრებით მიიღოს და ყოველი სახეობის კონკრეტული პაპლოტიპები სხვა სახეობის პაპლოტიპებთან ყველაზე ახლო ნათესაურ კავშირში შეიძლება იყოს. სურათზე გამოსახული ხეები ასახავს ორი ან მეტი სახეობის გენების თანმიმდევრობებს (პაპლოტიპებს) შორის ნათესაურ კავშირებს; ყოველი სახეობა განსხვავებული ფერით არის აღნიშნული. (ა) კარტოვილის *Solanaceae* ოჯახის თვითშეუთავსებელ ლოკუსზე განლაგებული ალელები. *Nicotiana glauca* თამბაქოს სეკვენირებული ექვსი ალელის საერთო წინაპარი უფრო ხანდაზმულია, ვიდრე *Nicotiana glauca*, *Petunia* და *Solanum* გვარების საერთო წინაპარი. (ბ) ძირითადი ქსოვილური თავსებადობის (MHC) A და B ლოკუსზე ადამიანის ექვსი ალელსა და შიმპანზეს ოთხ ალელს შორის ფილოგენეტიკური კავშირები. ორივე სახეობას A და B ლოკუსები აქვს. ისინი მონოლეტურ ჯგუფს ქმნიან. ეს მიუთითებს, რომ ორივე ლოკუსი გენის დუპლიკაციის შედეგად ადამიანის და შიმპანზეს გენეალოგიური შტოების განცალკევებამდე შეიქმნა. ორივე ლოკუსზე შიმპანზეს ყოველი ალელი ადამიანის ალელთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე შიმპანზეების სხვა ალელებთან. აქედან გამომდინარე, ყოველი ლოკუსის პოლიმორფიზმი საერთო წინაპრიდან ორივე შთამომავალ სახეობას გადაეცა. ეს პოლიმორფიზმები სულ მცირე 5 მილიონი წლისაა (ა after Loeger et al. 1990; ბ after Nei and Hughes 1991.)



*Nicotiana*-ს (თამბაქო) ზოგიერთი ალელი უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია ორი სხვა გვარის მცენარეების ალელებთან, ვიდრე ერთმანეთთან. ეს ნიშნავს, რომ *Nicotiana*-ში გენის რამდენიმე გენეალოგიური შტო არსებობს.

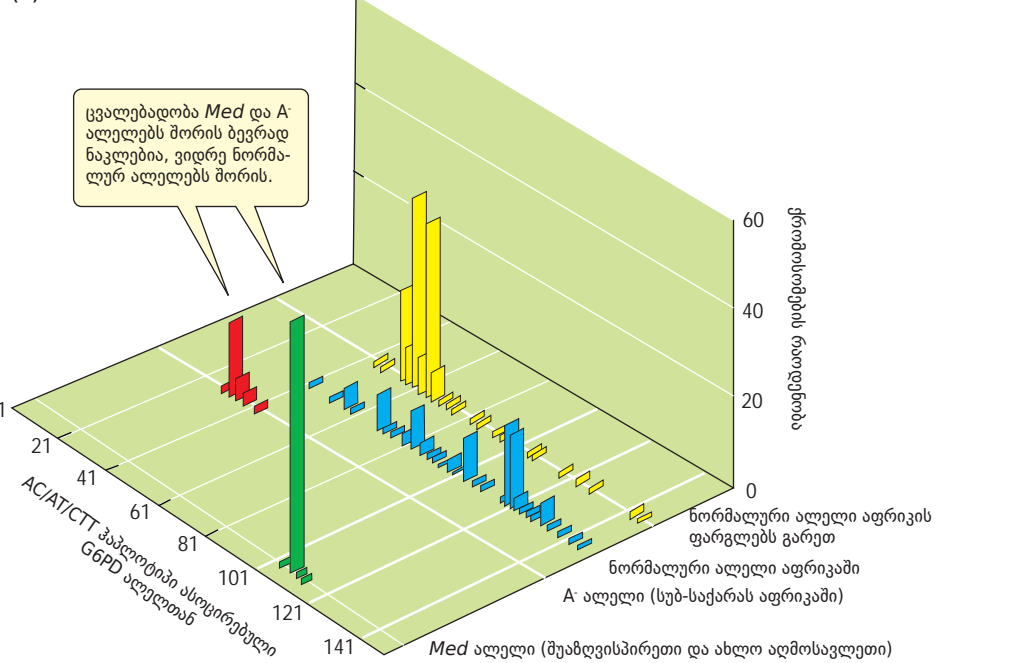
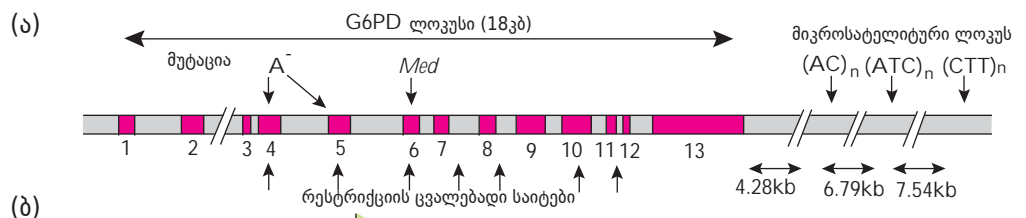
ორივე ლოკუსზე შიმპანზეს ალელი ადამიანის ალელთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია (და უფრო მეტი მსგავსი ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა აქვს), ვიდრე შიმპანზეების სხვა ალელებთან.

ადამიანის G6PD (გლუკოზა-5-ფოსფატ დეჰიდროგენაზა) ლოკუსი X ქრომოსომაზე განლაგებული. ის ავლენს ძლიერი გადარჩევის და ალელის სიხშირეების ცვალებადობის არსებობას. G6PD-ს ბევრი მუტაცია მალარიის შემცილებელ რისკთან არის გაიგივებული, თუმცა ამ სარგებელს G6PD ფერმენტის დეფიციტით გამოწვეული პათოლოგიები აბალანსებს. ორი ყველაზე გავრცელებული მუტაცია, რომელთა ალელების სიხშირე ბევრ პოპულაციაში 20%-ზე მეტია არის: A<sup>-</sup> ალელი სუბ-საჰარის აფრიკულ პოპულაციაში და Med ალელი, რომელიც გავრცელებულია ხმელთაშუაზღვისპირეთის ევროპიდან ინდოეთამდე. ეს ალელები ნორმალური (B) ალელისგან ამინომჟავების შემცველი ორი და ერთი მუტაციით განსხვავდებიან.

სარა ტიშკოფმა და მისმა თანამშრომლებმა (2001) შეისწავლეს G6PD ლოკუსის რესტრიქციის რამდენიმე საიტზე\* და მიკროსატელიტების მჭიდროდ შეჭიდულ სამ ლოკუსზე არსებული ცვალებადობა (სურ. 12.24ა). გენების გენეალოგიის ანალიზმა (გარეჯგუფად შიმპანზეები გამოიყენეს) დაადასტურა, რომ B ალელი A<sup>-</sup> და Med ალელის წინაპარია. A<sup>-</sup>-ს ასლებსა და Med ასლებს შორის თანმიმდევრობების ცვალებადობა ბევრად ნაკლებია, ვიდრე B –ს ასლებს შორის. მიკროსატელიტის სამ ლოკუსზე A<sup>-</sup> და Med – თან ასოცირებულია ვარიანტების მხოლოდ რამდენიმე კომბინაცია (არსებობს შეჭიდულობის წონასწორობის ძლიერი დარღვევა). მართლაც, აფრიკიდან გამოსული თითქმის ყველა A<sup>-</sup> თანმიმდევრობა ერთნაირია, ხოლო ფართო გეოგრაფიულ არეალში Med ასლებს ერთნაირი თანმიმდევრობა აქვს (სურ. 12.24ბ).

მკვეთრად შემცილებული ცვალებადობა და შეჭიდულობის ძლიერად დარღვეული წონასწორობა არ ეწინააღმდეგება ჰიპოთეზას, რომ ბოლო დროს A<sup>-</sup> და Med მუტაციების სიხშირე სწრაფად იზრდება ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად. თუ ალელის სიხშირე დიდი ხნის წინ გაიზარდა, მაშინ მიკროსატელიტის ახალ მუტაციებს შემავსებელი ცვალებადობა უნდა ჰქონდეს. მეტიც, ამ შემთხვევაში რეკომბინაცია სასარგებლო G6PD მუტაცია და მიკროსატელიტის ვარიანტებს შორის ძლიერ კავშირს განწყობავს. როცა ტიშკოფმა და მისმა თანამშრომლებმა ცვლილების სხვადასხვა შესაძლო ისტორიების კომპიუტერული სიმულაცია გააკეთეს, აღმოჩნდა, რომ სიმულაციებში, სადაც ჩართულია გენეტიკური დრეიფის მოქმედება და არა გადარჩევა, მიკროსატელიტების ცვალებადობის დონე ნანახზე გაცილებით მაღალი იყო, შეჭიდულობის წონასწორობის დარღვევის დონე კი უფრო დაბალი. A<sup>-</sup> ასლებს შორის ცვალებადობის საუკეთესო პროგნოზი სიმულაციის მოდელით ხდება, სადაც A<sup>-</sup> ალელის გადარჩევითი უპირატესობა (s) 0,044-ა და უკანასკნელი 6357 წლის განმავლობაში ალელის სიხშირე სწრაფად იზრდება. 11760 წლის წინ დროიდან 3840 წლის წინან დრომდე

ი Med Afi/Aoi/ითი ჰაპლოტიპი ასოცირებული G6PD ალელთან (AC)<sub>n</sub> (ATC)<sub>n</sub> (CTT)<sub>n</sub> 4.28კბ 6.79კბ 7.54 კბ



**სურ. 12.24.** ადამიანის G6PD ლოკუსზე და მის სიახლოვეს არსებული ცვალებადობა. (ა) ლოკუსის სტრუქტურა და მისი დაშორება AC, AT და CTT განმეორებების ცვალებადი რაოდენობის მქონე სამი მიკროსატელიტური ლოკუსიდან. G6PD ლოკუსის 13 ეგზონი წითელი მართკუთხედებით არის გამოსახული. A<sup>-</sup> ალელს მე-4 და მე-5 ეგზონებში ამინომჟავის შეცვლის მუტაციები აქვს, ხოლო Med ალელში იგივე მუტაცია მე-6 ეგზონშია. (ბ) მიკროსატელიტების ჰაპლოტიპების სიხშირეები ასოცირებული აფრიკაში გავრცელებული ნორმალური G6PD ალელის ასლებთან, სუბ-საჰარის აფრიკაში A<sup>-</sup> ალელთან, და Med ალელთან ხმელთაშუაზღვისპირეთში და ახლოაღმოსავლეთში. სვეტის სიმაღლე 149 ჰაპლოტიპიდან ერთ-ერთის სიხშირეს გვიჩვენებს. ჰაპლოტიპები განმეორებების რაოდენობით განსხვავდება (After Tishkoff et al. 2001.)



Med ალელის გადარჩევით უპირატესობა დაახლოებით 0,034 იყო, ხოლო უკანასკნელი 3330 წლის განმავლობაში გაიზარდა (ზღვარი -6640-1600 წლებია). გარდა ამისა, მალარიის გამომწვევ უმარტივეს *Plasmodium falciparum*-ში არსებული სინონიმური ნუკლეოტიდური ცვლადობის დაბალი დონე ადასტურებს, რომ ამ ცხოველის პოპულაციის ზომა უკანასკნელი 10000 წლის განმავლობაში ძალიან გაიზარდა (Volkman et al. 2001; Joy et al. 2003). ადამიანის და *Plasmodium*-ის პოპულაციებიდან შეგროვებული მონაცემები შესაბამისობაშია არქეოლოგიურ და ისტორიულ ფაქტებთან. მალარია ადამიანის სიკვდილიანობის მიზეზი მხოლოდ უკანასკნელი 10000 წლის განმავლობაში გახდა. ამ ცვლილების სავარაუდო მიზეზი ტყეების გაკაფვა და ხანძრებია, რამაც *Plasmodium*-ის გადამტანი კოლო ანოფელესის გამრავლების არეალები გაზარდა.

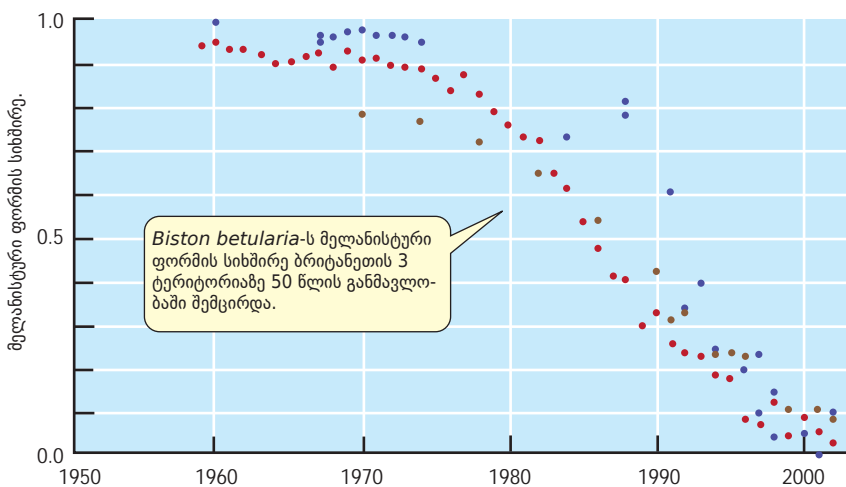
### ბუნებრივი გადარჩევის კალა

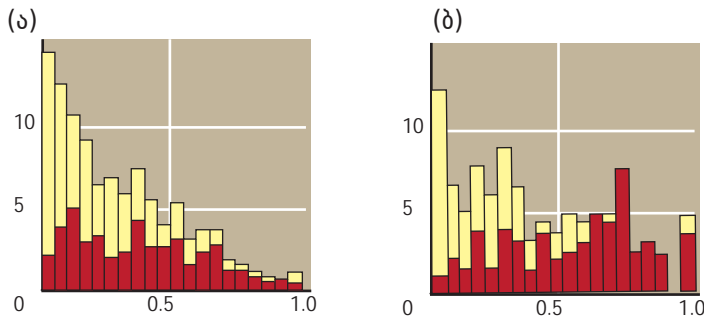
მე-20 საუკუნის 30-იან წლებამდე ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა დარწმუნებული იყო, რომ ჩვეულებრივად ბუნებრივი გადარჩევის ინტენსიობა დიდი არ არის. 30-იან წლებში მეცნიერებისთვის ცნობილი გახდა ძალიან ძლიერი გადარჩევის ფაქტები. ერთ-ერთი პირველი მაგალითია არყის ხის პეპელას (*Biston betularia*) ინდუსტრიული მელანიზმი. ინგლისის ზოგიერთ რეგიონში დომინანტი ალელის მატარებელი ღამის პეპლის შავი ფორმის სიხშირე გაიზარდა ინდუსტრიული რევოლუციის დაწყების შემდეგ. მე-19 საუკუნის შუა წლების შემდეგ შეგროვებული სამუშეუო კოლექციები ადასტურებს, რომ ღამის პეპლის „ტიპური“ ნაცრისფერი ფორმა საუკუნეზე ნაკლებ დროში შემცირდა, ხოლო შავი (მელანისტური) ფორმა დაახლოებით 1%-იდან, ზოგიერთ ტერიტორიაზე, 90%-მდე გაიზარდა. ცვლილების სიჩქარე იმდენად მაღალია, რომ (შეიძლება 50%-ზე მეტი) მელანისტური ფორმის მნიშვნელოვან სელექციურ უპირატესობაზე მიუთითებს (Haldane 1932). რამდენიმე დამოუკიდებელმა მკვლევარმა დაამტკიცა, რომ ინდუსტრიული რევოლუციის შემდეგ ფრინველები ნაცრისფერ ღამის პეპლებს უფრო ხშირად ესხმიან, ვინაიდან არყის ხეებზე ჰაერის დაბინძურების გამო დაკარგეს ნაცრისფერი ლიქენები (ისინი ხეს ფარავდნენ და მათ ფონზე ნაცრისფერი პეპლები არ ჩანდნენ). (სურ. 12.25ა). შავ ხეებზე კი ნაკლებად შესამჩნევია შავი პეპელა. ალელის სიხშირეებზე სხვა ფაქტორებიც აისახება (Majerus 1998).

ჰაერის დაბინძურებასთან ბრძოლის დაწყების შემდეგ გარემომ უპირატესობა კვლავ ნაცრისფერ ფენოტიპს მიანიჭა, რის შედეგად დიდ ბრიტანეთში, ევროპაში და აშშ-ში მელანისტური ფორმის სიხშირე ძალიან სწრაფად შემცირდა (სურ. 12.25ბ; Grant and Wiseman 2002; Cook 2003). ლოურენს კუკმა ალელის სიხშირის ცვლილებისთვის შესაბამისი განტოლება (იხ. ჩანართი A) გამოიყენა და მიიღო, რომ ბრიტანეთის სხვადასხვა ტერიტორიაზე მელანისტური ფორმის საწინააღმდეგოდ მოქმედი გადარჩევის კოეფიციენტები (s) 0,05-დან 0,2-მდე მერყეობს.

უკანასკნელი ათწლეულების განმავლობაში გამოითვალეს მრავალი სახეობის პოლიმორფული თვისებების წარმატების კომპონენტები. ნაკლებად ქვეყნდება შემთხვევები, როცა s ნულთან ახლოსაა, ვინაიდან ამ დროს გადარჩევის დამადასტურებელი ფაქტები არ არსებობს. მეცნიერებმა გამოთვალეს, რომ ბუნებრივი პოპულაციების გადარჩევის კოეფიციენტები ძალიან მცირედან ძალიან დიდ მნიშვნელობებამდე მერყეობს (სურ. 12.26). უფრო მეტიც, გადარჩევა, რომელიც ერთდროულად გადარჩენაზე და გამრავლების უნარზე მოქმედებს, შეიძლება ძალიან ძლიერი იყოს. აქედან გამომდინარე, ბუნებრივი გადარჩევა ევოლუციის უმნიშვნელოვანესი ფაქტორია. ხშირად ის ბევრად ძლიერია, ვიდრე დარწმუნებული ვართ.

სურ. 12.25. (ა) ხის მუქ მერქანზე არყის ხის პეპელას (*Biston betularia*) ჩვეულებრივი — „ნაცრისფერი“ და მუქი — მელანისტური ფორმა. ბრიტანელმა ბიოლოგმა ჰ.ბ.დ. კუტ-ლველმა დაადგინა, რომ ფრინველები იმ ფენოტიპს უფრო ხშირად ესხმიან, რომლის დანახვა უფრო ადვილია. (ბ) ბრიტანეთის სამ ტერიტორიაზე მელანისტური ფორმის სიხშირის შემცირება სხვადასხვა სიმბოლოებით არის აღნიშნული. (გ) პეპელას „ტიპური“ და მელანისტური ფორმები ლიქენებით დაფარულ ხის მერქანზე. ასეთი ხეები სუფთა ჰაერზე იზრდება (ა, გ, © photolibary. com; ბ after Cook 2003.)





**სურ. 12.26.** ლიტერატურაში დისკრეტული, გენეტიკურად პოლიმორფული თვისებებისთვის მოცემული გადარჩევის კოეფიციენტების (s) კომპლაცია სხვადასხვა სახეობების ბუნებრივ პოპულაციებში. თითოეული სვეტის სიმაღლე აჩვენებს ყველა შუალედში დაფიქსირებული მნიშვნელობების პროცენტებს, ხოლო სვეტის წითელი ნაწილი სტატისტიკური ანალიზის შედეგად მიღებული პროცენტული მნიშვნელობაა, რომელიც ნულისგან განსხვავდება. N დადგენილი სიდიდეების რაოდენობა, რომელიც ეფუძნება სახეობების ყოველი რაოდენობის ერთ ან მეტ თვისებას. (ბ) განსხვავებულ რეპროდუქციაზე დაფუძნებული გადარჩევა (ნაყოფიერება და სქესობრივი გადარჩევა) (After Endler 1986.)

**რეზიუმე**

1. ბუნებრივი გადარჩევის სხვადასხვა გენეტიკურ მეგავლენას რომელსაც ის (ვთქვათ ერთ ლოკუსზე) ახდენს, ვერ ვუწოდებთ „ყველაზე წარმატებულის გადარჩევას“. გადარჩევა შეიძლება ყველაზე წარმატებული გენოტიპი დააფიქსიროს ან პოპულაცია სტაბილური პოლიმორფიზმის მდგომარეობაში შეინარჩუნოს, მაგრამ ამ დროს უარესი გენოტიპები განაგრძობს არსებობას.
2. გენოტიპის აბსოლუტური წარმატება მისი სიხშირის მრდით იზომება. წარმატების კომპონენტებია: გადარჩენა, მდედრისა და მამრის დაწყვილების წარმატება და ნაყოფიერება. სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობებში გამეტურ (ჰაპლოიდურ) გენოტიპებს შორის არსებული განსხვავებაც ალელებს შორის მიმდინარე გადარჩევაში მონაწილეობს.
3. ალელების და გენოტიპების სიხშირეების ცვლილების სიჩქარე ფარდობითი წარმატების განსხვავებით განისაზღვრება. ამ სიჩქარეზე მოქმედებს გენოტიპის სიხშირეები და ლოკუსზე არსებული დომინანტურობის ხარისხი.
4. ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ადაპტაციური ევოლუციის ძირითადი ნაწილი უკეთესი ჰომოზიგოტას მიერ არსებული გენოტიპების ჩანაცვლებაა (ადაპტაციური ევოლუცია). მიუხედავად ამისა, ლოკუსზე არსებული გენეტიკური ცვალებადობა ხშირად სტაბილური წონასწორობის მდგომარეობაშია, რაც განპირობებულია: გადარჩევასა და განმეორებად მუტაციას შორის ბალანსით, გადარჩევასა და გენების მიმმოცვლას შორის ბალანსით, ან დამაბალანსებელი გადარჩევის რაიმე სხვა ფორმით.
5. დამაბალანსებელი გადარჩევის ნაირსახეობები, რომლებიც პოლიმორფიზმს ინარჩუნებენ: ჰეტერომიგოტას უპირატესობა, სიხშირეზე უარყოფითად დამოკიდებული გადარჩევა და გარემოს ცვალებადობით გამოწვეული ცვალებადი გადარჩევა.
6. საბოლოო წონასწორობის მდგომარეობა, რომელსაც პოპულაცია აღწევს გადარჩევის მოქმედების შედეგად ხშირად დამოკიდებულია მის საწყის გენეტიკურ შემადგენლობაზე. უცვლელ გარემოშიც კი შეიძლება მრავალი შედეგი მივიღოთ. ეს უფრო მოსალოდნელია, როცა გენოტიპების წარმატება მათ სიხშირეებზე დამოკიდებული, ან თუ ორივე ჰომოზიგოტას ჰეტერომიგოტაზე მეტი წარმატება აქვს.
7. როცა დიდი ზომის პოპულაციის გენოტიპების წარმატება განსხვავებულია, ევოლუციის შედეგს გადარჩევა განსაზღვრავს. მცირე ზომის პოპულაციაში გენეტიკური დრეიფი გადარჩევაზე ძლიერია. თუ ჰეტერომიგოტა ნებისმიერ ჰომოზიგოტაზე ნაკლებად წარმატებულია, პოპულაციის ერთი ჰომოზიგოტური წონასწორობიდან მეორეზე გადასვლის დაწყებისთვის აუცილებელია გენების დრეიფის მოქმედება.
8. დნმ-ის თანმიმდევრობების ცვალებადობამ შეიძლება დაადასტუროს ბუნებრივი გადარჩევის არსებობა. მხოლოდ ნეიტრალური მუტაციით და გენეტიკური დრეიფით გამოწვეული ცვალებადობის დონესთან შედარებით, დადებითი გადარჩევა (სასარგებლო მუტაციების) და საშიანო მუტაციების საწინააღმდეგოდ მოქმედი გამწმენდი (ფონური) გადარჩევა მჭიდროდ შეჭიდულ საიტებზე ნეიტრალური ცვალებადობის დონეს ამცირებს. დამაბალანსებელი გადარჩევა შეჭიდული ცვალებადობის უფრო მაღალ დონეს იწვევს, ვიდრე ეს ნავარაუდევია ნეიტრალური თეორიის მიხედვით.
9. ბუნებრივი პოპულაციების ცვალებადი ლოკუსების კვლევა ადასტურებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის სიძლიერე ძალიან ცვალებადია, თუმცა გადარჩევა ხშირად ძლიერია და ევოლუციის მძლავრი წარმართველი ძალაა.

**ტერმინები და ცნებები**

|  |                                      |
|--|--------------------------------------|
| აბსოლუტური წარმატება                                     | ჰეტეროზიგოტას უპირატესობა/ჩამორჩენა  |
| ადაპტაციური ლანდშაფტი                                    | საშუალო წარმატება                    |
| ადაპტაციური პიკი/ველი                                    | მრავლობითი სტაბილური წონასწორობა     |
| ანტაგონისტური გადარჩევა                                  | მრავლობითი ნიშის პოლიმორფიზმი        |
| ასოციაციური ჭარბი დომინანტურობა                          | ჭარბი დომინანტურობა                  |
| ფონური გადარჩევა   | პიკის შეცვლა                         |
| დამაბალანსებელი გადარჩევა                                | გამწმენდი გადარჩევა                  |
| გადარჩევის კოეფიციენტი                                   | ფარდობითი წარმატება                  |
| წარმატების კომპონენტები                                  | რეპროდუქციული წარმატება              |
| ადაპტაციის საფასური (ურთიერთგაცვლა)                      | გადარჩევითი (სელექციური) უპირატესობა |
| მიმართული გადარჩევა                                      | სელექციური განმეხდა                  |
| დამანგრეველი გადარჩევა                                   | მასტაბილიზირებელი გადარჩევა          |
| მადივერსიფიცირებელი გადარჩევა                            | ნაკლები დომინანტურობა                |
| სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევა (დადებითი ან უარყოფითი) |                                      |

**დამატებითი საკითხავი**

*Natural selection in the wild*, by J. A. Endler (Princeton University press, Princeton, NJ, 1986), ამ წიგნში გაანალიზებულია ბუნებრივი გადარჩევის ალმოჩენისა და გამოშვების მეთოდები და მიმოხილულია ბუნებრივ პოპულაციებში მიმდინარე გადარჩევაზე ჩატარებული კვლევები. პოპულაციის გენეტიკის სახელმძღვანელოებია D. L., Hartl and A. G. Clark's *Principles of population genetics* (third edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997) და P. W. Hedrick's *Genetics of populations* (Jones and Bartlett, Sudbury, MA, 2000). ამ სახელმძღვანელოებში გადარჩევის მათემატიკური თეორია სიღრმისეულად არის წარმოდგენილი.

**ამოცანები და სადისკუსიო თემები**

1. თუ ერთი თაობის ზიგოტებში რეცესიული, ლეტალური ალელის სიხშირეა 0,05 და ლოკუსი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია, შემდეგი თაობის დასაწყისისთვის რამდენი იქნება ამ ლოკუსზე ალელის და გენოტიპის სიხშირეების მნიშვნელობა? (პასუხი:  $q=0,048$ ;  $p^2=0,9071$ ,  $2pq=0,0907$ ;  $q^2=0,0023$ ). იგივე მნიშვნელობები მომდევნო თაობისთვის გამოთვალეთ. თუ ლეტალური ალელი მუტაციის შედეგად ერთ გამეტზე  $10^{-6}$  სიხშირით წარმოიშობა, რა იქნება მისი სიხშირე წონასწორობის მდგომარეობს დროს?
2. დავუშვათ, კვერცხიდან მოზრდილ სტადიამდე  $A_1A_1$  გენოტიპის გადარჩენა 80%-ით მეტია, ვიდრე  $A_1A_2$  ს, ხოლო  $A_2A_2$  გენოტიპის გადარჩენა 95%-ით მეტია. რისი ტოლია  $A_1$ -ის სიხშირე ( $p$ ) წონასწორულ მდგომარეობაში? რისი ტოლია გენოტიპის სიხშირეები ზიგოტებს შორის არსებული წონასწორობის მდგომარეობის დროს? დავუშვათ, პოპულაციამ წონასწორობას მიაღწია, მაგრამ გარემო შემდეგ ისე შეიცვალა, რომ  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების გადარჩენის ფარდობითი კოეფიციენტები შესაბამისად 1, 0,95 და 0,9 გახდა. რისი ტოლი იქნება  $A_1$ -ის სიხშირე ახალ გარემოში ერთი თაობის შემდეგ? (პასუხი: 0,208).
3. კვერცხის სტადიიდან მრდასრულ ასაკამდე  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების გადარჩენის კოეფიციენტებია შესაბამისად 90%, 85% და 75%, ხოლო მათი ნაყოფიერება ერთ მდედრზე შესაბამისად 50, 55 და 70 კვერცხია. გამოთვალეთ ამ გენოტიპების აბსოლუტური წარმატება (R) და ფარდობითი წარმატება. რისი ტოლია ალელის სიხშირეები წონასწორულ მდგომარეობაში? დავუშვათ, სახეობა ერთი წელიწადის განმავლობაში ორ თაობას ტოვებს, გენოტიპების გადარჩენა განსხვავებული არ არის. გამაფხულის თაობაში ნაყოფიერება 50, 55 და 70, ხოლო შემოდგომის თაობაში იგივე მნიშვნელობებია 70, 65 და 55. შენარჩუნდება თუ არა პოლიმორფიზმი, თუ ერთ-ერთი ალელი დაფიქსირდება? რა მოხდება თუ ნაყოფიერების მნიშვნელობებია ზაფხულში — 55, 65, 75, ხოლო შემოდგომაზე — 75, 65, 55?



4. მკვლევრები ხშირად ხედავენ, რომ წარმატების კომპონენტები, როგორცაა ზრდის სიჩქარე და გადარჩენა, ფიჭვებში, მიდიებში და სხვა ორგანიზმებში დადებითად კორელირებს ალოზიმის იმ ლოკუსების რაოდენობასთან, რომლის მიხედვით ინდივიდები ჰეტეროზიგოტები და არა ჰომოზიგოტურები არიან (Milton and Grant 1984; Zouros 1987). მონაცემების ასეთი ინტერპრეტაცია ერთმნიშვნელოვნად სწორი არ არის (see references in Avise 2004). მოიყვანეთ მონაცემის განმარტების ორი ჰიპოთეზა, და ახსენით როგორ შეიძლება მათი განსხვავება.
5. გაიხსენეთ ამ და წინა თავებში განხილული მუტაციის, გენების დრეიფისა და ბუნებრივი გადარჩევის წესები და დაფიქრდით: ადაპტაციური ევოლუცია მცირე ზომის პოპულაციებში უფრო სწრაფად მოხდება თუ დიდი ზომის პოპულაციებში? რატომ? იგივე შეკითხვას არაადაპტაციური (ნეიტრალური) ევოლუციის შემთხვევისთვის უპასუხეთ.
6. იმსჯელეთ (ა) ზრდის თუ არა ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციების ან სახეობების მრავალრიცხოვნობას (პოპულაციის ზომას) და (ბ) ზრდის თუ არა ბუნებრივი გადარჩევა წინაპარი სახეობებიდან ახალი სახეობების წარმოშობის სიხშირეს.
7. კრეაციონისტებიც (e.g., Wells 2000) და ევოლუციონისტებიც (Hooper 2002) ამბობენ, რომ ბ.დ. კეტლველის ცნობილი მაგალითი — მტაცებელი ფრინველები არყის ხის პეპლის შეფერილობის ბუნებრივ გადარჩევას იწვევენ — მცდარია. გრანტი (2002), კუკი (2003) და სხვები ასე არ ფიქრობენ და ამ საკითხის კვლევას განაგრძობენ. იმსჯელეთ: ასუსტებს თუ არა სკეპტიკოსების მოსაზრება ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ევოლუციის მტკიცებულებას? წაიკითხეთ ამ საკითხთან დაკავშირებული ლიტერატურა და იმსჯელეთ არის თუ არა კეტლველის მოსაზრება სწორი.

# ფენოტიპური თვისებების ეკოლუცია

# 13

**თ**უ ადამიანს ან რომელიმე თევზნთვის ცნობილ სხვა სახეობას დააკვირდებით, ძალიან გაგიჭირდებათ მხოლოდ ორი ან სამი განსხვავებული ფორმის მქონე თვისების პოვნა, რომელიც ერთლოკუსიან გენეტიკურ პოლიმორფიზმს ავლენს.

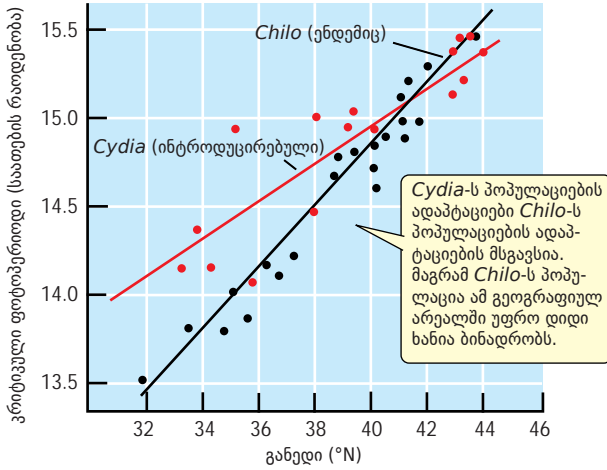
ელემენტარული ბიოლოგიის ზოგიერთ სახელმძღვანელოდან შეიძლება დარჩეთ შტაბეჭდილება, რომ ადამიანის თვალის ფერი მხოლოდ ყავისფერი და ლურჯია, თუმცა ეს ასე არ არის. ფენოტიპური თვისებების: სიმალის, თითის სიგრძის ან სიცოცხლის ხანგრძლივობის ცვალებადობა უწყვეტია ანუ „რაოდენობრივი“. ის გენის რამდენიმე ან მრავალი ცვალებადი ლოკუსის და გარემოს ზეგავლენის შედეგად ყალიბდება.

აქედან გამომდინარე, წინა თავში აღწერილი ეკოლუციის ერთლოკუსიანი მოდელები ნაკლებად გამოადგება ფენოტიპური ეკოლუციის შესასწავლად. რაონოდებრივი თვისებების ანალიზის ჩატარებისას განვითარდა რაოდენობრივი გენეტიკის დარგი. მორფოლოგიის, თვისებების სასიცოცხლო ციკლის, ქცევისა და სხვა ფენოტიპური თვისებების ეკოლუციის შემსწავლელი ბიოლოგები ამ მეთოდებით ხელმძღვანელობენ.



ხელოვნური გადარჩევა (სელექცია). დარგინი სელექციით გამოწვეული მკვეთრი ცვლილების დახმარებით (მაგალითად შინაურ ბასეტსა და მის წინაპარს, მგელს შორის არსებული სხვაობა) აჩვენებს, რომ სელექციამ შეიძლება შეცვალოს თვისებები და სახეობებში არსებული ცვალებადობის ფარგლებს გარეთ მოაქციოს (Wolf © Painet, Inc.; basset © Lynn M. Stone/naturepl.com.)

ვეოლუციის კვლევა



**სურ. 13.1.** სხვადასხვა განედებზე გავრცელებული დამის პეპელას ორ სახეობას შორის დიაპაუზის სტადიაზე გადასვლის კრიტიკული ფოტოპერიოდის გეოგრაფიული ცვალებადობა. *Chilo suppressalis* იაპონიის ენდემური სახეობაა. *Cydia pomonella* პარაზიტია. ის უკანასკნელი 250 წლის განმავლობაში ჩრდილოეთ ამერიკაში გავრცელდა. დღეს ორივე სახეობა ერთი და იგივე განედურ არეალში ბინადრობს (After Tauber et al. 1986).

წინა თავში განვიხილეთ ერთ ლოკუსზე განლაგებული ალელის სიხშირეების ადაპტაციური ცვლილების რამდენიმე მაგალითი (ამ მაგალითებიდან ერთ-ერთია ვირთაგვების რემისტენტულობა ვარფარინის მიმართ), რომლებიც ბუნებრივ პოპულაციებში გვხვდება. ამავე დროს, ბუნებრივი გადარჩევი გამოწვეული სწრაფი ევოლუციის უმეტეს შემთხვევაში ჩართულია რაოდენობრივი თვისებები, რომლებმაც პოლიგენური საფუძველი აქვთ (ან სავარაუდო აქვთ). სწრაფი ადაპტაცია, რომლის სიჩქარე ევოლუციის საშუალო სიჩქარეს აღემატება (რასაც ნამარხების მაგალითზე ვხედავთ) უმეტესად მაშინ გვხვდება, როცა სახეობა ინტროდუცირებულია ახალ რეგიონში ან ადამიანი ცვლის სახეობის საცხოვრებელ გარემოს (Endler 1986; Taylor et al. 1991). ქვემოთ მოყვანილი მაგალითებიდან ჩანს, რომ სწრაფი ევოლუცია როგორც ორგანიზმის მორფოლოგიაში, ასევე ფიზიოლოგიაში და ქცევაში ხდება.

ბევრი მწერისთვის დიაპაუზის დაწყების სიგნალი (ზამთარში გადარჩენისთვის საჭირო დაბალი მეტაბოლური აქტიურობის მდგომარეობა) კრიტიკული ფოტოპერიოდი (დღის ხანგრძლივობა). ჩრდილოეთის პოპულაციების გენეტიკური პროგრამა ისეთია, რომ მათ

დიაპაუზის სტადიაზე გადასვლა ესაჭიროებათ დღის მეტი ხანგრძლივობის პირობებში შეუძლიათ, ვიდრე სამხრეთის პოპულაციებს. ჩრდილოეთის განედებზე ზამთარი ხომ უფრო ადრე იწყება და ამ დროისთვის დღის ხანგრძლივობა ჯერ არ არის შემცირებული. პეპელა (*Cydia pomonella*) ვაშლის ხის მთავარი პარაზიტია. ეს ევროპული სახეობა შეერთებული შტატების ჩრდილო-აღმოსავლეთ ნაწილში 1750 წლიდან გვხვდება. ამ სახეობის გავრცელების არეალი განედის დაახლოებით 12 გრადუსის ფარგლებს გაცდა. პოპულაციები გენეტიკურად იმდენად განცალკევდნენ, რომ კრიტიკული ფოტოპერიოდის იგივე ადაპტაციური თვისებების გრადიენტი გაუჩნდათ. ეს გრადიენტი დამახასიათებელი იყო იგივე განედებზე უფრო დიდი ხნის განმავლობაში მობინადრე სხვა სახეობის პეპლებისთვის (სურ. 13.1).

50-იან წლებამდე ევროპაში გავრცელებული მომღერალი ფრინველი შავთავიანი ასპუჭაკა? სლაგვა (*Sylvia atricapilla*) გამოსაზამთრებლად ხმელთაშუაზღვისპირეთის მხოლოდ დასავლეთ რეგიონებში მიგრირებდა. 50-იანი წლებიდან გერმანული ასპუჭაკების სულ უფრო დიდი რაოდენობა ზამთრობს ბრიტანეთში. ისინი ჩრდილო-დასავლეთისკენ და არა ხმელთაშუაზღვისპირეთის სამხრეთ-დასავლეთისკენ მიგრირებენ. ვთქვათ, გალიაში ჩასმული ასპუჭაკა დამის ცას ხედავს. მიგრაციის მოახლოების დროს რომ იგრძნობს, იწყებს შესაბამისი მიმართულებით ფართხალს (მცირე ზომის ფრინველების უმეტესობა ღამით იწყებს გადაფრენას და მიმართულებას ვარსკვლავების მეშვეობით ადგენს). პიტერ ბერთოლდმა და მისმა კოლეგებმა (1992) ამ ქცევის გამოყენებით დაამტკიცეს, რომ ბრიტანეთში გამოზამთრებული ასპუჭაკების შთამომავლობა (რომელიც თვითონ არასდროს არ მიგრირებდა) ჩრდილო-დასავლეთის მიმართულებამდე ორიენტირებული, ხოლო ხმელთაშუა ზღვის რეგიონში გამოზამთრებული პოპულაციების შთამომავლობა სამხრეთ-დასავლეთისკენ მიიწევს. პოპულაციებს შორის არსებულ განსხვავებას გენეტიკური საფუძველი აქვს. ეს სხვაობა რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში ჩამოყალიბდა. ავტორების აზრით, ქცევის ცვლილების სელექციური უპირატესობა განპირობებულია იმით, რომ ბრიტანეთში ზამთარი უფრო რბილი გახდა და სხვა პირობებიც გაუმჯობესდა, თან ბრიტანეთიდან ფრინველები გამაფხულზე უფრო ადრე ბრუნდებიან, ვიდრე ხმელთაშუა ზღვის რეგიონიდან.

სპილენძი, თუთია და სხვა მძიმე ლითონები მცენარეებისთვის მომწამვლელობა. ბალახების და სხვა მცენარეების მოგიერთ სახეობაში მძიმე მეტალების მიმართ გამძლე პოპულაციები განვითარდნენ. ასეთი პოპულაციები ჩნდებიან 700-100 წლის წინ დაბინძურებულ ადგილებში, სადაც სპილენძის მოპოვება მიმდინარეობდა (სურ. 13.2). ზოგჯერ შეგუება მცირე დროში, რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში ყალიბდება. ასე მოხდა

**სურ. 13.2.** სპილენძის ნაერთში მოთავსებული ტუჩა ყვავილის *Mimulus guttatus*-ის ფესვის ზრდის ცვალებადობა. გრძელი ფესვების (მარცხნივ) მქონე მცენარეები სპილენძს უკეთესად ეგუება, ვიდრე მარჯვნივ გამოსახული მცენარეები. ამ ცვალებადობის საფუძველი გენეტიკურია. მისი საშუალებით მცენარეების სხვადასხვა სახეობები უფრო სწრაფად ადაპტირდებიან სპილენძის მაღალი კონცენტრაციის მიმართ (From Macnair 1981; courtesy of M. Macnair.)

სპილენძის მიმართ მაღალი ტოლერანტობა.



სპილენძის ნაკლები ტოლერანტობა.

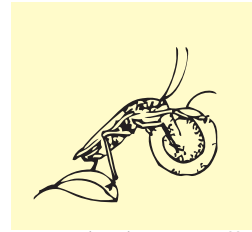


**სურ. 13.3.** საპნის ხის ხოჭოები (*Jadera haematoloma*). ტეხასის და ფლორიდას ენდემური და ინტროდუცირებული მცენარეები. ხოჭოები მათი თესლით იკვებებიან. ხოჭოს ხორთუმი ნემსის მაგვარი ორგანოა. ის თავის ნაწილია და სხეულის მიმართ მართ კუთხეს ქმნის. სურათზე ნაჩვენებია მასპინძელი სახეობის თესლის გარსის საშუალო რადიუსი და ხოჭოს ხორთუმის საშუალო სიგრძე (სტანდარტული გადახრით). ხორთუმის სიგრძე სწრაფად იცვლება. ის ახალ მასპინძელ მცენარეებზე ადაპტაცია (After Carroll and Boyd 1992.)

თუთის ზღუდის ახლოს. შეგუება გენების ცვალებად რაოდენობაზე დაფუძნებული. ეს კი სახეობასა და პოპულაციაზეა დამოკიდებული. როცა ლითონებისგან თავისუფალ გარემოში სახეობის შეგუებული და შეუგუებელი გენოტიპები მცენარის სხვა სახეობებთან კონკურენციაშია, შეგუებული გენოტიპების ფარდობითი წარმატება შეუგუებელი გენოტიპების ფარდობით წარმატებაზე მკვეთრად ნაკლებია, რაც ადაპტაციის საფასურის არსებობაზე მიუთითებს (Antonovics et al. 1971; Macnair 1981.)

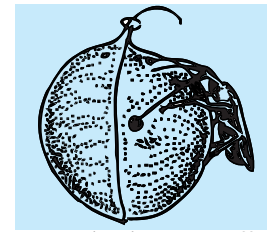
მწერის ზოგიერთი სახეობა, მაგალითად საპნის ხის ხოჭო (*Jadera haematoloma*) (Carroll and Boyd 1992; Carroll et al. 1997) სწრაფად ეგუება საკვებად ვარგის ახალ მცენარეებს. ეს მწერი წვრილი ხორთუმით საპნის ხის ოჯახის (Sapindaceae) მცენარეების თესლს გარსს აცლის და თესლით იკვებება (სურ. 13.3). ტეხასური ხოჭო თხელი გარსის მქონე საპნის ხის თესლით იკვებება, ხოლო ფლორიდული ხოჭო სქელი და სფერული გარსის მქონე ვაშის თესლით იკვებება. ორივე რეგიონის ხოჭოები უკანასკნელი 20-50 წლის შემოსული და გავრცელებული მცენარეებითა იკვებებიან. ტეხასის ხოჭოს თანამედროვე ძირითადი მასპინძელია აზიური ოქროსფერი წვიმის ხე (*Koeleria paniculata*). ამ მცენარის თესლის გარსი საპნის ხის თესლის გარსზე სქელია. ფლორიდაში ხოჭოების უმეტესობა ბრტყელი გარსის მქონე წვიმის ხის თესლით იკვებება. ხოჭოები უკეთ იკვებებიან, როცა ხორთუმის სიგრძე თესლის მოპოვებისთვის საჭირო სიგრძეს შეესაბამება. სხვადასხვა დროში შეგროვებული სამუზეუმო ექსპონატების კვლევა ადასტურებს, რომ ხორთუმის საშუალო სიგრძე ახალი მასპინძელი მცენარეების შემოსვლასთან ერთად შეიცვალა. დღეს *K. paniculata*-ით მკვებავი ტეხასური პოპულაციის ხორთუმის საშუალო სიგრძე 8%-ით მეტია, ვიდრე ენდემური ხის სახეობების თესლით მკვებავი ხოჭოების. ხოლო ფლორიდაში გავრცელებული და ახალი სახეობით — *K. elegans*-ის თესლით მკვებავი ხოჭოების ხორთუმის სიგრძე 25%-ით მცირეა, ვიდრე ენდემური სახეობის თესლით მკვებავი ხოჭოების. ასეთ განსხვავებებს გენეტიკური საფუძველი აქვს. შეცვლილ გარემოსთან ანუ ახალ საკვებ მცენარეებთან ადაპტაცია მორფოლოგიის მნიშვნელოვან, სწრაფ ცვლილებას იწვევს.

ტეხასი



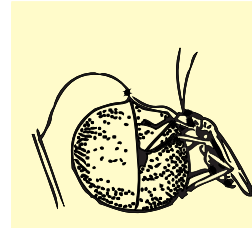
ენდემური მასპინძელი მცენარეები  
თესლის გარსის რადიუსი: 6.05 მმ  
ხორთუმის სიგრძე: 6.68±0.82

ფლორიდა

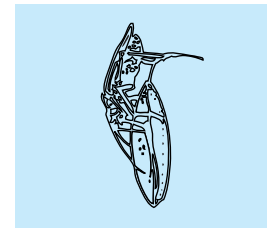


თესლის გარსის რადიუსი: 11.92 მმ  
ხორთუმის სიგრძე 9.32±0.86

ინტროდუცირებული მასპინძელი მცენარე



თესლის გარსის რადიუსი: 7.09 მმ  
ხორთუმის სიგრძე 7.23±0.47

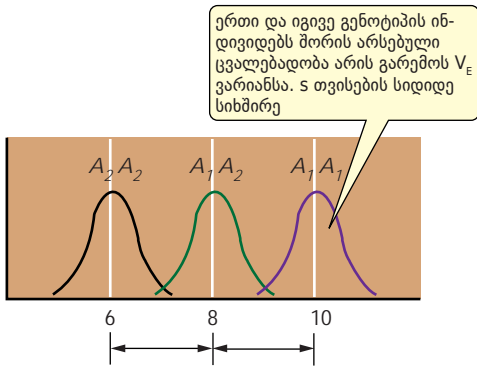


თესლის გარსის რადიუსი: 2.82 მმ  
ხორთუმის სიგრძე 6.93±0.48

**ფენოტიპური ცვალებადობის კომპონენტები**

რაოდენობრივი თვისებების ევოლუციის შესწავლისას უნდა გავისწავლოთ და განვავრცოთ მე-9 თავში განხილული ცნებები. ცვლილების მნიშვნელოვანი სამომია ვარიანსა (V). ვარიანსა არის ნიმუშის საშუალო არითმეტიკულიდან კვლევის შედეგების კვადრატული გადახრის საშუალო. კვადრატული ფესვი ვარიანსადან სტანდარტული გადახრაა ( $s = \sqrt{V}$ ). ის იგივე ერთეულებში იზომება, რომელშიც კვლევის შედეგებს ვზომავთ. თუ ცვლადის სისხირის განაწილება ნორმალურია (გუმბათის ფორმისაა), მაშინ კვლევის შედეგების 68% მოთავსდება ერთი სტანდარტული გადახრის ფარგლებში საშუალოდან ორივე მხარეს, 96% ორი სტანდარტული გადახრის ფარგლებში, და 99.7% სამი სტანდარტული გადახრის ფარგლებში (იხ. ჩანართი C, მე-9 თავი).

ფენოტიპური თვისების ფენოტიპური ვარიანსა ( $V_p$ ) არის გენოტიპების განსხვავებით (გენეტიკური ვარიანსა —  $V_g$ ) გამონეული ვარიანსასა და გარემოსა და ევოლუციური ხმაურის შედეგად დაგროვილი (გარემოთი გამონეული ვარიანსა —  $V_e$ ) ვარიანსას ჯამი. მაშასადამე  $V_p = V_g + V_e$ , როცა ფენოტიპზე მხოლოდ ერთი ლოკუსი მოქმედებს, ორი ჰომომიგოტას საშუალო მნიშვნელობებს შორის მდებარე შუა წერტილი ათვლის წერტილად შეგვიძლია მივიჩნიოთ (სურ. 13.4). ამ შემთხვევაში  $A_1A_1$  ინდივიდების საშუალო ფენოტიპი ათვლის წერტილიდან +a-ით გადაიხრება, ხოლო  $A_2A_2$  ინდივიდების საშუალო ფენოტიპის გადახრა -a იქნება. a სიდიდე ალელის ადითური შედეგანაა. ამ სიდიდით იზომება ლოკუსის გენოტიპის შედეგად ფენოტიპზე. თუ ფენოტიპის მემკვიდრეობითობა სრულად ადითურია, მაშინ ჰეტერომიგოტას ფენოტიპი ორი ჰომომიგოტას ფენოტიპის შუალედური იქნება. მსგავსი ადითური შედეგები გენეტიკური ვარიანსას უმნიშვნელოვანეს კომპონენტს — ადითურ გენეტიკურ ვარიანსას განაპირობებს. ის  $V_A$  სიმბოლოთი აღინიშნება. (გენეტიკური  $V_g$  ვარიანსა არაადითურ კომპონენტებსაც შეიძლება შეიცავდეს, რაც დომინანტურობით და გენის ეპსტატური ურთიერთქმედებებით არის განპირობებული).



**სურ. 13.4.** ერთ ლოკუსზე მდებარე ორი ალელის მრავლობითი ადითიური გავლენა თვისების სიდიდეზე. თუ მემკვიდრეობითობა სრულად ადითიურია, ჰეტერომიგოტა განლაგებულია ჰომომიგოტებს შორის. გენოტიპში  $A_1$  ან  $A_2$  ალელის ჩანაცვლების ადითიური ეფექტი არის  $a$  (ამ შემთხვევაში  $a=2$ ).  $a$ -ს სიდიდე მოქმედებს ადითიური გენეტიკური ვარიანსას  $V_A$  სიდიდეზე. თითოეულ გენოტიპში არსებული ფენოტიპური ცვალებადობა გარემოთი გამოწვეული ვარიანსას  $V_E$  სიდიდით იზომება.

ადითიური გენეტიკური ვარიანსა დამოკიდებულია ფენოტიპზე, ალელების ადითიური ზეგავლენის სიდიდეზე და გენოტიპის სიხშირეებზე. თუ ერთი გენოტიპი ყველაზე გავრცელებულია, ინდივიდების უმეტესობა მიახლოებულია საშუალო ფენოტიპთან და ვარიანსა ნაკლებია, ვიდრე მაშინ, თუ რამდენიმე გენოტიპის სიხშირე შედარებით თანაბარია, რაც მოხდება, თუ ალელების სიხშირეები უფრო თანაბარი იქნება. როგორც ნაჩვენებია 13.4 სურათზე, როცა ორ ალელს ( $p$  და  $q$  სიხშირეებით) სრულად ადითიური ზეგავლენა აქვს, ერთ ლოკუსზე  $V_A$  იქნება:

$$V_A = 2pqa^2$$

როდესაც რამდენიმე ლოკუსი ფენოტიპზე ადითიურად მოქმედებს, ნებისმიერი გენოტიპის საშუალო ფენოტიპი ყოველი ლოკუსის ფენოტიპური მნიშვნელობების ჯამი იქნება.  $V_A$  თითოეული ლოკუსის ადითიური გენეტიკური ვარიანსების ჯამია.

ევოლუციურ თეორიაში ადითიური გენეტიკური ვარიანსა ძალიან მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს, ვინაიდან პოპულაციებში გადარჩევაზე ალელების ადითიური მოქმედება რეაქციის საფუძველია. როდესაც ალელებს ადითიური გავლენა აქვს, შთამომავლობის მოსალოდნელი საშუალო ფენოტიპი მშობლების ფენოტიპების საშუალოა\*. ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ევოლუცია იწვევს ფენოტიპურად განსხვავებულ მშობლებში მიმდინარე გადარჩევის ასახვას შემდგომი თაობის საშუალო ფენოტიპზე. აქედან გამომდინარე,  $V_A$  სიდიდე გადარჩევაზე რეაქციის საშუალებას იძლევა. გადარჩევაზე რეაქცია არის ერთი თაობის თვისების საშუალო ფორმის ცვლილება წინა თაობაში მიმდინარე გადარჩევის შედეგად.

ინდივიდებს შორის არსებულ ადითიურ გენეტიკურ განსხვავებებზე დამოკიდებული ფენოტიპური ვარიანსას სიდიდე ცნობილია, როგორც ვიწრო გაგებით მემკვიდრეობითობა  $h^2_N$ . მემკვიდრეობითობას განსაზღვრავს ალელების სიხშირეებზე დამოკიდებული ადითიური გენეტიკური ვარიანსა ( $V_A$ ), და გარემოს ვარიანსა ( $V_E$ ), რომელიც ნაწილობრივ დამოკიდებულია თვისების გამომხატვაზე მოქმედი, გარემოს ფაქტორების ცვალებადობის ხარისხზე. ანუ:

$$h^2_N = V_A / V_P$$

სადაც  $V_P = V_G + V_E$ , ხოლო  $V_G$  არის  $V_A$ -ს და არაადითიური გენეტიკური კომპონენტების ჯამი. პოპულაციების ალელის სიხშირეები და გარემო განსხვავებულია, ამიტომ მემკვიდრეობითობა მხოლოდ იმ პოპულაციაში და იმ გარემოშია მუსტად გამოთვლილი, სადაც შესაძლებელია მისი გამოზოგვა. მეტიც, არასწორია წარმოვიდგინოთ, რომ თუ თვისების მემკვიდრეობითობაა 0,75, მაშინ თვისების 3/4 „გენეტიკურია“, ხოლო 1/4 „გარემოთია გამოწვეული“. მაშინ გამოდის, რომ გენების და გარემოს შერევა ისე ქმნის თვისებას, როგორც სადებავების შერევა სასურველ ფერს იძლევა. თვისების ცვალებადობა არის სტატისტიკურად განაწილებული სიდიდე. ეს განაწილება კონკრეტული პოპულაციის მახასიათებელია და არა თვისების ფიქსირებული მახასიათებელი. ევოლუციურ კვლევებში ადითიური გენეტიკური ვარიანსა ხშირად მემკვიდრეობითობაზე ბევრ ინფორმაციას გვაწვდის (Houle 1992).

ადითიური გენეტიკური ვარიანსა გამოითვლება ნათესავების მსგავსების დახმარებით. მუსტი მნიშვნელობების მისაღებად ნათესავების განვითარების გარემო არ უნდა იყოს უფრო მსხვავსი, ვიდრე არამონათესავე ინდივიდების. სხვა შემთხვევაში საერთო გენებით და საერთო გარემოთი გამოწვეული მსგავსების განსხვავება შეუძლებელი იქნება.

ვიწრო გაგებით თვისების მემკვიდრეობითობა ( $h^2_N$ ) არის შთამომავლობის ფენოტიპების ( $y$ ) რეგრესიის დახრილობის ( $b$ ) დამოკიდებულება ორი მშობლის ყოველი ნაყარის შთამომავლობის საშუალოზე ( $x$ ) (იხ სურ. 13.8; იხ. აგრეთვე სურ. 9.20). დამოკიდებულების დახრილობა ისე გამოითვლება, რომ  $y$ -ის მნიშვნელობების წრფიდან გადახრების კვადრატების ჯამი მინიმალური გახდეს. როდესაც შთამომავლობასა და მშობლებს შორის შესაბამისობა მცირდება, რეგრესიის დახრილობა იკლებს (შეადარეთ 13.8 სურათის ა და ბ ნაწილები). აქედან გამომდინარე, ფაქტორი, რომელიც მშობლებისა და შთამომავლობის მსგავსებას ამცირებს (მაგალითად, გარემოს ზეგავლენა ფენოტიპზე ან დომინანტურობა), მემკვიდრეობითობასაც ამცირებს. ნათესავების მსგავსებიდან გამომდინარე შესაძლებელია  $V_A / V_P$ -ს და გენეტიკური ვარიანსას სხვა კომპონენტების დადგენა, მაგალითად და-ძმების (სრული სიბესების) ან ერთი საერთო მშობლის მქონე ნახევრად სიბესების.

სანამ რაოდენობრივი თვისებების ანალიზზე გადავალთ, უნდა გავიაზროთ ამ თვისებების გენეტიკური საფუძვლები, ლოკუსების რაოდენობა, ლოკუსების ზეგავლენა თვისებებზე და ლოკუსებს შორის შეჭიდულობის როლი.

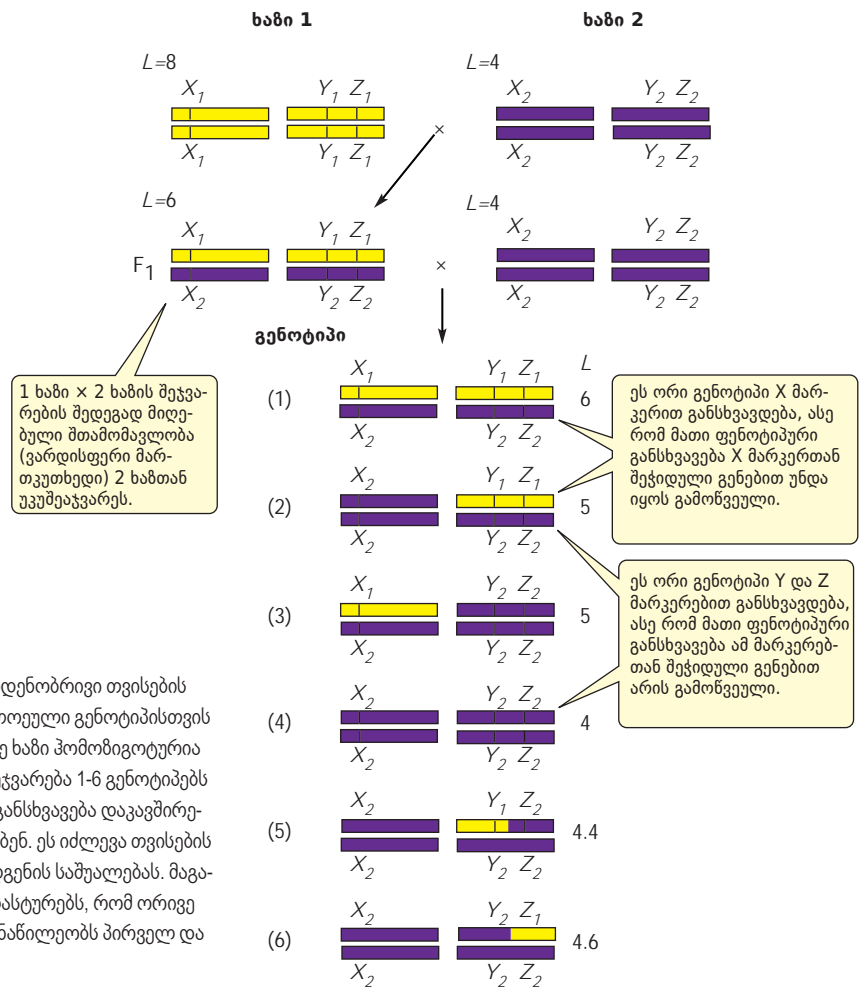
### რამდენად პოლიგენურია პოლიგენური თვისებები?

თვისების ცვალებადობაში მონაწილე ლოკუსების რაოდენობა შეიძლება ამ თვისების განვითარებაში რეალურად მონაწილე ლოკუსების რაოდენობაზე ნაკლები იყოს. თუმცა რეალურად მხოლოდ ცვალებადი ლო-

კუსების აღმოჩენა შესაძლებელი, ხოლო მცირე ფენოტიპური გავლენის მქონე ლოკუსების აღმოჩენა საკმაოდ რთულია. აღმოჩენის მთავარი მეთოდი ფენოტიპური განსხვავებების გენეტიკურ მარკერებთან კავშირს ეფუძნება. მოვიყვანოთ მარტივი ჰიპოთეტური მაგალითი: გამოვიყენოთ ქრომოსომების ორი წყვილის მქონე, ორი სახეობის ბუმის შეჯვარებადი ხაზები. ხაზები განსხვავდება ფრთის სიგრძისა და ყოველი ქრომოსომის ერთ მარკერ ლოკუსზე განსხვავებული ალელების მიხედვით (სურ. 13.5). პირველი ხაზი ჰომოზიგოტურია პირველ და მეორე ქრომოსომაზე განლაგებული  $X_1$  და  $Y_1$  ალელების მიხედვით, ხოლო მეორე ხაზი ჰომოზიგოტურია  $X_2$  და  $Y_2$  ალელების მიხედვით.  $F_1$ -ის და მეორე ხაზის უკუშეჯვარება ( $X_1X_2Y_1Y_2 \times X_2X_2Y_2Y_2$ ) მარკერების ოთხი კომბინაციის მქონე შთამომავლობას გვაძლევს. ზოგიერთი შთამომავალი, მაგალითად  $X_1X_2Y_2Y_2$  და  $X_2X_2Y_2Y_2$ , მხოლოდ პირველი ქრომოსომით განსხვავდება. თუ მათი ფრთის სიგრძე აგრეთვე განსხვავებულია, მაშინ პირველი ქრომოსომა უნდა ატარებდეს *სულ მცირე ერთ ლოკუსს*, რომელიც შეჭიდულია ცვალებადობაში მონაწილე X ლოკუსთან. (შეადარეთ მე-3 და მე-4 ან პირველი და მე-2 გენოტიპები 13.5 სურათზე). თუ Y მარკერით განსხვავებული გენოტიპები, მაგალითად  $X_2X_2Y_1Y_2$  და  $X_2X_2Y_2Y_2$ , განსხვავდებიან ფრთის სიგრძის მიხედვით, მაშინ მეორე ქრომოსომაზე უნდა ატარებდეს ამ თვისებაზე გავლენის მქონე სულ მცირე ერთ გენს. (13.5 სურათზე გამოსახული მე-2 და მე-4 ან პირველი და მე-3 გენოტიპები შეადარეთ).

ახლა დავეშვათ, რომ შეჯვარებად ხაზებს მეორე ქრომოსომაზე მდებარე ორი მარკერი ლოკუსიც (Y და Z) განასხვავებს. ამ შემთხვევაში შთამომავლობა მხოლოდ Y ლოკუსით, ან მხოლოდ Z ლოკუსით განსხვავდება, რაც  $F_2$  მშობელთან შეჯვარებით არის გამოწვეული. თუ მხოლოდ Y მარკერით განსხვავებულ ბუმებს ფრთის განსხვავებული სიგრძე აქვთ და იგივე ხდება Z მარკერით განსხვავებული ბუმების შემთხვევაში, მაშინ ამ გენებით მარკირებული ქრომოსომის ყოველ რეგიონს, ფრთის სიგრძეზე მოქმედი სულ მცირე ერთი გენი უნდა ჰქონდეს. ამ შედეგებიდან გამომდინარეობს, რომ თვისებაზე სულ მცირე სამი ლოკუსი აისახება (13.5 სურათზე მე-4 და მე-5 ან მე-4 და მე-6 გენოტიპები შეადარეთ). შედარება აჩვენებს, რომ ეს რეგიონები გენოტიპზე ზეგავლენით განსხვავდება).

რაც უფრო მეტია ორგანიზმის ყველა ქრომოსომას შორის განაწილებული მარკერის რაოდენობა, მით უფრო მეტია ქრომოსომების შესადარებლად ვარგისი რეგიონების რაოდენობა, და მით უფრო მეტია, თვისებაზე მოქმედი, აღმოჩენას დაქვემდებარებული რეგიონების პოტენციური რაოდენობა (რა თქმა უნდა, ზოგიერთი მარკერი თვისების განსხვავებასთან კავშირში არ არის და თვისებაზე ზეგავლენის მქონე მჭიდროდ შეჭიდულ გენზე ინფორმაციას არ გვაწვდის). გენეტიკოსები ამგვარ კვლევებში ტრადიციულად მარკერებად მორფოლოგიურ მუტაციებს იყენებენ, თუმცა დღეს სულ უფრო ხშირად იყენებენ მოლეკულურ მარკერებს (მაგალითად, პოლიმორფული რესტრიქციის საიტებს ან გადაადგილებად გენეტიკურ ელემენტებს), ვინაიდან კარგად შესწავლილ ორგანიზმებში შესაძლებელია მრავალი ასეთი მარკერის მოძებნა. ამ მეთოდს QTL გენეტიკური დარუება ეწოდება ("QTL" — "Quantitative Trait Locus" ანუ "რაოდენობრივი თვისების ლოკუსი ან ლოკუსები"). QTL ყოველთვის ერთი ლოკუსი არ არის, უფრო ხშირად ეს ქრომოსომის მონაკვეთია, რომელზეც მრავალი გენია განლაგებული. ამ გენებიდან შესასწავლე თვისებაზე შეიძლება ერთი ან ორი გენი მოქმედებდეს. იმისთვის, რომ მრავალი მოლეკულური მარკერის დახმარებით აღმოვაჩინოთ და დავადგინოთ მრავალი პოტენციური ლოკუსი, უნდა შევადაროთ შთამომავლობის ძალიან დიდი რაოდენობა. მონაცემები კი უნდა გავაანა-



**სურ. 13.5.** იმ წესის ილუსტრაცია, რომელიც საფუძვლად უდევს რაოდენობრივი თვისების ცვალებადობაზე მოქმედი ლოკუსების რაოდენობის შეფასებას. თითოეული გენოტიპისთვის ნაჩვენებია თვისების საშუალო მნიშვნელობა (L). პირველი და მეორე ხაზი ჰომოზიგოტურია სამი მარკერი ლოკუსის (X, Y, Z) მიხედვით.  $F_1$ -ის მეორე ხაზთან უკუშეჯვარება 1-6 გენოტიპებს გვაძლევს (და სხვა გენოტიპებს). გენოტიპებს შორის L-ის მიხედვით განსხვავება დაკავშირებულია განსხვავებულ მარკერებთან, რომელთაც გენოტიპები ატარებენ. ეს იძლევა თვისების ცვალებადობაში მონაწილე გენების მინიმალური რაოდენობის დადგენის საშუალებას. მაგალითად, პირველი გენოტიპის მე-2 ან მე-3 გენოტიპთან შედარება ადასტურებს, რომ ორივე ქრომოსომაზე სულ მცირე თითო ლოკუსი უნდა იყოს, რომელიც მონაწილეობს პირველ და მეორე ხაზებს შორის თვისების მიხედვით არსებულ განსხვავებაში.



მკერდის ბუსუსების მიხედვით, მუცლის ბუსუსების მიხედვით გადარჩეული ბუმების მესამე ქრომოსომა.

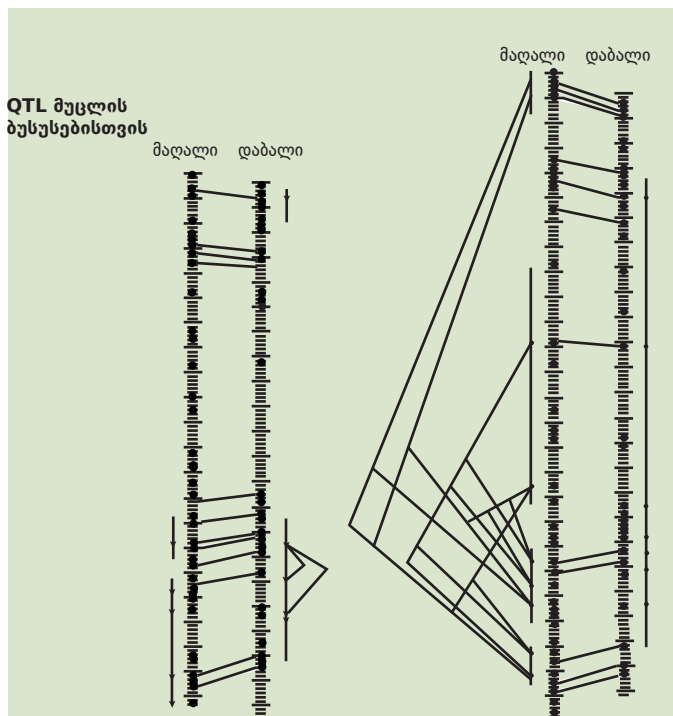
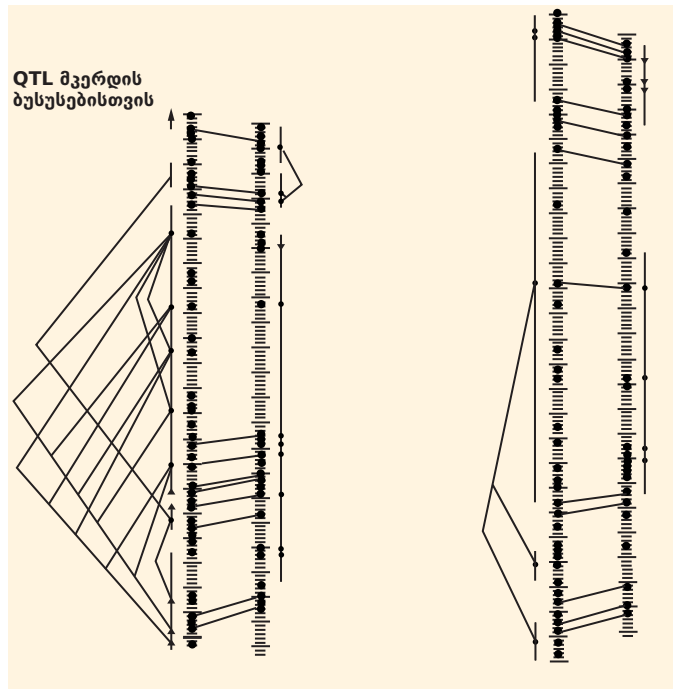
ლომით სპეციალური სტატისტიკური მეთოდების დახმარებით.

ტრუდი მაკკეიმ და მისმა კოლეგებმა *Drosophila melanogaster*-ის ბუსუსების რაოდენობის გენეტიკაზე ინტენსიური კვლევა ჩაატარეს (e.g., Nuzhdin et al. 1999; Dilda and Mackay 2002). მეცნიერები ბუმის მუცელზე და სტერნოპლევრონზე (მკერდის გვერდითი ნაწილი) არსებული ბუსუსების რაოდენობა შეისწავლეს. აღმოჩნდა, რომ ამ ბუსუსებს აქვს მგრძობილობის ფუნქცია და ისინი პერიფერიული ნერვული სისტემის ნაწილს ქმნიან. ლაბორატორიული პოპულაცია დაფუძნდა ბუნებიდან აღებული მრავალი ბუმისგან. ლაბორატორიულ პოპულაციაში ჩატარდა სელექცია ბუსუსების დიდი და მცირე რაოდენობის მიხედვით (Long et al. 1995). მკვლევრებმა მარკერების სახით X და მე-3 ქრომოსომაზე განლაგებული გადატანადი გენეტიკური ელემენტები გამოიყენეს და გაანალიზეს გენეტიკური სხვაობა დიდი და მცირე რაოდენობის ბუსუსების მქონე ხაზებს შორის. მეცნიერებმა 53 QTL აღმოაჩინეს, რომელთაგან 33 მკერდის ნაწილზე ბუსუსების რაოდენობაზე აისახება, 31 მუცლის ბუსუსების რაოდენობაზე მოქმედებს, ხოლო 11 მოქმედებს ორივე თვისებაზე (სურ. 13.6). ზოგიერთ QTL-ის

ალელებს ფართო ეფექტი აქვთ, ისინი ბუმს გარკვეულ ბუსუსებს ამატებენ ან აცილებენ. მაგრამ სხვა მრავალ ალელს მცირე ეფექტი აქვს. მრავალი QTL-ის ალელი ფენოტიპზე ორივეს: როგორც ადიტიურ გავლენას, ასევე ძლიერ ეპისტატიური ურთიერთქმედებას ავლენს. ეს ნიშნავს, რომ ლოკუსების ზოგიერთი წყვილის ერთდროული ეფექტი განსხვავდება მათი ინდივიდუალური ეფექტის ჯამისგან. სქესებს შორის მრავალი QTL-ის ფენოტიპური ეფექტი განსხვავებულია, ხოლო ზოგიერთი QTL-ის გავლენა დამოკიდებულია ბუმების შრდის ტემპერატურაზე (ანუ ასეთი QTL-ები გენოტიპის × გარემოს ურთიერთქმედებას ავლენს, როგორც ეს მე-9 თავში აღვწერთ; იხ. სურ. 9.18).

QTL-ების უმეტესობა ქრომოსომას იმ საიტებზე დადგინდა, სადაც კანდიდატი ლოკუსები იყვნენ განლაგებულნი: — რამდენადაც ადრე ჩატარებული კვლევებიდან ცნობილი, ბუსუსების მორფოლოგიაზე, ან პერიფერიული ნერვული სისტემის განვითარებაზე მოქმედი გენები. ნაჩვენებია, რომ ზოგიერთ ამგვარ ლოკუსზე დნმ-ის თანმიმდევრობების ცვალებადობა ბუსუსების რაოდენობის ცვალებადობასთან კორელირებს და დნმ-ის თანმიმდევრობების მაღალი სიხშირით განსხვავებული ლოკუსების ალელები *Drosophila*-ს ბუნებრივ პოპულაციაში ცალკეედება (Lai et al. 1994). ასეთ ლოკუსებზე არსებული ცვალებადობა მუტაცია-სელექციის ბალანსით გამოწვეული არ არის. ის ან სელექციურად ნეიტრალურია, ან დამაბალანსებელი გადარჩევით არის შენარჩუნებული (მე-12 თავი).

ამ და სხვა კვლევებმა რაოდენობრივი თვისებების შესწავლაში დიდი წვლილი შეიტანა (Mackay 2001; Dilda and Mackay 2002). რაოდენობრივი თვისებების მო-



**სურ. 13.6.** დიაგრამაზე ნაჩვენებია, რომ თვისების ცვალებადობაში ერთ ქრომოსომაზე მდებარე მრავალი ლოკუსი შეიძლება მონაწილეობდეს. ორი თვისების ცვალებადობა ნაწილობრივ საერთო (პლეიტროპიული) და ნაწილობრივ არასაერთო ლოკუსებზე შეიძლება იყოს დამოკიდებული. სურათზე გამოსახულია მე-3 ქრომოსომაზე QTL-ების ადგილმდებარეობა, რომლებიც *Drosophila melanogaster*-ის პოპულაციაში შორის ბუსუსების განსხვავებულ რაოდენობას განაპირობებენ. პოპულაციების სელექცია მკერდის არეზე მდებარე ბუსუსების (მარცხნივ) ან მუცლის არეზე მდებარე ბუსუსების რაოდენობის ცვლილების მიხედვით ხდებოდა. სელექციის ორივე რეჟიმის დროს, სხვადასხვა პოპულაციაში გადარჩეული იყო მეტი („მაღალი“) ან ნაკლები („დაბალი“) ბუსუსების რაოდენობის მიხედვით. ორივე ტიპის ბუსუსები ყველა გადარჩეულ პოპულაციაში გაანალიზეს, ასე რომ მკერდის ბუსუსების (მემოთ) და მუცლის ბუსუსების (ქვემოთ) QTL-ების მდებარეობა ყველა გადარჩეული ხაზისთვის დადგინდა. მედა „მარცხენა“ კიბე აჩვენებს მკერდის ბუსუსების ცვლილებების მიხედვით გადარჩეულ პოპულაციაში, მკერდის ბუსუსების QTL-ების ადგილს ქრომოსომაზე. ხოლო ქვედა მარცხენა „კიბე“ აჩვენებს იგივე პოპულაციაში მუცლის ბუსუსების QTL-ების ადგილს. შავი წრეები გადაადგილებადი გენეტიკური ელემენტებია, რომლებსაც გენეტიკურ მარკერებად იყენებდნენ. ქრომოსომებს შორის არსებული ხაზები აერთებს როგორც „მაღალი“, ასევე „დაბალი“ პოპულაციებში ნაწილს მარკერებს. თითოეული QTL-ის ადგილი წრით ან სამკუთხედით არის აღნიშნული, ხოლო წვრილი ხაზი აჩვენებს ინტერვალს, რომლის ფარგლებში აქტუალური გენი შეიძლება მდებარეობდეს. დახრილი ხაზები აერთიანებს ბუსუსების რაოდენობაზე არაადიტიური ზეგავლენის მქონე QTL-ებს. ზოგიერთი QTL ქვედა და მედა დიაგრამაზე მსგავსია, ანუ ისინი ორივე სახეობის ბუსუსების რაოდენობაზე აისახება (From Dilda and Mackay 2002).

დელებში ზოგადად დაშვებულია, რომ თვისების ცვალებადობა მრავალი ლოკუსით არის გამოწვეული და ყოველი ლოკუსის ალელებს მცირე გავლენა აქვს. თუმცა ცვალებადობის რაღაც ნაწილი ძლიერი ზეგავლენის მქონე ლოკუსებით შეიძლება იყოს განპირობებული. სტატისტიკურ მოდელებში ითვლება, რომ ცვალებადობა ფუნქციონალურად ურთიერთშეცვლადი ლოკუსების ადიტიურად მოქმედი ალელების ჯამია. ბუსუსების რაოდენობის ცვალებადობა დამოკიდებულია ლოკუსებზე, რომლებიც ურთიერთშეცვლადი არ არის: მათ განვითარებაში სხვადასხვა როლი აქვს, და ისინი ურთიერთქმედებენ ფენოტიპის წარმოქმნის დროს. მოდელები, რომლებიც ითვალისწინებენ გენების ასეთ რთულ ურთიერთქმედებას (რაც ამ დარგში მოღვაწე მეცნიერებისთვის ასევე მნიშვნელოვანია), ამ წიგნის ინტერესების სფეროს ცილდება.

## გენების არანონასწორული შეჭიდულობა

როცა ორი ლოკუსის ალელებს ერთმანეთთან შემთხვევითი კავშირი აქვს, ამბობენ, რომ ისინი წონასწორული შეჭიდულობის მდგომარეობაში არიან, ხოლო თუ ალელების კავშირი კანონზომიერია, მაშინ არანონასწორულ შეჭიდულობას ვიღებთ (იხ. მე-9 თავი).

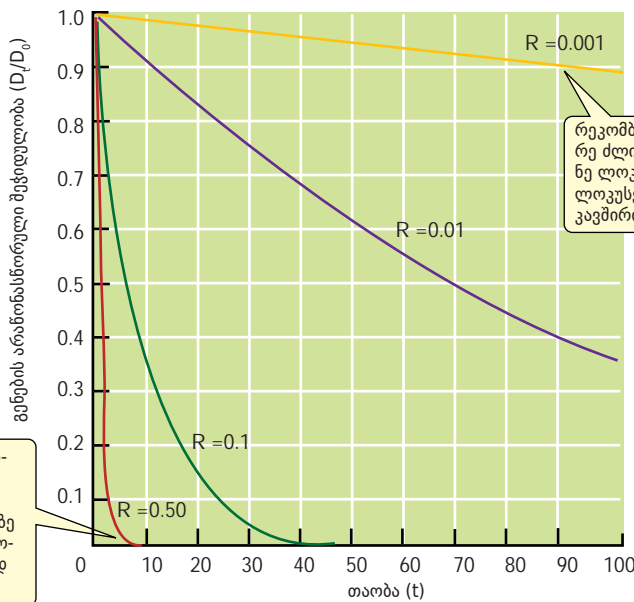
მრავალი თვალსაზრისით ეს ცნებები ძალიან მნიშვნელოვანია. ყველაზე უკეთ მათი აღქმა შეიძლება პოპულაციაში ყველა წარმოქმნილი გამეტას ალელებს შორის სიხშირეების სხვადასხვა კომბინაციის გააზრებით. დავუშვათ,  $A_1$  და  $A_2$  ალელების სიხშირეებია შესაბამისად  $p_A$  და  $q_A$ , ხოლო  $B_1$  და  $B_2$  ალელების სიხშირეებია  $p_B$  და  $q_B$ . ამ შემთხვევაში ოთხი ტიპის გამეტა ( $A_1B_1$ ,  $A_1B_2$ ,  $A_2B_1$ ,  $A_2B_2$ ) გვაქვს. მათი სიხშირეები შეიძლება  $g_{11}$ ,  $g_{12}$ ,  $g_{21}$  და  $g_{22}$  სიმბოლოებით აღვნიშნოთ. თუ ორი  $A$  და  $B$  ლოკუსებზე მდებარე ალელებს შემთხვევითი კავშირი აქვს, მაშინ ნებისმიერი ტიპის გამეტას სიხშირე უბრალოდ ალელის სიხშირეების ნამრავლი იქნება (მაგალითად,  $A_1B_2$  გამეტების მოსალოდნელი სიხშირეა  $g_{12}=p_Aq_B$ ). ასეთი წონასწორული შეჭიდულობის დროს, ლოკუსები შეიძლება მჭიდროდ შეჭიდულები იყვნენ, მაგრამ ალბათობა, რომ  $A_1$  ალელის ასლს იგივე ქრომოსომაზე უახლოესი მეზობელი  $B_1$  იქნება  $p_B$  არის, ანუ დიდ პოპულაციაში  $B_1$  ალელის სიხშირე.

თუ ლოკუსებს შორის არანონასწორული შეჭიდულობაა, მაშინ გამეტას სიხშირეები მოსალოდნელი მნიშვნელობებიდან გადახრილია; მათი პროგნოზირება ალელის სიხშირეების მეშვეობით შეუძლებელია, ამ შემთხვევაში საჭიროა მათი პირდაპირი გაზომვა. არანონასწორული შეჭიდულობის კოეფიციენტი შეიძლება გამოვთვალოთ, როგორც:  $D=(g_{11} \times g_{22}) - (g_{12} \times g_{21})$ . თუ  $D>0$ , მაშინ  $A_1B_1$  და  $A_2B_2$  გამეტები და მათი გავრთიანების შედეგად შექმნილი გენოტიპები (მაგალითად,  $A_1A_1B_1B_1$ ) მოსალოდნელზე ხშირი იქნება.

თუ კონკრეტულ თვისებაზე ორივე ლოკუსი ადიტიურად აისახება და  $A_1A_1B_1B_1$  და  $A_2A_2B_2B_2$  გენოტიპების ფენოტიპები უკიდურესია (ანუ ყველაზე დიდი და ყველაზე მცირე ზომის), მაშინ არანონასწორული შეჭიდულობა უკიდურესი ფენოტიპების სიხშირეს ზრდის და ამიტომ დადებითი, არანონასწორული შეჭიდულობა ფენოტიპურ (და გენეტიკურ) ვარიანსას ზრდის. თუ  $D<0$ , მაშინ ეს გენოტიპები მოსალოდნელზე ნაკლებად ხშირია და ფენოტიპური ვარიანსაც კლებულობს. რეკომბინაცია სიხშირეებს წონასწორული შეჭიდულობისკენ უბიძგებს და ცვალებადობას ზრდის ან ამცირებს, რაც დამოკიდებულია  $D$ -ს დადებითობაზე ან უარყოფითობაზე. თუ ორი ლოკუსი სხვადასხვა თვისებებზე მოქმედებს, მაშინ მათ შორის დადებითი კავშირი ( $D>0$ ) ორ თვისებას შორის დამოკიდებულებას წარმოქმნის.

თაობათა ცვლის შემდეგ ორმავე პეტრომიკოტებში არანონასწორული შეჭიდულობის დონე რეკომბინაციის შედეგად მცირდება (სურ. 13.7; იხ. აგრეთვე სურ. 9.15) ისეთი სიხშირით, რომელიც ლოკუსებს შორის რეკომბინაციის სიხშირის პროპორციულია. მაშინ რატომ არსებობს არანონასწორული შეჭიდულობის მქონე ორი ლოკუსი ან გენის ორი საიტი? ამ შეკითხვას რამდენიმე შესაძლო პასუხი აქვს:

1. კანონზომიერმა დაწყვილებამ შეიძლება არანონასწორული შეჭიდულობა შეინარჩუნოს. უკიდურეს შემთხვევაში არანონასწორული შეჭიდულობის მქონე ორგანიზმების ნიმუში შეიძლება შეიცავდეს ორ რეპროდუქციულად იზოლირებულ სახეობას;
2. როცა ახალი მუტაცია ჩნდება, ალელის ერთი ასლი აუცილებლად იქნება დაკავშირებული ქრომოსომას სხვა ლოკუსებზე განლაგებულ სპეციფიკურ ალელთან. აქედან გამომდინარე ის ამ ალელებთან არანონასწორულ შეჭიდულობაში იქნება. მომდევნო თაობებში მუტაციების ასლები კავშირს იქამდე შეინარჩუნებენ, სანამ მას რეკომბინაცია არ განწყვიტავს;
3. ალელების სიხშირეების მქონე ორი სხვადასხვა პოპულაციის შეერთების შედეგად შეიძლება ახალი პოპულაცია შეიქმნას, რომელშიც არანონასწორული შეჭიდულობა ჯერ არ მოიშალა;
4. რეკომბინაცია შეიძლება ძალიან დაბალი იყოს ან საერთოდ არ არსებობდეს. ასეთი შედეგი აქვს ქრომოსომის ინვერსიებს და პართენოგენეზს (უსქესო გამრავლებას);
5. არანონასწორული შეჭიდულობა გენეტიკური დრეიფით შეიძლება იყოს გამოწვეული. თუ რეკომბინაციის სიხშირე ძალიან დაბალია, მემოთ მოყვანილ მაგალითში გამეტას ოთხივე სახეობა ერთ ლოკუსზე მდებარე ოთხი ალელის სახით შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ. ერთ-ერთი „ალელი“ შემთხვევით მაღალი სიხშირესკენ შეიძლება გადაიხაროს, რაც ამ კომბინაციის უპირატესობას განაპირობებს;



როდესაც  $R=0,5$ , ლოკუსებს შორის შეჭიდულობა არ არის და სხვადასხვა ლოკუსებზე მდებარე ალელებს შორის კავშირი სწრაფად უახლოვდება ნულს.

რეკომბინაციის დაბალი სიხშირე ძლიერი შეჭიდულობის მქონე ლოკუსებს ახასიათებს. ასეთ ლოკუსებზე მდებარე ალელების კავშირი ნელა მცირდება.

სურ. 13.7. რეკომბინაციის სხვადასხვა სიხშირის (R) მქონე ლოკუსების წყვილებისთვის დროის განმავლობაში არაონასწორული შეჭიდულობის (D) შემცირების შეფარდება მის საწყის მნიშვნელობასთან ( $D_0$ ).  $R=0,5$  როდესაც ლოკუსები არ არის შეჭიდული. (After Hartl and Clark 1989.)

6. თუ ორი ან მეტი გენის კომბინაცია უფრო წარმატებულია, ვიდრე რეკომბინანტი გენოტიპები, ბუნებრივმა გადარჩევამ შეიძლება არაონასწორული შეჭიდულობა გამოიწვიოს.

**რაოდენობრივი თვისებების ეპოლუცია**

**ბენეტიკური ვა-**

**რიანსა ზუნაზრივ პოპულაციებში**

სხვადასხვა სახეობების უმეტეს თვისებებში არსებობს მემკვიდრეობითი ცვალებადობა (Lynch and Walsh 1998). ყველა თვისება ერთნაირად ცვალებადი არ არის. მაგალითად, წარმატებასთან მჭიდროდ დაკავშირებულ თვისებებს (მაგალითად ნაყოფიერებას) ნაკლები მემკვიდრეობითობა ახასიათებს, ვიდრე წარმატებაზე ნაკლები გავლენის მქონე თვისებებს (Mousseau and Roff 1987). წარმატების კომპონენტების დაბალი  $h^2$  მნიშვნელობა განპირობებულია ვარიანსას სხვა კომპონენტების უფრო მაღალი მნიშვნელობით, განსაკუთრებით  $V_E$ -სი, თუ ის  $h^2_N = V_A/V_P$  გამოსახულების მნიშვნელოვანი შედის. წარმატების კომპონენტების ადიტიური გენეტიკური ვარიანსა ( $V_A$ ) შესაძლებელია იმიტომ მეტია მორფოლოგიური და სხვა თვისებების ვარიანსაზე, რომ მრავალი ფიზიოლოგიური და მორფოლოგიური თვისება წარმატებაზე გავლენას ახდენს (Houle et al. 1996).

ზოგიერთ შემთხვევაში თვისებები საერთოდ არ არის გენეტიკურად ცვალებადი. გენეტიკური ცვალებადობის სიმცირე ამ შემთხვევაში შეიძლება გენეტიკურ შემლუღვაზე იყოს დამოკიდებული, რომელიც მოქმედებს ევოლუციის მიმართულებაზე (მაგალითად, მწერი მცენარეების ზოგიერთ სახეობას უფრო მეტად ეგუება, ვიდრე სხვებს), ან ადაპტაციას მთლიანად ეწინააღმდეგება. მაგალითად, მალარეობის სიახლოვეს, სადაც ნიადაგში სპილენძის ან თუთიის კონცენტრაცია მაღალია, ბალახის რამდენიმე სახეობა მომწამვლელ ლითონებს შეეგუა (იხ. სურ. 13.2), თუმცა სახეობების უმეტესობამ ეს ვერ შეძლო. მეცნიერებმა ნორმალურ ნიადაგზე გამრავლი სახეობების მცენარეების პოპულაციები სპილენძისადმი მდგრადობაზე შეამოწმეს. ამისთვის მცენარეების თესლი სპილენძით გაჯერებულ ნიადაგში დარგეს. იმ სახეობებმა, რომლებმაც სხვა ტერიტორიებზე ლითონისადმი შეგუებულობა განავითარეს, მცირე რაოდენობის ტოლერანტული ყლორტები წარმოქმნა, ხოლო სახეობებმა, რომლებმაც სხვა ადგილებში შეგუებული პოპულაციები არ შექმნეს, შეგუებული ყლორტები არ წარმოიქმნა (Macnair 1981; Bradshaw 1991). როგორც ჩანს ამ სახეობებში იშვიათია ან საერთოდ არ არის გენეტიკური ცვალებადობა, რომლის მოქმედების შედეგად შესაძლებელია ამ სახეობებში სპილენძისადმი მდგრადობის წარმოქმნა.

**პასუხი სელექციასა**

რაოდენობრივ z თვისებაზე სელექციის გავლენის უმარტივეს მოდელში (მაგალითად, გირთავების კულის სიგრძე) ვუშვებთ, რომ z-ის სიხშირე პოპულაციაში ნორმალურად არის განაწილებული (ნორმალური განაწილება მოსალოდნელია, როდესაც თვისებაზე მცირე ზეგავლენის მქონე მრავალი ლოკუსის თავისუფალი რეკომბინაცია ხდება). დავუშვათ, გრძელი კულების სელექცია საშუალომე მეთი სიგრძის მქონე ექსპერიმენტული პოპულაციის გირთავების შეჯვარებით მიმდინარეობს. სელექციის ასეთ ფორმას **გამორიცხვითი სელექცია** ეწოდება. შერჩეული მშობლების კულის საშუალო სიგრძე პოპულაციის კულის საშუალო სიგრძისგან ( $\bar{Z}$ ) S სიდიდით განსხვავდება, რომელსაც **სელექციის დიფერენციალი** ეწოდება (სურ. 13.8ა). შერჩეული მშობლების შთამომავლობის კულის საშუალო სიგრძე ( $\bar{Z}$ ) წინაპარი თაობის კულის საშუალო სიგრძისგან ( $\bar{Z}$ ) R სიდიდით განსხვავდება და ამ სიდიდეს **სელექციამე პასუხი** ეწოდება (სურ. 13.8ა, მარჯვენა გრაფიკი). R-ის მნიშვნელობა თვისების მემკვიდრეობითობის (შეადარეთ 13.8 სურათის ა და ბ გრაფიკები) და სელექციის დიფერენციალის S –ის პროპორციულია\* (შეადარეთ 13.8 სურათის ა და გ გრაფიკები). შთამომავლობის საშუალო ფენოტიპის ცვლილება R, რომელიც დამოკიდებულია მშობლების სელექციამე S, შეიძლება რეგრესიის ხაზიდან პირდა-

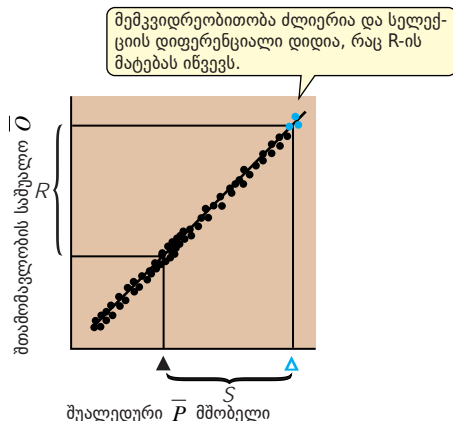
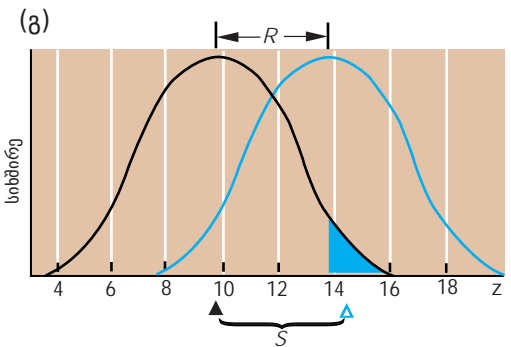
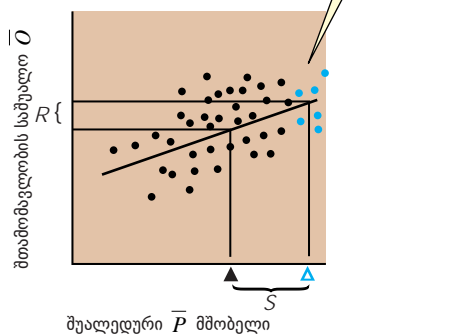
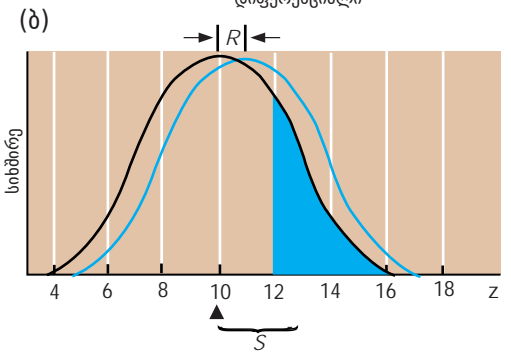
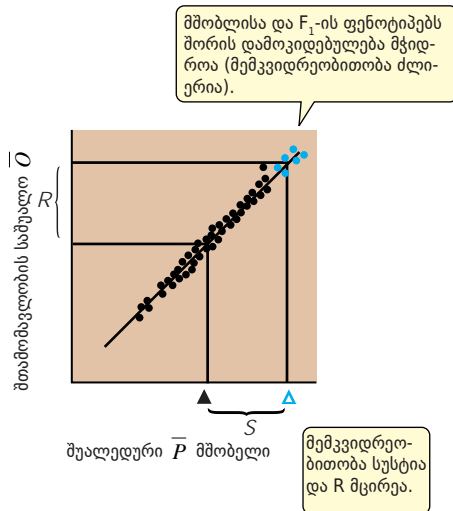
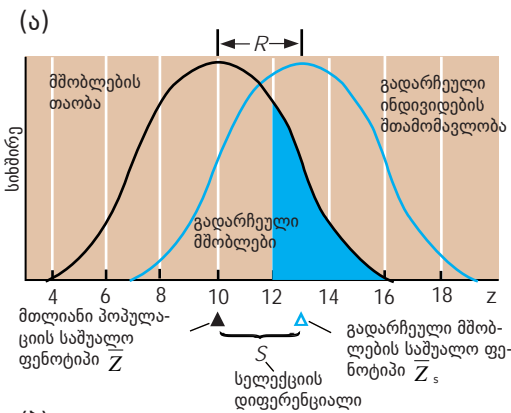


პირ გამოითვალოს:

$$R = h^2_N S$$

ამ განტოლების გარდაქმნა  $h^2_N = R/S$  გვაძლევს. თუ შესაძლებელია S-ის (ის არის ექსპერიმენტატორის კონტროლის ქვეშ) და R-ის გამოზოგვა, მემკვიდრეობითობა სელექციის ექსპერიმენტის შედეგად პირდაპირ შეიძლება გამოითვალოს.  $h^2_N$ -ის ამგვარად გამოთვლილ მნიშვნელობას რეალიზებული მემკვიდრეობითობა ეწოდება. სწორედ ამ გზით გამოთვალეს დობჟანსკიმ და სპასკიმ *Drosophila pseudoobscura*-ს ფოტოტაქსისი და 0,09 მიიღეს (იხ. სურ. 9.21).

თუ სელექცია გრძელდება, ის იმ ალელების სიხშირეებს მრდის, რომლებიც წარმოქმნიან ოპტიმალურ მნიშვნელობასთან მიახლოებულ ფენოტიპებს. როცა ეს სიხშირეები იზრდება, მრავალლოკუსიანი გენოტიპების, რომლებიც ძალიან იშვიათად გვხვდებოდნენ პოპულაციაში (ალელების კომბინაციები სხვადასხვა ლოკუსებზე), რაოდენობა იზრდება. ასე, რომ პოპულაციაში ახალი ფენოტიპები ჩნდება. მაშასადამე, პოლიგენური თვისების საშუალო მნიშვნელობა მიმართული სელექციის მიმდინარეობის დროს ცვალებადობის საწყის არეალს სცილდება მაშინაც, როცა დამატებითი მუტაციები არ წარმოიქმნება.



**სურ. 13.8.** რაოდენობრივი თვისების რეაქცია დამოკიდებულია სელექციაზე, ვისების მემკვიდრეობითობაზე და სელექციის დიფერენციალზე. (ა) შავი მრუდი ნორმალურად განაწილებულ z თვისებას ასახავს, რომლის საწყისი საშუალო მნიშვნელობაა 10. გამოირიცხვითი სელექციის შედეგად მრავლდებიან  $z > 12$  თვისების მქონე ინდივიდები. მარჯვნივ გამოსახული გრაფიკი შერჩეული მშობლების წყვილების საშუალო ფენოტიპსა ( $\bar{P}$ ) და მათი შთამომავლობის საშუალო ფენოტიპს ( $\bar{O}$ ) შორის ძლიერ დამოკიდებულებას ასახავს, რაც ძლიერ მემკვიდრეობითობაზე მიანიშნებს. ლურჯი წრეები შერჩეული მშობლები და შთამომავლობაა, ხოლო შავი წრეები პოპულაციის დანარჩენი ნაწილია. მემკვიდრეობითობა ძლიერია, ამიტომ სელექციის S დიფერენციალი სელექციაზე ძლიერ რეაქციას (R) იწვევს. ლურჯი მრუდი აჩვენებს შემდგომ თაობაში z-ის განაწილებას, რომლის საშუალო მნიშვნელობა წინაპარი პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობიდან მარჯვნივ, R ერთეულით, არის დაცილებული. (ბ) პირობები იგივეა, ოღონდ მშობლების და შთამომავლების ფენოტიპებს შორის ვაგშირი უფრო ცვალებადია და მარჯვნივ გამოსახული გრაფიკის დახრილობა ნაკლებია. ანუ მემკვიდრეობითობა უფრო სუსტია. სელექციის S დიფერენციალი ნაკლებ რეაქციას (R) იწვევს. შთამომავლობის განაწილების სიხშირე (ლურჯი მრუდი) ოღონდ მარჯვნივ არის გადახრილი. (გ) ამ შემთხვევაში მემკვიდრეობითობა ძალიან ძლიერია, მაგრამ შერჩეული მშობლების მნიშვნელობებია  $z > 14$ . აქედან გამომდინარე, სელექციის S დიფერენციალი უფრო ფართოა და სელექციაზე პასუხი (R) უფრო ძლიერია.

თუ სხვადასხვა ლოკუსებზე მდებარე ალელები ფენოტიპზე განსხვავებულად მოქმედებს, მაშინ უდიდესი გავლენის მქონე ალელები პირველები დაფიქსირდება (Orr 1998). როცა არ არის სხვა რთული ფაქტორების მოქმედება, ხანგრძლივი მიმართული სელექცია ყველა ფავორიტ ალელს დააფიქსირებს და გენეტიკურ ცვალებადობას გამორიცხავს. სელექციაზე შემდგომი პასუხისთვის ახალი ცვალებადობაა საჭირო, რისთვისაც აუცილებელია მუტაცია. მრავალი თვისების  $V_m$  მუტაციური ვარიანსა ანუ მუტაციის შედეგად ახალი ადიტიური გენეტიკური ვარიანსას დამატება თაობის განმავლობაში  $10^{-3} \times V_e$  ხარისხით მერყეობს. ეს გარემოს ვარიანსას დაახლოებით ერთი მეათასედია. მაშასადამე, სრულად ჰომოზიგოტური პოპულაცია მუტაციის შედეგად ადიტიურად მემკვიდრეობითი თვისების  $V_A/(V_A+V_E)=h^2=0,5$  მნიშვნელობას დაახლოებით 1000 თაობის განმავლობაში იძენს. (თუ მრავალ ამგვარ მუტაციას საზიანო პლევროპიული ზეგავლენა აქვს და საერთო სელექციური ზიანი ახასიათებს, „გამოყენებადი“ მუტაციური ვარიანსა შეიძლება ბევრად ნაკლები იყოს (Hansen and Houle 2004.)

### რეაქციები ხელოვნურ გადაჩვენებაზე (სელექციაზე)

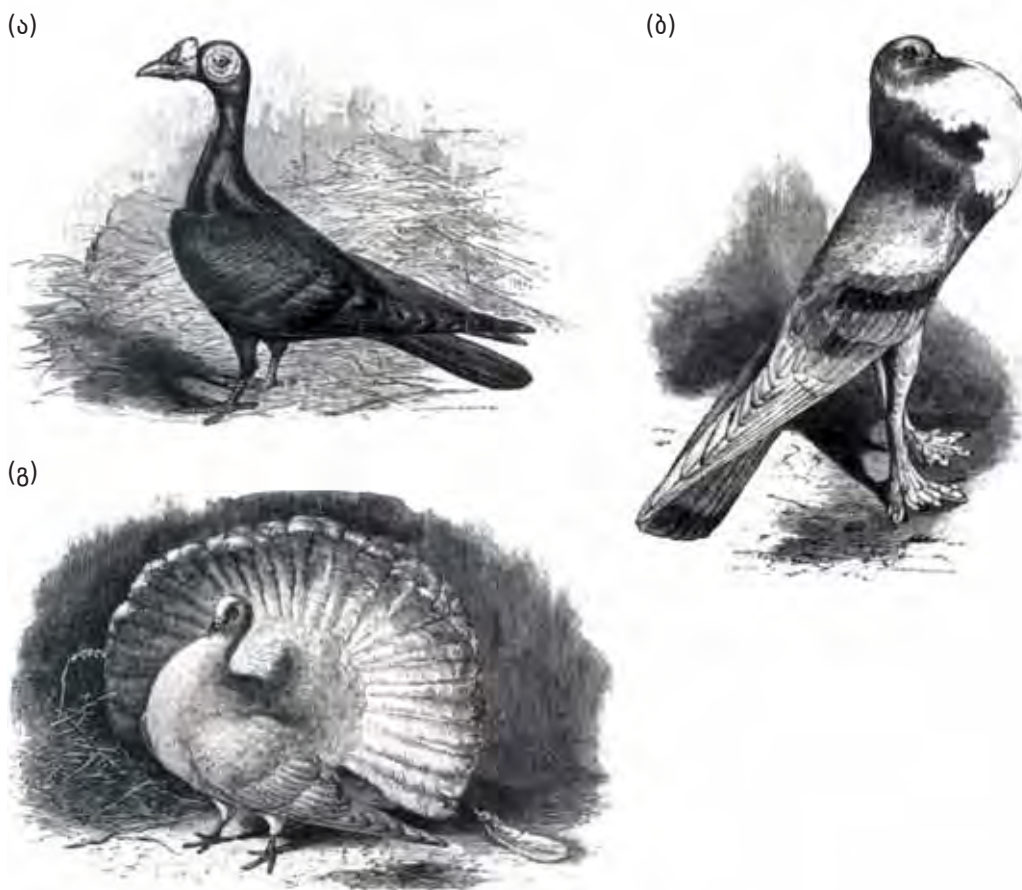
ისინი, ვინც ცხოველებსა და მცენარეებს ამრავლებენ, ხელოვნურ გადარჩევას შინაური სახეობების მათთვის სასურველი მიმართულებით შეცვლისთვის იყენებენ (სურ. 13.9). დარღინი „სახეობათა წარმოშობას“ ამგვარი ცვლილებების ანალიზით იწყებს. ევოლუციურმა ბიოლოგებმა კი ხელოვნური გადარჩევით განპირობებული ევოლუციიდან მრავალი სასარგებლო დასკვნა გამოიტანეს. ხელოვნური გადარჩევა ბუნებრივი გადარჩევისგან განსხვავდება, ვინაიდან ექსპერიმენტატორი ყურადღებას ერთ თვისებაზე ამახვილებს, და არა ორგანიზმის ჯამურ წარმატებაზე. მიუხედავად ამისა, ბუნებრივი გადარჩევა ხშირად ხელოვნური გადარჩევის ანალოგიურად მოქმედებს.

რამდენიმე თაობაში ვლინდება ხელოვნურ გადარჩევაზე საპასუხო რეაქცია. ის ახლოს დგას ნათესავებს შორის კორელაციაზე დაფუძნებულ მემკვიდრეობითობის მნიშვნელობების პროგნოზთან. ამ მემკვიდრეობითობის შემთხვევაში, ხელოვნური გადარჩევის მრავალი თაობის შემდეგ, თვისების ცვლილების პროგნოზი იშვიათად ზუსტია, რადგან: იცვლება გენების არანონასწორული შეჭიდულობა და გენეტიკური ვარიანსა, მუტაციის შედეგად ახალი გენეტიკური ცვალებადობა ჩნდება, და ბუნებრივი გადარჩევა ხშირად ხელოვნური გადარჩევის საპირისპიროდ მოქმედებს (Hill and Caballero 1992). იგივე დასკვნები გააკეთა ბ.კ. იომ. მან *Drosophila melanogaster*-ის ერთი ლაბორატორიული პოპულაციიდან მიღებულ გენეალოგიურ შტოებში მუცლის ბუსუსების რაოდენობის გაზრდის სელექცია ჩაატარა. იო 86 თაობის განმავლობაში 250 ბუმის მუცლის ბუსუსების რაოდენობას ითვლიდა. შემდეგ თაობას ის თითოეული სქესის 50 ბუმის შეჯვარებით იღებდა. ამ ბუმებს სხვებთან შედარებით მეტი ბუსუსი ჰქონდათ. საბაზისო პოპულაციის (რომლიდანაც სელექციური ხაზები იყო აღებული) მდებარეობა ბუსუსების საშუალო რაოდენობა 9,35 იყო. მდებარეობის 99%-ზე მეტს 14 ბუსუსზე ნაკლები ჰქონდა (ანუ სამი სტანდარტული გადახრა საშუალოდან). 86 თაობის შემდეგ გამოიყვანილ ექსპერიმენტულ პოპულაციებში ბუსუსების საშუალო რაოდენობა 35-45-მდე გაიზარდა (სურ. 13.10). მაშასადამე, ზრდა 316%, ანუ 12-დან 19-მდე, ფენოტიპური სტანდარტული გადახრა იყო, რაც ცვალებადობის საწყის არეალს ბევრად აღემატებოდა. მცირე დროში სელექციამ უზარმაზარი ევოლუციური ცვლილება მოახდინა. ცვლილების სიჩქარე გაცილებით მაღალი იყო, ვიდრე ნამარხებიდან ცნობილი ცვლილებების.

ასეთი პროგრესი მუდმივი არ იყო. ზოგიერთი ექსპერიმენტული პოპულაცია გარკვეული პერიოდის განმავლობაში საერთოდ არ იცვლებოდა. უცვლელობის პერიოდებს ბუსუსების რაოდენობის სწრაფი ზრდის ეპიზოდები მოჰყვებოდა. სელექციაზე რეაქციის არარეგულარული ხასიათი საკმაოდ დიდი გავლენის მქონე ახალი მუტაციების გაჩენით და ფიქსირებით არის გამოწვეული (Mackay et al. 1994). რამდენიმე პოპულაციამ საბოლოო ჯამში რეაქცია საერთოდ შეწყვიტა: მათ სელექციის პლატოს მიაღწიეს. სელექციაზე რეაქციის შეწყვეტის მიზეზი გენეტიკური ცვალებადობის დაკარგვა არ იყო, რადგან როდესაც იომ 86 თაობის შემდეგ სელექცია შეწყვიტა (“□†—“□”), ბუსუსების საშუალო რაოდენობა კვლავ შემცირდა, რამაც გენეტიკური ცვალებადობის არსებობა დადასტურდა.

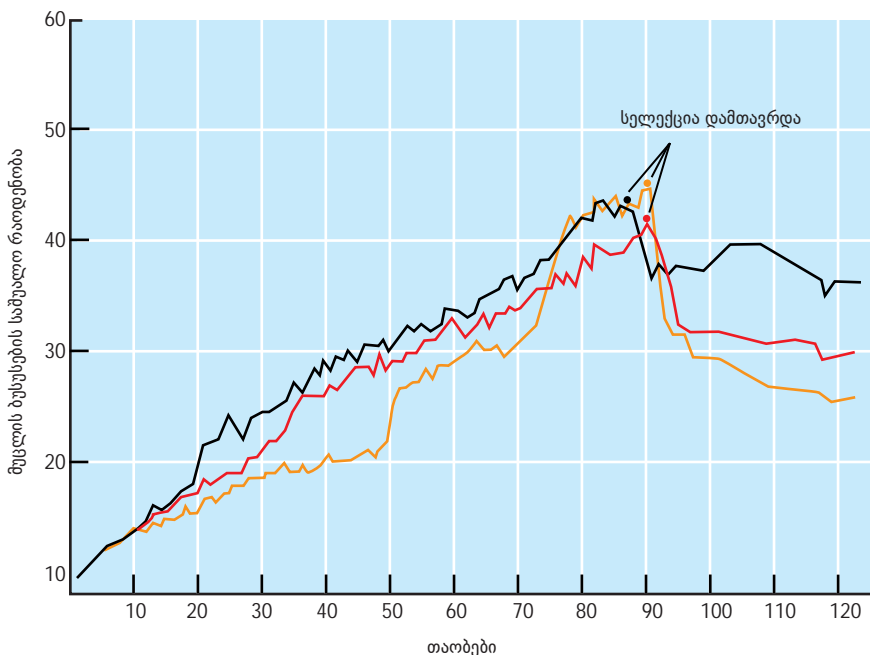
სელექციის პლატოს მიღწევა და დასვენების პერიოდის შემდეგ პლატოდან ჩამოსვლა, ხშირად გვხვდება ექსპერიმენტებში. ასეთი სტრუქტურა ხელოვნურ გადარჩევასთან დაპირისპირებული ბუნებრივი გადარჩევით არის განპირობებული და სელექციური თვისების უკიდურესი მნიშვნელობების ნაკლები წარმატებით. წარმატების ცვლილება საზიანო ალელების მოგზაურობით (არანონასწორული შეჭიდულობა) და პლევროპიით არის გამოწვეული. მაგალითად, იომ აღმოაჩინა, რომ სელექციურ პოპულაციებში გაიზარდა მომაკვდინებელი ალელების სიხშირე, ვინაიდან ისინი ბუსუსების რაოდენობის გამზრდელ ალელებთან მჭიდროდ იყვნენ დაკავშირებულნი. სხვა მკვლევრებმა დაამტკიცეს, რომ ბუსუსების რაოდენობაზე გავლენის მქონე ზოგიერთ ალელს სიცოცხლისუნარიანობის შემამცირებელი პლევროპიული ზეგავლენა აქვს (Kearsey and Barnes 1970; Mackey et al. 1992).

რამდენიმე მკვლევარმა დაადგინა, რომ ხელოვნურად გადარჩეული თვისებები უფრო სწრაფად დიდი ზომის პოპულაციებში იცვლება (e.g., Weber and Diggins 1990; Lopez and Lopez-Fanjul 1993). ამის მიზეზი დიდ პოპულაციაში მუტაციების მიერ მეტი გენეტიკური ცვალებადობის შემოტანაა. დიდი ზომის პოპულაციები გენეტიკური დრეიფის შედეგად ცვალებადობას უფრო ნელა კარგავენ. გარდა ამისა, გადარჩევა დიდ პოპულა-



**სურ. 13.9.** ხელოვნური გადარჩევის შედეგები. მოშინაურებელი მტრედები ველური მტრედებისგან სელექციური შეჯვარების შედეგად წარმოიშვნენ. თითოეული შთამომავალი ველური წინაპრისგან თავისი თვისებებით განსხვავდება. (ა) ინგლისურ ფოსტის მტრედს გრძელი ნისკარტი და თვალის გარშემო დიდი ზომის უბუმბულო რეგიონი აქვს. (ბ) ინგლისურ ჩინახვიან მტრედს გაბერილი საყლაპავი, გამართული პოზა, წაგრძელებული სხეული და კიდურები, და კიდურების ბუმბულიანი თითები აქვს. (გ) მარაოსებრი კუდის მქონე მტრედს კუდში 32 და მეტი ბუმბული აქვს. აღსანიშნავია ეს სახეობა იმით, რომ მტრედის ოჯახის ყველა სახეობას (და ფრინველების ოჯახების უმეტეს სახეობას) კულზე ჩვეულებრივ 12 ბუმბული აქვს. გრავიურები მოყვანილია დარვინის წიგნიდან „ცხოველების და მცენარეების ცვალებადობა მოშინაურების შედეგი“ (1868). დარვინი მტრედებს თვითონ აჯვარებდა და ამ შეჯვარების შედეგად მიღებულ ინფორმაციას ევოლუციის დამადასტურებელ არგუმენტებად იყენებდა.

ცივებში უფრო ეფექტურია (მე-12 თავიდან გაიხსენეთ, რომ ალელის სიხშირის ცვლილებაზე გადარჩევის ან გენეტიკური დრეიფის მეტი გავლენა დამოკიდებულია გადარჩევის კოეფიციენტსა და პოპულაციის ზომას შორის კავშირზე).



**სურ. 13.10.** რეაქცია *Drosophila melanogaster*-ის სამ ლაბორატორიულ პოპულაციაში მუცლის ბუსუსების მზარდ რაოდენობაზე ჩატარებულ ხელოვნურ გადარჩევაზე. დაახლოებით 86 თაობის შემდეგ თვისების საშუალო მნიშვნელობები მკვეთრად გაიზარდა. სელექციის შეწყვეტის დრო ფერადი წრეებით არის აღნიშნული. ამის შემდეგ ბუსუსების რაოდენობა მცირდება, ანუ ნაკლები ბუსუსების მქონე გენოტიპების წარმატება მეტია (After Yoo 1980.)



### გადარჩევა ბუნებრივ პოპულაციებში

#### რაოდენობრივ თვისებებზე მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევის გაზომვა

ბუნებრივი პოპულაციების კვლევისას გამოიყენება რამდენიმე საზომი. ამ საზომებით რაოდენობრივ თვისებებზე მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევის სიძლიერეს ზომავენ. გადარჩევის უმარტივესი ინდექსების გამოყენება იმ შემთხვევაშია შესაძლებელი, თუ თვისების საშუალო მნიშვნელობა ( $\bar{Z}$ ) და ვარიანსა ( $V$ ) ერთი თაობის ფარგლებში გადარჩევამდე ( $\bar{Z}_b, V_b$ ) და გადარჩევის შემდეგ ( $\bar{Z}_a, V_a$ ) იზომება (მაგალითად, ასეთი გამოკვლევი ჯერ ახალგაზრდებში, ხოლო შემდეგ ზრდასრულ ასაკამდე მიღწეულ და გამრავლებულ ინდივიდებში მიმდინარეობს). თუ გადარჩევა მიმართულია, **გადარჩევის ინტენსიობის** ინდექსი იქნება:

$$i = \frac{\bar{Z}_a - \bar{Z}_b}{\sqrt{V_p}}$$

სადაც  $V_p$  არის ფენოტიპური ვარიანსა.

თუ გადარჩევა მასტაბილიზირებული ან მადივერსიფიცირებულია, ფენოტიპური ვარიანსას ერთი თაობის განმავლობაში მომხდარი ცვლილება ვარიანსაზე მოქმედი გადარჩევის ინტენსიობის საზომია:

$$j = \frac{V_a - V_b}{V_b}$$

(Endler 1986). ინდექსი უარყოფითია, როცა გადარჩევა მასტაბილიზირებულია, ხოლო დადებითია, როცა გადარჩევა მადივერსიფიცირებულია.

გადარჩევის კიდევ ერთი საზომი **გადარჩევის გრადიენტი**: — ფენოტიპის სიდიდის ( $z$ ) და ამ ფენოტიპების წარმატებას ( $w$ ) შორის დამოკიდებულებას შორის  $b$  დახრილობა\*. გადარჩევის გრადიენტი განსაკუთრებით სასარგებლო საზომია, როცა რამდენიმე თვისება გარკვეულწილად ერთმანეთზე დამოკიდებულია. ასეთი თვისებების მაგალითია ნისკარტის სიგრძე ( $z_1$ ) და სხეულის ზომა ( $z_2$ ). როცა მეორე თვისება (დავეუშვათ,  $z_2$ ) მუდმივია, ერთ-ერთ თვისებაზე მოქმედი გადარჩევა შეიძლება გამოითვალოს (სტატისტიკური თვალსაზრისით) შემდეგი განტოლების გამოყენებით:

$$w = a + b_1 z_1 + b_2 z_2$$

(Lande and Arnold 1983). მაგალითად,  $b_1$  და  $b_2$  გამოითვლება დახრილობების (ნაწილობრივი რეგრესიის კოეფიციენტების) დახმარებით და აჩვენებს, თუ რამდენად აისახება ერთი და იგივე ზომის სხეულის მქონე ინდივიდების წარმატებაზე ნისკარტის ზომის ცვალებადობა. უმეტეს კვლევებში წარმატების მხოლოდ კონკრეტულ კომპონენტებს ითვლიან, მაგალითად, იუვენული ასაკიდან ზრდასრულ ასაკამდე გადარჩევა, და არა მთლიანი წარმატება.

#### რაოდენობრივ თვისებებზე მოქმედი გადარჩევის მაგალითები

**ღარვინის სკვინჩები.** პიტერ და რომმარი გრანტებმა (1986, 1989) და მათმა კოლეგებმა გალაპაგოსის კუნძულებზე მობინადრე ღარვინის სკვინჩების რამდენიმე სახეობაზე ხანგრძლივი ექსპერიმენტი ჩაატარეს. მეცნიერებმა დაამტკიცეს, რომ უფრო ფართე ნისკარტის (განსაკუთრებით უფრო ღრმა) მქონე ფრინველები უფრო კარგად იკვებებიან დიდი ზომის, მყარი თესლით. ხოლო პატარა ნისკარტის მქონე ფრინველებს მცირე ზომის, რბილი თესლი ურჩევნიათ. 1977 წელს გალაპაგოსის კუნძულებზე გვალვა დაიწყო. მცირე ზომის თესლის რაოდენობა შემცირდა. საშუალო ზომის მიწის სკვინჩებმა (*Geospiza fortis*) გამრავლება ვერ შეძლეს და სიკვდილიანობის შედეგად მათი პოპულაციის ზომა მკვეთრად შემცირდა. გადარჩენილ ფრინველებს დიდი ზომის სხეული და ნისკარტი ჰქონდათ, გვალვამდე გავრცელებული პოპულაციის წარმომადგენლებთან შედარებით (სურ. 13.11). გადარჩენილი ფრინველების ( $\bar{Z}_a$ ) და გვალვამდე გავრცელებული ფრინველების ( $\bar{Z}_b$ ) მორფოლოგიის შედარების შედეგად სამი თვისების გადარჩევის  $i$  ინტენსიობა და გადარჩევის  $b$  გრადიენტი გამოთვალეს:

| თვისება          | $i$  | $b$   |
|------------------|------|-------|
| წონა             | 0,28 | 0,23  |
| ნისკარტის სიგრძე | 0,21 | -0,17 |
| ნისკარტის სიღრმე | 0,30 | -0,43 |

$i$ -ს სიდიდეები ადასტურებს, რომ თითოეული თვისება 0,2-0,3 სტანდარტული გადახრით გაიზარდა, რაც ერთი თაობის განმავლობაში საკმაოდ მნიშვნელოვანი ცვლილებაა.  $b$ -ს მნიშვნელობები გადარჩენას და თითოეულ

თვისებას შორის დამოკიდებულების ხარისხს ასახავს, როცა სხვა თვისებები უცვლელია. გადარჩევა დიდი ზომის და ღრმა ნისკარტის მქონე ფინველებს ანიჭებს უპირატესობას, ვინაიდან მათ დიდი ზომის, მყარი თესლით კვება უკეთ შეუძლიათ. b-s უარყოფითი სიდიდეები აჩვენებენ, რომ გადარჩევა უპირატესობას მოკლე ნისკარტების მქონე ფრინველებს ანიჭებს. ნისკარტის სიგრძე გადარჩევის მიმართულების საპირისპიროდ გაიზარდა, ვინაიდან ეს თვისება ნისკარტის სიღრმესთან არის დაკავშირებული. მაშასადამე, თვისება გადარჩევის მიმართულების საპირისპიროდ შეიძლება განვითარდეს, როცა ის სხვა, უფრო ძლიერ გადარჩევად თვისებასთან არის დაკავშირებული.

რატომ არ ვითარდება სკვინჩებში ნისკარტის კიდევ უფრო დიდი ზომა? გრანტებმა დაადგინეს, რომ ნორმალური წლების განმავლობაში პატარა ნისკარტის მქონე ფინველები დაბადებიდან ერთი წლის განმავლობაში უფრო სიცოცხლისუნარიანები არიან, ვინაიდან უფრო მრავალრიცხოვანი პატარა თესლით იკვებებიან. გარდა ამისა, მცირე ზომის მდედრები უფრო ადრე წყვილდებიან, ვიდრე დიდი ზომის მდედრები. აქედან გამომდინარე, დაპირისპირებული გადარჩევითი ზეწოლა მასტაბილიზირებელ გადარჩევას ქმნის, რომელიც ნისკარტის შუალედურ ზომას ანიჭებს უპირატესობას.

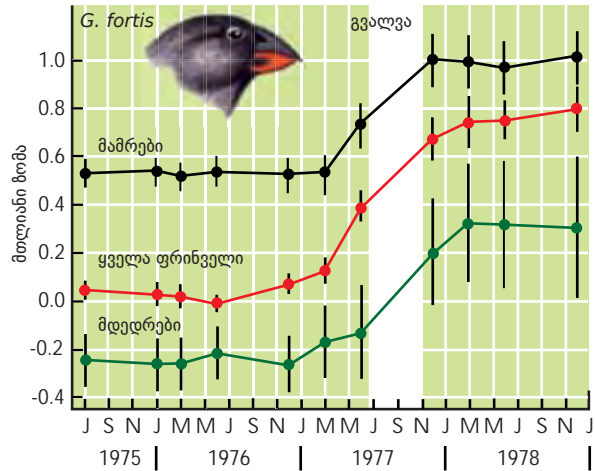
**მასტაბილიზირებადი გადარჩევის მტკიცებულება.** მრავალი თვისება მასტაბილიზირებელი გადარჩევის შემოქმედებას განიცდის, ამიტომ საშუალო მნიშვნელობა ოდნავ ან საერთოდ არ იცვლება. მაგალითად, ბავშვებში სიკვდილიანობა ნაკლებია, როცა დაბადებისას მათი სხეულის წონა პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობასთან მიახლოებულია, ვიდრე მაშინ, თუ ისინი უფრო მსუბუქნი, ან უფრო მძიმეები არიან (სურ. 13.12; Karn and Pernose 1951).

მასტაბილური გადარჩევის მიზეზი ხშირად გადარჩევის ანტაგონისტური აგენტების **თრეიდ-ოფია** (Travis 1989). არტურ ვეისმა და მისმა კოლეგებმა (1992) აღმოაჩინეს, რომ გალების (რომელთა წარმოქმნას ბუზი (*Eurosa solidaginis*) ინდუცირებს) ზომის კონფლიქტურ გადარჩევას ბუნებრივი მტრები იწვევენ. ამ ბუზის ლარვა ინდუცირებს მასპინძელი მცენარის ლეროზე გლობულარულ მრდას (გალებს). გალების ზომის ცვალებადობა ბუზის გენეტიკური ცვალებადობით არის გამოწვეული, რომელიც გალაში იკვებება და ჭკურდება, ხოლო ზაფხულში გარეთ გამოდის. ზაფხულშიპარამიტოიდი კრაზანა *Eurytoma gigantea* და *E. obtusiventris* ნესტარს გალაში ასობს და კვერცხებს მასში დებს. ზამთარში კოდალები და ციკადები აღებენ გალას და ბუზის ჭკურებით იკვებებიან. პარამიტოიდების და ფრინველების მიერ გამოწვეული სიკვდილიანობის განსაზღვრა გალების შესაძლებელია გაზაფხულზე ჩატარებული გამოკვლევით.

მკვლევრებმა დაადგინეს, რომ პარამიტოიდი *E. gigantea* მუდმივად განაპირობებს განიერი გალების გადარჩევას (ანუ ვიწრო გალებში ბუზის მატლების სიკვდილიანობა მაღალია), ვინაიდან მწერის ნესტარი დიდი გალას სქელ გარსს ვერ არღვევს. *Eurytoma obtusiventris* საშუალო ზომის გალების გადარჩევას ხელს უწყობს, ხოლო ფრინველები უმეტესად დიდ გალებს ემტერებიან და შესაბამისად მცირე გალების გადარჩევას განაპირობებენ. საბოლოო ჯამში, გალების მტრები საკმაოდ ძლიერ მასტაბილიზირებელ გადარჩევას იწვევენ ( $j=-0,3$ ), მაგრამ, ვინაიდან პარამიტოიდების მიერ გამოწვეული გადარჩევა ფრინველების იგივე გადარჩევამე სუსტია, მიმართულების კომპონენტის ( $i=0,34$ ) დადგენაც მოხერხდა (სურ. 13.13).

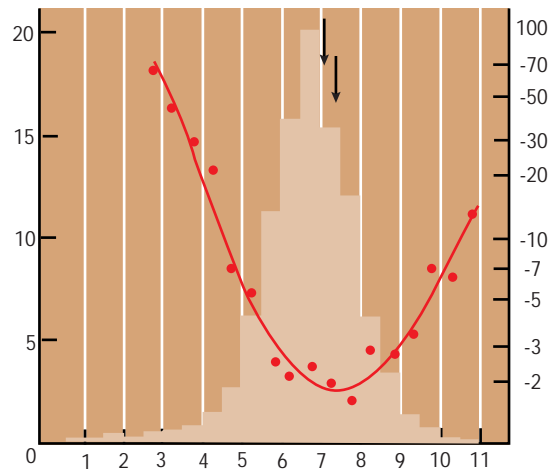
**გამოქვაბულებაში მოხინაღრე ორგანიზმების რუდიმენტული თვისებები.** უფუნქციო თვისებები ევოლუციის მსვლელობისას რუდიმენტული ხდება და საბოლოო ჯამში ქრება, რისი მიზეზიც დიდი ხნის განმავლობაში უცნობი იყო. მაგალითად, გველებს რუდიმენტული კიდურები აქვთ ან საერთოდ არა აქვთ კიდურები; ბევრ ყვავილს მხოლოდ მდედრის ან მამრის ფუნქცია აქვს, რუდიმენტული მტვრიანები ან ბუტკოები კი შენარჩუნებულია.

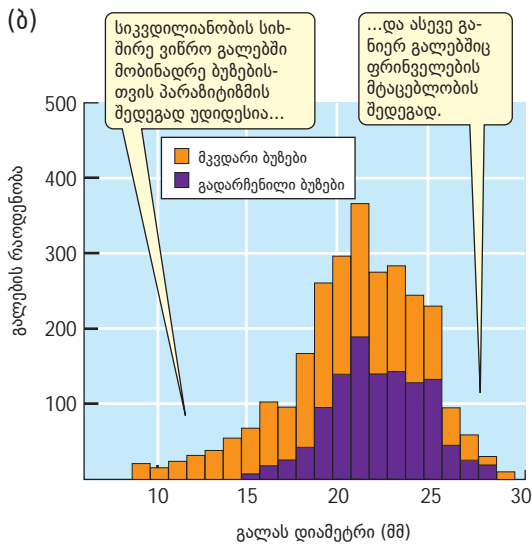
ლამარკის განმარტება, რომ ორგანიზმების შენარჩუნება ან დაკარგვა მათი გამოყენება – არ გამოყენების გამო ხდება, დიდი ხანია უარყოფილია. ნეოდარვინისტული თეორია ორ შესაძლო განმარტებას გვთავაზობს: ან მუტაციები, რომლებიც გამოყენებელი თვისების გადაგვარებას იწვევენ ფიქსირდება გენეტიკური დრეფით, ვინაიდან თვისების ცვლადობა სელექციურად ნეიტრალურია, ან გამოუსადეგარი ორგანიზმების წინააღმდეგ გადარჩევა მიმდინარეობს, რისი მიზეზიც სხვა მნიშვნელოვანი ფუნქციისთვის ხელის შეშლა ან ენერჯის გამოყენებაა, რომელიც სხვა მიზნებისთვის სა-



სურ. 13.11. გალაპავოსის არქიპელაგის დაფნას კუნძულზე მოხინაღრე მინის სკვინჩას (*Geospiza fortis*) საშუალო ზომის ცვლილება 1977 წლის გვალვის შემდეგ. 1977-1978 წლებში მომხდარი ცვლილებები სიკვდილიანობით არის განპირობებული. ამ პერიოდში სკვინჩები არ მრავლდებოდნენ. „მთლიანი ზომა“ რამდენიმე თვისების გამოშვას ეფუძნება (After Grant 1986.)

სურ. 13.12. ახლშობილი ადამიანის სხეულის წონის მასტაბილიზირებელი გადარჩევა. ბავშვების სიკვდილიანობის სიჩქარე წერტილებით, და ამ წერილებზე გავლებული წრფით არის ნაჩვენები. ჰისტოგრამა პოპულაციაში ახლად დაბადებული ბავშვების სხეულის წონის განაწილებას გვიჩვენებს. (After Cavalli-Sforza and Bodmer 1971.)





სურ. 13.13. (ა) გალას ბუზის (*Erosta solidaginis*) მატლი გალაში. (ბ) *E solidaginis* მიეს გამოწვეული მასტაბილიზირებული გადარჩევა გალას ზომამე მოქმედებს. პოპულაციაში თითოეული სვეტის სიმაღლე პოპულაციაში თითოეული მცენარის სხვადასხვა ზომის გალების პროპორციას აჩვენებს, ხოლო სვეტის ლურჯი ნაწილი ბუზის გადარჩენილი ლარვების რაოდენობაა. შუალედური ზომის გალაში ბუზები ყველაზე უკეთესად გადარჩებიან (ა © Scott Camazine/Photo Researchers, Inc.; ბ after Weis et al. 1992).

ჭირია. გარდა ამისა, გადარჩევას შეუძლია უსარგებლო ორგანოს არაპირდაპირი რედექცია გამოიწვიოს, თუ პლეიტროპიის გამო ის უარყოფითად კორელირებს გადარჩევის შედეგად გაზრდილ სხვა თვისებასთან (Fong et al. 1995).

გამოქცაბულებში მობინადრე კიბოსნაირის *Gammarus minus*-ის პოპულაციებს, გამოქცაბულის მრავალი ცხოველის მსგავსად, ზედაპირზე მობინადრე ნათესავებთან შედარებით რედუცირებული თვალები აქვთ. თვალის ზომის შემცირებითობა საკმაოდ ძლიერია. მამრი მდედრთან დაწყვილების შემდეგ 1-2 კვირის განმავლობაში რჩება, რომ ის სხვა მამრებისგან დაიცვას. ჯონსმა და კალვერმა (1989) დაწყვილებული ცხოველების თვალის ზომა დაუწყვილებელის თვალის ზომას შეადარეს, რომელთა საშუალო რეპროდუქციული წარმატება ნაკლებია. 2 წლის შემდეგ ორივე სქესის დაწყვილებული ინდივიდების თვალის ზომა დაუწყვილებელი ინდივიდების თვალის ზომამე ნაკლები გახდა. მკვლევრებმა დაადგინეს, რომ გადარჩევის (b) გრადიენტი დაახლოებით -0,3 იყო ანუ პატარა თვალებისთვის მიმდინარე გადარჩევა საკმაოდ ძლიერია. რატომ წყვილდებიან პატარა ზომის თვალების მქონე კიბოსნაირები უკეთესად არ არის ცნობილი, თუმცა სხვა მკვლევრების ნეირობიოლოგიური ექსპერიმენტების საფუძველზე მეცნიერები ამტკიცებენ, რომ მხედველობის გამოუყენებელი ორგანოს ზომის შემცირება ცენტრალური ნერვული სისტემისთვის რესურსს ათავისუფლებს, რათა მან სხვა ფუნქციები უკეთესად მართოს.

**ბუნებრივი გააღარჩევის ძალა.** გადარჩევის ძალა ბუნებრივი პოპულაციის რაოდენობრივი თვისებების მრავალ კვლევაში დაითვალა (Kingsolver et al. 2001). როგორც წესი, გადარჩევის ძალა საშუალოა, თუმცა ხშირად გვხვდება ძლიერი გადარჩევა (როცა  $b$  0,25-ზე მეტია) (სურ. 13.14ა). მასტაბილიზირებული და მაღივრსიფიცირებული გადარჩევა თანაბრად გავრცელებულია (სურ. 13.14ბ). დაწყვილების წარმატებაზე და მდედრის ნაყოფიერების ცვალებადობაზე დამოკიდებული გადარჩევის ძალა საშუალოდ მეტია, ვიდრე განსხვავებულ გადარჩევაზე დამოკიდებული გადარჩევის ძალა.

**რაოდენობრივი თვისებების ევოლუციის ნეიტრალური მოდელი**

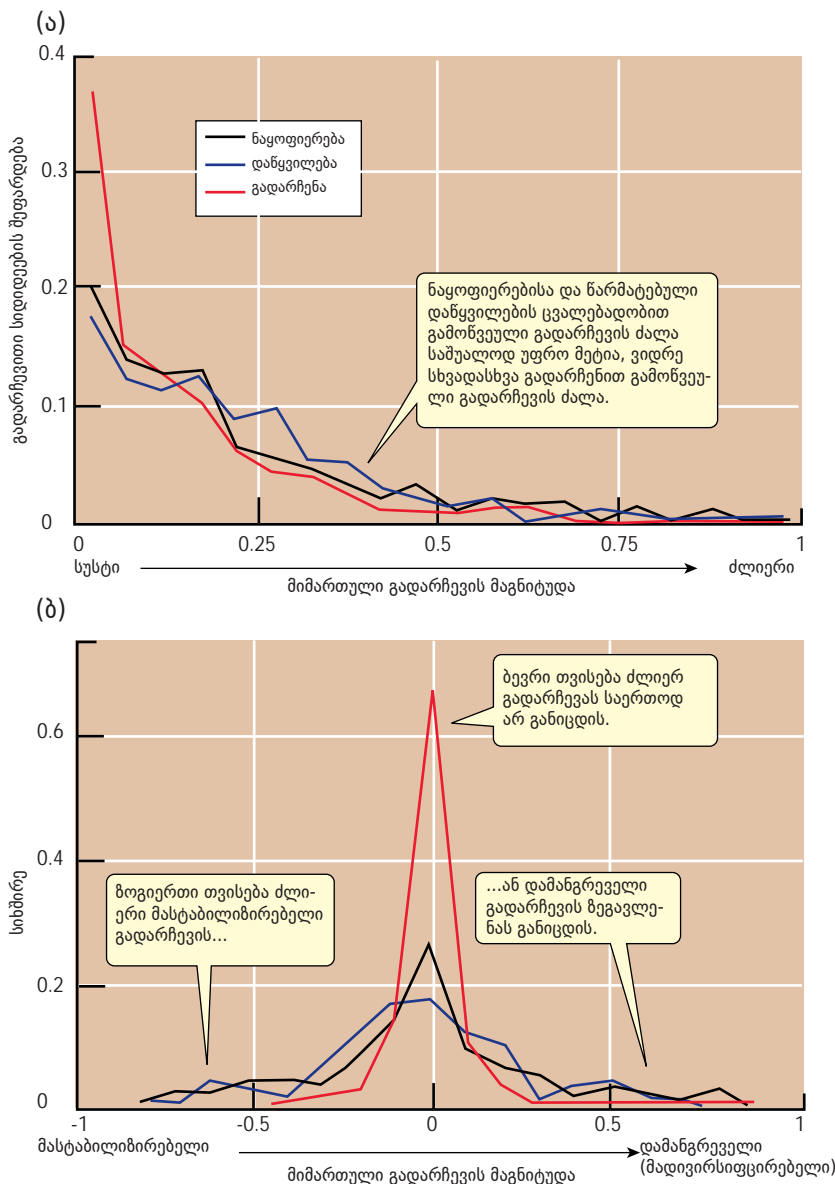
თუ პოლიგენური თვისების ცვალებადობაში მონაწილე ალელები სელექციურად ნეიტრალურია, თვისების ცვალებადობაზე და ევოლუციაზე მხოლოდ მუტაცია (ცვალებადობის გამაძლიერებელი) და გენეტიკური დრეიფი (ცვალებადობის შემამცირებელი) მოქმედებს. მუტაციის შედეგად ერთ თაობაზე წარმოქმნილი  $V_m$  ვარიანსა მუტაციური ლოკუსების რაოდენობის, ლოკუსზე არსებული მუტაციის სიხშირის და მუტაციის საშუალო ფენოტიპური ზეგავლენის პროპორციულია. როგორც უკვე ვნახეთ,  $V_m$  ხშირად  $V_E$ -ზე 0,001-ჯერ მეტია (Lynch 1988).

წონასწორობის მდგომარეობში, როცა მუტაცია დაბალანსებულია გენეტიკური დრეიფით, გენეტიკურმა ვარიანსამ და შემცირებითობამ თეორიულად სტაბილურ მნიშვნელობას უნდა მიაღწიოს. ის საკმაოდ დიდი უნდა იყოს, თუ პოპულაციის რეალური ზომა დიდია. თუმცა გენეტიკური ვარიანსა მუდმივი რჩება, საშუალო მნიშვნელობა იცვლება. რადგან პოპულაციაში წარმოიქმნება თვისებაზე გავლენის მქონე მუტაციები, რომლებიც გენეტიკური დრეიფის მიერ ფიქსირდება, ამიტომ საშუალო მნიშვნელობა შემთხვევითად იცვლება. როცა იზოლირებული პოპულაციები თავდაპირველად ერთგვაროვანი წინაპარი პოპულაციიდან წარმოიქმნება, მუტაცია და გენეტიკური დრეიფი მათ შორის პოლიგენური თვისების გენეტიკურ დივერგენციას ისევე იწვევს, როგორც ერთი ლოკუსის შემთხვევაში (იხ. მე-10 თავი). პოპულაციებს შორის დივერგენციის სიხშირე, რომელსაც ვზომავთ თვისების საშუალო მნიშვნელობების ვარიანსის დახმარებით, დამოკიდებულია მხოლოდ მუტაციის სიხშირეზე და არა პოპულაციის ზომამე (გაიხსენეთ, რომ ასე ხდება ერთ ლოკუსზე ნეიტრალური მუტაციების ჩანაცვლების შედეგად პოპულაციის დივერგენციის სიჩქარისთვის შემთხვევამე; იხ. მე-10 თავი). ასეთი მუდმივობა მოსალოდნელი მაშინ, თუ გადარჩევა თვისებაზე არ მოქმედებს.



**სურ. 13.14.** ბუნებრივი პოპულაციების თვისებებზე მოქმედი გადარჩევის ძალის სიხშირეების განაწილება დაფუძნებული სხვადასხვა კვლევებზე (ა) სამი მრუდი ნაყოფიერების, წარმატებული დაწყვილებისა და გადარჩენის ცვალებადობაზე დამოკიდებული მიმართული გადარჩევის ძალას აჩვენებს. (ბ) ვარიანსაზე მოქმედი გადარჩევის — მასტაბილიზირებელი გადარჩევის (გადარჩევის უარყოფითი სიდიდეებით) ან მადივერსიფიცირებელი გადარჩევის (დადებითი სიდიდეებით) — სიხშირეების განაწილება. მასტაბილიზირებელი და მადივერსიფიცირებელი გადარჩევა თანაბარი სიხშირით გვხვდება (After Kingsolver et al. 2001.)

ევოლუციურმა გენეტიკოსებმა მილიონობით წლის განმავლობაში მიმდინარე მორფოლოგიური ევოლუციის სიჩქარე იმ სიჩქარეს შეადარეს, რომლებიც მოსალოდნელია, თუ ევოლუცია მხოლოდ გენეტიკური დრეიფის შედეგად ხდება. მაიკლ ლინჩმა (1990) ძუძუმწოვრების (ცხენის და ჰომინიდების ევოლუციური ხაზების) რამდენიმე ჯგუფის ჩონჩხის თვისებების ევოლუციის სიჩქარე შეისწავლა ისევე, რისთვისაც დაეყრდნო ნამარხებს და სხვაობას თანამედროვე სახეობებს შორის (მაგალითად, ლომსა და გეპარდს შორის), რომელთა საერთო წინაპრისგან განცალკევების დრო მეტ-ნაკლებად ზუსტად არის დადგენილი. ლინჩის დაშვებით, ასეთი თვისებების მუტაციის სიხშირე ( $V_m$ ) თავების და სხვა ძუძუმწოვრების სახეობების ჩონჩხის თვისებების მუტაციის სიხშირის ტოლია. მან აღმოაჩინა, რომ ყველა თვისება ბევრად ნელი სიჩქარით განვითარდა, ვიდრე ეს მუტაციის და გენეტიკური დრეიფის მოქმედების პირობებშია მოსალოდნელი. მხოლოდ *Homo sapiens*-ის თავის ქალის მოცულობა უფრო სწრაფად განვითარდა, ვიდრე მოსალოდნელია ნეიტრალური მოდელის მიხედვით. თვისებების განვითარების ნელი სიჩქარე მიუთითებს, რომ მასტაბილიზირებელი გადარჩევა მათ დიდი ხნის განმავლობაში მუდმივ მნიშვნელობაზე ინარჩუნებს. უფრო მეტიც, ნამარხებიდან ცხადია, რომ ბევრი თვისება ხშირად სწრაფად იცვლება, თუმცა საერთო ცვლილება მცირეა (იხ. სურ. 4.21). აქედან გამომდინარე, დიდი ხნის განმავლობაში მიმდინარე ევოლუციის სიჩქარე ბევრად ნაკლებია, ვიდრე დროის მცირე პერიოდებში.



**რა ინარჩუნებს რაოდენობრივი თვისებების გენეტიკურ ცვალებადობას?**

რაოდენობრივი თვისებების გენეტიკური ცვალებადობის მაღალი დონის მიზეზების დადგენა რთული პრობლემაა (Barton and Turelli 1989). თუმცა ნეიტრალური თეორიის პროგნოზით დიდ პოპულაციებში მაღალი გენეტიკური ცვალებადობა უნდა იყოს, მცირე ეფექტური ზომის პოპულაციების სახეობების (მაგალითად, დარვინის სკვინჩების, სალამანდრების, თავგების) თვისებების  $h^2_N$  მნიშვნელობები ისეთივე მნიშვნელოვანია, როგორც მჭიდროდ დასახლებული პოპულაციების (Houle 1989). სავარაუდოდ, რაოდენობრივ ცვალებადობაში მონაწილე ალელები, იშვიათად სელექციურად ნეიტრალურნი არის. როგორც უკვე გამოჩნდა, მრავალი რაოდენობრივი თვისება საკმაოდ ძლიერ გადარჩევას განიცდის. გარდა ამისა, გენებს რომლებიც რაოდენობრივ თვისებებზე მოქმედებენ ხშირად აქვთ გადარჩენასა და წარმატების სხვა კომპონენტებზე პლეიტროპიული ეფექტი, რაც ჩვენთვის ცნობილია *Drosophila*-ს ბუსუსების კვლევიდან. მაშასადამე, ის თვისებებიც, რომლებიც თავისთავად სელექციურად „ტრივიალური“ შეიძლება იყოს, ალბათ არაპირდაპირ გადარჩევის ობიექტები არიან, მათი განმაპირობებელი გენების პლეიტროპიული ეფექტის გამო (Dobzhansky 1956).

რაოდენობრივი გენეტიკური ცვალებადობის მიზეზების შესახებ რამდენიმე ჰიპოთეზა არსებობს. მათ შორის ყველაზე სარწმუნოა ცვალებადი გადარჩევის და მუტაცია-გადარჩევის ბალანსის ჰიპოთეზები. ერთი თაობიდან მეორეზე ოპტიმალური ფენოტიპის ცვალებადობა უშლის გენეტიკური ცვალებადობის დაკარგვას, მაგრამ მისგან უსასრულოდ არ იცავს. სხვადასხვა ოპტიმალური ფენოტიპების მქონე პოპულაციებს შორის

გენების მიმოცვლა თითოეულ პოპულაციაში ცვალებადობას ინარჩუნებს. მეტიც, პოპულაციები, სადაც მასტაბილიზირებული გადარჩევა იგივე ფენოტიპს ანიჭებს უპირატესობას, გენეტიკური შემადგენლობით შეიძლება დაცილდნენ, რადგან მუტაცია და გენეტიკური დრეიფი ლოკუსებზე მდებარე ალელების რეორგანიზაციას იწვევს. ამგვარ პოპულაციებს შორის მიმდინარე გენების მიმოცვლამ შეიძლება შეინარჩუნოს გენეტიკური ცვალებადობა (Goldstein and Holsinger 1992). თუმცა, საკმაოდ ერთგვაროვან პირობებში მყოფი და გენების მიმოცვლისგან იზოლირებული ლაბორატორიული პოპულაციების მემკვიდრეობითი ცვალებადობა დიდად არ განსხვავდება ბუნებრივი პოპულაციების ცვალებადობისგან. როგორც ჩანს, ცვალებადი გადარჩევა და გენების მიმოცვლა მაინცდამაინც მნიშვნელოვანი არ არის (Bürger 1989).

თანამედროვე წამყვანი ჰიპოთეზის თანახმად, პოლიგენური ცვალებადობის დონე ასახავს ბალანსს, რომელიც არსებობს მასტაბილიზირებული გადარჩევით გამომწვეულ ცვალებადობის ეროზიასა და მუტაციის ( $V_m$ ) შედეგად ახალი ცვალებადობის შეტანას შორის (Lande 1976; Houle et al. 1996). არსებობს ეჭვი, საკმარისად დიდია, თუ არა  $V_m$ , რომ შეენიანაღმდეგოს მრავალ თვისებაზე მოქმედ ძლიერ მასტაბილიზირებულ გადარჩევას, რაც წინა ჰიპოთეზის სისწორეს ეჭვქვეშ აყენებს (Turelli 1984). მეტიც, ზოგიერთი ალელის სიხშირე, რომლებიც ძირითადად თვისებების (მაგ, ბუსუსების რაოდენობა) ცვალებადობაში მონაწილეობს, უფრო მეტია, ვიდრე ეს მოსალოდნელია მუტაციის და გამწმენდი გადარჩევის ბალანსიდან (Lai et al. 1994). მეორეს მხრივ, წარმატებასთან დაკავშირებულ თვისებაში უფრო მეტი ლოკუსი მონაწილეობს, ვიდრე ერთ მორფოლოგიურ თვისებაში, ამიტომ  $V_m$  წარმატებასთან დაკავშირებული თვისებებისთვის მეტი უნდა იყოს და უნდა ინარჩუნებდეს უფრო დიდ გენეტიკურ ვარიანსას ( $V_A$ ). მართლაც,  $V_A$  ბევრად მეტია წარმატებასთან დაკავშირებული თვისებებისთვის, ვიდრე მორფოლოგიური თვისებებისთვის, როგორც ამას მუტაცია-გადარჩევის ბალანსის ჰიპოთეზა გარაუდობს (Houle et al. 1996).

## რაოდენობრივი თვისებების კორელაციური ეპოლუცია

ერთი თვისების ევოლუციურ ცვლილებას ხშირად სხვა თვისების ცვლილება მოსდევს. მაგალითად, სხეულის ზომით განსხვავებული ცხოველების სახეობები ბევრი სხვა თვისებითაც განსხვავდებიან: მაგალითად, კიდურების ან ნაწლავების სიგრძით. კორელაციური ევოლუციის მიზეზი ორია: კორელაციური სელექცია და გენეტიკური კორელაცია.

### კორელაციური გადარჩევა

კორელაციური გადარჩევის შემთხვევაში არსებობს ორი ან მეტი თვისების დამოუკიდებელი გენეტიკური ცვალებადობა, მაგრამ გადარჩევა თვისებების ზოგიერთი ფორმების კომბინაციას ანიჭებს უპირატესობას. ხშირად იმიტომ, რომ თვისებები ფუნქციონალურ კავშირშია.

ედმუნდ ბროლიმ (1992) აღმოაჩინა კორელაციური გადარჩევის მოქმედება აფრიკული მარჯნის ასპიდის *Thamnophis ordinoides*-ის შეფერილობაზე და გარიდების ქცევაზე (სურ. 13.15). ამ გველს ერთფეროვანი შეფერილობა, ლაქები ან გრძელი ზოლები ახასიათებს. ექსპერიმენტის მსვლელობაში ბროლიმ აღმოაჩინა, რომ როცა გველი გარბის, ზოგი პირდაპირ გადაადგილდება, სხვები კი მუდმივად იცვლიან მიმართულებას. დებსა და ძმებს შორის მსგავსება მიუთითებს, რომ შეფერილობაც და გაქცევის სტრატეგიაც მემკვიდრეობითი თვისებებია. სხვა მკვლევრებმა შენიშნეს, რომ ლაქებიანი სახეობები გაქცევისას მიმართულებას იცვლიან, ან განუძრევლ მდომარეობაში ყოფნას ირჩევენ და მტაცებლების თავიდან ასარიდებლად მიმიკრიას იყენებენ. ზოლიანი სახეობები გაქცევისას პირდაპირ გადაადგილდებიან. მტაცებელს უჭირს მოძრავი მოლის სიჩქარისა და მდებარეობის დადგენა.

ბროლიმ შეფერილობა და გაქცევის მიმართულების შეცვლის თვისება 126 მდედრისგან დაბადებულ 646 გველში აღრიცხა. შემდეგ მეცნიერმა გველები მონიშნა (სხვაგვარად შეუძლებელია გველის ინდივიდუალური ამოცნობა) და შესაფერის საცხოვრებელ არეალში გაუშვა. პერიოდულად ბროლიმ მათ აკვირდებოდა. ბროლიმ ჩათვალა, რომ გველები, რომელთა დაჭრა მან ხელმეორედ ვერ შეძლო განადგურდნენ მტაცებლების მიერ. აღმოჩნდა, რომ გადარჩენის კოეფიციენტი უდიდესია გველებში, რომლებიც გაქცევისას გზას არ უხვევენ და გამოხატული ზოლები აქვთ, და გველების, რომლებიც გაქცევისას გზას იცვლიან და ლაქები აქვთ (სურ. 13.15). სხვა ფენოტიპები, მაგალითად ზოლიანი და მიმართულების ცვლადი, ნაკლებად გადარჩა. მაშასადამე, შეფერილობასა და გაქცევის თვისებას შორის კორელაციური გადარჩევა მოქმედებს. მისი მიმართულების პროგნოზი შესაძლებელია გველების სახეობების შედარებით და ვიზუალური აღქმით.

### გენეტიკური კორელაცია

სახეობებში ხშირად ვხვდებით თვისებების კორელაციას: მაგალითად, როგორც წესი მაღალ ადამიანებს გრძელი ხელები აქვთ. ორი თვისების კორელაციის სიდიდეს — მათი ერთობლივი ცვალებადობის ხარისხს — კორელაციის კოეფიციენტის ( $r$ ) უწოდებენ, ის +1-დან (სრულყოფილი კავშირი, როცა ყველა თვისება ერთ-

თად იზრდება ან მცირდება) -1-მდე (როცა ერთი თვისება მეორის შემცირებასთან ერთად იზრდება) მერყეობს. ერთმანეთთან კავშირის არმქონე თვისებებისთვის  $r=0$ .

**ფენოტიპური  $r_p$  კორელაცია**, მაგალითად, სხეულის ზომასა და ნაყოფიერებას შორის, პოპულაციიდან აღებული შემთხვევითი ნიმუშის მიხედვით იზომება. ფენოტიპურ ცვალებადობას გენეტიკური და გარემოთი განპირობებული კომპონენტები შეიძლება ჰქონდეს. ასევეა ფენოტიპური კორელაციის შემთხვევაში. ერთი და იგივე გენოტიპების მქონე ინდივიდების ორი თვისება შეიძლება ერთდროულად შეიცვალოს, ვინაიდან ორივეზე აისახება გარემო, მაგალითად, საკვების რაოდენობა. ასეთ თვისებებს **გარემოთი განპირობებული  $r_e$  კორელაცია** ახასიათებს. გენეტიკურად ცვალებად პოპულაციებში კორელაციური ცვალებადობა ორივე თვისებაზე გავლენის მქონე გენეტიკური განსხვავებებით შეიძლება იყოს განპირობებული, რაც **გენეტიკურ  $r_g$  კორელაციას** იწვევს.

გენეტიკურ კორელაციას შეიძლება ორი მიზეზი ჰქონდეს. ერთი მიზეზი გენებს შორის არსებული არაანონასწორული შეჭიდულობაა, რომელიც დამოუკიდებლად მოქმედებს ყოველ თვისებაზე. მეორე მიზეზი პლეიტროპია — იგივე გენების გავლენა სხვადასხვა თვისებებზე. პლეიტროპიით გამოწვეული გენეტიკური კორელაცია შეიძლება სრულყოფილი იყოს ( $r_g=1$  ან  $-1$ ), თუ ალელები, რომლებიც ერთ თვისებას ზრდიან ამავედროულად სხვა თვისებასაც გაზრდიან (ან შეამცირებენ). როცა ზოგი გენი მხოლოდ ერთ თვისებაზე მოქმედებს, ან ორივე თვისებას ერთი მიმართულებით ცვლის (+, + ან -, -), როცა სხვებს ორ თვისებაზე საპირისპირო გავლენა (+, - ან -, +) აქვს, გენეტიკური კორელაცია არასრულყოფილი იქნება.

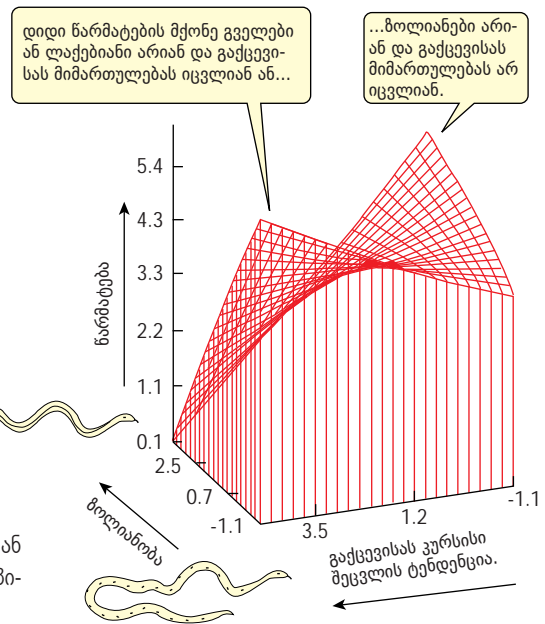
არაანონასწორული შეჭიდულობა და პლეიტროპია დროთა განმავლობაში შეიძლება შეიცვალოს. ამიტომ გენეტიკური კორელაცია ყოველთვის მუდმივი არ არის და ევოლუციას განიცდის (Turelli 1988). არაანონასწორული შეჭიდულობით გამოწვეული გენეტიკური კორელაცია, მაგალითად, კორელაცია პრიმულას *Primula*-ის ბუტკოს სიგრძესა და მტვრიანას სიმაღლეს შორის (იხ. სურ. 9.16), შემცირდება რეკომბინაციის შედეგად, სანამ ადაპტაციური გენების კომბინაციების გადარჩევა მას არ შეინარჩუნებს. პლეიტროპიით გამოწვეული კორელაციები აგრეთვე იცვლება, თუმცა ცვლილება შედარებით ნელა ხდება, ვიდრე არაანონასწორული შეჭიდულობით გამოწვეული კორელაციის შემთხვევაში. ზოგიერთი ალელი შეიძლება დაფიქსირდეს, ასე, რომ ლოკუსები არ იწვევენ ცვალებადობას და შესაბამისად კორელაციას, ხოლო სხვა ლოკუსები, რომლებიც ალბათ მხოლოდ ერთ თვისებაზე მოქმედებს, არ იცვლება.

გენეტიკური კორელაციის ცვლილების კიდევ ერთი მიზეზია ბუნებრივი გადარჩევა. მან შეიძლება უპირატესობა მიანიჭოს **მოდულიკატორ ალელებს**, რომლებიც სხვა ლოკუსების პლეიტროპიული გავლენას ცვლიან. მაგალითად, ავსტრალიური ხორცის ბუზების (*Lucilia cuprina*) ბუნებრივი პოპულაციები, დიაზონინის რემისტენტულობის R ალელის სიხშირის სწრაფი ზრდის გამო, ინსექტიციდის მიმართ რემისტენტულობას უფრო სწრაფად ივითარებენ. დასაწყისში რემისტენტული ბუზების სიცოცხლისუნარიანობა ნაკლებია (დიაზონინის არარსებობის პირობებში), და ხშირია ორმხრივი ასიმეტრიის შემთხვევები (რაც განვითარების შეწყვეტას ასახავს). ეს თვისებები R ალელის პლეიტროპიული ეფექტია. რამდენიმე წლის შემდეგ სიცოცხლისუნარიანობა იზრდება და ასიმეტრიის შემთხვევები მცირდება. ეს ცვლილებები არ არის გამოწვეული R ლოკუსზე მომხდარი ცვლილებით, ვინაიდან R ალელი კვლავ შეინარჩუნებს პლეიტროპიულ ეფექტს, თუ მას რემისტენტული პოპულაციიდან არარემისტენტულ ლაბორატორიულ პოპულაციაში შევიყვანთ. მეტიც, ბუნებრივმა გადარჩევამ სხვა ლოკუსებზე მოდულიკატორი ალელების სიხშირე გაზარდა, რამაც შეცვალა და შეამცირა R ალელის გამანადგურებელი გავლენა (McKenzie and Clarke 1988).

**გენეტიკური კორელაციის მაგალითები**

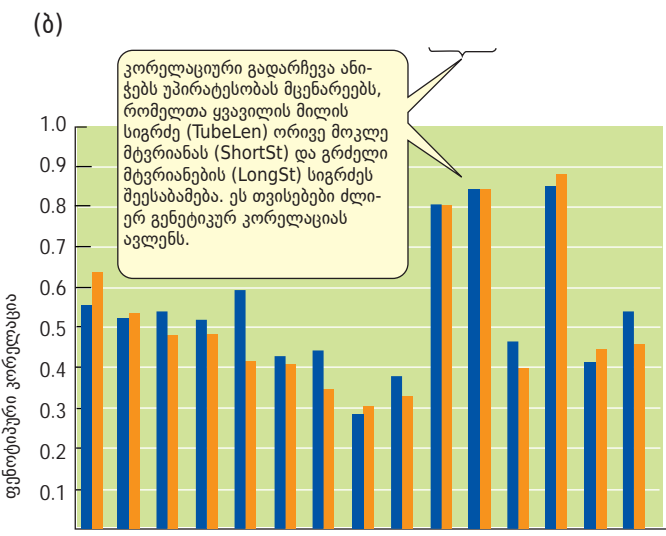
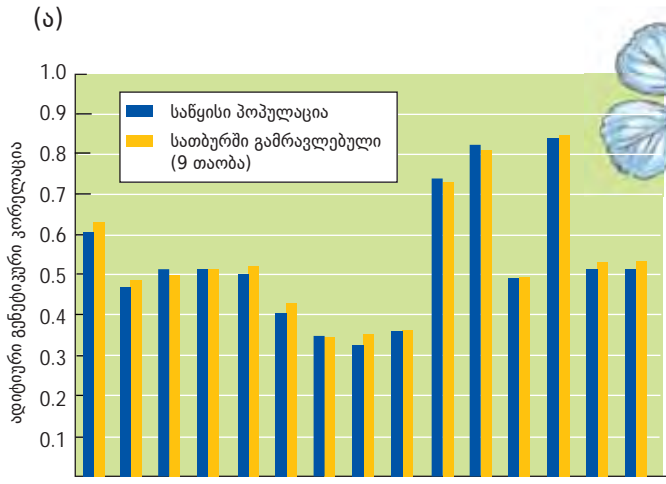
თვისებებს შორის არსებული გენეტიკური კორელაცია შეიძლება Nნათესავებს შორის კორელაციიდან გამოითვალოს, გენეტიკური ცვალებადობის დადსადგენად გამოყენებული მეთოდის მსგავსად. მაგალითად, როცა ბროდემ (1993) ახალ გაჩენილ გველებში შეფერილობა და გაქცევის სტრატეგია აღრიცხა, მან შეამჩნია, რომ ერთი მდებარის შთამომავლობის ორივე თვისება უფრო მსგავსია, ვიდრე სხვადასხვა მდებარების შთამომავლობის, რაც მემკვიდრეობით ცვალებადობაზე მიუთითებს. მეტიც, ერთ პოპულაციაში იყო მნიშვნელოვანი გენეტიკური კორელაცია ( $r_g = -0.17$ ) შეფერილობასა და გაქცევის სტრატეგიას შორის: მოლების მქონე ოჯახის წევრები გაქცევისას ნაკლებად იცვლიდნენ მიმართულებას, ხოლო ლაქებიანები, როგორც წესი, მცირე დისტანციის გავლის შემდეგ მიმართულებას იცვლიდნენ. სხვა გეოგრაფიულ პოპულაციაში ამ თვისებებს შორის არ იყო გენეტიკური კორელაცია. პოპულაციების განსხვავება შესაბამისობაშია ჰიპოთეზასთან, რომ პლეიტროპიაზე მეტად, გენეტიკური კორელაციის მიზეზი არაანონასწორული შეჭიდულობაა. ყურადღება მიექცევა, რომ თვისებების გენეტიკური კორელაცია თან სდევს წარმატებაზე მათი ეფექტის კორელაციას. თვისებები კოადაპტურია ანუ მათ ადაპტაციური კორელაცია ახასიათებს.

ჯეფრი კონერმა (1992) ფენოტიპური და გენეტიკური კორელაციები ყვავილის ექვს თვისებას შორის დაად-



სურ. 13.15. გველი *Thamnophis ordinoides*-ის ორი თვისების კომბინაციის წარმატების მედაპირე დაფუძნებული ბუნებაში გადარჩენაზე. მედაპირე განლაგებული წერტილების სიმაღლე აჩვენებს ბოლიანობის გარკვეული ხარისხის მქონე ინდივიდების და კურსის შეცვლის თვისების მქონე ინდივიდების წარმატებას (ფარდობით გადარჩენას) (After Brodie 1992.)





წყვილი თვისებები

**სურ. 13.16.** ფენოტიპური (ა) და გენეტიკური (ბ) კორელაცია ველური ბოლოვის ყვავილის ნაწილების ექვს თვისებას შორის. არაწონასწორული შეჭიდულობით გამოწვეული კორელაცია დროთა განმავლობაში უნდა შემცირდეს, მაგრამ კორელაციები, შემთხვევითი დაწყვილების 9 თაობის შემდეგ, საწყისი პოპულაციებში არსებულ კორელაციებს მსგავსია. ეს მიუთითებს, რომ ისინი პლევროპიის შედეგად წარმოიშვნენ. გამოყენებული თვისებებია მტვრიანას სიგრძე და სიგანე (PetLen, PetWid), ყვავილის მილის სიგრძე (TubeLen), გრძელი და მოკლე მტვრიანების სიგრძე (LongSt, ShortSt) და ბუტკოს სიგრძე (Pistil). ყვავილის ოთხი მოკლე და ორი გრძელი მტვრიანა აქვს (After Conner 2002).

გინა. სამუშაო ჩატარდა როგორც ველური ბოლოვის (*Raphanus raphanistrum*) შთამომავლობაზე, ასევე მცენარეების ნიმუშზე, რომლებიც 9 თაობის განმავლობაში სათბურში მრავლდებოდნენ. ველურ პოპულაციებში კორელაციური გადარჩევა მტვრიანის და ყვავილის მილის სიგრძეზე მოქმედებს. ეს თვისებები ძლიერ კორელაციას ავლენენ (სურ. 13.16). ამ შემთხვევაში გენეტიკური კორელაცია, საგარაუდოდ, პლევროპიით არის გამოწვეული, ვინაიდან რეკომბინაციის 9 თაობის შემდეგ არ ქრება.

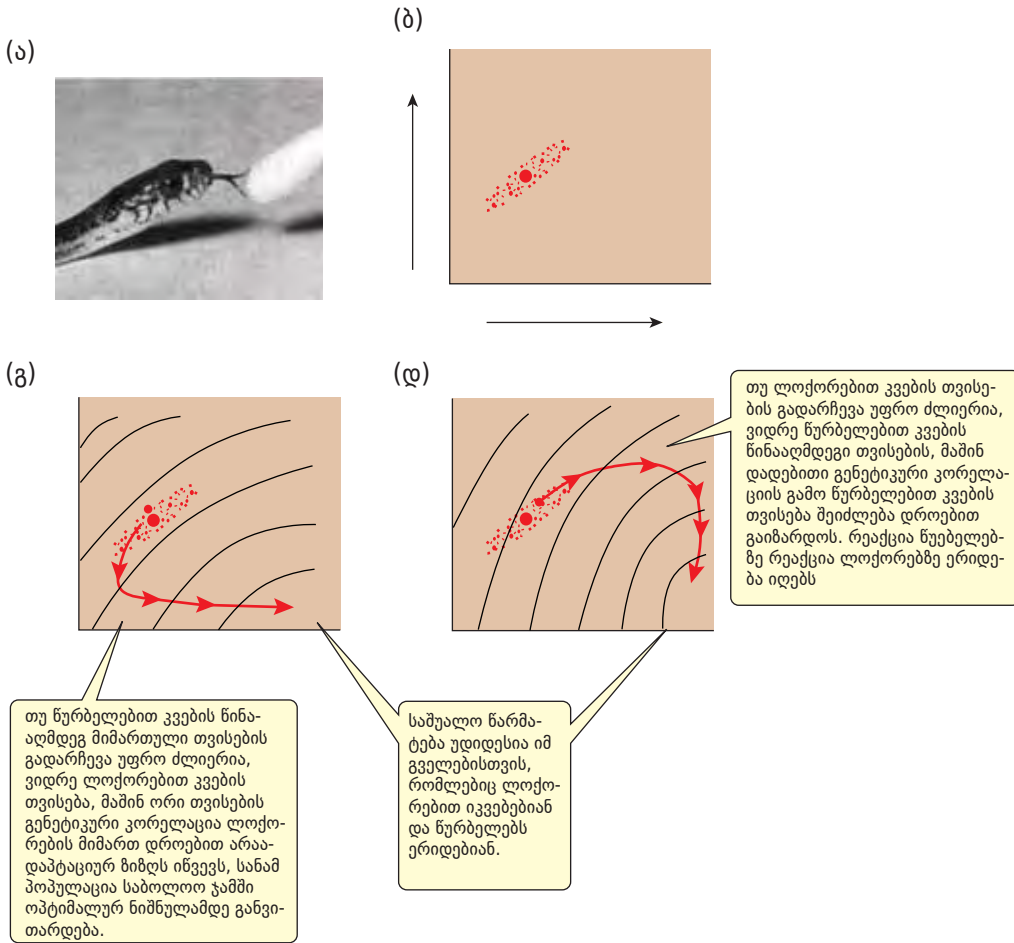
**როგორ აისახება გენეტიკური კორელაცია ევოლუციაზე**

თვისებების გენეტიკურმა კორელაციამ შეიძლება მათი ერთდროული ევოლუცია გამოიწვიოს. მან შეიძლება აგრეთვე გაზარდოს ან შეამციროს ადაპტაციური ევოლუციის სიჩქარე, რაც პირობებზეა დამოკიდებული. უკიდურეს შემთხვევაში მან შეიძლება ადაპტაცია შემლუღოს.

თუ ორი  $z_1$  და  $z_2$  თვისება გენეტიკურად კორელირებს,  $z_1$ -ის ევოლუციის სიჩქარე და მიმართულება დამოკიდებულია, როგორც პირდაპირ გადარჩევაზე (თავად  $z_1$ -ზე), ასევე  $z_2$ -ზე მიმდინარე გადარჩევაზე. თუ  $z_2$ -ის გადარჩევა  $z_1$ -ის გადარჩევაზე ფრო ძლიერია,  $z_1$  შეიძლება შეიცვალოს  $z_2$ -თან კორელაციის შედეგად. ცვლილება შეიძლება არ მიმდინარეობდეს ადაპტაციის მიმართულებით. მაგალითად, არნოლდმა (1981) ახლად დაბადებულ აფრიკულ მარჯნის ასპიდებში ლოქორებით კვების ( $z_1$ ) და წურბელებით კვების ( $z_2$ ) თვისებებს შორის 0,89 გენეტიკური კორელაცია დაადგინა (სურ. 13.17). თუ გარემოში ლიქორები და წურბელები ერთდროულად გვხვდება, მაშინ შეიძლება მოხდეს ლიქორებით კვების მიმართული გადარჩევა (ზრდის  $z_1$ -ს), მაგრამ წურბელებით კვების საწინააღმდეგოდ მიმართული

გადარჩევა უფრო ძლიერი იქნება ( $z_2$  მცირდება), ვინაიდან გადაყლაპულმა წურბელმა შეიძლება დააზიანოს გველის საჭმლის მომნელებელი სისტემა და გველის სიკვდილი გამოიწვიოს. თუ წურბელების მიმართ ადაპტაციური ანტიპათია ვითარდება ( $z_2$  მცირდება), მაშინ კორელაციური ეფექტის სახით შეიძლება განვითარდეს (დროებით მაინც) ლოქორების მიმართ არაადაპტაციური ანტიპათიაც ( $z_1$  მცირდება) (სურ. 13.17გ) (ჩვენ ვუშვებთ, რომ გარემოში სხვა საკვებზე არსებობს ანუ გველებს ლოქორებით და წურბელებით კვების გარეშე შეუძლიათ არსებობა). თუ წურბელები იშვიათია, ხოლო ლოქორები ფართოდ არის გავრცელებული, მაშინ ლოქორებით კვების თვისების გადარჩევა უფრო ძლიერი იქნება. პოპულაციაში ლიქორებით კვების ქცევა ჩამოყალიბდება. და შეიძლება განვითარდეს წურბელებით პერიოდულად კვების არაადაპტაციური თვისება (სურ. 13.17დ). როცა უფრო ძლიერ გადარჩევას დაქვემდებარებული თვისება მის ოპტიმუმს უახლოვდება (მაგალითად, 13.17გ სურათზე გამოსახული წურბელებისადმი ძლიერი ანტიპათია), სუსტ გადარჩევას დაქვემდებარებული თვისება ასევე ოპტიმუმამდე შეიძლება განვითარდეს ( $z_1$ , ლოქორებზე დადებითი რეაქცია). ასეთი ცვლილებას ძირითადად მხოლოდ  $z_1$ -ზე მოქმედი გენები იწვევს.

თვისებების გენეტიკურ კორელაციასა და ამ თვისებების მიმართულ გადარჩევას შორის შეიძლება კონფლიქტი არსებობდეს. ასეთი კონფლიქტის დროს ორი თვისება მხოლოდ ნელა შეიძლება განვითარდეს ოპტიმალურ მდგომარეობამდე. დროებით კი არაადაპტაციური მიმართულებით შეიძლება განვითარდნენ (ჩვენ უკვე ვიხილეთ, რომ გალაპაგოსის სკვინჩა *Geospiza fortis*-ის შემთხვევაში ნისკარტის საშუალო სიგრძე იზრდება, თუმცა გადარჩევა უპირატესობას მოკლე ნისკარტებს ანიჭებს). ზოგჯერ გენეტიკური კორელაცია იმდენად ძლიერია, რომ ერთი ან ორივე თვისება ოპტიმუმს ვერ აღწევს. მაგალითად, კვერცხის (ან თესლის) რაოდენობასა და ზომას შორის აუცილებელი თრეიდ-ოფი არსებობს, ვინაიდან ორგანიზმის გამრავლების-თვის საჭირო რესურსები შემლუღულია. ეს თრეიდ-ოფი ქმნის უარყოფით გენეტიკურ კორელაციას. ამ დროს,



**სურ. 13.17.** აფრიკული მარჯნის ასპიდების კვების თვისებების გენეტიკური კორელაციის შესაძლო ევოლუციური შედეგები. (ა) ახლშობილი გველი პოტენციური მსხვერპლის სუნს ბამბის ტამბონზე სინჯავს. გველს მსხვერპლის სასურველ სახეობაზე უფრო ძლიერი რეაქცია აქვს. ის ენას ხშირად გამოყოფს. (ბ) დადებითი გენეტიკური კორელაცია ( $r_c$ ) ლოქორებზე ( $Z_1$ ) და წურბელებზე ( $Z_2$ ) რეაქციებს შორის. მცირე ნერტილების „ღრუბელი“ ინდივიდუალურ გენოტიპებს ასახავს. დიდი ნერტილი პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობაა ორივე თვისებისთვის. (გ,დ) გველებს პოპულაციის, რომლის გავრცელების არეალში როგორც ლოქორები ისე წურბელება გავრცელებული, წარმატების შესაძლო ლანდშაფტი. საშუალო წარმატება ნაჩვენებია, ლოქორებზე და წურბელებზე რეაქციების საშუალო მნიშვნელობების კონტურებით. ის უდიდესია (\*) პოპულაციისთვის, რომელიც იკვებება ლოქორებით და ერიდება წურბელებს. თუ თვისებებს შორის გენეტიკური კორელაცია არ იყო, ისინი ოპტიმალურ ნიშნულამდე მიმართულად (\*) განვითარდებიან. გენეტიკური კორელაციის შედეგად ორივე თვისების ერთიანი ევოლუციის მიმართულება მრუდის სახეს იღებს და ერთ-ერთი თვისების არადაპტაციურობასაც შეიძლება მოიცავდეს (Photo courtesy of S. J. Arnold.)

ზოგიერთი გენოტიპი მცირე ზომის და დიდი რაოდენობით კვერცხს წარმოქმნის, ხოლო სხვები ნაკლები რაოდენობის, მაგრამ დიდი ზომის კვერცხებს (იხ. მე-17 თავი). თუმცა გადარჩევამ შეიძლება კვერცხების დიდ რაოდენობას ან ზომას უპირატესობა მიანიჭოს და ორივე პარამეტრი მხოლოდ გარკვეულ ზღვრამდე გაზარდოს. თვისებების გენეტიკურ კორელაცია, რომლის მატარებელი ზოგჯერ ამ ტიპის თრეიდ-ოფი ხდება, ხანდახან ევოლუციაზე გენეტიკური შემზღვევის სახით მოქმედებს. ინარჩუნებს თუ არა იგი შემზღვევის როლს დიდი ხნის განმავლობაში, დამოკიდებულია რამდენიმე ფაქტორზე, მაგალითად, რამდენად მზადაა გენეტიკური კორელაცია შესაცვლელად.

ზოგიერთ შემთხვევაში გენეტიკურმა კორელაციამ შეიძლება ადაპტაციური ევოლუცია გაზარდოს, და არა შემლდოს (Wagner 1998). მრავალი თვისება, ინტეგრირებული ერთობის სახით, შეიძლება უფრო სწრაფად განვითარდეს, თუ ისინი გენეტიკურად კორელირებენ, ვიდრე თუ ისინი განვითარების მსგავსი კონტროლის ობიექტებია. განსაკუთრებით ეს მართალია, თუ თვისებები ფუნქციონალურ კავშირშია. მაგალითად, თუ ცხოველი ჯანმრთელია, ყველა ორგანოს ზომა (ფილტვები, ნაწლავები, ძვლები) სხეულის ზომის მაჩვენებელია. სხეულის ზომა გადარჩევამე საპასუხოდ ნაკლებად შეიცვლება, თუ თითოეულმა ორგანომ დამოუკიდებელი გენეტიკური ცვლილება უნდა განიცადოს. უფრო სწრაფი ევოლუცია იქნება, თუ არსებობს მათი ზომის ზრდის ან შემცირების კოორდინაცია. განვითარების დროს სხვადასხვა ორგანო მართალე ერთმანეთთან შესაბამისობაში იბრდება. სხეულის ზომის შემცვლელ ალელებს სხეულის უმეტეს ნაწილებზე კორელაციური ეფექტი აქვს (იხილეთ ალომეტრიული ზრდის შესახებ დისკუსია, თავი 8).

### შეუძლია თუ არა გენეტიკას მოგვცეს ევოლუციის ბრძელვადიანი პროგნოზი?

თუ ბუნებრივ პოპულაციებში გადარჩევამე რეაქცია არასდროს არ იყო, ერთი თვისების ან თვისებების კომბინაციის გენეტიკური ცვალებადობის შესაძლებლობით, ლიმიტირებული, მაშინ ადაპტაციური ევოლუციის სიჩქარე და მიმართულება მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევის ძალასა და მიმართულებაზე იქნება დამოკიდებული. ზოგიერთ შემთხვევაში ევოლუცია „უმცირესი რემისტენტულობის მქონე გენეტიკური ხაზების“ გასწვრივ

მიმდინარეობს (Stebbins 1974; Schluter 1996). ზოგიერთ თვისებას ძალიან მცირე გენეტიკური ცვალებადობა ახასიათებს და ამიტომ ევოლუციის მიმართულებას ზღუდავს ან გადახრის. მაგალითად, როცა სპეციფიკური მასპინძლის მქონე მცენარეებით მკვება ხოჭოებში ახალი მცენარეებით (ნორმალურ პირობებში ხოჭოები მათ არ ეკარებიან) კვებისკენ მიდრეკილება შეამოწმეს, აღმოჩნდა, რომ კვებითი რეაქციის გენეტიკური ცვალებადობა მხოლოდ კონკრეტული მცენარის შემთხვევაში ვლინდება, განსაკუთრებით იმ მცენარის, რომელიც ხოჭოს მასპინძელი მცენარის ახლო ნათესავია. როგორც ჩანს, ხოჭოები უფრო სწრაფად ადაპტირდებიან ახლო ნათესავი მცენარეებით კვებაზე, ვიდრე შორეული ნათესავებით – მუსტად ეს მოხდა ამ ხოჭოებისა და მცენარეებით მკვებაში მწერების სხვა ჯგუფების ევოლუციისას (Futuyma et al. 1995).

თუ ორ თვისებას შორის გენეტიკური კორელაცია არსებობს, უდიდესი გენეტიკური ცვალებადობა განლაგებულია ელიფსის გრძელი ღერძის გასწვრივ, ელიფსს ქმნიან ინდივიდუალური თვისებების სიდიდეების გრაფიკები. (სურ. 13.18ა). დოლფ შლუტერი (2000) ამ ღერძს „მაქსიმალურ გენეტიკურ ცვალებადობას“ ( $g_{max}$ ) უწოდებს და ვარაუდობს, რომ ამ ღერძის გასწვრივ ადაპტაციური ევოლუცია უდიდესი იქნება მხოლოდ მცირე დროის განმავლობაში, მიმართული გადარჩევისას თვისებების გენეტიკური კორელაციის შემზღვეველი ეფექტის გამო. დროთა განმავლობაში  $g_{max}$ -ის ეფექტი შემცირდება, რადგან სრულყოფილი გენეტიკური კორელაციის არმქონე თვისებები ოპტიმალურ მნიშვნელობებს შეიძენს. შლუტერმა *Gasterosteus aculeatus* სახეობის თევზის, ბელურების, და სხვა ხერხემლიანების რამდენიმე ადაპტაციური მორფოლოგიური თვისება გამოიკვლია, ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებისგან მათი დივერგენციის მიმართულება დაადგინა და იგი თვისებებს შორის გენეტიკური კორელაციის შედეგად მომხდარი ევოლუციის მიმართულებას ანუ  $g_{max}$ -ს შეადარა (სურ. 13.18ბ). როგორც მოსალოდნელი იყო, ამ ორ მიმართულებას შორის დაცილება უმცირესი აღმოჩნდა სახეობებისთვის, რომლებიც ახლო წარსულში განცალკევდნენ და საერთო წინაპრიდან გასულ დროსთან ერთად გაიზარდა. რეალური და გენეტიკურად პროგნოზირებული მიმართულებების სანყისი მჭიდრო კავშირი მიუთითებს, რომ გენეტიკური ცვალებადობის და კორელაციის სტრუქტურა დიდი ხნის განმავლობაში შეიძლება უცვლელი დარჩეს და ევოლუციის მიმართულებაზე შეიძლება იმოქმედოს. შლუტერის ამრით, ასეთი გავლენა 4 მილიონამდე წლის განმავლობაში შეიძლება გაგრძელდეს.

შლუტერის მიერ აღწერილი სტრუქტურებიდან გამომდინარე, თვისებებს შორის არსებული გენეტიკური კორელაცია დიდი ხნის განმავლობაში შეიძლება შენარჩუნდეს. ამ მოსაზრების სისწორე დადგინილი არ არის და ფენოტიპური ევოლუციის ერთ-ერთი ყველაზე საეჭვო ასპექტია. ზოგმა მკვლევარმა აღმოაჩინა, რომ კონკრეტულ თვისებებს შორის არსებული გენეტიკური კორელაციები სახეობების გეოგრაფიულ პოპულაციებში ან ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებში მსგავსია, თუმცა სხვა კვლევებში ნაკლები მსგავსება იკვეთება, საიდანაც გამომდინარეობს, რომ გენეტიკური კორელაციის ძალა საკმაოდ სწრაფ ევოლუციას განიცდის (Steppan et al. 2002).

## რეაქციის ნორმა

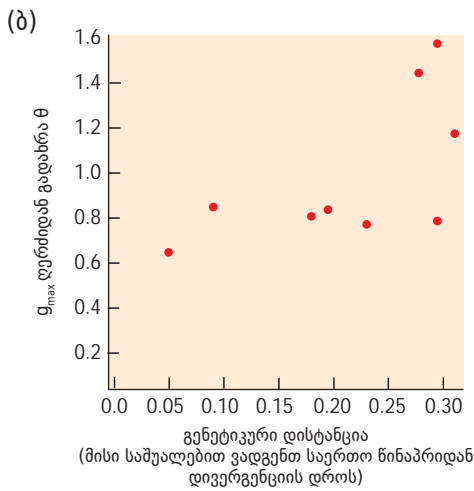
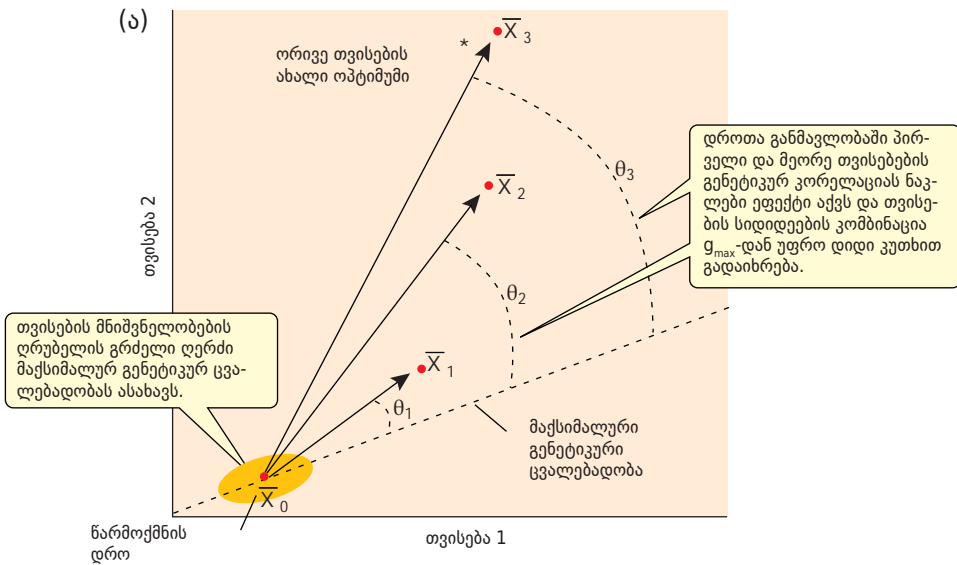
გენოტიპურ და ფენოტიპურ განსხვავებებს შორის კავშირი დამოკიდებულია ევოლუციურ პროცესებზე. ზოგჯერ ეს პროცესები გენეტიკური სხვაობის ფენოტიპურ ექსპრესიას ამცირებს; სხვა შემთხვევაში ერთი გენოტიპი გარემოს სტიმულზე საპასუხოდ რადიკალურად განსხვავებულ ფენოტიპებს წარმოქმნის. გენოტიპის **რეაქციის ნორმა** არის მის მიერ სხვადასხვა გარემოში წარმოქმნილი ფენოტიპების სიმრავლე (სურ. 13.19; იხ. აგრეთვე სურ. 9.18). რეაქციის ნორმის ვიზუალურად აღქმისთვის ორი ან მეტი გარემოს გენოტიპის ფენოტიპური სიდიდის გრაფიკი უნდა ავაგოთ.

როდესაც პოპულაციაში ფენოტიპზე განსხვავებული გარემოს გავლენა სხვადასხვა გენოტიპში განსხვავებულია, გენოტიპების რეაქციის ნორმები არ არის პარალელური და ფენოტიპური ცვალებადობა **გენოტიპისა და გარემოს ურთიერთქმედებით** ( $G \times E$ ) ( $V_{G \times E}$ ) გამოწვეულ ცვალებადობის კომპონენტსაც მოიცავს (სურ. 13.19ბ,გ). თუ ყველა გენოტიპს რეაქციის ნორმები პარალელურია აქვს (სურ. 13.19ა), მაშინ  $G \times E$  ურთიერთქმედება არ გვაქვს ( $V_{G \times E} = 0$ ).

## ფენოტიპური პლასტიურობა

ბევრ სახეობაში ადაპტაციური **ფენოტიპური პლასტიურობა** ყალიბდება: გენოტიპს სხვადასხვა გარემო პირობების შესაფერისი განსხვავებული ფენოტიპების შექმნა შეუძლია (West-Eberhard 2003). მრავალი განსხვავება, რომელიც „განვითარების გადახრით“ არის გამოწვეული ორგანიზმის სიცოცხლის განმავლობაში ძველ მდგომარეობას ვეღარ უბრუნდება (სურ. 13.20ა). მაგალითად, ზოგიერთ ნახევრად წყლის მცენარეში ფოთლების ფორმა დამოკიდებულია ფოთლის განვითარების ადგილზე: წყლის ქვეშ, თუ წყლის მედაპირზე (სურ. 13.20ბ). ამ ტიპის ადაპტაციური ფენოტიპური პლასტიურობა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად იმ გენოტიპებისთვის ყალიბდება, რომელთა რეაქციის ნორმები სხვადასხვა გარემოში უბრუნველყოფენ ოპტიმალურ ფენოტიპს (Schlichting and Pigliucci 1998).





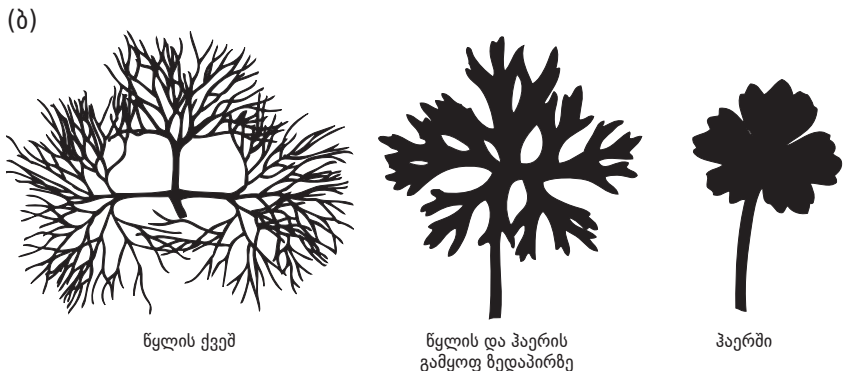
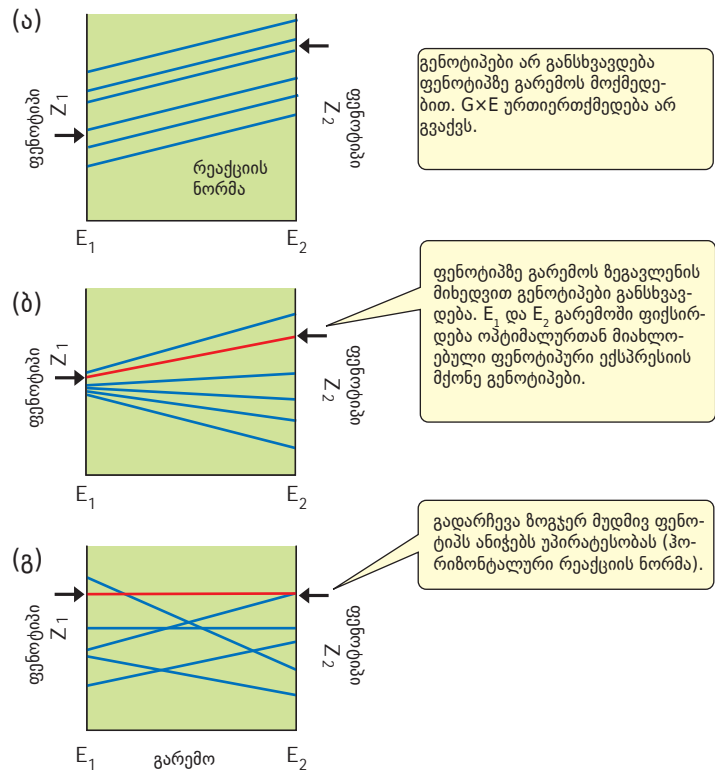
სურ. 13.18. უმცირესი რეზისტენტულობის მქონეების გენეტიკური ხაზების გასწვრივ მიმდინარე ევოლუცია. (ა) ელიფსი აჩვენებს პირველი და მეორე გენეტიკური კორელაციის მქონე თვისებების სიდიდეების განაწილებას. მეცხიმალური გენეტიკური ცვალებადობა ( $g_{max}$ ) არის თვისებების სიდიდეების კომბინაცია ელიფსის გრძელი ღერძის გასწვრივ. თუ წინაპარი პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობა  $\bar{X}_0$  ნერტილზეა და ის ახალი ოპტიმუმი (\*) მიმართულებით, მიმართულ გადარჩევას განიცდის, გენეტიკური კორელაცია პირველ რიგში გამოიწვევს ევოლუციის  $\bar{X}_1$  მიმართულებით განვითარებას. ევოლუციის მიმართულება (ისარი)  $g_{max}$ -დან  $\theta_1$  კუთხით არის გადახრილი. დროთა განმავლობაში გენეტიკური კორელაციის ეფექტი მცირდება, ასე რომ  $\bar{X}_0$ -სა და  $\bar{X}_2$ -ს შორის გაგლეხული წრფე  $g_{max}$ -დან უფრო გადახრება, ( $\theta_2$  კუთხით). მოგვიანებით გადახრა ისევ ძლიერია ( $\theta_3$  კუთხე), როცა პოპულაცია ორივე თვისების ოპტიმალურ მნიშვნელობას უახლოვდება. (ბ) მომღერალ ბელურებში რამდენიმე ადაპტაციურ თვისებას (მაგალითად, ნისკარტის ზომებს) შორის გენეტიკური კორელაცია დაადგინეს. ის გამოიყენეს  $g_{max}$ -ის გამოსათვლელად. ნერტილები აჩვენებს გადახრას (კუთხე  $\theta_A$  პანელზე)  $g_{max}$ -სა და სხვაობას შორის, რომელიც არსებობს მომღერალი ბელურისა და ბელურის სხვა 9 სახეობის თვისებებში. ეს სიდიდე კავშირშია ამ 9 სახეობებსა და მომღერალ ბერურას შორის არსებულ მოლეკულურ-გენეტიკურ დისტანციასთან. ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების მცირე გადახრა (მათ შორის გენეტიკური დისტანცია მცირეა)  $g_{max}$  აჩვენებს, რომ  $g_{max}$  მომღერალ ბელურებში საკმაოდ კარგად პროგნოზირებს ევოლუციის სანყის მიმართულებას. გენეტიკური კორელაციის თეორიის თანახმად, შორეული ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების თვისებები  $g_{max}$ -დან უფრო გადახრილი უნდა იყოს. მონაცემები იგივეს ადასტურებს (After Schluter 1996.)

**განვითარება „□,□,□□“ (არსების გზით)**

სხვა შემთხვევებში რეაქციის ყველაზე ადაპტაციური ნორმა შეიძლება მუდმივი ფენოტიპი იყოს. გარემო მას ვერ ცვლის (სურ. 13.19გ). მაგალითად, ცხოველისთვის შეიძლება სასარგებლო იყოს სქესობრივი სიმწიფის მიღწევისას ან მეტამორფოზისას სხეულის ფიქსირებული ზომის შენარჩუნება, მიუხედავად იმისა, რომ როდესაც ზრდის სიჩქარეზე მოქმედებს კვება და ტემპერატურა. თვისების განვითარების სისტემა შეიძლება ისე განვითარდეს, რომ წინააღმდეგობა გაუწიოს ფენოტიპზე გარემოს ზეგავლენას (Scharloo 1991). კონრად უოლდინგტონი, რომელმაც ერთ-ერთმა პირველმა გააერთიანა განვითარების და ევოლუციური ბიოლოგია, ამ მოვლენას **კანალიზაციით განვითარებას** უწოდებს.

უოლდინგტონი (1953) კანალიზაციით განვითარების ცნების საშუალებით რამდენიმე საინტერესო ექსპერიმენტული შედეგის ინტერპრეტაციას იძლევა. მაგალითად, *Drosophila*-ს ფრთის ჯვარედინი ძარღვები ხანდახან არ ვითარდება, თუ ბუმის ჭური სითბურ დარტყმას განიცდის. უოლდინგტონმა გადაარჩია და გაამრავლა ბუზები, რომლებიც სითბური დარტყმის საპასუხოდ ჯვარედინ დაძარღვას არ ივითარებდნენ. რი გავლენის პირობებში ბუზებს ჯვარედინი დაძარღვა არ ჰქონდათ. მაგრამ შემდგომი სელექციის პირობებში პოპულაციის საკმაოდ დიდ ნაწილს არ აღმოაჩნდა ჯვარედინი დაძარღვა სითბური შოკის გარეშეც. ეს თვისება მემკვიდრეობითი გახდა. გარემოს საპასუხოდ ჩამოყალიბებული თვისება გენეტიკურად განსამღვრული გახდა. ამ მოვლენას უოლდინგტონი **გენეტიკურ ასიმილაციას** უწოდებს.

სურ. 13.19. გენოტიპისა და გარემოს ურთიერთქმედება და რეაქციის ნორმების ევოლუცია. თითოეული ხაზი გენოტიპის რეაქციის ნორმას, კერძოდ  $E_1$  და  $E_2$  გარემოში ფენოტიპური თვისების ექსპრესიას აჩვენებს. თვისების ფორმებია  $Z_1$  და  $Z_2$ . ისრებით ნაჩვენებია თითოეულ გარემოში ადაპტაციურად ოპტიმალური ფენოტიპი. (ა) სხვადასხვა გენოტიპის ფენოტიპზე გარემოს ზეგავლენა ერთნაირია.  $G \times E$  ურთიერთქმედება არა გვაქვს. ამ შემთხვევაში რეაქციის ოპტიმალური ნორმა ვერ ჩამოყალიბდა, ვინაიდან ისარს არც ერთი გენოტიპი არ შეესაბამება. (ბ) სხვადასხვა გენოტიპის შემთხვევაში, გარემოს გავლენა ფენოტიპზე სხვადასხვაა.  $G \times E$  ურთიერთქმედება გვაქვს.  $E_1$  და  $E_2$  გარემოში ფიქსირდება ოპტიმალურთან მიახლოებული რეაქციის ნორმის მქონე გენოტიპი (წითელი ხაზი). ამის შემდეგ ფიქსირდება ახალი მუტაციები, რომელთა მეშვეობით თითოეულ გარემოში ფენოტიპი ოპტიმალურ მნიშვნელობას უფრო უახლოვდება. (გ) ზოგჯერ გადარჩევა გარემოსგან დამოუკიდებლად მუდმივ ფენოტიპს ანიჭებს უპირატესობას. პორიზონტალური რეაქციის ნორმის (წითელი ხაზი) მქონე გენოტიპი შეიძლება ოპტიმალური იყოს.



თუმცა უოდინგტონის შედეგი მოგვაგონებს შექმნილი თვისებების მემკვიდრეობითობის დისკრედიტირებულ თეორიას, მას მარტივი ახსნა აქვს. ბუზების გენოტიპების მგრძობელობა გარემოს ზეგავლენის მიმართ (სითბური დარტყმა) სხვადასხვაა ანუ ისინი განსხვავდებიან კანალიზაციით განვითარების ხარისხით. ასე, რომ ზოგი ნაკლებად იცლის განვითარების გადახრილ თვისებებს. ასეთი ასეთი თვისებების სელექცია უპირატესობას ანიჭებს ალელებს, რომლებიც მიმართავენ განვითარებას ახალი კანალიზაციით. როცა ამგვარი ალელები გროვდება, გაცილებით ნაკლები სტიმულია საჭირო ახალი ფენოტიპის წარმოქმნისთვის. აღმოჩენა, რომ გენეტიკური ასიმილაცია არ ხდება გენეტიკური ცვალებადობის არმქონე, ინბრიდულ პოპულაციებში, ადასტურებს ამ ინტერპრეტაციის სისწორეს (Scharloo 1991).

სურ. 13.20. ფენოტიპური პლასტიურობის მაგალითები. (ა) გეომეტრიკა *Nemoria Arizona*-ის გამაფხულები (მარცხნივ) გამოჩევილი მუხლუხო მუხის ყვავილებს (ციცებს) მოგვაგონებენ. ისინი ამ ყვავილებით იკვებებიან. ზაფხულში (მარჯვნივ) გამოჩევილი მუხლუხო მუხის ფოთლებით იკვებება და ყლორტს ჰავს. (ბ) წყლის ბაია *Ranunculus aquatilis*-ის ფოთლის ფორმა წყალში, ჰაერში ან წყლისა და ჰაერის გამყოფ ზედაპირზე განსხვავებულია (ა, photos courtesy of Erick Green; ბ from Cook 1968.)

## ცვალებადობის ევოლუცია

ცვლილება ეხება ნიმუში ან სახეობებში არსებულ განსხვავებებს, ხოლო ცვალებადობა ცვლილების უნარი ან პოტენციალია (Wagner et al. 1997). მაგალითად, მწერებში რთული თვალების რაოდენობა (ორი, ზოგ სახეობაში არც ერთი) ნაკლებად ცვალებადია, ვიდრე რთული თვალის შემადგენელი ერთეულების (ომათიდიების) რაოდენობა. ძუძუმწოვრებში სხეულის ზომასა და ტვინისა თუ ნაწლავების ზომას შორის კორელაცია არსებობს, ამიტომ ხილული ცვალებადობა ანუ დიდი ზომის სხეული და პანანინა ტვინი ძალიან იშვიათი შემთხვევაა. განვითარების პროცესი ცვალებადობის უნარზე მოქმედებს, მღვარზე, რომელმდეც გენეტიკური ცვალებადობა ფენოტიპური ცვალებადობის სახით შეიძლება გამოიხატოს. დამოკიდებულია თუ არა ცვალებადობის უნარი მხოლოდ განვითარების უცვლელ „კანონებზე“, თუ ის ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ყალიბდება? ეს შეკითხვა, როგორც ინდივიდუალური თვისებების ცვალებადობას, ასევე თვისებებს შორის კორელაციებს ეხება.

ინდივიდუალური თვისებების ცვალებადობაზე მოქმედებს კანალიზაციით განვითარების ევოლუცია. თვისებას, რომელიც გარემო ფაქტორების მოქმედების მიმართ ნაკლებად მგრძობიარეა, გარემო კანალიზაციით წარმართავს. თვისება კანალიზაციით გენეტიკურად შეიძლება განვითარდეს ანუ შეიძინოს მუტაციის მოქმედების მიმართ ამტანობა. ასეთ დროს ფენოტიპი მაშინაც უცვლელი რჩება, როცა ამ თვისების განმასზღვრელი გენები მნიშვნელოვნად იცვლება.

**ზღვრული თვისებები** გამოიხატება, როგორც დისკრეტული ალტერნატივები“ თუმცა კონტროლდება პოლიგენური ცვალებადობის მიერ და არა ერთი ლოკუსით. პოლიგენური ცვალებადობა ფენოტიპურად არ გამოიხატება, სანამ განვითარება გენეტიკური ან გარემოს ძლიერი ცვლილების შედეგად არსებითად (ზღვარს მიღმა) არ შეიცვლება. მაგალითად, *Drosophila melanogaster*-ის და მონათესავე სახეობების ბუნებრივ პოპულაციებში სკუტელუმის (გულმკერდის ნაწილის) ბუსუსების რაოდენობა (4) თითქმის არ იცვლება. მიუხედავად ამისა, *scute* (*sc*) მუტაციის ჰომოზიგოტებში ბუსუსების რაოდენობა ცვალებადია, რაც დამოკიდებულია პოლიგენური ცვალებადობის გამოხატვით სხვა ლოკუსებზე (სურ. 13.21ა). ეს მუტაცია კანალიზაციით განვითარებას წყვეტს, და პირიქით, *scut* ლოკუსზე განლაგებული ნორმალური ალელი იწვევს გენეტიკურ კანალიზაციას. მას რაოდენობრივ ლოკუსებზე *ეპისტატიკური* გავლენა აქვს და აკონტროლებს მათ ფენოტიპურ გამოხატვას. *scute* — ის მხვრივ ჰომოზიგოტური ექსპრესიონტული პოპულაციის, რომელშიც (აქედან გამომდინარე) ცვალებადი იყო ბუსუსების რაოდენობა ჯეიმს რენდელმა და მისმა კოლეგებმა (1966) ცვალებადობის საწინააღმდეგო სელექცია ჩაატარეს. მათ ყველაზე ნაკლებად ცვალებადი მდედრები გაამრავლეს (რომელსაც *თითქმის მუდმივად* 2 ბუსუსი ჰქონდა). დაახლოებით 30 თაობის შემდეგ ფენოტიპური ცვალებადობა მკვეთრად შემცირდა (სურ. 13.21ბ). მკვლევრებმა ისეთი გენების სელექცია ჩაატარეს, რომლებიც განვითარებას კანალიზაციით ახალ მიმართულებას ანიჭებენ.

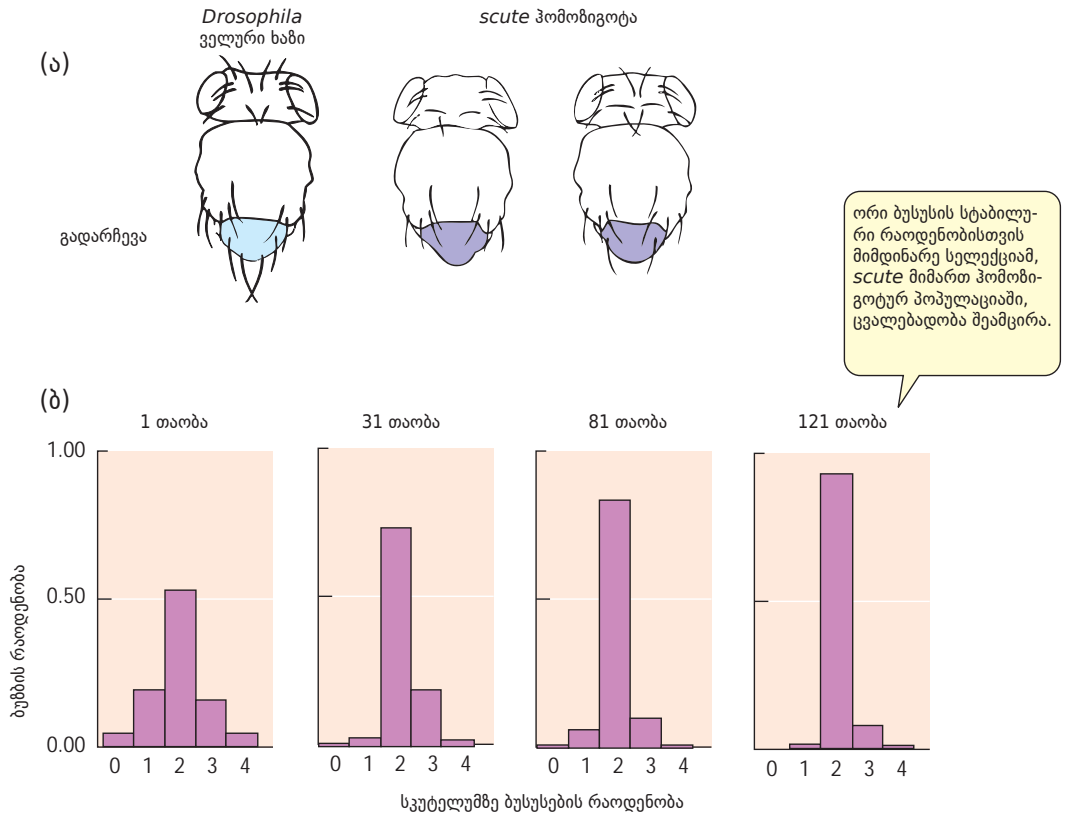
შეუძლია თუ არა ბუნებრივ გადარჩევას იგივე შედეგის გამოიწვევა? ვაგნერმა და სხვებმა (1997) და კავეციკიმ (2000) კანალიზაციის ევოლუცია მათემატიკურად გამოიკვლიეს. მათი კვლევების თანახმად, გარემოთი გამოწვეული კანალიზაციის ალელების რაოდენობა იზრდება, როდესაც ოპტიმალური ფენოტიპისგან გადახრის საწინააღმდეგო მასტაბილიზირებელი გადარჩევა დიდი ხნის განმავლობაში მიმდინარეობს. გენეტიკური კანალიზაციის ევოლუცია მხოლოდ შემზღველ პირობებშია მოსალოდნელი. თუ მიმართული გადარჩევა სწრაფად იცვლის მიმართულებას, ფენოტიპის კანალიზაცია შეიძლება სასარგებლო იყოს, ვინაიდან ის უშლის გადარჩევაზე პასუხის განვითარებას ერთი თაობის ფარგლებში, რომელიც რამდენიმე თაობაში არაადაპტაციური გახდება. მუდმივი, ხანგრძლივი, მასტაბილიზირებელი გადარჩევის პირობებში კანალიზაცია მხოლოდ მაშინ ვითარდება, როცა გადარჩევა არც ისე ძლიერია და არც სუსტია. თუ მასტაბილიზირებელი გადარჩევა სუსტია, მუტაციების ფენოტიპური გამოხატვის ხელისშემშლელი ალელების სელექციური უპირატესობა მცირეა და მათი რაოდენობა არ იზრდება. თუ მასტაბილიზირებელი გადარჩევა ძლიერია, ის ახალ მუტაციებს სწრაფად გამორიცხავს. ოპტიმუმიდან გადახრას ცოტა ინდივიდი ახერხებს. აქედან გამომდინარე, მუტაციების ფენოტიპური გამოხატვის ხელისშემშლელი ალელების გადარჩევა ნაკლებია.

“□, □□, □□□” თეორიას შეუძლია ახსნას ზოგიერთი თვისების, როგორც არის უმაღლესი რანგის ტაქსონების ზოგი სინაპომორფები, უცვლელია დიდი დროის განმავლობაში. მაგალითად, დევონური პერიოდის უძველეს ამფიბებს თითების ცვალებადი რაოდენობა, 8 ან 9 თითი ჰქონდა (იხ. მე-4 თავი). ძალიან მალე ამფიბებმა ხუთთითიანი „პენტადაქტილური“ კიდურები განავითარეს, ამის შემდეგ თითქმის არც ერთ ხერხემლიან ტეტრაპოდას ხუთ თითზე მეტი არ ჰქონია. მაშასადამე, თითქოს არ არსებობს წესი, რომ კიდურებს ხუთზე მეტი თითი არ უნდა ჰქონდეს. მაგრამ განვითარების პროცესები გარკვეული მიმართულებით წავიდა და თითების რაოდენობის მაქსიმალური სიდიდე შეიზღუდა. ფილოგენეტიკურად „კონსერვატიულ“ თვისებებს კვლავ 21-ე თავში დავუბრუნდებით.

მორფოლოგიური ინტეგრაციის (Olson and Miller 1958), ან უფრო ზოგადად **ფენოტიპური ინტეგრაციის** (Pigliucci and Preston 2004) ჰიპოთეზის თანახმად, ფუნქციონალურად დაკავშირებულ თვისებებს უნდა ერთმანეთთან გენეტიკური კორელაცია ჰქონდეთ, ანუ თვისებები მაშინაც უნდა კოორდინირებდნენ, თუ ისინი სახეობებს შორის იცვლებიან და თუ ევოლუციას განიცდიან. გიუნტერ ვაგნერმა და ლი ალტენბერგმა (1996)



**სურ. 13.21.** კანალიზაცია ხელოვნური გადარჩევის შედეგად. (ა) *Drosophila melanogaster*-ის თავის ზედა ნაწილი და გულმკერდი. გულმკერდის უკანა ნაწილზე ანუ სკუტელუმზე ბუნებრივი პოპულაციის ბუზებს ოთხი ბუსუსი აქვს, მაგრამ სკუტელუმის ჰომოზიგოტებში ბუსუსების რაოდენობა ცვალებადია (ნოლი ან ორია). (ბ) ორი ბუსუსის სტაბილური რაოდენობისთვის მიმდინარე სელექცია *scute* მხვრივ ჰომოზიგოტურ პოპულაციებში ცვალებადობის შემცირებას იწვევს. სურათზე გამოსახულია სელექციის სედეგები 1, 31, 81 და 121 თაობის შემდეგ (Based on data from Rendel et al. 1966.)



თეორიულად დაამტკიცეს, რომ ხანგრძლივი მიმართული გადარჩევა უპირატესობას ანიჭებს მოდიფიცირებულ ალელებს, რაც თვისების ოპტიმალური მნიშვნელობისკენ მიმართული ლერძების გასწვრივ აძლიერებს ფუნქციონალურად დაკავშირებულ თვისებებს შორის პლეიოტროპულ კორელაციას (13.18ა სურათზე მონიშნულია ვარსკვლავით). მაგალითად, თუ ფუნქციონალურად მნიშვნელოვანია, რომ ფრინველის ნისკარტის ზედა და ქვედა ნაწილები ერთიანი სიგრძის იყოს, მაშინ უფრო გრძელი ნისკარტის თვისების გადარჩევა, იმ ალელების გადარჩევას უნდა მოიცავდეს, რომლებიც კოორდინირებენ ნისკარტის ორი ნაწილის განვითარებას და მათ შორის პლეიოტროპულ კორელაციას ქმნიან.

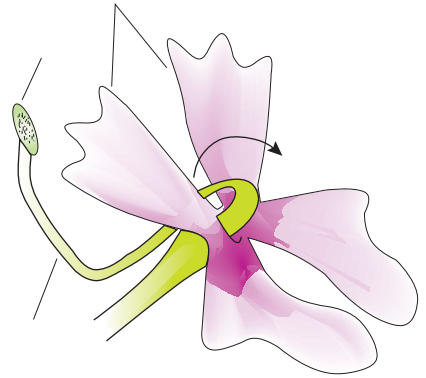
ამ ჰიპოთეზის ადასტურებს ყვავილების სხვადასხვა ნაწილების კორელაციის შესწავლის შედეგები, ვინაიდან შესაბამისობა ყვავილის სტრუქტურას და დამტკიცებული მწერის ზომასა და ჰომოციას შორის აისახება მცენარის რეპროდუქციულ წარმატებაზე (Armbruster et al. 2000, 2004). ფენოტიპური კორელაცია გენეტიკურ კორელაციაზე მეტ ინფორმაციას გვაწვდის, თუმცა ჩვეულებრივ, ყვავილის სტრუქტურა ძლიერ შესაბამისობას აგლენს ამ ორ კორელაციას შორის. მოგჭერ ფენოტიპური ინტეგრაციის ჰიპოთეზაც დასტურდება. მაგალითად, გასაოცარი ავსტრალიური მცენარის, სტილიდიუმის (*Styliidium*) სქესობრივი სტრუქტურები სვეტს ქმნის, რომელიც მწერს მურგის მხრიდან ეხება, როცა მწერი ყვავილის ქვედა ფოთლებისგან შექმნილ პლატფორმაზე მის და სვეტის მგრძობიარე წერტილს ეხება (სურ. 13.22). სვეტის სიგრძესა და პლატფორმის სიგრძეს შორის ძალიან ძლიერია ფენოტიპური კორელაცია (ერთ-ერთ შესწავლილ პოპულაციაში 0,81-ს აღწევს). ყვავილის სტრუქტურების კორელაცია უფრო ძლიერია, ვიდრე მათი კორელაცია ვეგეტაციურ სტრუქტურებთან. არსებობს ჰიპოთეზა, რომ გენეტიკური კორელაციები სწორი ფუნქციის გადარჩევას ასახავს და არა განვითარების გზებს. გაურკვევლია ეს გზები ადაპტირებული არის სახეობის სპეციფიკური ეკოლოგიური სიტუაციის მიმართ, თუ არა (Armbruster et al. 1999; Herrera et al. 2002). ადაპტიური ფენოტიპური ინტეგრაციის ლიდერობის საკითხი ასევე კითხვის ნიშნის ქვეშ არის.

**რეზიუმე**

1. ფენოტიპური თვისების ცვალებადობა (ვარიანსა) ( $V_p$ ) გენეტიკურ ვარიანსას ( $V_g$ ) და გარემოთი გამოწვეულ ვარიანსას ( $V_e$ ) მოიცავს. გენეტიკური ვარიანსა ალელების ადითიური ეფექტებით გამოწვეულ ადითიურ გენეტიკურ ვარიანსას ( $V_A$ ) და დომინანტურობით ან ეპისტაზისით გამოწვეულ არაადითიურ გენეტიკურ ვარიანსას აერთიანებს. მშობელსა და შთამომავლობას შორის კორელაციას მხოლოდ ადითიური ვარიანსა ქმნის (და შეიძლება გაიზომოს კორელაციით). მაშასადამე, გადარჩევაზე რეაქციას მხოლოდ

$V_A$  იძლევა.

2.  $V_A/V_p$  შეფარდება თვისების მემკვიდრეობითობა ( $h^2$ ), მემკვიდრეობითობა ფიქსირებული არ არის, მაგრამ დამოკიდებულია ალელის სიხშირეებზე და გარემოს შეცვლით გამონვეული ფენოტიპური ცვალებადობის ხარისხზე. თვისებაზე მოქმედი გადარჩევის ხანმოკლე ეფექტის („რეაქცია“ გადარჩევამე) პროგნოზი მემკვიდრეობითობის და გადარჩევის ძალის მიხედვით შეიძლება გაკეთდეს.
3. ბუნებრივ პოპულაციებში თვისებების უმეტესობა მწვენილოვან გენეტიკურ ცვალებადობას ამჟღავნებს, ამიტომ გადარჩევის მექანიზმის ცვლილებისას სწრაფად განვითარება შეუძლია. არსებობს სწრაფი ევოლუციის უამრავი მაგალითი, რომელიც საუკუნის ან კიდევ უფრო ნაკლები დროის განმავლობაში მოხდა.
4. რაოდენობრივი თვისების ლოკუსის (QTL) გენეტიკური რუკის აგება მოლეკულური ან სხვა ტიპის მარკერების დახმარებითაა შეაძლებელი. მრავალი თვისების ცვალებადობა რამდენიმე ან მრავალ ლოკუსზე მიმდინარე ცვალებადობით არის გამონვეული, ზოგს აქვს ძლიერი, სხვებს კი მცირე ეფექტი. ზოგიერთი თვისების გენები გაშიფრულია და მათი ფუნქციები ცნობილია.
5. ლოკუსებს შორის არაანონასნორული შეჭიდულობა თვისების ვარიანსაზე აისახება. არაანონასნორულ შეჭიდულობას რეკომბინაცია ასუსტებს.
6. ხელოვნური გადარჩევის ექსპერიმენტებიდან გამომდინარეობს, რომ თვისებები ხშირად ცვალებადობის საწყისს არეალებს ცილებზე. გადარჩევამე რეაქცია საწყისი პოპულაციის გენეტიკურ ცვალებადობასა და ექსპერიმენტების განმავლობაში წარმოქმნილ ახალ მუტაციებს ეფუძნება.
7. მასტაბილიზირებული გადარჩევა გავრცელებულია ბუნებრივ პოპულაციებში. ამის მიზეზი, ან ოპტიმალურ სიდიდესთან თვისების სიახლოვეა, ან კონფლიქტური გადარჩევის მექანიზმი, ან უარყოფითი პლეიტროპული გავლენა, რომელიც შემდგომ ცვლილებას ხელს უშლის. ასევე გავრცელებულია მადივერსიფიკირებული გადარჩევა.
8. ბუნებრივ პოპულაციებში მაღალი დონის გენეტიკური ცვალებადობის მიზეზი (მაღალი  $V_A$  და  $h^2$ ) გაურკვეველია, მაგრამ გადარჩევით და ნეიტრალური გენეტიკური დრეიფით გამონვეულ დანაკარგს მუტაცია აბალანსებს.
9. არაანონასნორული კავშირი და განსაკუთრებით პლეიტროპია, თვისებებს შორის გენეტიკურ კორელაციას იწვევს, რომელიც გარემოს ფაქტორებით გამონვეულ კორელაციასთან ერთად ფენოტიპურ კორელაციებს წარმოქმნის. თვისების ევოლუციას ამ თვისებაზე მიმდინარე გადარჩევა და სხვა თვისებებზე მიმდინარე გადარჩევა წარმართავს, რომლებთანაც ეს თვისება გენეტიკურად კორელირებულია. გენეტიკური კორელაციის გავლენა დამოკიდებულია მის ძალაზე და მუდმივობის ხარისხზე. გენეტიკურ კორელაციებს შეუძლიათ ადაპტაციის სიხშირის გაზრდა (თუ ფუნქციონალურად ურთიერთდამოკიდებული თვისებები აჩვენებენ ადაპტაციურ კორელაციას), შეუძლიათ თვისების, ნაკლებად ადაპტაციური მიმართულებით, განვითარება გამოიწვიონ (თუ კორელაციურ თვისებაზე მოქმედი გადარჩევა საკმარისად ძლიერია), ან შეამცირონ სიჩქარე, რომლითაც თვისება თავისი ოპტიმალური მდგომარეობისკენ ვითარდება. ფუნქციონალურად ინტეგრირებული თვისებების გენეტიკური კორელაციების სიძლიერის საკითხი გაურკვეველია (ფენოტიპური ინტეგრაციის პიპოთეზა).
10. რეაქციის ნორმა — ფენოტიპის გამოვლინება გარემოს სხვადასხვა პირობების დროს — მაშინ ვითარდება, თუ ფენოტიპები ცვალებადია იმ ხარისხით, რომლითაც ფენოტიპი გარემოს მოქმედების შედეგად იცვლება. ზოგიერთ თვისება ადაპტაციურ ფენოტიპურ პლასტიურობას ავლენს, ხოლო სხვა შემთხვევებში გადარჩევა მუდმივ ფენოტიპს ანიჭებს უპირატესობას, მიუხედავად გარემოში არსებული განსხვავებების.
11. “□□, □□□” არის განვითარების დამცველი მონა, რომელიც მოქმედებს გარემოთი ან გენეტიკური ცვალებადობით გამონვეული ცვალებადობის წინააღმდეგ. კანალიზაციის თვისებებია ზღვრული თვისებები, რომლებშიც ძირითადი პოლიგენური ცვალებადობა ფენოტიპურად გამოვლენილი იქამდე არ არის, სანამ მკვეთრი მუტაცია და გარემოს მკვეთრი შეცვლა კანალიზაციას არ მოშლის. კანალიზაცია მხოლოდ გარკვეულ პირობებში ვითარდება. კანალიზაციის ევოლუციამ შეიძლება ახსნას ზოგიერთი თვისების მუდმივი მდგომარეობა ევოლუციური დროის ხანგრძლივ პერიოდებში.



სურ. 13.22. სტილიდიუმის *Styidium bicolor*-ის ყვავილი. სვეტი შეზრდილი ბუტკოსა და მტვრიანებისგან შედგება. როდესაც მწერი ყვავილის ქვედა ფოთლებით შეჭმნილ პლატფორმაზე ჯდება და მის ფუძეს ეხება, სვეტი წინ გადმოიხრება. მაშასადამე, დამტვრევაზე მტვრის მოხვედრის (და სხვა ყვავილებიდან მტვრის აღების) სიზუსტე სვეტის და პლატფორმის მომებზე დამოკიდებულია. ამ თვისებებს შორის ძლიერი ფენოტიპური კორელაცია არის (0,81) (From Armbruster et al. 2004.)

**ტერმინები და ცნებები**

ადიტიური გენეტიკური ცვალებადობა  
 “□□, □□□”  
 კორელაციური გადარჩევა  
 გარემოთი გამონვეული კორელაცია  
 გარემოთი გამონვეული ცვალებადობა

გენეტიკური ასიმილაცია  
 გენეტიკური კორელაცია  
 გენეტიკური ვარიანსა  
 გენოტიპისა და გარემოს ურთიერთქმედება

|  |                              |
|--|------------------------------|
| მემკვიდრეობითობა   | რაოდენობრივი გენეტიკა        |
| გადარჩევის ინტენსივობა                                       | რეალიზებული მემკვიდრეობითობა |
| რეაქციის ნორმა   | გადარჩევაზე რეაქცია          |
| ფენოტიპური კორელაცია   | გადარჩევის დიფერენციალი      |
| ფენოტიპური ინტეგრაცია  | გადარჩევის გრადიენტი         |
| ფენოტიპური პლასტიურობა                                       | გადარჩევის პლატო             |
| ფენოტიპური ვარიანსა  | ზღვრული თვისება              |
| რაოდენობრივი თვისების ლოკუსის (QTL) გენეტიკური რუკის შედგენა | კომპრომისი                   |
|  | გადარჩევა გამორიცხვით        |

### დავალებითი საკითხავი

- Introduction on quantitative genetics*, by D. S. Falconer and T. F. C. Mackay (fourth edition, Longman Group Ltd., Harlow, U. K., 1996) იოლად წასაკითხი და ნათელი შესავალი კურსია. D. A. Roff, *Evolutionary quantitative genetics* (Chapman and Hall, New Yourk, 1997), რაოდენობრივი თვისებების ევოლუციის ვრცელი მიმოხილვაა. *Genetics and analysis of quantitative traits*, by M. Lynch and J. B. Walsh (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998) ამ საკითხის უფრო ვრცელი მიმოხილვაა.
- T. F. C. Mackay's "The genetic architecture of quantitative traits" (2001, Annual Review of Genetics 35:303-339) ამ ნაშრომში ზოგიერთი თანამედროვე კვლევის განხილვაა მოცემული. ფენოტიპური მოქნილობა, განსაზღვრული გზით განვითარება და სხვა მნიშვნელოვანი საკითხები შესულია ნაშრომში: C. D. Schlichting and M. Pigliucci's *Phenotypic evolution: A reaction norm perspective* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998).

### ამოცანები და სადისკუსიო თემები

- რა იქნება, ერთი თაობის შემდეგ, გადარჩევაზე რეაქცია (R) სხეულის გამრდილი წონისთვის მიმდინარე ხელოვნური გადარჩევის დროს, ფენოტიპური ცვალებადობის ( $V_P$ ) შემდეგი სიდიდეებისთვის, ალიტური გენეტიკური ცვალებადობის ( $V_A$ ) სიდიდეებისთვის, გარემოთი გამოწვეული ცვალებადობის ( $V_E$ ) და გადარჩევის დიფერენციალის (S) შემდეგი სიდიდეებისთვის: (ა)  $VP=2გრამი^2$ ,  $V_A=1,25გრ^2$ ,  $V_E=0,75გრ^2$ ,  $S=1,33გრ$ ; (ბ)  $VP=2გრამი^2$ ,  $V_A=0,95გრ^2$ ,  $V_E=1,05გრ^2$ ,  $S=1,33გრ$ ; (გ)  $VP=2გრამი^2$ ,  $V_A=1,25გრ^2$ ,  $V_E=0,75გრ^2$ ,  $S=2,67გრ$  (ა ნაწილის პასუხი: საშუალო წონა დაახლოებით 0,83 გრამით გაიზრდება). თუ გადარჩევის შედეგად მიღებული წარმატებული თაობების პარამეტრები იგივე რჩება და სანყისი საშუალო წონა 10 გრამია, რამდენი იქნება ორი თაობის შემდეგ თითოეულ შემთხვევაში მოსალოდნელი საშუალო წონა?
- თუ პოპულაციაში რაოდენობრივი გენეტიკური ცვალებადობის უდიდესი ნაწილი ახალი მუტაციების წარმოშობით და მათ წინააღმდეგ მიმართული გადარჩევით ბალანსდება, მაშინ მუტაციების უმეტესობა გამოირიცხება იქამდე, სანამ გარემო შეიცვლება და მათ უპირატესობას მიანიჭებს. თუ მუტაციების უმეტესობის „არსებობის დრო“ მცირეა, ალელები, რომლებიც ანახვავებენ სხვადასხვა პოპულაციებს ან სახეობებს, ის ალელები არ იქნებიან, რომლებიც, როგორც წესი, პოპულაციაში სეგრეგირებულია (განცაკლევებულია) (Houle et al. 1996). როგორ დავადგინოთ პოლიმორფულია თუ არა პოპულაციების შეგნით ალელები, რომლებიც მონაწილეობენ პოპულაციებს შორის არსებული რაოდენობრივი თვისებების საშუალოების სხვაობებში?
- მიღებულია, რომ ორი სქესის თვისების გამოვლინებებს შორის არსებული გენეტიკური კორელაცია პასუხისმგებელია ზოგიერთ, ნაწილობრივ არაადაპტაციურ, თვისებებზე, როგორცაა: ორი მამრის კერტების ზომა და მდედრი ფინგერების, მამრებთან შედარებით ნაკლებად მკვეთრი შეფერილობა. (Lande 1980). მოიყვანეთ ამ ჰიპოთეზის შემოწმების გზები. რომელი სხვა თვისება შეიძლება განვითარდეს იმის გამო, რომ ის გენეტიკურად კორელირებულია ადაპტაციურ თვისებებთან მეტად, ვიდრე თვითონ არიან ადაპტაციური?
- იმსჯელეთ მოსაზრებაზე, რომლის თანახმად, მცირე რაოდენობის გენეტიკური ცვალებადობა და გენეტიკური კორელაციები ძირითადად არ მღუდავენ ევოლუციის მიმართულებას და სინქარეს.
- განიხილეთ თვისება, რომელიც ტიპურია მაღალი რანგის ტაქსონების სახეობებისთვის და მართლაც შეიძლება კლადასთვის მნიშვნელოვანი სინაპომორფული თვისება იყოს (მაგალითად გვირგვინის ფოთლების რაოდენობა ასეთი თვისებაა მცენარეების მრავალ გვარში და ოჯახში). როგორ შეგიძლიათ განსაზღვროთ, არის ეს მუდმივობა შინაგანი უცვლელი განვითარების "—‡", ან კანალიზაციის გადარჩე-



ვის ისტორია?

6. ტრადიციული რაოდენობრივი გენეტიკა დაფუძნებულია მრავალი ანონიმური ლოკუსის თეორიაზე. ასეთი ლოკუსების ფუნქციონალური როლი გაურკვეველია. „კანდიდატი ლოკუსის“ მეთოდის დახმარებით დღეს დადგენილია ზოგიერთი ლოკუსის თანმიმდევრობა და ფუნქცია. რა მნიშვნელობა აქვს ამ აღმოჩენას ფენოტიპური თვისებების ევოლუციის გააზრებისთვის?



# კონფლიქტი და თანამშრომლობა

# 14

დარვინი ბუნებრივი გადარჩევის შესახებ პირველად მაშინ დაფიქრდა, როდესაც ეკონომისტ თომას მალთუსის თეორიას გაეცნო. მალთუსი თვლის, რომ პოპულაციის ზრდა აუცილებლად გამოიწვევს საკვებისთვის და სხვა რესურსებისთვის კონკურენციას. მალთუსის „ნარკვევი პოპულაციის შესახებ“ დარვინისთვის შთაგონების წყარო გახდა და მეცნიერი მივიდა დასკვნამდე, რომ დაბადებული ინდივიდების მხოლოდ ნაწილი ახერხებს გადარჩენას და გამრავლებას, ხოლო გადარჩენილები



უმეტესად შებენი რესურსისთვის კონკურენციისთვის კარგად არიან აღჭურვილნი. მაშასადამე, ბუნებრივი გადარჩევის იდეა კონფლიქტს თავისთავად გულისხმობს. დარვინი მალე მიხვდა, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მხოლოდ სახეობების წარმომადგენლების დაუფარავი ბრძოლით არ არის განპირობებული და ბუნებაში თანამშრომლობაც არსებობს. მაგალითად, ინდივიდის უკრედეხსა და ორგანოებს შორის, სქესობრივი გზით გამრავლებად მენჯილებს შორის. ცხოველების ბევრი სოციალური სახეობის ინდივიდები და სახეობების მუტუალისტური წყვილებიც კი თანამშრომლობენ. მიუხედავად ამისა, კონფლიქტი საყოველთაო და გარდაუვალი მოვლენაა, ხოლო დარვინის შემდეგ თანამშრომლობის მიზეზების დადგენას ბიოლოგები ევოლუციური თეორიის ფარგლებში ცდილობენ.

თანამშრომლობა და ანტაგონიზმი. მდედრი კრაზანები (*Polistes gallica*) ბუდეს ერთად ქმნიან, შემდეგ ერთ-ერთი მდედრი დედოფალი ხდება და სხვების გამრავლებას ხელს უშლის. დედოფლის არარეპროდუქციული შვილები დებსა და ძმებს პატრონობენ (Photo © Bartomeu Borrell/AGE Fotostock)



სახეობის წევრები მხოლოდ საკვებისთვის ან სივრცისთვის არ იბრძვიან. ინდივიდების სოციალური ურთიერთქმედება, მათ შორის მენჯილეების ან მშობლებისა და შვილების ურთიერთობა ხშირად კონფლიქტის ელემენტებს მოიცავს. უფრო გასაოცარია, რომ ევოლუციური ბრძოლები ინდივიდუალური ორგანიზმის გენებს შორისაც მიმდინარეობს. შეჯობრი, კონფლიქტი და თანამშრომლობა ცხოველების ქცევაში ღიად არის გამოხატული. ისინი ორგანიზმების სიცოცხლის ყველა სფეროში აღწევს და სხვაგვარადაც გამოიხატება. კონფლიქტი და თანამშრომლობა უმნიშვნელოვანესია ბიოლოგიური მოვლენების უმრავლესობის ევოლუციის გააზრებისთვის. ეს თვისებები ვლინდება დაწყვილების ქცევაში, სტერილური სოციალური მწერების ქცევაში, კანიბალიზმში და ადამიანის ფეხმძიმობის პერიოდის ყველაზე სპეციფიკურ თვისებებში.

როგორც მე-11 პარაგრაფში ვნახეთ, პოპულაციებისთვის ან სახეობებისთვის სარგებლის მომტანი, (მაგრამ არა ინდივიდისთვის), თვისებები მხოლოდ ჯგუფური გადარჩევის შედეგად ყალიბდება. როგორც წესი ჯგუფური გადარჩევა ევოლუციური გადარჩევის სუსტი მამოძრავებელი ძალაა, ამიტომ ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა თანამშრომლობის და კონფლიქტის ასხნას ინდივიდუალური ორგანიზმის ან გენის დონეზე მიმდინარე გადარჩევის საფუძველზე ცდილობს. ჩვენს მიერ აღწერილ მოვლენებში დასმულია კითხვა, თუ როგორ ზრდის ნიშნის ფორმა (მდგომარეობა) ამ ნიშნის მატარებლის რეპროდუქციულ წარმატებას. ან რა გავლენა აქვს ნიშნის ფორმაზე ამ ნიშნის განმსაზღვრელ ალელებს.

### კონფლიქტის და თანამშრომლობის სტრუქტურა

#### ორგანიზაციის ფორმები

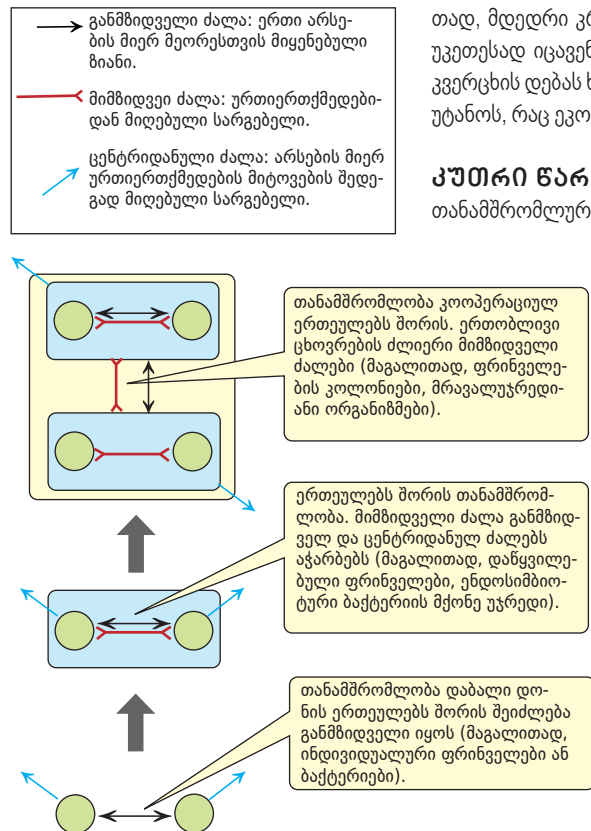
ამ თავში ხშირად შევხვდებით ცოცხალ ობიექტებს, რომლებიც ურთიერთქმედების შედეგად უფრო მაღალი დონის ობიექტებს ქმნიან. მაგალითად, უკრედების ურთიერთქმედების შედეგად მრავალუკრედიანი ორგანიზმი წარმოიქმნება, მდებრი და მამრი ორგანიზმები წყვილებს, მოკლე დროით მაინც, ქმნიან, ხოლო ინდივიდუალური ორგანიზმები კოლონიებად ან გუნდებად ერთიანდებიან. ასეთ ურთიერთქმედებას, როგორც წესი, თანამშრომლობა და კონფლიქტი ახასიათებს. კერნ რიგმა და ლორენ კელერმა (1999) აღნიშნეს, რომ დაბალი რანგის ცოცხალი ობიექტების კოოპერაციული ჯგუფი მხოლოდ მაშინ არის სტაბილური, როდესაც ევოლუციური „მიმზიდველი ძალები“ — ურთიერთქმედების შედეგად დაბალი რანგის ობიექტების მიერ მიღებული სარგებელი — „განმზიდველ“ და „ცენტრიდანულ“ ძალებს აღემატება (სურ. 14.1). განმზიდველი ძალები ერთი ობიექტის მიერ მეორესთვის მიყენებული ზიანია, ხოლო ცენტრიდანული ძალები დაბალი დონის ობიექტის წარმატებას ზრდის, თუ ის კოოპერაციულ ჯგუფს დატოვებს და მარტო დაიწყებს ცხოვრებას. მაგალითად, მდებრი კრამაზები ბუდეს ერთად ქმნიან და სარგებელს იღებენ, ვინაიდან მტაცებლებისგან ერთად უკეთესად იცავენ თავს. მიუხედავად ამისა, ერთი მდებრი სხეულზე დომინირებს და სხვა მდებრების მიერ კვერცხის დებას ხელს უშლის. დაქვემდებარებულ მდებრს საკუთარი ბუდის აგებამ შესაძლოა წარმატება მოუტანოს, რაც ეკოლოგიურ ფაქტორებზეა დამოკიდებული

#### კუთრი წარმატება და ნათესაური გადარჩევა

თანამშრომლური ურთიერთქმედებიდან დაბალი დონის ერთეულის მიერ მიღებული სარგებელი ან ზიანი მისი წარმატებით ანუ შემდგომი თაობებისთვის გადაცემული გენებით იზომება. აქ ჩვენ შემოგვაქვს ფუნდამენტური კონცეფცია. ის დაგვეხმარება გავიგოთ, განიცდის თუ არა ევოლუციას ერთობლიობა. ეს კონცეფცია **კუთრი წარმატებაა**. ეს ცნება სასარგებლოა, როცა გენების დონეზე მიმდინარე გადარჩევაზე ვსაუბრობთ. უნდა გვახსოვდეს, რომ თუ მომდევნო თაობებში ახალი ალელის ასლი მეტი იქნება, პოპულაციაში ერთი ალელი მეორეს ჩაანაცვლებს, რა შედეგიც არ უნდა მოჰყვეს ამას. ალელის კუთრი წარმატება მისი მატარებელი ინდივიდის წარმატებაზე (პირდაპირი წარმატება) და იგივე ალელის ასლების მატარებელი სხვა ინდივიდების წარმატებაზე ზეგავლენა (არაპირდაპირი წარმატება). ჩვენ ინდივიდუალური ორგანიზმის კუთრი წარმატებას შეგვიძლია განვიხილოთ. კუთრი წარმატების საფუძველზე მიმდინარე გადარჩევას **ნათესაური გადარჩევა** ეწოდება, ვინაიდან ალელის ასლების მატარებელი სხვა ინდივიდები ამ ალელის მატარებელი ინდივიდის ნათესავები არიან.

ნათესაური გადარჩევა თანამშრომლობის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ასხნაა (Hamilton 1964; Michod, 1982). დაუშვათ, ინდივიდს საკუთარი მოქმედებით სხვა ინდივიდისთვის მოაქვს სარგებელი, მაგრამ საკუთარ თავს ზიანს აყენებს ანუ მისი წარმატება (პირდაპირი) მცირდება. ნათესაური გადარჩევის ფუნდამენტური წესის თანახმად, ასეთი **ალტრუისტული თვისების** ალელის სიხშირე მხოლოდ მაშინ იზრდება, როცა ალტრუიზმით მოსარგებლე ინდივიდის მიერ ალტრუისტული მოქმედების შედეგად შემდგომი თაობისთვის გადაცემული ალელის ასლების რაოდენობა ალტრუისტის მიერ

სურ. 14.1. როცა მიმზიდველი ძალა განმზიდველ და ცენტრიდანულ ძალებს აღემატება, მაღალი რანგის თანამშრომლური ერთეულები (მართკუთხედები) დაბალი რანგის ერთეულებისგან (წრეებისგან) წარმოიქმნება.



დაკარგული ალელის ასლების რაოდენობას აღემატება. ამ პრინციპს **ჰემილტონის წესი** ეწოდება. *ალტრუის-ტული თვისების სიხშირე მხოლოდ მაშინ იზრდება, თუ (b), დონორის ნათესავების მიერ მიღებული სარგებელი მათი დონორთან ნათესაურობით (r) იზრდება და აღემატება დონორის წარმატების თვისების სარგებელს (c)*

$$rb > c$$

ნათესაურობის კოეფიციენტი  $r$  არის დონორის გენების ფრაქცია (წილი), რომელიც წარმოშობით რეციპიენტის ნებისმიერი გენის იდენტურია (Grafen, 1991) (წარმოშობით იდენტურობის შესახებ იხ. მე-9 თავი). მაგალითად, დიპლოიდური სახეობის შთამომავალი დედის ორი გენის ასლიდან აუტოსომურ ლოკუსზე ერთს მემკვიდრეობით იღებს, ამიტომ დედისა და შვილისთვის  $r=0,5$ . ასევე, ორივე და ძმისთვის  $r=0,5$ , ვინაიდან ალბათობა, რომ ორივე დედისგან ერთი და იგივე გენის ასლს მემკვიდრეობით მიღებს 0,25-ია, იგივეა მამისგან გენის ასლის მიღების ალბათობა.

ნათესაური გადარჩევის შედეგად განვითარებული თვისების უმარტივესი მაგალითია მშობლიური მზრუნველობა. თუ  $A$  ალელის მატარებელი მდედრის შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობის გაზრდის შანსი მათზე ზრუნვის შედეგად იზრდება, ხოლო ამ ალელის არმქონე მდედრის არ იზრდება, მაშინ მშობლიური ზრუნვის შედეგად ორი ზედმეტი შთამომავალი მეტიც რომ გადარჩეს,  $A$ -ს სიხშირე მოიმატებს, თუნდაც დედას ეს სიცოცხლის ფასად დაუჯდეს. თუ  $c=1$  (დედა კვდება) და  $b=1$  (დამატებითი შთამომავლების გადარჩენა) მაშინ  $A$  ალელის ალბათობა მის შთამომავლებში  $r=0,5$  იქნება. ჰემილტონის წესი სრულდება, თუ მზრუნველი დედის, არამზრუნველ დედასთან შეფარდებით, ორი დამატებითი შთამომავალი გადარჩება.

სხვა („გვერდით“) ნათესავებს შორის ურთიერთქმედება აგრეთვე ჰემილტონის წესს ექვემდებარება. მაგალითად, ინდივიდსა და მის დისწულსა ან ძმისწულს შორის ნათესაურობის კოეფიციენტი  $r=0,25$ , ამიტომ დეიდებში დისწულებზე ან ძმისწულებზე მზრუნველობის გამომწვევი ალელები მხოლოდ იმ შემთხვევაში გავრცელდება, როდესაც წარმატების ზრდა მზრუნველობის საფასურზე, სულ მცირე, ოთხჯერ მეტია. რაც უფრო შორეული ნათესავია დონორისთვის სარგებელის მიმღებები, მით უფრო მეტი სარგებელი უნდა მოჰქონდეს მისთვის ალელს, რომ ალტრუისტული თვისება გავრცელდეს.

მშობლიური მზრუნველობა ასახავს — რატომ ვერ ყალიბდება შერეული ალტრუიზმი ინდივიდუალური გადარჩევის შედეგად. თუ  $A$  ალელი მდედრებში პოპულაციის ახალგაზრდა ინდივიდებზე არამიმართული მზრუნველობის სურვილს იწვევს, მაშინ მისი სიხშირე ვერ გაიზრდება, ვინაიდან საშუალოდ პოპულაციის ყველა გენოტიპის წარმატება, ატარებენ თუ არა  $A$  ალელს, ერთნაირად მოიმატებს. მაშასადამე, გენოტიპების წარმატებაში ერთადერთი განსხვავება უნდა იყოს იმ წარმატების რედუქცია, რომელიც დაკავშირებულია არამიმართული მზრუნველობასთან.

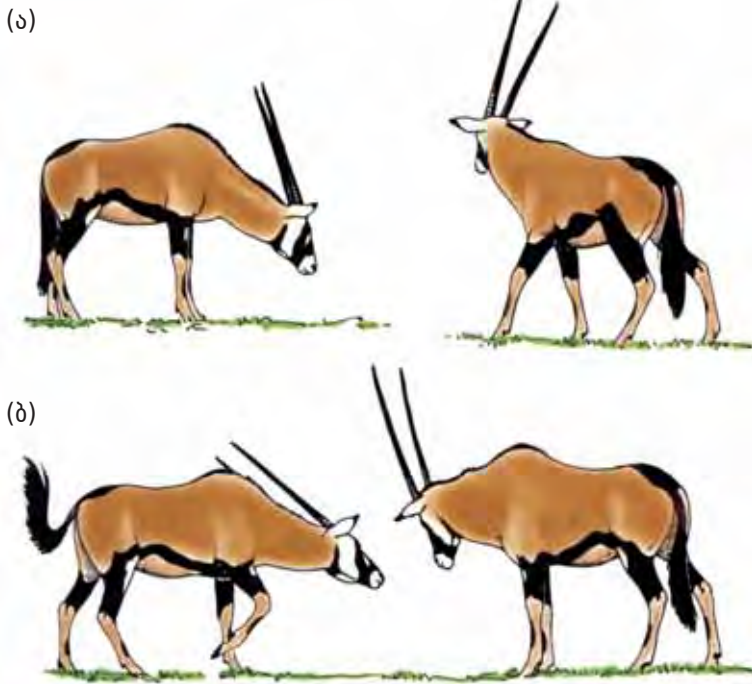
## სიხშირეზე დამოკიდებული ურთიერთქმედებების გადარჩევა

ერთი და იგივე სახეობის ორგანიზმების ურთიერთქმედებაზე ხშირად მოქმედებს სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევა (იხ. მე-12 თავი). განვიხილოთ ორი ჰაპლოიდური  $A$  და  $A'$ -ს გენოტიპის რესურსებისთვის კონკურენცია. ისინი სხვადასხვა საკვებით იკვებებიან. თუ  $A'$  გენოტიპი  $A$  ინდივიდების პოპულაციაში იშვიათი მუტანტია, მისი წარმატება (სიცოცხლისუნარიანობა და გამრავლების სიჩქარე ერთ სულზე) მეტი იქნება, ვიდრე  $A$ -სი, ვინაიდან ის იშვიათია და საკვებისთვის კონკურენციის გამო ნაკლებად ითრგუნება. როდესაც  $A'$ -ს სიხშირე იზრდება,  $A'$  ინდივიდებს შორის კონკურენცია ძლიერდება და წარმატება მცირდება. როდესაც ორი გენოტიპის მქონე საშუალო ინდივიდების კონკურენციის ინტენსივობა თანაბარია, მათი წარმატებაც ტოლია და ალელის სტაბილური სიხშირე გვაქვს.

## ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია

სიხშირეზე დამოკიდებული თვისებების ევოლუციის მოდელირების ერთ-ერთი მათემატიკურ თეორიას ეფუძნება. ამ მიდგომის მთავარი კონცეპცია არის **ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია (ESS)**, რომელსაც ჯონ მენარდ სმიტი (1982) განსამდგრავს, როგორც: „*თუ პოპულაციის ყველა წევრი ამ სტრატეგიას ირჩევს, მაშინ ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად განსხვავებული (მუტანტი) სტრატეგია ვეღარ შემოდის ...* ეს ნიშნავს, რომ ფენოტიპს, სხვა ფენოტიპი ვერ ჩაანაცვლებს თუ პირველი ფენოტიპისთვის არსებობს მისი დომინანტურობისთვის საჭირო პირობები. სტრატეგია შეიძლება იყოს სუფთა რაც ნიშნავს, რომ ინდივიდს ყოველთვის ერთი და იგივე ფენოტიპი აქვს და შერეული ანუ ინდივიდის ფენოტიპი დროთა განმავლობაში შეიძლება შეიცვალოს, რაც ხშირად ქცევითი თვისებებით გამოწვეულია. ESS-ის მოდელები ხშირად ორი ინდივიდის ურთიერთქმედებას აღწერს, როცა ყოველ ინდივიდს ორიდან ერთი ან მეტი ფენოტიპი (სტრატეგია) აქვს. ინდივიდი განსხვავებულ საფასურს სტრატეგიების ყოველი წყვილის შესაძლებელი კომბინაციისთვის იხდის — წარმატების ზრდით ან შემცირებით. განსხვავებული საფასური დამოკიდებულია არა მხოლოდ ამ ინდივიდის ფენოტიპზე, არამედ მასთან ურთიერთქმედი ინდივიდის ფენოტიპზეც.

მენარდ სმიტმა და სხვებმა ESS-ის თეორია თავდაპირველად ცხოველების კონფლიქტზე, კერძოდ ტერიტორიისთვის ან მენეჯილისთვის კონკურენტ მამრებზე გამოცადეს. ბევრ სახეობაში აგრესიული შეჯიბრი „რი-



სურ. 14.2. აღმოსავლეთ აფრიკული ანტილოპის (*Oryx beisa*) რიტუალიზირებული, აგრესიული ქცევა. (ა) დამორჩილებული მამრი (მარცხნივ) დომინანტი მამრის წინაშე თავს ხრის. (ბ) თუ დომინანტი მამრი რქებს წინ წასწევს და მუქარას აძლიერებს, მაშინ დამორჩილებული მამრი კიდევ უფრო მორჩილად იქცევა (რქებს უკან გადაწევს) და თავდაცვის საშუალებას არ იტოვებს. ამ შემთხვევაში დომინანტი მამრი შეტევას დიდი ალბათობით არ იწყებს (After Walter 1984).

ტულიზებული“ წარმოდგენებისგან შედგება (სურ. 14.2) და სიკვდილის ან დაზიანების გამომწვევ ფიზიკურ კონფლიქტში იშვიათად გადადის. საკითხავია არის თუ არა ინდივიდისთვის სასარგებლო კონფლიქტის ესკალაციის თავიდან აცილება.

დავუშვათ, არსებობს ორი სუფთა სტრატეგია. „ქორის“ სტრატეგია კონფლიქტის გამწვავებას გულისხმობს, სანამ ცხოველი დაზიანებას მიიღებს ან მისი მოწინააღმდეგე უკან დაიხევს, ხოლო მეორე სტრატეგია „მტრედისა“ და როგორც კი მოწინააღმდეგე კონფლიქტს ამწვავებს, ცხოველი უკან იხევს (ჩანართი A). უკეთესია იყო ქორი, მაშინ ჯილდოს მიღების მეტი შანსი გაქვს, თუ მტრედი, რომელიც სავარაუდოდ ზიანს არ მიიღებს და მეორე დღეს კონკურენციისთვის მზად იქნება. რომელი სტრატეგია ჯობია? „მტრედი“ ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია არ არის, ვინაიდან „ქორის“ გენოტიპი მტრედების პოპულაციაში ყოველთვის გაიზრდება. „ქორი“ ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა,

თუ წარმატება მიღებული სხვა ქორთან ბრძოლის ( $V$ ) შედეგად, დაზიანების საფასურზე ( $C$ ) მეტია. თუ  $C > V$ , მაშინ ESS ანალიზი აჩვენებს, რომ ქორის სუფთა ფენოტიპი „შერეული სტრატეგიით“ შეიძლება შეიცვალოს, ისე, რომ ალბათობა, რომ ინდივიდი ქორის ქცევას მიიღებს  $P = V/C$  იქნება. მაშასადამე, ეს მოდელი გვამცნობს, რომ ოპტიმალური ქცევა ცვალებადია და გარკვეულ პირობებზე, მაგალითად, რესურსის ღირებულებაზე და მოკიდებულ.

ჩვენ ასევე უნდა ვახსენოთ „ექსპერტის“ სტრატეგია, როცა ინდივიდი კონფლიქტს ამწვავებს, თუ მოწინა-

### ჩანართი 14A. ცხოველთა კონფლიქტის ESS ანალიზი

დავუშვათ, „ქორი“ ( $H$ ) ფენოტიპი კონფლიქტს ამწვავებს, სანამ ვითონ ზიანს მიიღებს (წარმატება  $C$  სილიდით მცირდება) ან მოწინააღმდეგეს მოუგებს და საწადელს მიიღწევს (წარმატება  $V$  სილიდით გაიზრდება). „მტრედი“ ( $D$ ) ფენოტიპი  $H$  ფენოტიპის მუქარისას უკან იხევს და არც რაიმე სარგებელს მოიპოვებს და არც წარმატებას კარგავს. თუ ორი მტრედი ერთმანეთს ხვდება, ერთი მათგანი ეუფლება რესურსს და ამიტომ ამგვარი შეხვედრის შედეგად ერთი მტრედის მიერ მიღებული საშუალო სარგებელი =  $V/2$ . ქორების შეხვედრისას ყოველი მათგანის გამარჯვების და დამარცხების ალბათობა  $1/2$ -ია და ამიტომ ინდივიდისთვის საშუალო საფასური არის  $V/2 - C/2$ . საბოლოო ჯამში გვაქვს „საფასურის (შედეგების) მატრიცა“:

თუ  $x$  ინდივიდის მიერ  $y$  ინდივიდთან კონფლიქტში მიღებული შედეგი არის  $E(x,y)$ , მაშინ ნებისმიერი  $I$  და  $J$  სტრატეგიისთვის ფენოტიპების წარმატება ( $w$ ):

$$w(I) = w_0 + (1-p)E(I,I) + pE(I,J)$$

$$w(J) = w_0 + (1-p)E(J,J)$$

სადაც  $p$  და  $1-p$  პოპულაციაში  $J$ -ს და  $I$ -ს სიხშირეებია, ხოლო  $w_0$  „საწყისი საბაზისო“ წარმატებაა. თუ  $J$  იშვიათი მუტანტია და  $I$  არის ESS, მაშინ  $w(I) > w(J)$ . წინააღმდეგობრივად გამოდინარე, ეს პირობა მხოლოდ მაშინ სრულდება, როდესაც  $E(I,I) > E(J,I)$  ან  $E(I,I) = E(J,I)$  და  $E(I,J) > E(J,J)$ .

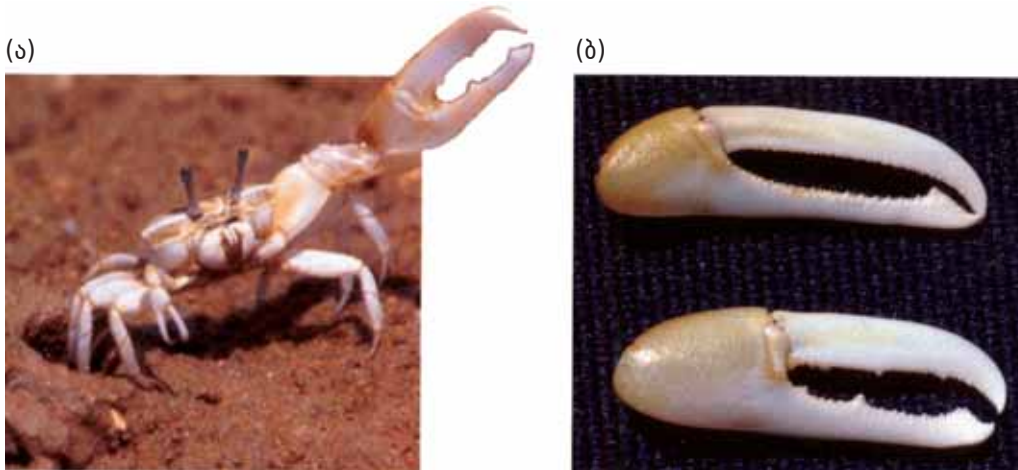
თუ მტრედია ( $D$ ) ESS, მაშინ  $I=D$ ,  $J=H$ , თუმცა ვინაიდან  $E(D,D) < E(H,D)$  (ანუ  $V/2 < V$ ),  $D$  არ არის ESS. ქორი ( $H$ ) ESS-ია, როდესაც  $V > C$ , ვინაიდან  $E(H,H) = (V-C)/2$  აღემატება  $E(D,H) = 0$  მნიშვნელობას, როდესაც  $V > C$ . თუ  $V < C$ , მაშინ არც  $H$  და არც  $D$  ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია (ESS) არ არის.

დავუშვათ,  $V < C$  და არსებობს  $F$  სტრატეგია, რომლითაც  $H$  მოქმედების ალბათობა  $P$ -ია, ხოლო  $D$  მოქმედების ალბათობა  $1-P$ -ია. თუ

გენოტიპების  $P$  განსხვავებულია, მაშინ ყველაზე წარმატებული იქნება გენოტიპი, რომელიც ყველა როლს საკმარისად ხშირად ასრულებს და ზიანს სარგებელით აბალანსებს. შედეგების მატრიციდან გამომდინარე,  $H$  და  $D$  როლების  $P$  და  $1-P$  ალბათობებით შესრულების შედეგია შესაბამისად  $P(V-C)/2 + (1-P)V$  და  $P(0) + (1-P)(V/2)$ . შეადგინეთ განტოლება და ამოხსენით  $P, P = V/C$  შემთხვევაში. მივიღებთ, რომ „ქორის“ თამაში  $P$  ალბათობით ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა (Maynard Smith, 1982).

| გისი შედეგი | მოწინააღმდეგე |       |
|-------------|---------------|-------|
|             | H             | D     |
| H           | $1/2(V-C)$    | $V$   |
| D           | $0$           | $V/2$ |





**სურ. 14.3.** (ა) მამრი კიბორჩხალა (*Uca* sp.) მოზრდილი მარწუხის მეშვეობით სხვა მამრებს სიგნალს უგზავნის. (ბ) *Una annulipes*-ის ხელახლა წამოზრდილი, წვრილი მარწუხი და სანყისი, ჯანმრთელი მარწუხი. ხელახლა წამოზრდილი მარწუხით ჯანმრთელ მამრთან გამკლავება შეუძლებელია, თუმცა ის ეფექტური სატყუარაა (Photos courtesy of Patricia Backwell; ბ from Backwell et al., 2000.)

აღმდეგეს უფრო პატარად და სუსტად მიიჩნევს, ხოლო უკან იხევს, თუ მისი აზრით მოწინააღმდეგე დიდი და ძლიერია. თეორიული შემთხვევების უმეტესობაში ექსპერტის სტრატეგია ESS-ია. ამ მოდელის თანახმად, ბევრი ცხოველის აგრესიული მოქმედება ოპონენტის ზომამზე და სხვა თვისებებზე დამოკიდებულია. მაგალითად, მამრი გომბეშოები (*Bufo Bufo*) მდედრებს კვერცხების დადებაზე და განაყოფიერებაზე გარს ეხვევიან. მომცრო ზომის მამრებს ხშირად მოზრდილი მამრები აგრესიულად დევნიან და მათ ადგილს იკავებენ. მამრი მასზე დიდი ზომის ან უფრო ხმამაღლა მოყიყინე სხვა მამრს არ ჩაანაცვლებს. გომბეშოს ყიყინსა და სხეულის ზომას შორის კორელაცია არსებობს (Davies and Halliday 1978).

გომბეშოს ყიყინის მსგავსი თვისება პატიოსანი სიგნალი შეიძლება იყოს, რაც ინდივიდის ბრძოლისუნარიანობაზე ან რესურსის ფლობის პოტენციალზე მიუთითებს. სიგნალი შეიძლება ცრუც იყოს და უფრო მეტ ბრძოლისუნარიანობაზე მიანიშნებდეს, ვიდრე რეალურად არსებობს. თეორიულად, ცრუ სიგნალები ევოლუციურ დროში სტაბილური ვერ იქნება, ვინაიდან გადარჩევა უპირატესობას მიანიჭებს გენოტიპებს, რომლებიც სიგნალებს იგნორირებენ. ასეთი გენოტიპი კარგავს სარგებელს და იკარგება შემდგომი ევოლუციის მსვლელობაში. მაშასადამე, რესურსის ფლობის პოტენციალის სიგნალები დიდი ალბათობით პატიოსანი სიგნალებია (Grafen 1990; Johnstone and Norris 1993). მიუხედავად ამისა, ცრუ სიგნალები არ არის იშვიათი (Bradbury and Vehrencamp 1998). მაგალითად, მამრი კიბორჩხალების ერთი მარწუხი მკვეთრად გრძელია. მამრი მას სხვა მამრებთან ბრძოლისთვის და მდედრების მიზიდვისთვის ერთდროულად იყენებს. თუ *Uca annulipes* სახეობების მამრები კარგავენ მოზრდილ მარწუხს, შემდგომში თითქმის იგივე ზომის მარწუხის რეგენერაცია ხდება, თუმცა რეგენერებული მარწუხის ძალა ნაკლებია. მსგავს მამრებს სხვა მამრებთან ბრძოლის ფიზიკური უნარი აღარ აქვთ, მაგრამ მოწინააღმდეგეებს ატყუებენ და მდედრებს ისევე წარმატებულად იზიდავენ (Backwell et al. 2000; სურ. 14.3).

## სქესობრივი გადარჩევა

### სქესობრივი გადარჩევის ცნება

სქესობრივი გზით გამრავლება კოპულაციის სინონიმი, მაგრამ ის, როგორც ერთი და იგივე სქესის, ასევე სხვადასხვა სქესის წარმომადგენლებში, კონფლიქტს წარმოქმნის. ორივე მეწყვილეს შთამომავლობის დატოვებასა და კეთილდღეობაში „გენეტიკური ინტერესი“ აქვს, ვინაიდან შთამომავლობა თითოეული მშობლის გენებს ატარებს. თუ მეწყვილეებს შორის ნათესაური კავშირი არ არსებობს, მაშინ ერთ-ერთს არა აქვს გენეტიკური ინტერესი მეორის გადარჩენას ან სხვა პარტნიორებთან მის რეპროდუქციულ წარმატებაში.

დარჯინმა შემოიტანა სქესობრივი გადარჩევის ცნება და მისი დამხარებით ახსნა სხვაობა ინდივიდებს შორის მეწყვილეების რაოდენობაში ან მეწყვილეების რეპროდუქციულ შესაძლებლობებში. დარჯინის აზრით, სწორედ სქესობრივი გადარჩევის გამო ჩამოყალიბდა ხილული თვისებები, როგორცაა ღია შეფერილობა, რქები და მრავალი სახეობის მამრების სადემონსტრაციო ნიშან-თვისებები. დარჯინი სქესობრივი გადარჩევის ორ ფორმას გამოყოფს: მამრებს შორის კონკურენცია მდედრებისთვის და მდედრების მიერ ზოგიერთი მამრი ფენოტიპის არჩევა (ანუ „უპირატესობის მინიჭება“). სქესობრივი გადარჩევის რამდენიმე სხვა საფუძველიც არსებობს (ცხრილი 14.1).

სქესობრივი გადარჩევა არსებობს, ვინაიდან მდედრებს შედარებით მცირე რაოდენობის და დიდი ზომის გამეტები (კვერცხუჯრედები) აქვთ, ხოლო მამრების გამეტები მცირე ზომის და ბევრია (სპერმა). ასეთი განსხვავება ავტომატურად ქმნის კონფლიქტს გამრავლების სტრატეგიებს შორის. მამრს ბევრ მდედრთან დანყვილება შეუძლია და არასწორი არჩევანის გაკეთების შემთხვევაშიც მისი წარმატება საკმაოდ დიდია, ხოლო

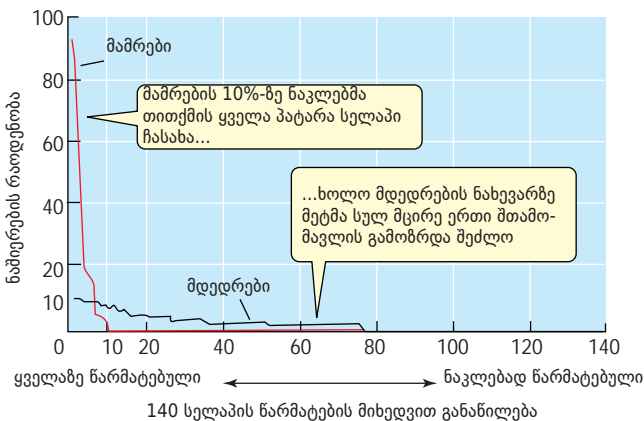
**ცხრილი 14.1. მენწყვილების კონკურენციის მექანიზმები და წარმატების მომთანი ნიშნები**

| მექანიზმი                                 | წარმატების მომთანი ნიშნები   |
|---|--|
| ერთი სქესის წარმომადგენელთა კონკურენცია   | თვისებები, რომლებიც კონფორტაციისას წარმატებას განაპირობებს (მაგალითად, დიდი ზომა, ძალა, შეიარაღება, მექარის სიგნალები). ძლიერ მონინაალმდეგებთან დაპირისპირების თავიდან აცილება |
| მენწყვილის მიერ საპირისპირო სქესის არჩევა | მიმზიდველი და მასტიმულირებელი თვისებები; საკვების, ტერიტორიის ან რაიმე სხვა რესურსის შეთავაზება, რაც მენწყვილის რეპროდუქციულ წარმატებას ზრდის                                  |
| შეჯიბრი                                   | მენწყვილის სწრაფი მოძებნა და ადგილმდებარეობის სწრაფად დადგენა; კარგად განვითარებული გრძნობისა და მოძრაობის ორგანოები   |
| ამტანობა                                  | აქტიური რეპროდუქციის უნარის შენარჩუნება სემონის დიდი ნაწილის განმავლობაში  |
| სპერმის კონკურენცია                       | მონინაალმდეგის სპერმის ჩანაცვლების უნარი; დიდი რაოდენობით სპერმის წარმოქმნა; მენწყვილის დაცვა და სხვა მეთოდები, რათა სხვა ინდივიდმა მასთან დანწყილება ვერ შეძლოს               |
| იძულება                                   | იძულებითი განაყოფიერების და სხვაგვარი ძალადობის ადაპტაციები  |
| ნაშიერების მკვლელობა                      | იგივე თვისებები, რაც ერთი სქესის წარმომადგენელთა კონკურენციის დროს ვლინდება  |
| ანტაგონისტური თანაველუცია                 | საპირისპირო სქესის წინააღმდეგობის გადალახვის უნარი (მაგალითად, ჰიპერსტიმულირება); სპერმის შეუღწევადობა კვერცხუჯრედში   |

Source: After Andersson 1994; Andersson and Iawasa 1996

მდედრის ყველა კვერცხი ერთმა მამრმა შეიძლება გაანაყოფიეროს და ამ შემთხვევაში არასწორი არჩევანი მდედრის წარმატებისთვის საზიანოა. მაშასადამე, მდედრებსა და მამრებს შორის რეპროდუქციული ინტერესების კონფლიქტი არსებობს (Trivers 1972). გარდა ამისა, სქესთა მოქმედი შეფარდება ანუ დანწყილების ფონდში მდედრებისა და მამრების ფარდობითი რაოდენობა, ხშირად მამრებისკენ არის გადახრილი, ვინაიდან მამრები უფრო ხშირად წყვილდებიან. აქედან გამომდინარე, *მდედრები მამრებისთვის შემზღვეული რესურსია* და მამრები ხშირად შედიან მენწყვილებისთვის კონკურენციაში, ხოლო მამრები მდედრებისთვის შემზღვეული რესურსი არ არის. ეს ნიშნავს, რომ *დანწყვილების წარმატების ცვალებადობა მამრებში უფრო მეტია* (სურ. 14.4) და მართლაც არის სქესობრივი გადარჩევის საზომი (Wade and Arnold 1980). ზოგიერთ სახეობაში მდგომარეობა განსხვავებულია. მაგალითად, *Phalaropus*-ში და ზღვის ცხენებში სქესთა როლების გაცვლისას (სურ. 14.5) (იხ. სურ. 14.19ა) მამრები ახალგაზრდობაზე ზრუნავენ და უფრო მცირე რაოდენობის შთამომავლობას ტოვებენ, ვიდრე მდედრები. ასეთ დროს მდედრები შედიან მამრებისთვის კონკურენციაში.

**სურ. 14.4.** სელაპებში რამდენიმე დომინანტი მამრი მდედრების პარანასანას სხვა მამრებისგან იცავს (იხ. სურ. 10.5). 140 სელაპის მიერ დატოვებული შთამომავლობის რაოდენობა რამდენიმე სემონის განმავლობაში. მამრებში რეპროდუქციული წარმატება ბევრად ცვალებადია, ვიდრე მდედრებში (After Gould and Gould 1989, based on data of B. J. LeBand J. Reiter.)



**მამრების და სპერმის კონკურენცია**

მამრი ცხოველები დანწყილების შესაძლებლობისთვის ხშირად კონკურენციაში შედიან დევიუალურ ნიშნებად მკვეთრ შეფერილობას ან სხვა ხერხებს იყენებენ. ასეთი ხერხების დახმარებით ბევრი მამრი უფრო შტაბეჭდილებას ტოვებს, რომ ის უფრო დიდია, ვიდრე ეს სინამდვილეში არის. ზოგიერთი სახეობის მამრი იბრძვის და რქების ან ეშვების მაგვარ იარაღებს ფლობს. ამ იარაღის მეშვეობით ის მონინაალმდეგეს მიანს აყენებს (სურ. 14.6). ფრინველების ბევრ სახეობაში დომინანტურობის მოპოვებისთვის ბუმბულის გარკვეული შეფერილობა ან სიმღერა საჭიროა. მაგალითად, წითელფრთიანი შავი შაშვის (*Agelaius phoeniceus*) მამრებს ფრთებზე მკვეთრი წითელი ფერის ლაქა აქვს (Andersson 1994). მეცნიერებმა მამრ შავ შაშვებს ხელოვნურად არ მისცეს

სიმღერის სშუალება. უმეტესმა „გაჩუქებულმა“ მამრმა ტერიტორია შემოსულ მამრებს დაუთმო, თუმცა როდესაც ტერიტორიაზე შემოჭრილი ფრინველებს მამრის სიმღერის ჩანაწერი გააგონეს, ისინი შეშინდნენ. მეცნიერებმა კიდევ ერთი ექსპერიმენტი ჩაატარეს, ტერიტორიაზე დაფუძნებული მამრები გაიყვანეს და მათ ნაცვლად სხვადასხვა ზომის წითელი ლაქების მქონე მამრების ფიტულები აღმართეს. აღმოჩნდა, რომ დიდი წითელი ლაქების მქონე მამრების ფიტულებს შემოსული ფრინველები ერიდებიან.

მამრების კონკურენციით განპირობებული სქესობრივი გადარჩევისას, უფრო დიდი ზომისთვის, შეიარაღებისთვის ან ვიზუალური თვისებებისთვის მიმდინარე მიმართული გადარჩევა „შეიარაღების შეჯიბრს“ იწვევს, რომელიც, თავის მხრივ, სულ უფრო მკვეთრი თვისებების ევოლუციას იწვევს. თუ დიდი ზომის ან შეიარაღების საფასური საკმარისად დიდია, მსგავს „გამწვავებას“ ევოლოგიური გადარჩევა (ანუ ევოლოგიური ფაქტორებით გამოწვეული გადარჩევა) უპირისპირდება (West-Eberhard 1983). თვისების წონასწორული მნიშვნელობა როგორც ჩანს მეტია, ვიდრე მხოლოდ ევოლოგიური



**სურ. 14.5.** შეჯვარების ტერიტორიაზე წითელი მოცურალების (*Phalaropus fulicarius*) წყილი (ალაისკის ტუნდრა). ფრინველების უმეტესობისგან განსხვავებით, მდედრი მოცურალა (მარცხნივ) უფრო მკვეთრი შეფერილობისაა, ვიდრე მამრი. მდედრი მოცურალები მამრებს იზიდავენ, რათა მამრებმა კვერცხებსა და ახალგაზრდობაზე იზრუნონ (Photo © K. Karlson.)

გადარჩევის მოქმედებისას იქნებოდა. დარგინის თანახმად, ბევრი სახეობის მდედრების და შეუჯვარებელი მამრების ფერმკრთალი შეფერილობა და მკვეთრი ვიზუალური თვისებების არარსებობა მიუთითებს, რომ შეჯვარებადი მამრების ამგვარი თვისებები ეკოლოგიურად საზიანოა.

დანყვილების შესაძლებლობისთვის მამრების კონკურენციას თან ახლავს უამრავი მეთოდი, რომლითაც მამრები სხვა მამრებს უშლიან მდედრის კვერცხის განაყოფიერებას (Thornhill and Alcock, 1983; Birkhead and Møller 1992). ფრინველების ბევრი სახეობის მამრები ტერიტორიებს იცავენ და მუწვილებთან სხვა მამრებს არ უშვებენ (მიუხედავად ამისა, ღმ-ის მარკერების კვლევა მიუთითებს, რომ ბევრი ასეთი სახეობის მდედრი მაინც მაღალი პროცენტით სხვა მამრებთან შეჯვარებას ახერხებს). კიბოსნაირები, ბაყაყები და მწერები მდედრს გარშემო ეხვევიან და სხვა მამრებისგან მანამდე იცავენ, ვიდრე მდედრი განაყოფიერებად კვერცხებს დადებს. *Drosophila*-ს, გველების და შინაგანი განაყოფიერების მქონე ზოგიერთი სხვა ცხოველის სახეობაში მამრის გამანაყოფიერებელი სითხე სხვა მამრებისთვის მდედრის სქესობრივ მიმზიდველობას და მის შესაძლებლობას შემდგომი შეწყვილებისთვის ამცირებს, ან ვაგინაში კოპულაციურ საცობს ქმნის (Partridge and Hurst 1998).

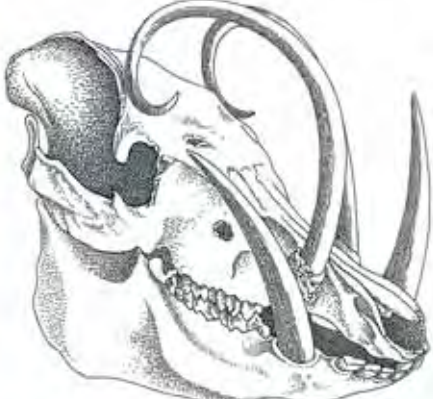
მამრების სქესობრივი კონკურენცია კოპულაციისას და მის შემდეგაც გრძელდება. თანაბარფრთიან ნემსიყლაპიებში მამრს მდედრის რეპროდუქციული ტრაქტიდან წინა მუწვილის სპერმის მოცილება გენიტალის მეშვეობით შეუძლია (სურ. 14.7). ბევრ ცხოველში **სპერმის კონკურენცია** იწყება, როდესაც მდედრის კვერცხუჯრედის განაყოფიერება ორი ან მეტი მამრის სპერმას შეუძლია (Parker 1970; Birkhead 2000). ასეთ დროს მამრი ზოგჯერ უფრო მეტ რეპროდუქციულ წარმატებას უბრალოდ დიდი რაოდენობით სპერმის წარმოქმნით აღწევს. სწორედ ამიტომ აქვთ პრიმატების პოლიგამიური სახეობების მამრებს უფრო დიდი ზომის სათესლეები, ვიდრე მონოგამიურ სახეობებს (იხ. სურ. 11.20). სპერმის უპირატესობა მწერებსა და სხვა სახეობებში გვხვდება და ნიშნავს მდგომარეობას, როდესაც მდედრის კვერცხუჯრედი მხოლოდ ერთი მამრის სპერმის მიერ ნაყოფიერდება. *Drosophila melanogaster*-ში სპერმის უპირატესობის ხარისხზე მოქმედებს მდედრების და მამრების გენეტიკური ცვალებადობა, რაც აისახება მათ მიერ სხვა მამრების სპერმის ჩანაცვლების და საკუთარი სპერმის უპირატესობის შენარჩუნების შესაძლებლობაში (Clark et al. 1994; Clark and Begun 1998).

**მეწყვილის არჩევით განაპირობებული სქესობრივი გადარჩევა**

ცხოველების ბევრ სახეობაში ერთი სქესის ინდივიდი (ჩვეულებრივ, მამრი) კონკურენციაში შედის, რათა იგი მეორე სქესის წარმომადგენელმა აირჩიოს. ევოლუციური ბიოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე დამაინტრიგებელი საკითხი და ინტენსიური კვლევის საგანია მეწყვილის არჩევის შედეგად სქესობრივად შერჩეული თვისე-

(ა)

(ბ)



**სურ. 14.6.** მამრი ძუძუმწოვრების ზოგი შეიარაღება მეწყვილებისთვის კონკურენციისთვის. (ა) კეთილშობილური ირმის (*Cervus elaphus*) რქები. (ბ) აზიური ტროპიკული ღორის — ბაბირუსას (*Babryrousa babyrussa*) უზარმაზარი ზედა და ქვედა ეშვები. ისტორიული გრაფიურა ალფრედ რასელ უოლესის წიგნიდან „მაღავის არქიპელაგი“ (1869) (A photo by J. H. Robinson/Photo Researchers, Inc.)





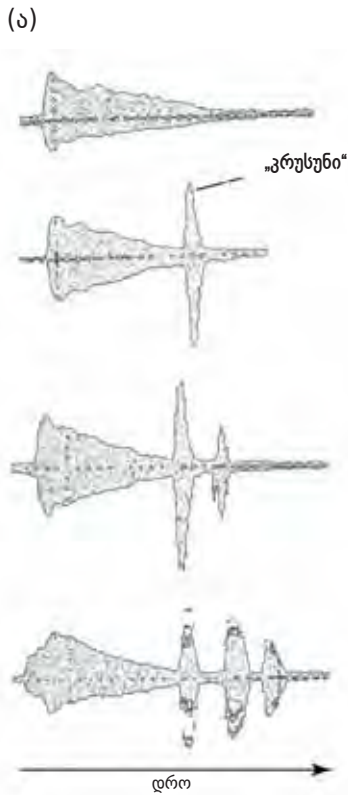
სურ. 14.7. მამრის მამობის ალბათობის ამალღების დახვეწილი მექანიზმი. შაფერთიანი ნემსიყლაპიას *Calopteryx*-ის პენისი. (ა) პენისის ბოლოზე რქის სახის ლატერალური გამონაზარდია. (ბ) ამ ორგანოს სიახლოვეს თმები და მოწინააღმდეგის სპერმის მასაა (Courtesy of J. Waage.)

ბების ევოლუცია (Andersson 1994; Johnstone 1995; Andersson and Iwasa 1996; Houle and Kondrashov 2002).

მრავალი სახეობის ცხოველების მდედრები უფრო დიდი ზომის, ინტენსიური ან შთამბეჭდავი თვისებების მქონე მამრებთან წყვილდებიან. ასეთი თვისებები შეიძლება იყოს შეფერილობა, ორნამენტები, ხმოვანი სიგნალები ან ვიზუალური ქცევა. მაგალითად, მდედრი ფარშეგანგები, (*Euplectes*) გვარის ფრინველები, სოფლის მერცხლები და სხვა სახეობები კუდის გრძელი ბუმბულის მქონე მამრებს ირჩევენ (იხ. სურ. 11.9). მამრის თვისება, რომელიც მას უპირატესობას ანიჭებს, ხშირად ეკოლოგიურად საშიანია. მაგალითად, ცენტრალური ამერიკის ტუნგარა ბაყაყების (*Physalaemus pustulosus*) მდედრებს მამრის ძახილი ურჩევნიათ, რომელიც არა მხოლოდ „ჩივილის“, არამედ „კრუსუნის“ ბგერებსაც მოიცავს, თუმცა ასეთი ძახილი მტაცებელ ღამურებსაც (*Trachops cirrhosus*) იზიდავს (სურ. 14.8). მდედრის არჩევანსაც თავისი საფასური აქვს. მაგალითად, რამდენიმე სახეობაში მისაღები მამრის ძიებაზე დახარჯული დრო, რეპროდუქციის შედეგს ამცირებს (Andersson 1994).

ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებში სქესობრივად გადარჩეული თვისებები ძალიან მრავალფეროვანია. კოლიბრიების, სამოთხის ფრინველების, ციხლიდა თევზების და ბევრი სხვა ჯგუფის ახლო ნათესავი სახეობების შეფერილობა, ორნამენტი და სქესობრივი გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბებული ვიზუალური თვისებები გასაოცრად მრავალფეროვანია (იხ. სურ. 15.6)

მამრის თვისებებს ეკოლოგიური გადარჩევა გარკვეულწილად ზღუდავს, თუმცა ამგვარი თვისებები მკვეთრ ფორმებს იღებს, როდესაც დანყვილების წარმატება მატულობს. ჩნდება შეკითხვა: რატომ ურჩევნიათ მდედრებს თვისებები, რომლებიც ასეთი თავისებურია და მამრისთვის ზიანი მოაქვთ? ამ შეკითხვაზე პასუხს რამდენიმე ჰიპოთეზა იძლევა. მათ შორის არის მდედრებისთვის 1) პირდაპირი და 2) არაპირდაპირი სარგებელი, 3) გრძნობითი მიდრეკილება და 4) ანტაგონისტური თანავეოლუცია. არაპირდაპირი სარგებელის კატეგორია ორ ძირითად ჰიპოთეზას მოიცავს.



**მეხყვილის არჩევიდან მიღებული ჰირდაპირი სარგებელი**

ყველაზე ნაკლებად წინააღმდეგობრივი ჰიპოთეზა ეხება სახეობებს, რომლებშიც მამრს მდედრსა ან მის შთამომავლობისთვის პირდაპირი სარგებელი მოაქვს, მაგალითად, საჭმლით მიმარაგება, მეტი რესურსის შემცველი ტერიტორია ან მშობლიური მზრუნველობა. ასეთ დროს მდედრზე გადარჩევის ზეწოლა მოქმედებს, რათა მან რაიმე თვისების მიხედვით მეტი სარგებელის მომტანი მამრი აირჩიოს. როდესაც მდედრებში ეს თვისება ყალიბდება, ის განსხვავებული, შესაბამისი თვისების მქონე მამრებს ანიჭებს უპირატესობას. მაგალითად, მამრი სახლის სკვინჩების (*Carpodacus mexicanus*) შეფერილობა ფორთოხლისფერიდან მკვეთრ წითლამდე მერყეობს. მდედრები მკვეთრი შეფერილობის მამრებთან დანყვილებას ირჩევენ, ვინაიდან ასეთ მამრებს საკვები ბუდეში უფრო მაღალი სიხშირით მიაქვთ (Hill 1991).

**გრძნობითი მიდრეკილება**

ზოგჯერ მდედრს კონკრეტული გემოვნება აქვს მამრის სასურვე-

სურ. 14.8. (ა) მამრი ტუნგარა ბაყაყის (*Physalaemus pustulosus*) ოთხი ძახილის ოსცილოგრამა. ნაჩვენებია ნული (ზედა) და სამი (ქვედა) „კრუსუნის“ შემცველი ძახილი. თითოეული ოსცილოგრამა ასახავს ამპლიტუდის დროზე დამოკიდებულებას. მდედრი ბაყაყებს „კრუსუნის“ შემცველი ძახილი მოწონთ. (ბ) ბაყაყის მჭამელი ღამურები (*Trachops cirrhosus*) უფრო ხშირად ისეთ ბაყაყებზე ნადირობენ, რომელთა ძახილი „კრუსუნს“ მოიცავს (ა after Ryan 1985; ბ © Merlin Tuttle/BCI/Photo Researchers Inc.)

ლი თვისების ჩამოყალიბებამდე (Ryan 1998). მაგალითად, ზოგიერთი თვისება თავისთავად მასტიმულირებელია და ძლიერ რეაქციას უბრალოდ სენსორული სისტემის ორგანიზაციის გამო იწვევს. ასეთი **გრძნობითი მიდრეკილება** სენსორული ფიზიოლოგიის და ცხოველთა ქცევის სფეროში ჩატარებული კვლევების შედეგად დასტურდება. ცხოველები ხშირად ნორმისგან დაცილებულ სტიმულზე რეაგირებენ. ასეთი სტიმული ჩვეულებრივი ინტენსიობის ფარგლებს ცდება. ხელოვნური ნეირონული ბადეებიც კი, რომლებსაც თვისებების გამო-საცნობად ცდიდნენ, მკვეთრი სტიმულისკენ მიდრეკილებას ამჟღავნებს.

ფილოგენეტიკური კვლევები ადასტურებს, რომ ზოგჯერ მდებარის გემოვნება მამრის სასურველი თვისების განვითარებამდე ყალიბდება (სურ. 14.9ა). მაგალითად, *Xiphophorus* გვარის თევზის ზოგიერთ სახეობაში მამრის კუდი წაგრძელებულია და „ხმლის“ ფორმა აქვს (სურ. 14.9ბ). ალექსანდრა ბასოლომ (1995, 1998) და-ამტკიცა, რომ ხმლების მქონე მამრებს არა მხოლოდ *Xiphophorus* გვარის მდებარეები ანიჭებენ უპირატესობას, არამედ *Xiphophorus*-ის ხმლების არმქონე სახეობების და ასევე უხმოლო *Priapella* გვარის მდებარეებიც. ეს გვარი *Xiphophorus*-ის ახლო მონათესავე (დობილი) ჯგუფია. მდებარე *Priapella* ხმლების მეტ უპირატესობას ანიჭებს, ვიდრე *Xiphophorus*-ის სახეობის მდებარე. ცხადია, მდებარის გემოვნება ამ გვარების საერთო წინაპარში ჩამო-ყალიბდა. მამრის ხმლის თვისების მიხედვით გადარჩევა დაიწყო, როდესაც ამ თვისების მუტაციები წარმო-იქმნა.

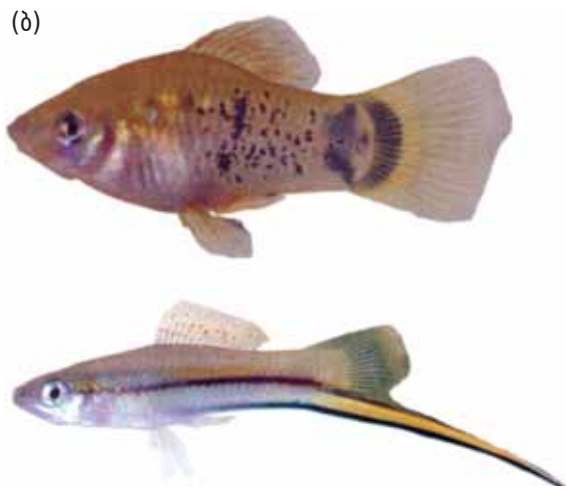
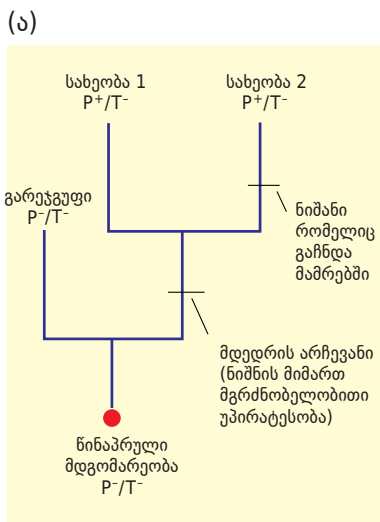
**მეწყვილის არჩევიდან მიღებული არაპირდაპირი სარგებელი**

მდებარის გემოვნების ევოლუციის მიზეზები რთულად დასადგენია ისეთ სახეობებში, სადაც მამრს მდებარის-თვის ან მისი შთამომავლობისთვის პირდაპირი სარგებელი არ მოაქვს და შთამომავლობას მხოლოდ გენებს გადასცემს. ასეთ შემთხვევაში მეწყვილეს არჩევაზე მეგავლენის მქონე ალელების სიხშირე მდებარის შთამო-მავლობის წარმატებულობაზე დამოკიდებულებით იზრდება ან მცირდება. მაშასადამე, მდებარეები მეწყვილეს არჩევიდან არაპირდაპირ სარგებელს იღებენ (Korkpatrick and Barton 1997; Kokko et al. 2002).

ამ არაპირდაპირი სარგებელის ორი ძირითადი მოდელი არსებობს. ერთი მათგანია **დადებითი უკუკავში-რის (ან აჩქარებელი) სქესობრივი გადარჩევა** (იგივე „სექსუალური ძის“ ჰიპოთეზა). ამ მოდელის თანახმად, მდებარეების შვილები (მამრები) იძენენ თვისებებს, რომლებიც წარმატებულ დაწყვილებას განაპირობებენ, ვინაიდან მამისგან მემკვიდრეობით იმ თვისებებს იღებენ, რომლითაც მამამ დედას თავი მოაწონა. მეორე მოდელს **კარგი გენების მოდელი** ეწოდება. ამ მოდელში მდებარის შთამომავლობას მამრისგან მემკვიდ-რეობით მაღალი სიცოცხლისუნარიანობის განმაპირობებელი თვისებები ერგება. კარგი გენების მოდელს ზოგჯერ **ჰენდიკაპის მოდელიც** ეწოდება, ვინაიდან მამრის თვისება სიცოცხლისუნარიანობას ამჟღავნებს, მიუხედავად იმისა, რომ ეკოლოგიური დაბრკოლება (ჰენდიკაპი) გადარჩენას ხელს უშლის (Zahavi 1995).

**დადებითი უკუკავშირის (ან აჩქარებელი) სქესობრივი გადარჩევა**. რ.ა. ფიშერი (1930) დადებ-ითი უკუკავშირის სქესობრივი გადარჩევის შესახებ ამბობს, რომ, როდესაც მამრის თვისების და მდებარის გე-მოვნების ევოლუცია იწყება, პროცესი საკუთარ თავს აძლიერებს და ზვავისებრი, „გამალებული“ ხდება (Lande 1981; Korkpatrick 1982; Pomiankowski and Iwasa 1998). ამ პროცესს ხშირად სქესობრივი გადარჩევის „ფიშერის მოდელი“ ეწოდება. (თუმცა ფიშერი განიხილავდა არაპირდაპირი უპირატესობის ორივე მოდელს). მოდელის

**სურ. 14.9.** გრძნობითი მიდრეკილებით გამოწვეული სქესობრივი გადარჩევის ფაქ-ტები მდებარის არჩევანში. (ა) სამი სახეობის ჰიპოთეტური ფილოგენეტიკური სახეობები მამრის თვისების (T) არსებობით (+) ან არარ-სებობით (-) და მდებარის გემოვნებით (P) განსხვავდებიან. გარეგნულ სახეობებში T და P არ არსებობს, რაც იმის მაჩვენებელია, რომ ეს შექმნილი (წარმოებული) თვისებე-ბია. პირველ და მეორე სახეობაში P სახეობა, ხოლო T მხოლოდ მეორე სახეობაში არსე-ბობს. აქედან გამომდინარე, T თვისებასთან დაკავშირებით მდებარის გემოვნება ანუ გრძნობითი მიდრეკილება თვისების ჩამო-ყალიბებამდე გაჩნდა. პირველი და მეორე სახეობების ნამდვილი მაგალითებია (ბ) გამუზიები — თევზები, რომელთა მამრებს კუდის ხმლის მაგვარი მოყვანილობა აქვთ (ზედა სურათი) ან არ აქვთ (ქვედა სურათი) და (გ) ტარანტულები, რომელთაც წინა კი-დურებზე ჯაგრისები აქვთ (ქვედა სურათი) ან არ აქვთ (ზედა სურათი) (ა after Ryan 1998; ბ, photos courtesy of Alexandra Basolo; გ, photo courtesy of George Uetz.)



(ა)

(ბ)

(გ)



უმარტივეს ფორმაში  $T_1$  და  $T_2$  გენოტიპების ჰაპლოიდური მამრების სიხშირეებია, შესაბამისად,  $t_1$  და  $t_2$ .  $T_2$ -ს უფრო მკვეთრი თვისება, მაგალითად გრძელი კუდი აქვს და ამ თვისებას ეკოლოგიური ზიანი მოაქვს, მაგალითად, მტაცებლობის რისკი იზრდება.  $P_2$  გენოტიპის ( $p_2$  სიხშირის) მდედრები  $T_2$  გენოტიპის მამრებს ანიჭებენ უპირატესობას, ხოლო  $P_1$  მდედრები ნაკლებად ამჯლავნებენ მიდრეკილებას (ან  $T_1$  ურჩევნიათ).  $P_1$  და  $P_2$  ალელები სიცოცხლისუნარიანობაზე ან ნაყოფიერებაზე ზეგავლენას არ ახდენს და ამიტომ გადარჩევურად ნეიტრალურებია.

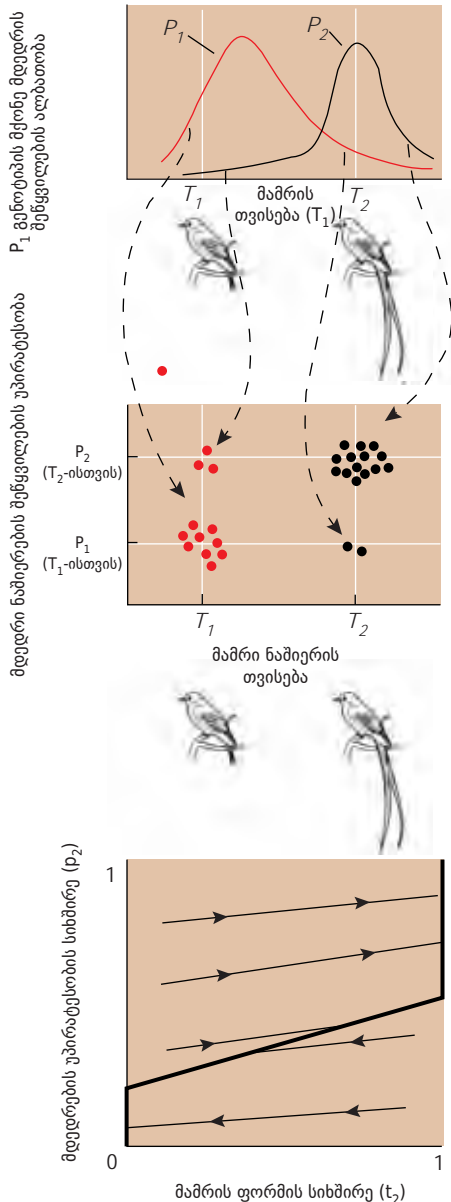
$P$  და  $T$  გენების ექსპრესია სქესობრივად შეზღუდულია, ეს გენები ორივე სქესს გააჩნია და შთამომავლობასაც გადაეცემა. ვინაიდან  $P_2$  მდედრები და  $T_2$  მამრები ძირითადად ერთმანეთთან წყვილებიან, ამიტომ არამდგრადი ურთიერთკავშირი ყალიბდება — მათი შთამომავლობის ორივე სქესი ამჯლავნებს  $P_2$  და  $T_2$  ალელების მემკვიდრეობით მიღების ტენდენციას. მამრის თვისება და მდედრის გემოვნება გენეტიკურად კორელაციური ხდება (იხ. მე-13 თავი) და ამიტომ მამრის თვისების სიხშირის გაზრდას მდედრის არჩევანის სიხშირის გაზრდა მოჰყვება (სურ. 14.10).

ვთქვათ  $T_2$  მამრებს  $T_1$  მამრებთან შედარებით, დაწყვილებისას ოდნავი უპირატესობა აქვთ, ვინაიდან მათ იღებენ როგორც  $P_1$  მდედრები, ასევე ჯერ კიდევ იშვიათი  $P_2$  მდედრები. დავეშვათ, ამ, ან რაიმე სხვა მიზეზის გამო,  $t_2$ -ის სიხშირე ოდნავ იზრდება. ლოკუსებს შორის გენეტიკური კორელაცია არსებობს, ამიტომ  $t_2$ -ის სიხშირის გაზრდას  $p_2$ -ის გაზრდა ერთვის. ეს ნიშნავს, რომ  $T_2$  მამრები მეტ შთამომავლობას ტოვებენ და მათი მდედრი ნაშიერები  $P_2$  ალელს მემკვიდრეობით იღებენ ანუ  $P_2$ -ის სიხშირე აგრეთვე იზრდება.  $P_2$ -ის გაზრდის შედეგად  $T_2$  მამრების უპირატესობა კიდევ უფრო იკვეთება, რადგან ისინი უფრო მეტ მდედრს მოსწონს. ასე რომ  $P_2P_2$  ალელის კავშირი  $T_2$  ალელის ზრდასთან  $P_2$  ალელის სიხშირის შემდგომში გაზრდის.

იგივე პრინციპი მოქმედებს, თუ მამრის თვისება და მდედრის გემოვნება პოლიგენურად მემკვიდრეობითია, მაგრამ მუტაციით გამოწვეული ახალი გენეტიკური ცვალებადობა ორივე თვისების უსასრულო ევოლუციის შესაძლებლობას იძლევა. გარკვეული თეორიული პირობების შემთხვევაში ევოლუციური პროცესი „აჩქარებს“ კიდევ უფრო მკვეთრი თვისებისკენ მამრის მიდრეკილების განვითარებას.

როგორც უკვე ვთქვით, ბევრი მკვეთრი, სქესობრივად გადარჩეული თვისება მამრისთვის ეკოლოგიური ზიანის მომტანია. მდედრის არჩევანსაც აქვს გარკვეული ეკოლოგიური საფასური. მაგალითად, მისაღები მამრის ძიებისას, რამდენიმე მამრის უარყოფა რეპროდუქციას აყოვნებს და სხვა რისკებს ბადებს. ამგვარი ეკოლოგიური საფასურები ზოგჯერ აჩქარების პროცესის განვითარებას, ან ხელს უშლის, ან წონასწორობას ქმნის, როდესაც მამრის თვისება და მდედრის გემოვნება ნაკლებად მკვეთრია, ვიდრე საფასურის გადაუხდელობის შემთხვევაში იქნებოდა. მეტიც, უალრესად რადიკალური და მკვეთრი გემოვნება შეიძლება იმდენად საშიანო გახდეს, რომ საპირისპირო მიმართულებით განვითარდეს და ციკლური ევოლუცია მივიღოთ. ციკლური ევოლუცია ნიშნავს, რომ გემოვნება და თვისება ჯერ ერთი მიმართულებით (დავეშვათ, გრძელი კუდისკენ) ვითარდება, მოგვიანებით სხვა მიმართულებას ირჩევს და მრავალი თაობის შემდეგ კვლავ ძველ მიმართულებას უბრუნდება. ციკლური ევოლუციის თეორიით მრავალი შემთხვევა აისხნება, როდესაც, როგორც ფილოგენეტიკური ანალიზი გვაჩვენებს, სახეობები კარგავენ მამრის სქესობრივად გადარჩეულ თვისებებს (Wiens 2001).

თუ მდედრები მამრის რამდენიმე ან მრავალ თვისებაზე გენეტიკურად ცვალებადად რეაგირებენ, მაშინ საწყისი გენეტიკური პირობებიდან გამომდინარე, განსხვავებული თვისებები ან თვისებების კომბინაციები ვითარდება (Pomiankowski and Iwasa 1998). აქედან გამომდინარე-



**სურ. 14.10.** მდედრის არჩევანით გამოწვეული დადებითი უკუკავშირის სქესობრივი გადარჩევის მოდელი.  $T_1$  და  $T_2$  მამრის გენოტიპებია. ისინი გარკვეული თვისებით, მაგალითად, კუდის სიგრძით განსხვავდება.  $P_1$  და  $P_2$  მდედრებს  $T_1$  და  $T_2$  მამრებისკენ სხვადასხვაგვარი მიდრეკილება აქვთ. ეს სურათი ზედა გრაფიკზეა გამოსახული. დაწყვილების შედეგად მიღებული მოდელი შემდეგ თაობაში მამრი ნაშიერების კუდის სიგრძესა და მდედრი ნაშიერების დაწყვილების უპირატესობას შორის კორელაციას (შუა გრაფიკი) აჩვენებს. პოპულაციაში გენეტიკური კორელაცია წარმოიქმნება, რომლის დროს  $P_2$  და  $T_2$  ალელებს შორის გარკვეული კავშირია.  $T_2$  ალელის სიხშირის ( $t_2$ ) ნებისმიერი ცვლილება  $p_2$ -ის შეცვლას იწვევს. ქვედა გრაფიკის სიგრძის თითოეული წერტილი ასახავს შესაძლო პოპულაციას, სადაც  $p_2$  და  $t_2$  გარკვეული წყვილების სიხშირეებს, ხოლო ვექტორები ევოლუციის მიმართულებას აჩვენებენ. როდესაც  $p_2$  მცირეა,  $t_2$  ეკოლოგიური გადარჩევის შედეგად მცირდება.  $p_2$  ასევე მცირდება ავტოსტოპის შედეგად. როდესაც  $p_2$  მეტია,  $T_2$  მამრებისთვის მიმდინარე სქესობრივი გადარჩევა ეკოლოგიურ გადარჩევაზე ძლიერია და  $t_2$  და  $p_2$  ავტოსტოპის შედეგად იზრდება. მსხვილი წრფის გასწვრივ ალელის სიხშირეები გადარჩევის შედეგად არ იცვლება, თუმცა ნეიტრალური მუტაციის შედეგად შეიძლება შეიცვალოს (Lower graph after Pomiankowski 1998).



რე, აჩქარებული სქესობრივი გადარჩევა სხვადასხვა პოპულაციებში სხვადასხვა მიმართულებით მიმდინარეობს და პოპულაციები, მენჯილის არჩევის თვალსაზრისით შეიძლება განსხვავებულნი და რეპროდუქციულად იმოქმედებულნი ვახდენენ. ეს ნიშნავს, რომ სქესობრივი გადარჩევა სახეობათა წარმოქმნის მძლავრი პოტენციური მიზეზია (იხ. მე-16 თავი). აჩქარებული სქესობრივი გადარჩევით აიხსნება კოლიბრიების და ცხოველების სხვა მრავალი სახეობის მამრების ფორმისა და შეფერილობის არაჩვეულებრივი მრავალფეროვნება.

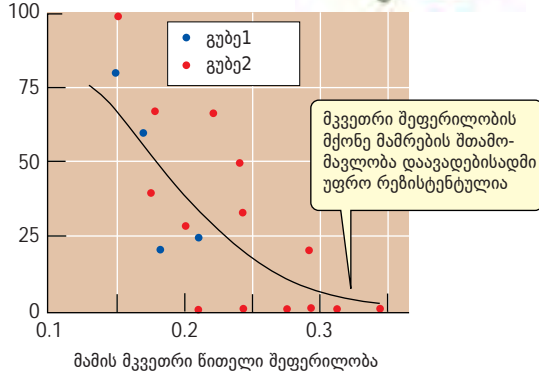
**გენეტიკური ხარისხის მაჩვენებლები (ინდიკატორები).** მდედრის წარმატება არსებითად მცირდება, თუ მისი შთამომავლობა გადარჩენას ან გამრავლებას ვერ ახერხებს. ამიტომ, არსებობს ჰიპოთეზა, რომ მდედრები უნდა იცვლებოდნენ ისე, რომ მაღალი გენეტიკური ხარისხის მქონე მამრები შეარჩიონ, რათა მათ შთამომავლობას „კარგი გენები“ შემკვიდრებოთ გადაეცეს და გადარჩენის და გამრავლების მეტი პერსპექტივა ჰქონდეს. მდედრები გენეტიკურ ხარისხთან დაკავშირებულ მამრის ნებისმიერ თვისებას ანუ „კარგი გენების“ მაჩვენებელს იყენებენ. ასე, რომ გადარჩევა გენეტიკურ მიდრეკილებას მდედრებში მამრის ამ თვისების შერჩევის საფუძველზე დაამკვიდრებს. მამრის ინდიკატორული მიდრეკილება განსაკუთრებით ხშირად ვითარდება, როდესაც თვისება წარმატებისთვის პირობებზე დამოკიდებული მაჩვენებელია. მართლაც ასეთია მრავალი მამრის ვიზუალური თვისება. ამ შემთხვევაში თუ T ალელის მქონე მამრები კარგ ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაში არიან, ისინი ინდიკატორულ თვისებას ბოლომდე განავითარებენ, ვინაიდან, ამავე დროს ისინი „კარგი გენების“ მატარებლები არიან, ვთქვათ B ალელის ასლები სხვა ლოკუსში აქვთ. „გემოვნების ან უპირატესობის მომნიჭებელი ალელის“ (P) მქონე მდედრები ეწყვილებიან რიგირც T-სა, ასევე B ალელის მატარებელ მამრებს. მათ შთამომავლობას სამივე ალელი გადაეცემა. აქედან გამომდინარე, სამ ლოკუსს შორის არამდგრადი კავშირი იქმნება და P-სა და T-ს სიხშირე იზრდება, ვინაიდან ისინი დაკავშირებულნი არიან სასარგებლო B ალელთან (სიმარტივისთვის დავუშვით, რომ არსებობს სამი თვისების ერთი გენით კონტროლი ული, თუმცა ნებისმიერი თვისება პოლიგენური შეიძლება იყოს).

ამ მოდელში მდედრის გემოვნებაზე მოქმედი არაპირდაპირი გადარჩევის ძალა პოპულაციაში არსებული წარმატების გენეტიკური ცვალებადობის პროპორციულია. ბუნებრივი გადარჩევა წარმატების ცვალებადობას ამცირებს. რამდენიმე ავტორი გენეტიკური ცვალებადობის შენარჩუნებისა და აქედან გამომდინარე, მდედრის გემოვნების ჩამოყალიბების საკითხს სწავლობს. მაგალითად, ზოგიერთი მეცნიერი ამტკიცებს, რომ პარაზიტების პოპულაციების გენეტიკური შემადგენლობის მუდმივი ცვლილება მასპინძელი პოპულაციების რეზისტენტულობის თვისებების გენეტიკურ ცვალებადობას ინარჩუნებს და მამრის სქესობრივად გადარჩეული თვისებები შეიძლება პარაზიტებისადმი რეზისტენტულობის მაჩვენებელი იყოს (Hamilton and Zuk 1982).

უფრო მარტივი ჰიპოთეზის თანახმად, წარმატების კომპონენტების გენეტიკური ცვალებადობა განმეორებადი მუტაციებით იცვება. წარმატების კომპონენტებისთვის მუტაციური ცვალებადობა საკმაოდ მაღალია, როგორც ეს მე-13 თავში ვიხილეთ. მართლაც, ამგვარი თვისებები ბუნებრივ პოპულაციებში ცვალებადია. ლოკ როუს და დევიდ პოულეს (1996) ეკუთვნის მოდელი, რომელშიც მამრის მდგომარეობა და მისი შესაბამისი ვიზუალური ფორმა, რომლის განვითარება მას შეუძლია, უკუპროპორციულია საზიანო მუტაციების იმ რაოდენობის, რომლის მატარებელია მამრი. მდგომარეობის ძლიერი მუტაციური ცვალებადობა ვიზუალური თვისების გენეტიკურ ცვალებადობას ხელს უწყობს და უფრო მკვეთრი ორნამენტების და მდედრის შესაბამისი გემოვნების ევოლუციას განაპირობებს. ამ მოდელში შემოღებული დაშვებები რეალისტურია. მაგალითად, მამრი ნეხვის ხოჭოების არშიყობის მაღალი სიჩქარე მდგომარეობაზე დამოკიდებული თვისებაა, რომელსაც მდედრები უპირატესობას ანიჭებენ. მოდელის თანახმად, არშიყობის სიჩქარე და მდგომარეობა გენეტიკურად ცვალებადია (Kotiaho et al. 2001).

**არაპირდაპირი ჯგავსებების როლი.** არსებობს არაპირდაპირი ზეგავლენის ორივე მოდელის სისწორის დამადასტურებელი ფაქტები. ელისონ ველჩმა და მისმა თანამშრომლებმა (1998) ნაცრისფერი ვასაკას (*Hyla versicolor*) თავკომბალებზე ექსპერიმენტი ჩაატარეს და ერთი დედის და ორი მამის მიერ განაყოფიერებულ კვერცხებს დააკვირდნენ. ერთი მამა არშიყის უფრო ხანგრძლივ დახილს გამოსცემდა. ამ სახეობის მდედრები კი ხანგრძლივ დახილს უპირატესობას ანიჭებენ. კვერცხების 25 ჯგუფიდან მიღებული მონაცემების თანახმად, არშიყის ხანგრძლივი დახილის გამომცემი მამრების შთამომავლობის ზრდის სიჩქარე და ზომა, რომელსაც ის მეტამორფოზის დროისთვის აღწევს, საშუალოდ უფრო დიდია, განსაკუთრებით, თუ მათი საკვები შემუდულია. მამრ ვასაკებს მდედრებისთვის ან შთამომავლობისთვის პირდაპირი სარგებელი არ მოაქვს, ხოლო თავკომბალები მხოლოდ მამების გენებით განსხვავდებიან, ამიტომ მდედრების მიერ არშიყის ხანგრძლივი დახილისთვის უპირატესობის მინიჭება კორელირებს მამრის გენებთან, რომლებიც შთამომავლობის ზრდას აუწყობს. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, საარშიყო დახილის ხანგრძლივობა მამრის გენეტიკური ხარისხის პათოსანი მაჩვენებელია. ბარბერმა და სხვებმა (2001) მსგავსი ექსპერიმენტი მდედრ (*Gasteroeteus aculeatus*)-ზე (თევზი) ჩაატარეს. ამ სახეობის მდედრებს მამრის მუცლის მკვეთრი წითელი შეფერილობა მოსწონთ. მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ ახალგაზრდა უფრო მკვეთრი წითელი ფარფლების მქონე

თასმისებრი ჭიებით ინფიცირებული შთამომავლობა



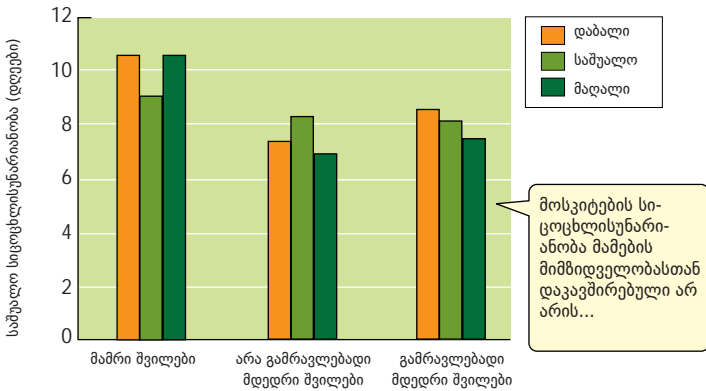
სურ. 14.11. მდელრის „კარგი გენების“ არჩევანის ჰიპოთეზის დადასტურება. ახალგაზრდა თასმისებრი ჭიების ლარვებით დაავადებული *Gasterosteidae* ოჯახის (თევზები) წარმომადგენლების პროცენტული რაოდენობა მამების შეფერილობასთან არის დაკავშირებული (After Barber et al. 2001.)

თევზები თასმისებრი ჭიებით დაინფიცირების მიმართ უფრო მდგრადები იყვნენ, ვიდრე მათი ნახევარსისებრები, რომლებმაც ჰქონდათ მკრთალი წითელი ფარფლები. (სურ. 14.11). წითელ შეფერილობას პიგმენტი კაროტინი იწვევს. თევზი ამ პიგმენტს საკვებიდან იღებს. ეს პიგმენტი ძლიერი იმუნური სისტემის განვითარებას ხელს უწყობს. რამდენიმე კვლევაში კარგი გენების ჰიპოთეზა დადასტურდა, თუმცა მამრის თვისებასა და შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობას შორის კავშირი, როგორც წესი, ძალიან სუსტია (Møller and Alatalo 1999).

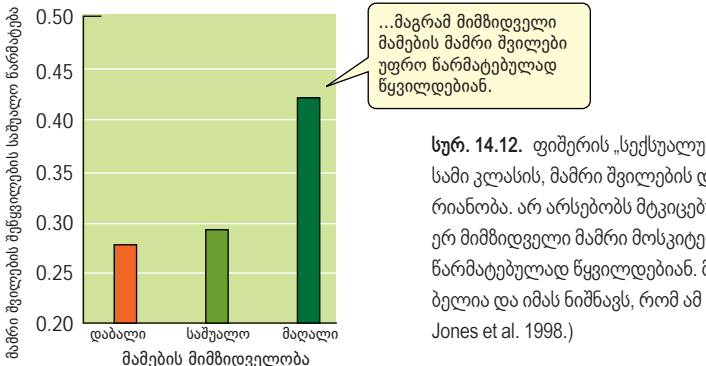
რამდენიმე ფაქტი ფიშერის დაჩქარების პროცესსაც ადასტურებს. მაგალითად, მამრი მოსკიტები (*Lutzomyia longipalpis*) გროვდებიან გუბეებში (leck) (leck არის ტერიტორია, სადაც მამრები გროვდებიან და მდედრებისთვის კონკურირებენ). მდედრები რამდენიმე მამრს უარყოფენ, შემდეგ კი ერთ-ერთს ირჩევენ. ტ.მ. ჯონსმა და მისმა თანამშრომლებმა (1998)

მამრების ექსპერიმენტული ჯგუფების გამოყენებით დაადგინეს, მამრები, რომელსაც მდედრები ყველაზე ხშირად და ყველაზე იშვიათად ირჩევენ. ყველაზე „მიმზიდველ“ ან ყველაზე ნაკლებად „მიმზიდველ“ მამრებთან დაწყვილებული მდედრების კვერცხების რაოდენობა ან სიცოცხლისუნარიანობა არ განსხვავდებოდა. მეცნიერებმა მიმზიდველ მამრებთან დაწყვილების პირდაპირი სარგებელი ვერ აღმოაჩინეს. მამრის მიმზიდველობა შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობასთან ან მათი მდედრი ნაშიერების ნაყოფიერებასთან აგრეთვე არ იყო დაკავშირებული. არ დადასტურდა, რომ მიმზიდველი მამები გადასცემენ შთამომავლობას კარგ გენებს და ამით ზრდიან მისი გადარჩენის ალბათობას ან ნაყოფიერებას (სურ. 14.21ა). თუმცა მკვლევრებმა ექსპერიმენტი განაგრძეს და ქალწულ მდედრებს სამი მამრი ნაშიერი შეთავაზეს – ერთი ძალიან მიმზიდველი, ერთი „საშუალო“, და ერთი არამიმზიდველი მამრის – ნაშიერი. აღმოჩნდა, რომ მიმზიდველი მამრის მამრი ნაშიერი ყველაზე წარმატებული იყო შეწყვილებაში. ამას ფიშერის („ექსუალური მამრი შვილის“) ჰიპოთეზა პროგნოზირებს (სურ. 14.21ბ). ამ შემთხვევაში არ ვიცით, მამრის რა თვისებას მდედრი უპირატესობას ანიჭებს. ტალამიმ და სხვებმა (2003) კიტრის ლაქებიან ხოჭოზე (*Diabrotica undecimpunctata howardi*) მსგავსი კვლევა ჩაატარეს და დაადგინეს, რომ მდედრებს ისეთი მამრები ურჩევიათ, რომლებიც ანტენებით ყველაზე ხშირად ეხებიან. მამრის შეხების სიხშირე მეწყვილის გამრავლების უნარზე ან შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობასა თუ ნაყოფიერებაზე არ აისახება, თუმცა სწრაფი შეხების უნარის მქონე მამრებს ასეთივე უნარის მქონე მამრი შვილები ჰყავთ. მდედრები მათაც უპირატესობას ანიჭებენ. მაშასადამე, ეს კვლევა ფიშერის მოდელის და არა კარგი გენების მოდელის სისწორეს ადასტურებს.

(ა)



(ბ)



**ანტაგონისტური კონკოლუცია (თანაკოლუცია)**

სხვადასხვა სქესის ინდივიდები შთამომავლობის დატოვებისთვის თანამშრომლობენ, თუმცა ხშირია სქესთა შორის კონფლიქტიც (Parker 1979; Chaman et al. 2003). მაგალითად, თუ სახეობა მკაცრად მონოგამიური არ არის, მაშინ მამრი ცდილობს, რომ მდედრმა რაც შეიძლება მეტი შთამომავლობა დატოვოს, მაშინაც, თუ მდედრის შემდგომი სიცოცხლისუნარიანობა და ნაყოფიერება ამით შემცირდება. მაშასადამე, მდედრის და მამრის თვისებების გენები ზოგჯერ კონფლიქტში შედის. ვიღებთ ანტაგონისტურ კოველოციას (Rice and Holland 1997; Holland and Rice 1998). მსგავსი ევოლუცია გრძელვადიან „გამალეხულ შეიარაღებას“ განაპირობებს. ამ შემთხვევაში მამრის თვისების ცვლილებას მდედრის თვისების ევოლუცია ანეიტრალურებს, შემდეგ კვლავ მამრის თვისება იცვლება და ჯანგურ რეაქციას ვიღებთ.

განვიხილოთ გამეტების ურთიერთქმედება გარეგნული განაყოფიერების მქონე სახეობაში, მაგალითად ჰალიოტისებში (*Halictis*, დიდი ზომის მუცელი-

სურ. 14.12. ფიშერის „ექსუალური მამრი შვილის“ ჰიპოთეზა. (ა) ნაჩვენებია მიმზიდველობით განსხვავებული მამების სამი კლასის, მამრი შვილების და ორივე – გამრავლებადი და არაგამრავლებადი მდედრი შვილების სიცოცხლისუნარიანობა. არ არსებობს მტკიცებულება, რომ მიმზიდველი მამები შთამომავლობას „კარგ გენებს“ გადასცემენ. (ბ) ძლიერ მიმზიდველი მამრი მოსკიტების მამრი შვილები, ნაკლებად მიმზიდველი მამრების მამრი შვილებთან შედარებით წარმატებულად წყვილდებიან. მაშასადამე, მიმზიდველ მამრთან დაწყვილება მდედრისთვის არაპირდაპირი სარგებელია და იმას ნიშნავს, რომ ამ მდედრის მამრი შვილების რეპროდუქციული წარმატება უფრო მაღალი იქნება (After Jones et al. 1998.)

ფეხიანია). სპერმატოზოიდები კონკურენციაში შედიან კვერცხების განაყოფიერებისთვის, ამიტომ გადარჩევა ყოველთვის უპირატესობას მინიჭებს იმ სპერმატოზოიდს, რომელიც კვერცხში სწრაფად შეაღწევს. კვერცხურედის გადარჩევა პირიქით, შეღწევის შემანელებელ უნარს ანიჭებს უპირატესობას, წინააღმდეგ შემთხვევაში მივიღებთ პოლისპერმიას (მრავალი სპერმის ერთად შეღწევა). პოლისპერმია განვითარებას აფერხებს. კვერცხებს ამ მოვლენის საწინააღმდეგოდ მოქმედი რთული მექანიზმები აქვს შემუშავებული. კვერცხის და სპერმის ინტერეგების კონფლიქტი იწვევს გრძელვადიან ანტაგონისტურ თანავეოლუციას სპერმის შეღწევის უნარსა და კვერცხების წინააღმდეგობის უნარს შორის. მსგავსი თანავეოლუცია შეიძლება იყოს ჰალიოტისების სპერმის — ცილა ლიზინის — ამინომჟავური თანმიმდევრობის არაჩვეულებრივად სწრაფი ევოლუციის მიზეზი. ამ ცილას სპერმატოზოიდი გამოყოფს, როცა კვერცხურედის ყვითრის გარსში ნახვრეტს ქმნის. ჰალიოტისების სხვადასხვა სახეობების ლიზინის გენებს შორის არასინონიმური სხვაობა, სინონიმურ სხვაობაზე ბევრად სწრაფად განვითარდა, რაც ბუნებრივ გადარჩევაზე მიუთითებს (Vacquier 1998; see also Palumbi 1998 and Chapter 19).

სქესების გენეტიკური კონფლიქტი *Drosophila melanogaster*-ში დანვრილებით არის შესწავლილი. ამ სახეობაში დანვრილება მდედრის სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს, ვინაიდან მთარშივე მამრები მდედრებს აზიანებენ. გარდა ამისა, მამრის გამანაყოფიერებელი სითხე მომწამვლელ ცილებს შეიცავს (Champan et al. 1995). გენეტიკური ცვალებადობის კვლევამ დაადასტურა, რომ მამრები, რომელთა სპერმა სხვა მამრების სპერმით ჩანაცვლებას საუკეთესოდ უძლებს, მდედრების სიცოცხლის ხანგრძლივობას ყველაზე მეტად ამცირებენ, რაც სქესების აშკარა კონფლიქტია (Civetta and Claek 2000). უილიამ რაისმა და ბრეტ ჰოლანდმა ექსპერიმენტების სერია ჩატარეს და დაამტკიცეს, რომ მდედრი და მამრი *Drosophila* ჩაკეტილნი არიან თანავეოლუციურ „გამალებულ შეიარაღებაში“ (Rice 1992, 1996; Holland and Rice 1999). ერთ-ერთ ექსპერიმენტში რაისი ბუმბუს 29 თაობის განმავლობაში ისე აკვარებდა, რომ ორი აუტოსომის გენეტიკურად მონიშნული სეგმენტები შთამომავლობით მხოლოდ მდედრებში გადადიოდა. ასე რომ, ქრომოსომის ამ მონაკვეთში ალელების სიხშირე, რომლებიც ზრდიდნენ მდედრის წარმატებას, მამრებზე მათი შესაძლო ზეგავლენის მიუხედავად იზრდებოდა. რაისმა აღმოაჩინა, რომ ბუმბუსში მდედრების პროპორციული რაოდენობა მდედრების გაუმჯობესებული სიცოცხლისუნარიანობისა და მამრების შემცირებული სიცოცხლისუნარიანობის ხარჯზე გაიზარდა. იგივე შედეგი ანტაგონისტური თანავეოლუციის ჰიპოთეზიდან იყო მოსალოდნელი.

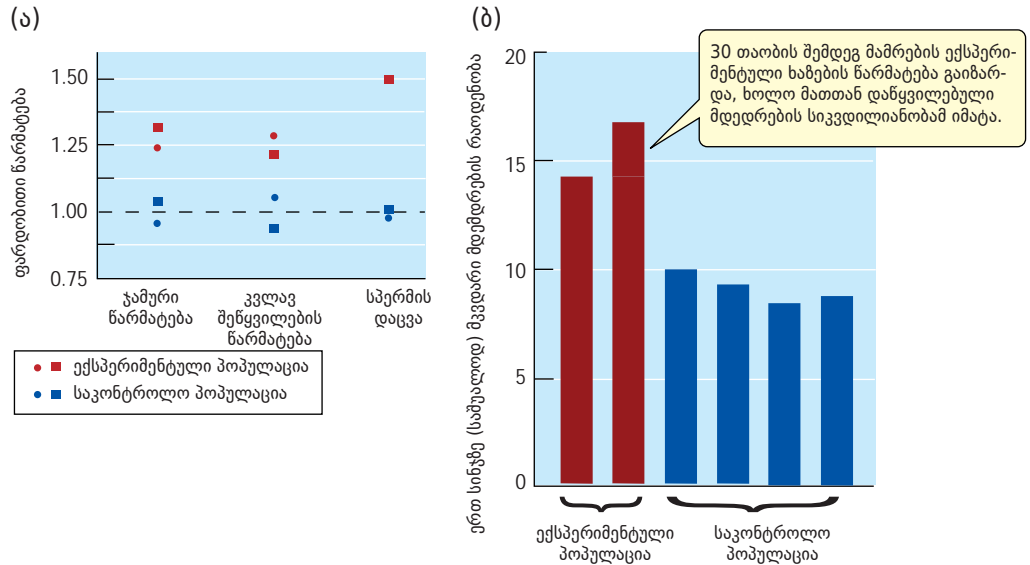
მეორე ექსპერიმენტში რაისმა ბუმბუსის პოპულაციები შექმნა, რომლებშიც მამრებს განვითარება შეეძლოთ, ხოლო მდედრები არ ვითარდებოდნენ (ყოველ თაობაში მამრებს აწყვილებდნენ მხოლოდ განცალკევებული, არაგანვითარებადი ხაზის მდედრებთან. ამ მდედრებს ჰქონდათ ქრომოსომული გადაადგილებები, რომელიც აბრკოლებდა მამრის ქრომოსომებთან რეკომბინაციას. შეჯვარების შედეგად მიღებული შთამომავლობიდან შემდეგ თაობაში გასამრავლებლად მხოლოდ მამრ შვილებს იყენებდნენ). 30 თაობის შემდეგ მამრების წარმატება საკონტროლო პოპულაციებთან შედარებით გაიზარდა, მაგრამ ასეთ მამრებთან დანვრილებული მდედრების სიკვდილიანობამ (სავარაუდოდ სპერმის მომწამვლელი ეფექტის გამო) ასევე იმატა (სურ. 14.13). ამ ექსპერიმენტიდან გამომდინარე, მამრები და მდედრები მუდმივად, მაგრამ დაბალანსებულად, ვითარდებიან, ამიტომ, სანამ ერთი სქესის ევოლუცია არ შეწყდება, ცვლილებას ვერ გამჩნევთ.

სპერმის მომწამვლელი — მამრების მიერ მეწყვილეებისთვის მიყენებული ზიანის — მხოლოდ ერთ-ერთი მაგალითია. გარეული იხვების მამრების ჯგუფები მდედრებს „იძულებით ანაყოფიერებენ“, ამ დროს მდედრი ხანდახან იძირება. ხოლო მდედრი ბალღინჯოების სიცოცხლისუნარიანობა და ნაყოფიერება განმეორებადი „ტრავმატული განაყოფიერების“ შედეგად კლებულობს (მამრი ბალღინჯო მეწყვილეს გენიტალიურ ხვრელში გენიტალიის მოთავსების ნაცვლად, მეწყვილეს მუცლის კედელს აზიანებს) (Stuff and Siva-Jothy 2001). აქედან გამომდინარე, მდედრები მამრებისთვის წინააღმდეგობის გაწევის უნარს იმუშავებენ, ხოლო გადარჩევა მამრებში ისეთ თვისებებს ანიჭებს უპირატესობას, რომელთა მეშვეობით შესაძლებელია მდედრის წინააღმდეგობის დაძლევა. ამ პროცესს **დადევნებით სქესობრივი გადარჩევა** ეწოდება (Holland and Rice 1998). მაგალითად, წყლისმომიების სახეობებში მამრები მდედრებთან იძულებით წყვილდებიან. ამიტომ მამრებში მდედრის დაჭერისთვის საჭირო თვისებების ევოლუციას, მდედრებში თავის დაღწევის თვისებების ცვლილებები ერთვის (სურ. 14.14)

დადევნებით გადარჩევისას მამრებს უწინდებიათ თვისებები, რომლებიც ძლიერ სტიმულს იწვევს. მაგალითად, მკვეთრი შეფერილობა, დახვეწილი სიმღერა. ეს საჭიროა იმისთვის, რომ პასიურ მდედრებს გამრავლების სტიმული გაუჩნდეს. ასეთ შემთხვევებში მამრის გაუმჯობესებული თვისებები არა იმიტომ ვითარდება, რომ მდედრი იცვლება და მათ უპირატესობას ანიჭებს, არამედ იმიტომ, რომ გადარჩევა მდედრებში მამრის ნაკლებად დახვეწილი თვისებებისადმი წინააღმდეგობის გაწევის გზით მიდის. თუ ეს ჰიპოთეზა სწორია, მაშინ მამრებში შეიძლება დაგროვდეს თვისებები, რომლებიც ოდესღაც საკმარისი იყო დანვრილებისთვის, დრეს კი არასაკმარისი აღმოჩნდა. მაგალითად, ხმალკუდა თევზის ხმალი უხმლო ნათესავ *Priapella*-ს მდედრს უფრო იმიდავს, ვიდრე თავისივე სახეობის მდედრს. სწორედ ასე უნდა მოხდეს, თუ წინაპრული მიზილულობა ხმლებისადმი, რომელიც *Priapella*-ში ჯერ კიდევ არსებობს, სხვა სახეობაში მდედრის წინააღმდეგობის გამო აღარ გვხვდება. იგივე მაგალითს ტარანტულის *Schizocosa ocreata*-ს კიდურების ბუსუსები გვაძლევს. ეს თვისე-



**სურ. 14.13.** სქესთა გენეტიკური კონფლიქტის ექსპერიმენტული მტკიცებულება. (ა) ზომავს მამრების წარმატებას ორი ექსპერიმენტული პოპულაციიდან, რომლებშიც მართო მამრები იცვლებიან. გრაფიკზე ნაჩვენებია ჯამური წარმატება (მამრი შვილების რაოდენობა ერთ მამრზე) საკონტროლო პოპულაციის მამრებთან შეფარდებით, მამრების მიერ მდედრებთან ხელახლა დაწყვილების სიჩქარე და სპერმის თავდაცვისუნარიანობა (მამრის სპერმის მიერ მდედრის კვერცხების განაყოფიერების უნარი, როცა ეს კვერცხი მეორე მამრმაც შეიძლება განაყოფიეროს). (ბ) როდესაც ექსპერიმენტული პოპულაციის მამრები სხვა ხაზის მდედრებთან დაწყვილეს, მდედრების სიკვდილიანობა უფრო მეტად გაიზარდა, ვიდრე ეს ოთხი საკონტროლო პოპულაციის მამრების შემთხვევაში მოხდა (After Rice 1996).

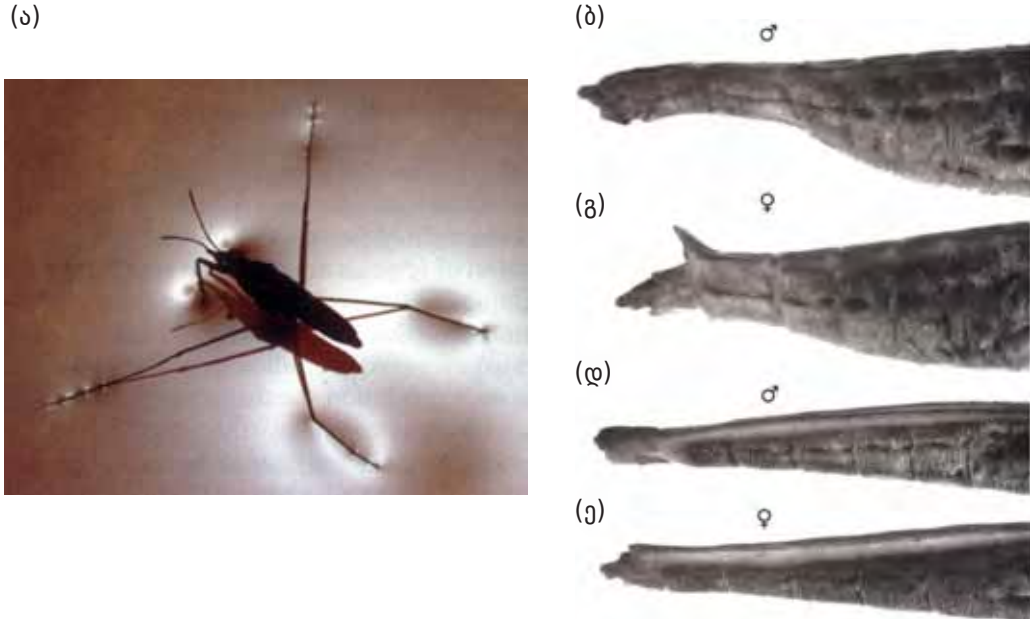


ბა ამ სახეობის მამრის შექმნილი თვისებაა, ხოლო ახლო ნათესავ *S. rosvner* სახეობაში არ გვხვდება (იხ. სურ. 14.9გ). მეცნიერებმა მდედრ ტარანტულებს მოარშიყე მამრების ვიდეოგამოსახულება აჩვენეს. ვიდეოზე გამოსახულ ზოგ მამრს მეტი, ზოგს უფრო დიდი ზომის, ზოგს კი საერთოდ არ ჰქონდათ ბუსუსები. *S. ocreata*-ს მდედრებს რეაქცია არ ჰქონიათ, ხოლო ბუსუსების არმქონე სახეობების მდედრებმა ცვლილებები მკვეთრად აღიქვეს (McClintock and Uetz 1996). მიღებული შედეგები ეთანხმება ჰიპოთეზას, რომლის თანახმად, *S. ocreata*-ს ბუსუსები მდედრების სტიმულირებისთვის განუვითარდათ, ხოლო მდედრის წინააღმდეგობის უნარი მოგვიანებით შემუშავდა.

**სოციალური ურთიერთქმედება და თანამშრომლობის (კოოპერაციის) ევოლუცია**

ბუნებრივი გადარჩვის დარჯინის თეორია ინდივიდუალურ სარგებელს ეფუძნება. თვისებების, რომლებიც აძლიერებენ ინდივიდის წარმატებას პოპულაციის სხვა წევრებთან შედარებით, ანუ „ეგოისტური“ თვისებების, სიხშირე იზრდება, როცა ისინი შემდეგ თაობას მემკვიდრეობით გადაეცემა. აქედან გამომდინარე, კოოპერაციული ურთიერთქმედება ბუნებრივი გადარჩევით განპირობებულ ევოლუციასთან წინააღმდეგობაში მოდის და ასწნას საჭიროებს. 60-იან წლებამდე ბიოლოგები თვლიდნენ, რომ თანამშრომლობა, განსაკუთრებით კი ალტრუიზმი, იმის გამო ჩამოაყალიბდა, რომ პოპულაციისთვის ან სახეობისთვის სარგებელი მოაქვს — ანუ

**სურ. 14.14.** (ა) წყლისმომიები (*Gerris* გვარი) წყლის ზედაპირზე ცხოვრობენ. მამრები მდედრებთან იძულებით წყვილდებიან. (ბ,გ) *G. incognitus* სახეობის მამრის მუცლის მდედრის დაჭერისთვის საჭირო ადაპტაციები აქვს (გენიტალიის სეგმენტები განიერი და შებრტყელებულია), ხოლო მდედრებს საწინააღმდეგო თვისებები (ნაგრძელებული, ამოწული მუცელი, მუცლის მომრგვალებული წვერი). (დ, ე) ახლო მონათესავე სახეობას *G. thoracicus* ახასიათებს წინაპრული მდგომარეობა, რომელშიც ეს ადაპტაციები არ იყო განვითარებული (ა © photolibrary.com; ბ-ე from Amqvist and Rowe 2002.)



ჯგუფური გადარჩევის შედეგად. თანამშრომლობის თანამედროვე კვლევებმა ჯგუფური გადარჩევის არსებობა ძირითადად უარყო. თანამედროვე შეხედულება, უილიამ ჰამილტონის (1964) ნათესაური გადარჩევის თეორიას და ჯორჯ უილიამსის (1966) მიერ ნათლად გადმოცემულ მოსაზრებას, ეფუძნება: — ჯგუფური გადარჩევა ინდივიდუალურ გადარჩევაზე სუსტი პროცესია (იხ. მე-11 თავი).

### თანამშრომლობის (კოოპერაციის) და ალტრუიზმის თეორიები

მფლობელისთვის საზიანო და სხვა ინდივიდებისთვის სარგებლის მომტანი თვისებების არსებობა ინდივიდუალური გადარჩევის ჰიპოთეზის ოთხი ძირითადი ცნებით აიხსნება. ესენია *მანიპულაცია*, *ინდივიდუალური სარგებელი*, *ურთიერთგაცვლა* და *ნათესაური გადარჩევა*.

**მანიპულაცია.** დონორს რეციპიენტისთვის სარგებელი ხშირად იმიტომ კი არ მოაქვს, რომ ის ადაპტაციურია (შეგუებითი), არამედ უბრალოდ დონორი ხდება მანიპულაციის ან იძულების ობიექტი. მაგალითად, ფრინველები, რომლებიც სხვის ბუდეებზე პარაზიტობენ, როგორცაა გუგული და კამეჩის ფრინველი, კვერცხებს სხვა ფრინველების ბუდეებში დებენ. პარაზიტი ფრინველების კვერცხები ან ბარტყები ხშირად მასპინძელ ფრინველების გვანანს. მოტყუებული ფრინველები პარაზიტის ბარტყებზე ზრუნავენ, თუმცა პარაზიტები ხშირად მათ საკუთარ კვერცხებსა და ბარტყებს ხოცავენ (იხ. მე-18 თავი). ამგვარი პარაზიტობა არსებობს როგორც სახეობებში, ასევე სახეობებს შორის. ფრინველები, რომლებიც კვებავენ პარაზიტის ბარტყებს, ხშირად არა მხოლოდ საკუთარ შთამომავლობაზე ზრუნავენ, არამედ სხვა მამის (დამატებითი კოპულაციის ან „მოტყუებული ქმრის“ ფენომენი), ან სხვა დედის შთამომავლობაზეც (რომელიც მალულად დებს ერთ ან ორ კვერცხს სხვის ბუდეში). სავარაუდოდ, მასპინძელი ფრინველები საკუთარ კვერცხებს ან ბარტყებს სხვებისგან ვერ არჩევენ.

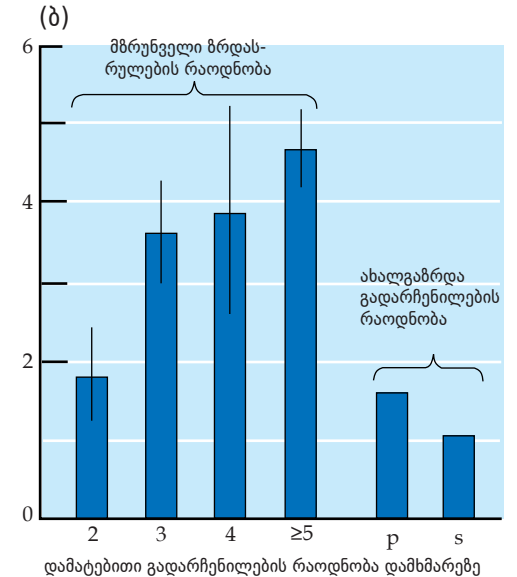
**ინდივიდუალური სარგებელი.** კოოპერაციული ქცევა ხშირად უბრალოდ იმის გამო ვითარდება, რომ ის ინდივიდისთვის სასარგებლოა. მაგალითად, გუნდთან ან ნახირთან გაერთიანება მტაცებლებისგან უკეთეს დაცვას ნიშნავს. გარდა ამისა, ინდივიდისთვის ხშირად სასარგებლოა ჯგუფის ცენტრთან ახლოს ყოფნა და სხვა წევრების ცოცხალ ფარად გამოყენება. ამგვარი ქცევის შედეგად იზრდება ჯგუფის კომპაქტურობა და ერთიანობა (Hamilton 1971). ზოგიერთი ფრინველის დაუწყვილებელი მამრი, მაგალითად პატარა ჭრელი ალკუნ (Reyer 1990), სხვა არამონათესავე წყვილების შთამომავლობას უვლის, ვინაიდან ასეთ დროს დაწყვილებული მამრის ჩანაცვლების ალბათობა (მამრის სიკვდილი ან სხვა მიზეზის გამო) უფრო მეტია (სურ. 14.15). მდებრი არამონათესავე კრამანები — სახლის პოლისტი (*Polistes dominulus*) — ბუდეს ხშირად ერთად ქმნიან, მაგრამ შემდეგ ერთ-ერთი მდებრი აგრესიულად სხვებზე დომინირებს და მათ გამრავლებას ხელს უშლის. მამრამ დომინანტი მდებრი შეიძლება დაილუპოს. ამ შემთხვევაში მთავარი დამორჩილებული მდებრი ხდება და რეპროდუქციულ წარმატებას აღწევს (Queller et al. 2000). მაშასადამე, ფაქტიურად ასეთ ალტრუიზმს მოგვიანებით სარგებელი მოაქვს.

ტონი კერტისმა და სიდნი პუატიემ ორ გაქცეულ დამნაშავეზე ფილმი გადაიღეს. დამნაშავეებს ერთმანეთი არ უყვართ, მაგრამ ერთნაშავე მიჯაჭვულები არიან და თანამშრომლობა უხდებათ. სანამ ჯგუფის ერთი წევრის წარმატება სხვა წევრების და მთლიანი ჯგუფის წარმატებაზე დამოკიდებულია, თანამშრომლობა ინდივიდის ინტერესებშია. ეს კანონი მრავალ ბიოლოგიურ გარემოში საკმაოდ მნიშვნელოვანია. ასეთი თანამშრომლობის უმარტივესი მაგალითია უკრედის გენების და ორგანიზმის უკრედებს შორის თანამშრომლობა. თუ უკრედი კვდება, უკრედის გენებიც კვდება, თუ ორგანიზმი კვდება, კვდება მისი შემადგენელი უკრედებიც. სუფრო მალაღ, უკრედის ან ორგანიზმის დონეზე მიმდინარე გადარჩევა სპობს სიცოცხლისუნარიანობისთვის საზიანო „დამნაშავე“ გენებს ან „გამყიდველ“ უკრედებს. ასევე გადარჩევა აწინაურებს მექანიზმებს, რომლებიც დამნაშავეებს (როცა ისინი თავს იჩენენ) მოქმედებას აკინებენ, ან სრულებით სპობენ. ამ პროცესის მაგალითებს მოგვიანებით შევხვდებით.

**ურთიერთგაცვლა.** დაგვიანებული სარგებელი **ურთიერთალტრუიზმის ანუ უკუალტრუიზმის** ჰიპოთეზაშიც ფიგურირებს. სხვა ინდივიდის დახმარება ინდივიდისთვის სასარგებლოა, როცა დახმარების რეციპიენტი მომავალში გამცემს სანაცვლო დახმარებას გაუწევს (Trivers 1971). მაგალითად, ვამპირი ღამურები (*Desmodus rotundus*) ძუძუმწოვრების სისხლით იკვებებიან და ჯგუფებს ქმნიან. ჯგუფის წევრები გამოწოვილ სისხლს ზოგჯერ სხვა ღამურებს უნაწილებენ, რომელთაც ნადირობა წარმატებული არ იყო. მოგვიანებით, ცხოველები, რომლებმაც დახმარება მიიღეს, დახმარების გამცემს თავადაც ეხმარებიან (Wilkinson 1988). ასეთი თანამშრომლობა მხოლოდ გარკვეულ პირობებში ყალიბდება, ვინაიდან მოტყუება ყოველთვის შესაძლებელია (Axelrod and Hamilton 1981).

ურთიერთალტრუიზმის თეორია უფრო ზოგადი თეორიის, რეპროდუქციული ასიმეტრიის ტრანსაქციული მოდელის შემადგენელი ნაწილია. ეს მოდელი სანდრა ვერენკამპს (1983) ეკუთვნის. მოდელის ძირითადი აზრი იმაშია, რომ დომინანტი ინდივიდები დამორჩილებული დამხმარებისგან სარგებელს იღებენ. სანაც-

სურ. 14.15. (ა) პატარა ჭრელი ალკუნე *Ceryle rudis*. (ბ) ახალგაზრდა ფრინველების სიცოცხლისუნარიანობა, როგორც მზრუნველი ფრინველების რაოდენობაზე დამოკიდებულების ფუნქცია. ორზე მეტი ფრინველისგან შემდგარ ჯგუფებში მამრი დამხმარეები ჩნდებიან. ერთ დამხმარეზე მოსული გადარჩენილი ახალგაზრდების რაოდენობა აღემატება მშობლების მიერ დამხმარეების გარეშე გაზრდილი გადარჩენილების რაოდენობას. მარჯვნივ გამოსახულია გადარჩენილების რაოდენობა პირველადი (p) და მეორადი (s) დამხმარეების პირობებში (ა) Photo © Tony Heald/naturepl.com; (ბ) After Reyer 1990.)



ვლოდ ამ დამხმარეებს ოდნავ უკეთ გამრავლება შეუძლიათ, ვიდრე ამას ჯგუფის მიტოვების შემთხვევაში შეძლებდნენ. ამ მოსაზრებას რამდენიმე ფაქტი ადასტურებს (Keller and Reeve 1994, 1999). მაგალითად, დომინანტი ჯუჯა მანგუსტები (სინდიოფალას მსგავსი აფრიკული მტაცებელი) ახალგაზრდა დამორჩილებული მანგუსტებისა და მრდასრული დამორჩილებული მანგუსტების გამრავლებას ხელს უშლიან. მაგრამ უფრო ახალგაზრდებს ისინი მეტად ერჩიან. დამორჩილებული მანგუსტები გაზრდასთან ერთად გაბნევის და სხვა ჯგუფში გამრავლებას უკეთესად ახერხებენ, ამიტომ მოდელის თანახმად, დომინანტებმა მათ ჯგუფის რეპროდუქციაში მონაწილეობის მეტი შესაძლებლობა უნდა შესთავაზონ, რომ ისინი ჯგუფში დარჩნენ (Creel and Wasser 1991). მოდელი ინტუიციის საწინააღმდეგოდ პროგნოზირებს, რომ ასიმეტრიული რეპროდუქციის (ჯგუფის წევრების რეპროდუქციული წარმატების განსხვავებულობის) ხარისხი დომინანტებსა და დაქვემდებარებულს შორის ნათესაურ კოეფიციენტთან ერთად უნდა იზრდებოდეს, ვინაიდან ახლო მონათესავე დაქვემდებარებულები უკვე „დაჯილდოვებულები“ არიან ერთობლივი წარმატებით, რომელსაც დომინანტი ნათესავებისგან გამრავლებაში დახმარების შედეგად იღებენ. ეს პროგნოზი მართლდება მწერებში, ლომებში და სხვა სახეობებში.

**ნათესაური კავშირის მქონე ინდივიდების ურთიერთქმედება**

ამ თავის დასაწყისში ნათესაური გადარჩევის ცნება შემოვიღეთ. ეს მოვლენა ერთი სახეობის ინდივიდების თანამშრომლობის უმთავრესი ასხნაა. ნათესაური გადარჩევის მიმდინარეობისთვის ინდივიდებმა ნათესავებს სარგებელი უფრო ხშირად უნდა მოუტანონ, ვიდრე არანათესავებს. ეს მოვლენა ორი გზით ხდება: 1) მრავალ ცხოველს, სულ მცირე, ზოგიერთი ნათესავის ამოცნობა და მათ მიმართ განსხვავებული ქცევის გამოყვანება შეუძლია (Sherman et al, 1997) 2) პოპულაციის სტრუქტურა სასიცოცხლო ციკლის გარკვეულ მომენტში (როცა ალტრუისტური ქცევა ვლინდება) ხანდახან ისეთია, რომ ურთიერთქმედი ინდივიდების ნათესაურობის აღბათობა მეტი იყოს. მაგალითად, საშუალოდ წამომრდილი ბარტყები საკუთარ დებთან და ძმებთან უფრო ხშირ კავშირში არიან, ვიდრე სხვა ფრინველებთან. პოპულაციის ასეთი სტრუქტურის ჩამოყალიბებისთვის საჭიროა, რომ ინდივიდები განსახლებამდე და გაბნევამდე შემთხვევით არ შევირონ ერთმანეთს.

**ნათესავის ამოცნობა და კანიბალიზმი.** ცხოველების მრავალი სახეობა კანიბალია, და იგივე სახეობის, შედარებით მცირე ზომის ინდივიდებზე, ან განვითარების ისეთ ეტაპზე მყოფ ინდივიდებზე ნადირობს, რომლებსაც თავდაცვის უნარი ჯერ არა აქვთ. ამ შემთხვევის მაგალითია კვერცხებზე ნადირობა (Pfennig, 1997). მრავალი ასეთი სახეობა ნათესავებს არანათესავებისგან განასხვავებს და მონათესავე ინდივიდებს ნაკლები აღბათობით ესხმის. მაგალითად, თუ ნიჩაბფეხება გომბეშოების (*Scaphiopus bombifrons*) თავკომბალები განვითარების ადრეულ ეტაპზე დეტრითით და მცენარეებით იკვებებიან, ისინი ყველაფრისმჭამელ გომბეშოებად ვითარდებიან. ხოლო კანიბალ მტაცებლებად (დიდი გამონაზარდების და დიდი პირის მქონე თავი) იქცევიან, როცა განვითარების ადრეულ ეტაპზე მათი ძირითადი საკვები მცირე ზომის ცხოველებია. ყველაფრისმჭამელი ცხოველები მეტად არიან ასოცირებულები საკუთარ დებთან და ძმებთან, ვიდრე არამონათესავე ინდივიდებთან, ხოლო მტაცებლები პირიქით. ერთნაირი შესაძლებლობის შემთხვევაში მტაცებლები არამონათესავე ინდივიდებს უფრო ხშირად თავს ესხმის, ვიდრე დებსა და ძმებს.



**კოოპერაციული გამრავლება.** ფრინველების მრავალ სახეობაში და ძუძუმწოვრებისა თუ თევზების რამდენიმე სახეობაში მშობლების გარდა ახალგაზრდებს გამრავლების უნარის მქონე სხვა ინდივიდებიც ზრდიან. ისინი ამ უნარს არ იყენებენ და არ მრავლდებიან. ფრინველების ასეთი სახეობების უმეტესობაში დამხმარეები ახალგაზრდა მამრები არიან, რომელთაც კონკურენციის გამო მეწყვილეები ან ტერიტორიები ვერ მოიპოვეს. კოოპერაციულ გამრავლებას რამდენიმე საგარაუდო მიზეზი აქვს (Elmen 1991; Cockburn 1998). ერთ-ერთი მიზეზი ნათესაური გადარჩევაა, ვინაიდან ბევრ სახეობაში დამხმარეები მშობლებს საკუთარი დებისა და ძმების გამოზრდაში ეხმარებიან.

ჰანს-ულრიხ რეიერმა (1990) პატარა ჭრელი ალკუნები (*Ceryle rudis*) შეისწავლა. მან ფრინველები მონიშნა, რათა მათი ნათესაური კავშირების და ქცევის მონიტორინგი შესაძლებელი ყოფილიყო. ამ სახეობაში შვილებზე არა მხოლოდ წყვილი ზრუნავს, არამედ ერთი ან რამდენიმე ახალგაზრდა, დაუწყვილებელი მამრი. დამხმარეებს შორის არიან „პირველადი დამხმარეები“ და წინა თაობის შვილებიდან და წყვილთან ნათესაური კავშირის არმქონე „მეორადი დამხმარეები“. მეორადი დამხმარის წარმატება ასეთი მოქმედების შედეგად იზრდება, ვინაიდან თუ მთავარი მამრი კვდება, დამხმარე შეჭვარების შემდეგ სემონში საგარაუდოდ ქვრივის მეწყვილე გახდება. პირველადი დამხმარეები წარმატებას არაპირდაპირ აღწევენ, რადგან მათი დებისა და ძმების სიცოცხლისუნარიანობა იზრდება (იხ. სურ. 14.15)

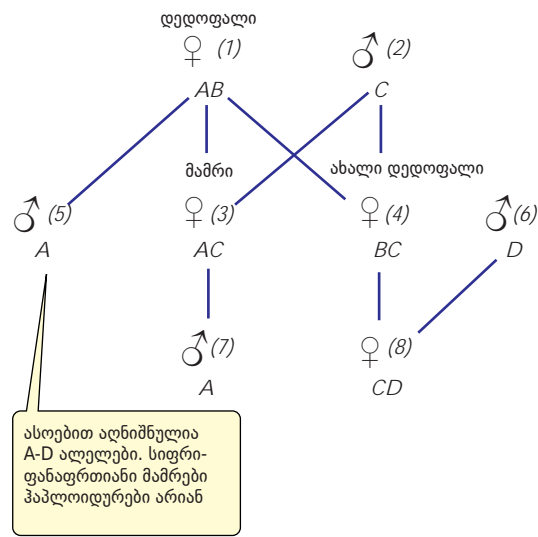
**სოციალური მხარეები.** უკიდურესი ფორმის ალტრუიზმი ეუსოციალურ (სოციალური მწერები) ცხოველებში გვხვდება. ასეთ სახეობებში სრულიად უნაყოფო ინდივიდები (მუშები) რეპროდუქციული ინდივიდების, ჩვეულებრივ მათი მშობლის (ან მშობლების), შთამომავლობას უვლიან. ეუსოციალურობა ძუძუმწოვრების ერთ სახეობაში (ბრუცა *Heterocephalus glaber*), ტერმიტების ყველა სახეობაში (Isoptera), სიფრიფანაფრთიანების მრავალ სახეობაში და მწერების რამდენიმე სახეობაში გვხვდება (Wilson, 1971; Crozier and Pamilo 1996; Bourke and Franks 1995; Keller 1993).

ეუსოციალურობა ფეტვრებში, კრაზანებში და ჭიანჭველებში (გვარი სიფრიფანაფრთიანები) მრავალჯერ დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა. ყველა ეუსოციალური სიფრიფანაფრთიანები მუშა მდედრები არიან, რომლებიც არ წყვილდებიან. ასეთი მწერები სოციალური ურთიერთქმედებების და ნათესაური გადარჩევის როლის შესწავლისთვის ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ისინი ჰაპლოდიპლოიდურები არიან ანუ მდედრები განაყოფიერებელი კვერცხებისგან ვითარდებიან და დიპლოიდურებია, ხოლო მამრები განაყოფიერებელი კვერცხებისგან ვითარდებიან და ჰაპლოიდურები არიან. აქედან გამომდინარე, ნათესავეებს შორის ნათესაურობის კოეფიციენტი ( $r$ ) განსხვავებულია დიპლოიდური სახეობების კოეფიციენტისგან (სურ. 14.16). დიპლოიდურ სახეობებში მშობელსა და შთამომავლობას, და დებსა და ძმებს შორის  $r=0,5$  არის, მდედრი სიფრიფანაფრთიანები დასთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია ( $r=0,75$ ), ვიდრე მდედრ შვილთან ( $r=0,5$ ), ძმასთან ნათესაური კავშირი კი კიდევ უფრო ნაკლებია ( $r=0,25$ ). როცა კოლონიაში ერთი, და მხოლოდ ერთხელ განაყოფიერებული დედოფალია, მდედრის (მუშის) ერთობლივი შეგუებლობა მეტია, თუ ის ენერჯიას რეპროდუქციული დების (მომავალი დედოფლების) გამოზრდას მოახმარს და არ გამოზრდის საკუთარ მდედრ შვილებს. მაშასადამე, ნათესაური გადარჩევა სიფრიფანაფრთიანების კოლონიების წევრებს შორის ურთიერთქმედებას აყალიბებს. არსებობს ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად სიფრიფანაფრთიანებში ჰაპლოდიპლოიდური მდგომარეობა მწერებში ეუსოციალურობის ჩამოყალიბების ერთ-ერთი წინაპირობაა (Hamilton 1964).

ნათესაური გადარჩევის როლი ტრიფერის და ჰეირის (1976) თეორიით შემოწმდა, რომელსაც „დედოფლების და მუშების კონფლიქტი“ ეწოდება. დედოფლის წარმატება მაქსიმალურია, როცაის ორივე სქესის რეპროდუქციულ შვილებზე თანაბრად ზრუნავს, ვინაიდან ის ორივე შვილს ერთნაირად ენათესავება ( $r=0,5$ ) (იხ. მე-12 თავი სქესთა შეფარდების ევოლუციის შესახებ). მუშების ერთობლივი შეგუებლობა მაქსიმალური გახდება, თუ მათ მიერ გამოზრდილი რეპროდუქციული ნათესავეებიდან  $3/4$  დაა ( $r=0,75$ ), ხოლო  $1/4$  ძმა ( $r=0,25$ ). დედოფალს ახლად დადებულ კვერცხებში სქესთა შეფარდების კონტროლი შეუძლია, ვინაიდან რეპროდუქციულ ტრაქტში სპერმას ინახავს და განსაზღვრავს, რომელი კვერცხები გაანაყოფიეროს. მუშები ლარვებს სხვადასხვა სახეობის საკვებს აწვდიან და ამით განსაზღვრავენ ლარვა დედოფალი გახდება, თუ მუშა. აქედან გამომდინარე, მუშებსაც შეუძლიათ მათ ზრდასრულ, რეპროდუქციულ დებსა და ძმებში სქესთა შეფარდების კონტროლი, თუ მამრ ლარვებზე ნაკლებად იზრუნებენ და ამით დედოფლებად ან მუშებად ჩამოყალიბებული მდედრი ლარვების პროპორციულ რაოდენობას შეცვლიან. თუ მუშების მოქმედება ნათესაური გადარჩევის შედეგად ჩამოყალიბდა, მაშინ რეპროდუქციული შთამომავლობის სქესთა შეფარდება ერთი დედოფლის შემცველ კოლონიებში  $0,75$ -სკენ გადაიხრება ( $3:1$  მდედრი:მამრი). მრავალი დედოფლის შემცველ კოლონიებში მუშებს მათ მიერ გამოზრდილი შთამომავლობის დიდ ნაწილთან  $0,75$ -ზე ნაკლები ნათესაურობა ექნებათ (ვინაიდან ისინი არ არიან სრული დები) და ამიტომ სქესთა შეფარდება  $0,5$ -თან უფრო ახლოს იქნება ( $1:1$ ).

მონაცემების ძირითადი ნაწილი ზემოთ მოყვანილ პროგნოზებს ადასტურებს (Bourke and Franks 1995; Crozier and Pamilo 1996). ჭიანჭველების ერთდედოფლიან სახეობებში სქესთა შეფარდება დაახლოებით  $3:1$ -ზეა, ხოლო მონების შემქმნელ სახეობებში სქესთა შეფარდება  $1:1$ -ს უახლოვდება. ასეთ სახეობებში პატრონების შთამომავლობაზე მზრუნველი მუშები სხვა სახეობების წევრები არიან, რომლებიც პატრონებმა თავის

**სურ. 14.16.** სიფრიფანაფრთიანების სახეობების ინდივიდებს შორის ნათესაურობის ზოგი კოეფიციენტი. მაგალითად, ასეთი სახეობაა ჭიანჭველა. ვუშვებთ, რომ ერთ კოლონიაზე ერთი, ერთხელ განაყოფიერებული დედოფალი მოდის. გენეალოგიურ შტოში ინდივიდები ცხრილის ანალოგიურად არიან დასათაურებულნი და ყოველი შესაძლო გენოტიპი A-D ასოებიდან ერთ-ერთით არის აღნიშნული (ასოები შეესაბამებიან ალელებს). ნათესაურობის კოეფიციენტი (r) გამოითვლება მოქმედი ინდივიდის გენების პროპორციიდან (1 ან 0,5), რომლებიც მან ერთ-ერთი მშობლისგან მემკვიდრეობით მიიღო. ეს შეფარდება მრავლდება იმის ალბათობაზე, რომ იგივე გენის ასლი რეციპიენტმა ასევე მემკვიდრეობით მიიღო. შემდეგ ეს ნამრავლი მოქმედი ინდივიდის ერთი ან ორივე მშობლისთვის ჯამდება. ყურადღება მიაქციეთ, რომ დებს შორის ნათესაობის კოეფიციენტი მეტია, ვიდრე დედასა და შვილებს შორის (After Bourke and Franks 1995.)



**მოქმედი, რეციპიენტი**

|                                 |       |
|---------------------------------|-------|
| დედოფალი მდედრი (1) გოგო (3, 4) | 0.5   |
| მდედრი (1 ან 3) ბიჭი (5 ან 7)   | 0.5   |
| მამრი (2) გოგო (3, 4)           | 1.0   |
| მამრი (2) მამრის ვაჟი (5)       | 0.0   |
| და (3) და (4)                   | 0.75  |
| და (3) ძმა (5)                  | 0.25  |
| და (3) დის შვილი გოგო (8)       | 0.375 |
| და (4) დის შვილი ბიჭი (7)       | 0.375 |

ასოებით აღნიშნულია A-D ალელები. სიფრიფანაფრთიანი მამრები პაპლოიდურები არიან

ნათესაობის კოეფიციენტი (r) მოქმედ ინდივიდსა და მოქმედების რეციპიენტს შორის მოქმედი ინდივიდის იმ გენების საშუალო შეფარდებაა, რომლებიც რეციპიენტში მემკვიდრეობით არსებობს და იდენტურია.

დროზე დაატყვევებს. მონები პატრონის რეპროდუქციული წარმატებით არ არიან გენეტიკურად დაინტერესებული, ამიტომ მათი განსხვავებული მზრუნველობის შედეგად სქესთა შეფარდების შეცვლა მოსალოდნელი არ არის. ხის ჭიანჭველებში (*Formica exsecta*) მუშები ნათესაური გადარჩევის პროგნოზის შესაბამისად სქესთა შეფარდებაზე მოქმედებენ (Sundström et al. 1996). კვერცხებში სქესთა შეფარდება თითქმის ყველა კოლონიაში თანაბარია, მაგრამ ერთდედოფლიანი კოლონიების ჯუპრებში შეფარდება მდედრებისკენ გადაიხრება, ხოლო მრავალდედოფლიანი კოლონიებში შეფარდება მამრებისკენ არის გადახრილი. ასეთი მდგომარეობა დედოფლებისთვის სასარგებლოა (სურ. 14.17). ნათესაური გადარჩევა ამგვარი სტრუქტურების ჩამოყალიბების ერთადერთი მიზეზი არ არის (Mehdiabadi et al. 2003), თუმცა ნამდვილად ყველაზე სავარაუდოა.

**გენეტიკური ბრძოლის ველი: პირთვული ოჯახი**

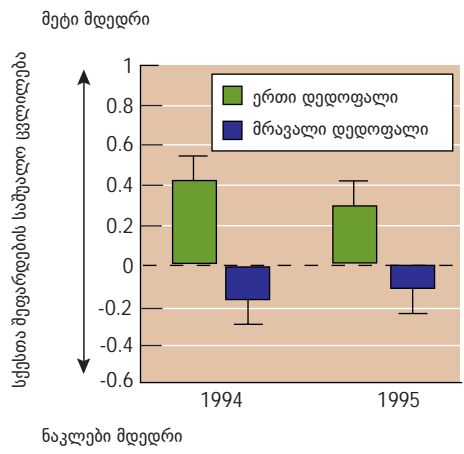
ერთი შეხედვით, ოჯახებში არსებული ნათესაური კავშირი თანამშრომლობის საფუძველია, რადგან მშობლების წარმატება სიცოცხლისუნარიანი შთამომავლობის დატოვებაზე დამოკიდებულია. მიუხედავად ამისა, ევოლუციურმა ბიოლოგებმა დაასკვნეს, რომ ასეთი ურთიერთქმედებები სავსეა პოტენციური კონფლიქტებით. ორგანიზმების სიცოცხლის ციკლისა და რეპროდუქციული მოქმედების მრავალფეროვნება კონფლიქტის და თანამშრომლობის ბალანსით არის განპირობებული (სამწუხაროდ, ცხოველების მრავალ სახეობაში ოჯახის წევრებისადმი დამოკიდებულება ადასტურებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევა მორალურობას სრულიად მოკლებულია, როგორც ეს მე-11 თავში აღვნიშნეთ).

**დაწყვილების სისტემა და გმოზლიური გზრუნველობა**

ცხოველების სხვადასვა სახეობებში მშობლებისა და შთამომავლობის დამოკიდებულება ძალიან განსხვავებულია და დაწყვილების სისტემას ნაწილობრივ განაპირობებს. დაწყვილების სისტემა ინდივიდების მეწყვილეების რაოდენობასა და წყვილების სიმყარეს მოიცავს (Clutton-Brock 1991; Davies 1991). მზრუნველობა (კვერცხების მტაცებლებისგან დაცვა და შთამომავლობის გამოკვება) შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობას ამაღლებს და ორივე მშობლის (და შთამომავლობის) წარმატებაზე დადებითად აისახება. გარდა ამისა, მშობლიურ მზრუნველობას გარკვეული საფასურიც აქვს. ასეთი მოქმედება რისკის შემცველია, და დროსა და ენერჯიას მოითხოვს. თუ შთამომავლობაზე ზრუნვის ნაცვლად მშობელი რესურსს საკუთარი გამრავლებისთვის გამოიყენებს, მაშინ მდედრი უფრო მეტ კვერცხს დადებს, ხოლო მამრი მეტ მეწყვილეს მონახავს.

ცხოველების უმეტესობის მშობლები კვერცხებზე ან შთამომავლობაზე არ ზრუნავენ. ერთი ან ორივე სქესის ინდივიდები, განსაკუთრებით დიდი სიცოცხლის ხანგრძლივობის მქონე სახეობებში, მრავალ

**სურ. 14.17.** სიფრიფანაფრთიანების კოლონიებში მუშები სქესთა შეფარდებას ცვლიან და საკუთარ ერთობლივ წარმატებას ზრდიან. იგივეს პროგნოზირებს ნათესაური გადარჩევის თეორია. სვეტები კვერცხებსა და ჯუპრებში მდედრების პროპორციული რაოდენობის ცვლილებას გვიჩვენებს. მონაცემები მიღებულია ხის ჭიანჭველების ერთი დედოფლის ან მრავალი დედოფლის შემცველი კოლონიებისთვის, სადაც მუშები შთამომავლობის უმეტესობასთან ნათესაურ კავშირში არ არიან (After Sundström et al. 1996.)



პარტნიორთან წყვილებიან (განურჩეველი დაწყვილება), მრავალ ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში მდედრები შთამომავლობაზე ზრუნავენ, მამრები კი არა. ასევე სახეობებში მამრები ხშირად რამდენიმე მდედრთან წყვილებიან (პოლიგინია). თევზისა და ბაყაყის ზოგიერთ სახეობაში და Fფრინველების რამდენიმე სახეობაში მხოლოდ მამრები კვრცხებს იცავენ და ზრუნავენ შთამომავლობაზე. ზოგიერთ სახეობაში კი მდედრები სხვადასხვა მამრებთან წყვილებიან (პოლიანდრია). ეს ტერმინები ბერძნული წარმომავლობისაა, ბერძნულად polys არის ბევრი gyne-ქალი, andros კი კაცი. Fფრინველების მრავალ სახეობაში, ზოგიერთ ძუძუმწოვარში და რამდენიმე მწერში, მაგალითად ნეხვის ხოჭოში (სკარაბეი) მდედრები და მამრები „სოციალურად მონოგამიურ“ წყვილს ქმნიან და შთამომავლობაზე ერთად ზრუნავენ (როგორც უკვე ვიხილეთ, ზოგიერთი ასეთი ფრინველი „დამატებით მენყვილესთან მრავლებს“ და სქესობრივად მონოგამიური არ არის. მდედრები საკუთარ რეპროდუქციულ წარმატებას სხვა მშობლების ბუდეში კვრცხის დაღებითაც ამალვებენ).

თითოეული მშობლის წარმატება, არსებულ შთამომავლობაზე ზრუნვისა და მეტი შთამომავლობის დატოვების გარკვეული კომბინაციის შედეგად მაქსიმალური ხდება. როცა შთამომავლობაზე ორივე მშობელი ზრუნავს, თითოეულისთვის სასარგებლოა პარტნიორს რაც შეიძლება მეტი საქმე დაუტოვოს, სანამ მისი შთამომავლობის დაღუპვის შედეგად შემცირებულ წარმატებას არ დააკომპენსირებს დამატებითი დაწყვილებიდან დატოვებული შთამომავლობა. თუ შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობა არ იცვლება მიუხედავად იმისა ერთი მშობელი უფლის მას ან ორივე, მაშინ გადარჩევა უპირატესობას ან იმ მდედრებს ანიჭებს, რომლებიც შვილებს მამრებს უტოვებენ მოსავლელად, ან პირიქით, მამრებს (სურ. 14.18). მაშასადამე, მენყვილებს შორის კონფლიქტია, რადგან არ არის გარკვეული რომელმა უნდა მოუაროს ახალგაზრდობას ან კვრცხებს, და რომელმა უნდა განაგრძოს განურჩეველი დაწყვილება. გადარჩევა შთამომავლობაზე ზრუნვის მიტოვების თვისებას იმ სქესს ანიჭებს, რომელსაც მშობლიური მზრუნველობა ყველაზე ძვირად უჯდება (მომავალში გამრავლების თვალსაზრისით). მეორე მხრივ, როდესაც შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობა მზრუნველობაზე დამოკიდებულია, ორივე მშობლის წარმატება სოციალურად მონოგამიური წყვილის შექმნისა და შთამომავლობაზე ერთობლივად ზრუნვის შედეგად მაქსიმალური ხდება.

სწორედ ამ თეორიით აიხსნება, რატომ ზრუნავს ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში შთამომავლობაზე მდედრები ან ორივე მენყვილე, და რატომ აკისრია ბაყაყებსა და თევზებში მშობლიური მზრუნველობის ფუნქცია მამრებს (Clutton-Brock 1991; სურ. 14.19). თევზები და ბაყაყები კვრცხებს ან ახალგაზრდობას იცავენ, თუმცა მათ კვებაზე არ ზრუნავენ. მამრები ხშირად მრავალ მდედრთან წყვილებიან და ყველა კვრცხს ერთ ბუდეში იცავენ. მათთვის მშობლიური მზრუნველობა ნაკლებად საზიანოა. მდედრების მომავალი გამრავლება კი კვრცხის დაღებაზე დახარჯულ რესურსზეა დამოკიდებული. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში შთამომავლობის კვება მამრებს უწევთ, ამიტომ მამრებისთვის მშობლიური მზრუნველობის საფასური მეტია. მამრებმა საკვების მოძიებისთვის დახარჯული დრო, სხვა მენყვილების მოძებნას შეუძლიათ მოახმარონ.

თუ ყველა სხვა სიდიდე ტოლია, მშობლიური მზრუნველობისთვის მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევის ძალა ინდივიდების მიერ საკუთარ შთამომავლობაზე ზრუნვის ალბათობის პროპორციულია. მაგალითად, მამრის მშობლიური მზრუნველობა „მამობის დასტუის“ პროპორციულია, რომელიც შეიძლება საკმაოდ დაბალი იყოს სახეობებში, რომლებიც სხვა მენყვილებთან ხშირად წყვილებიან (Whittingham et al. 1992). ტყის ჭვინტაკა (*Prunella modularis*) დაწყვილების ცვალებადი სისტემის მქონე მომღერალი ფრინველია. ამ სახეობის ზოგიერთი ინდივიდი მონოგამიურ წყვილს ქმნის, სხვები პოლიგინიურ ტრიოს (ორი მდედრი და ერთი მამრი) არჩევენ, სხვები კი პოლიანდრიულ ტრიოებს (ორი მამრი და ერთი მდედრი) ამჯობინებენ. მამრის რეპროდუქციული წარმატება პოლიგინიის პირობებში მაქსიმალურია, ხოლო მდედრების წარმატება მეტია პოლიანდრიულ ტრიოებში, რაც დაწყვილების სისტემის მუდმივ ცვალებადობას განაპირობებს. პოლიანდრიული მამრების მშობლიური მზრუნველობა მათ მიერ განაყოფიერებულ მდედრთან ყოფნის პერიოდის პროპორციულია. ანუ ისინი საკუთარ მამობას აფასებენ (Davies 1992). ზოგიერთ სახეობებში მამრები უბრალოდ ტოვებენ ან კლავენ შთამომავლობას, რომელსაც საკუთრად არ თვლიან. ამ მოვლენას ნაშიერების მკვლელობა ეწოდება. მას ქვემოთ განვიხილავთ.

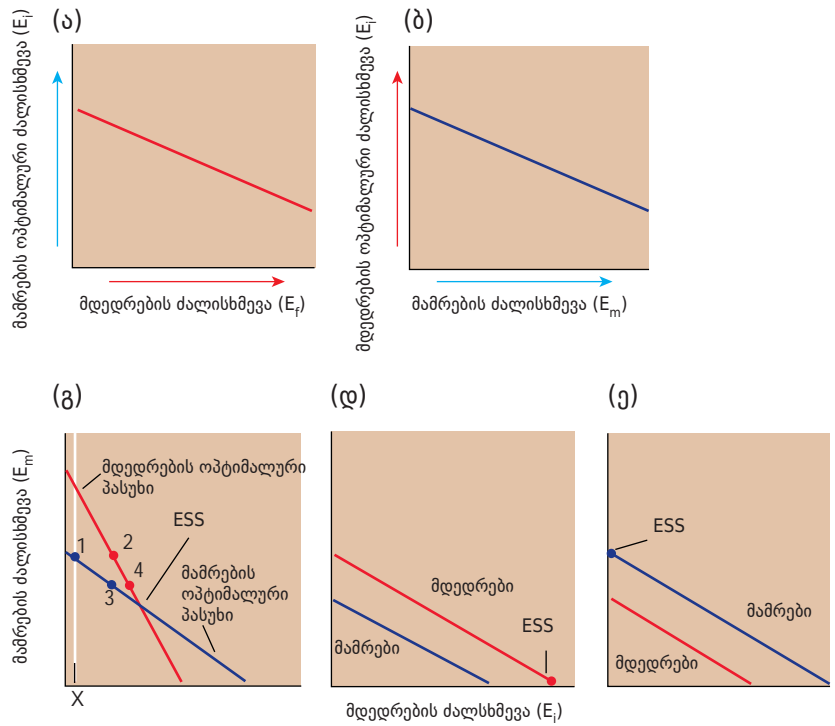
## ნაშიერების მკვლელობა, აპორტი და და-ქმების მკვლელობა

ზოგჯერ ინდივიდის წარმატებას ზრდის იგივე სახეობის ახალგაზრდა წარმომადგენლების მკვლელობა (Hausfater and Hrdy 1984; Clutton-Brock, 1991; Borries et al. 1999). ნაშიერების მკვლელობა ძუძუმწოვრების მრავალ სახეობაში სქესობრივად გადარჩევადა შეიძლება გახდეს. მაგალითად, ლომებში, ზოგიერთ პრიმატებში და მღრღნელებში მამრები, რომლებიც დაწყვილებულ მამრს ცვლიან, მის შთამომავლობას ხოცავენ. ნაშიერების მკვლელ მამრს საკუთარი შთამომავლობის დატოვება უფრო სწრაფად შეუძლია, ვინაიდან მდედრები უფრო სწრაფად იძენენ გამრავლების შესაძლებლობას. როცა მდედრი საკუთარ ნაშიერს არ უკლის ის მზადაა განაყოფიერებისთვის. ლანგურის (*Presbytis entellus*) დნმ-ის ანალიზმა დაადასტურა, რომ ნაშიერების მკვლელ მამრებს მოგვიანებით შვილები იგივე მდედრებისგან უჩნდებათ (Bories et al. 1999).

მშობლები ნაშიერებს ზოგჯერ შთამომავლობის რაოდენობის ადაპტაციური რეგულირების გამო ხოცავენ. მშობლის წარმატება გადარჩენილი შთამომავლობის რაოდენობის პროპორციულია. ეს რაოდენობა კი ტო-

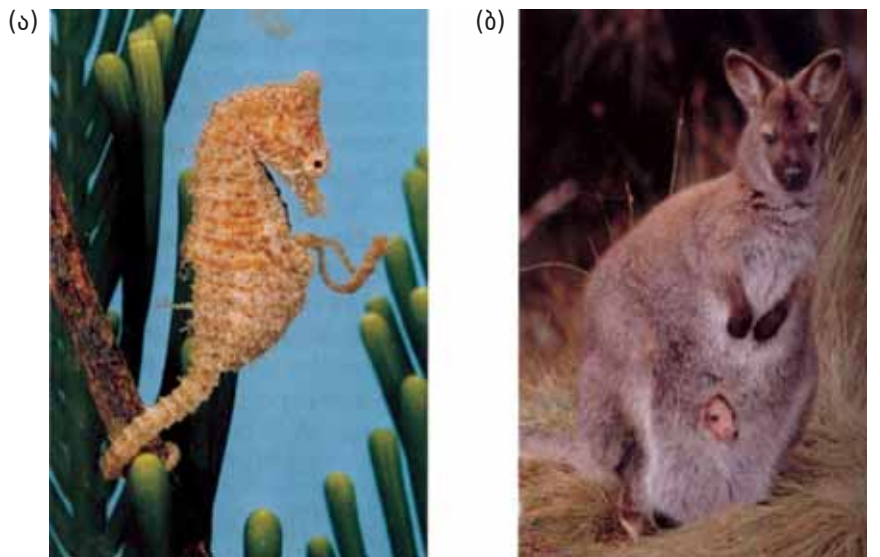


**სურ. 14.18.** მშობლიური მზრუნველობის ESS მოდელი. (ა, ბ) ერთი სქესის ინდივიდის მშობლიური მზრუნველობა მეორე სქესის მიერ მზრუნველობის მატებასთან ერთად კლებულობს. (გ) მამრების და მდედრების გრაფიკები. გრაფიკების გადაკვეთის წერტილები ESS ანუ ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა. თუ პოპულაციაში თავდაპირველად მდედრის ძალისხმევა ( $E_f$ ) არის X, მაშინ მამრის ძალისხმევა ( $E_m$ ) 1-ს უახლოვდება. მმაგრამ ამ შემთხვევაში ოპტიმალური  $E_f$  არის მდედრის ოპტიმალურ წრფეზე, მეორე წერტილზე. როდესაც  $E_f$  2-სკენ მიისწრაფის,  $E_m$  3-სკენ მიიწევს და ამ შემთხვევაში  $E_f$  4-სკენ სწრაფვას განაგრძობს. საბოლოო ჯამში  $E_m$  და  $E_f$  იკვეთება სანყის პირობების მიუხედავად. (დ, ე) მდგომარეობა, როცა სქესების გრაფიკები არ იკვეთება და ESS მხოლოდ მდედრის (დ) ან მამრის (ე) მზრუნველობაა (After Clutton-Brock and Godfray, 1991)



ლია კვერცხების ან ახალგაზრდების რაოდენობის ნამრავლის ერთ სულზე გადარჩენის ალბათობაზე. მშობლიური მზრუნველობის მქონე სახეობებში გადარჩენის ალბათობა ზოგჯერ კვერცხების ან ახალგაზრდების რაოდენობის ზრდასთან ერთად მცირდება, ვინაიდან შთამომავლობაში რესურსებისთვის კონკურენცია იწყება. მაგალითად, ფრინველების ბარტყების რაოდენობა, რომელიც მშობლის წარმატებას მაქსიმალურს ხდის, ხშირად ჩამოუვარდება იმ მაქსიმალურ რაოდენობას, რომლის დატოვებაც მდედრს შეუძლია (სურ. 14.20). გარდა ამისა, დიდი რაოდენობის ნამატზე გაგრძელებული მშობლიური მზრუნველობა ამცირებს მშობლის სიცოცხლისუნარიანობას და მშობელის უნარი, მოგვიანებით ისევ შეძლოს გამრავლება, ასევე მცირდება. მაშასადამე, მშობლისთვის ზოგჯერ ადაპტაციური მნიშვნელობა აქვს შთამომავლობის რაოდენობის ოპტიმალური რიცხვამდე დაყვანას (ეს რიცხვი ნულიც შეიძლება იყოს). მაგალითად, თავისი ზოგიერთი სახეობის მდედრი, საკვების სიმწირის ან დაბადებულთა მეტისმეტად დიდი რაოდენობის შემთხვევაში, ნაშიერებს ხანდახან მთლიანად ანადგურებს. ფრინველები საკვების სიმწირის ან მტაცებლების თავდასხმის გამო კვერცხებს ან ბარტყებს მშობლიური ზრუნვის გარეშე ტოვებენ. ეს განსაკუთრებით ხშირად ხდება გამრავლების სემონის და-

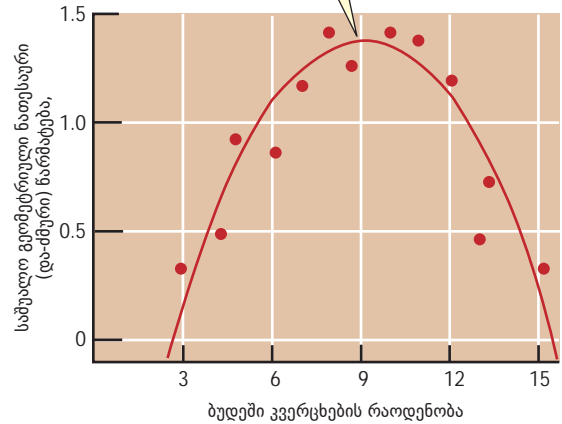
**სურ. 14.19.** მშობლიური მზრუნველობა. (ა) მამრი ავსტრალიური ზღვის ცხენი (*Hippocampus breviceps*) ნაშიერებს ბადებს. ამ სახეობის მამრები განვითარებულ ნაშიერებს საკუთარ ჩანთაში ზრდიან და კვებენ. (ბ) მდედრი წითელკისერა კენგურუ-ვალაბი (*Macropus rufogriseus*) ჩანთაში ერთ შვილს ატარებს (ა © Paul A. Zahl/Photo Researchers, Inc.; ბ © John Cancalosi/naturepl.com)



**სურ. 14.20.** დიდი წინკანას (*Parus major*) პოპულაციაში წარმატების შეფასება, როგორც კვერცხების რაოდენობის ფუნქცია ერთ ნაყარზე. (ოქსფორდი, ინგლისი, 1960 წლიდან 1982 წლამდე). წარმატება იმ შთამომავლობის საშუალო გეომეტრიული რაოდენობით იზომება, რომელიც შემდეგი გამრავლების სეზონის განმავლობაში დადებული კვერცხებიდან გადარჩება (საშუალო გეომეტრიული წლიურ ცვალებადობას ითვალისწინებს. მაგალითად, მწირი საკვების პირობებში სიკვდილიანობის წლიური სიხშირე დიდი ზომის ნამატებში არაპროპორციულად მაღალია) (After Boyce and Peries 1987.)



ნამატის ოპტიმალური რაოდენობა დაახლოებით 8,5 კვერცხია. ამ მნიშვნელობის ზევით ბარტყები კონკურენციას იწყებენ. გადარჩენილი შთამომავლობის რაოდენობა მცირდება.



საწყისში (როცა მშობლებს ჯერ კიდევ სხვაგან გამრავლების საშუალება აქვთ). ასევე იქცევა ზოგი ჯურჭლოვანი მცენარე, რომლებიც შთამომავლობის (თესლის) დიდი ნაწილის განვითარებას წყვეტენ და შემუღულ რესურსს მცირე რაოდენობის, მაგრამ დიდი ზომის თესლზე ანაწილებენ, რომლის გადარჩენის ალბათობაც მეტია.

საერთო გარემოში მობინადრე შთამომავლობა, მაგალითად ერთ ბუდეში მცხოვრები ფრინველის ბარტყები ან მუხლუხების პარაზიტი კრანების მატლები, რესურსებისთვის იბრძვის. დიდი ზომის ინდივიდები მცირე ზომის და-ძმებს კლავენ. ასეთი მკვლევლობა არწივების და გვარი *Sula* ფრინველების ზოგიერთ სახეობაში ჩვეულებრივი მოვლენაა. მდედრი ორ კვერცხს დებს და ერთი ბარტყი მეორეს ყოველთვის კლავს (მეორე კვერცხი მდედრისთვის ერთგვარი გარანტიაა, თუ პირველი კვერცხი სიცოცხლისუნარიანი არ აღმოჩნდება). სხვა სახეობებში, მაგალითად ყანჩებში და ბუებში, და-ძმების კონკურენციაში გადარჩენილების რაოდენობა საკვების რაოდენობაზე დამოკიდებული (სურ. 14.21). ზვიგენის ზოგიერთი სახეობა ჯერ კიდევ დედის საშვილოსნოში ხოცავს თავის და-ძმებს.

**მშობლისა და შთამომავლობის კონფლიქტი**

მშობლები და შთამომავლობა განსხვავდებიან მშობლიური მზრუნველობის ოპტიმალური დონით (Trivers 1974; Godfray 1999). მშობელი ერთ შთამომავლობაზე მზრუნვისას ენერჯიას ხარჯავს და მომავალში ნაკლები რაოდენობის შთამომავლობას ტოვებს. სხვა შთამომავლობის დატოვება ორივე მშობლის და არსებული შთამომავლების ერთობლივ წარმატებას ამაღლებს. მშობელს ყველა შთამომავალთან თანაბარი ნათესაური კავშირი აქვს ( $r=0,5$ ). ერთი შთამომავალი, შთამომავალ დებთან და ძმებთან შედარებით, ორჯერ მეტ მზრუნველობას ითხოვს ( $r=0,5$ ), ხოლო ნახევარდებსა და ნახევარძმებთან შედარებით ოთხჯერ მეტ მზრუნველობას ( $r=0,25$ ). ანუ ყოველი შვილი ცდილობს, რომ მთელი მზრუნველობა მიიღოს. აქედან გამომდინარე, შთამომავლები მშობლისგან უფრო მეტი რესურსის მიღებას ცდილობენ, ვიდრე მშობლისთვის ოპტიმალურია და შედეგად **მშობლებისა და შთამომავლობის კონფლიქტი** ყალიბდება. ზოგიერთი სახეობის ცხოველების ნაშთებებს მშობლებიდან მედმეტი რესურსის მიღების უნარი აქვს. მაგალითად, პატარა მელოტებს (*Fulica americana*) უჩვეულო წითელი ბუმბულები აქვთ, რითიც მშობლებს კვების დამატებით მოტივაციას აღუძრავენ (Lyon et al. 1994).

ამ თვალსაზრისით და-ძმების მკვლევლობა მკვლელი შთამომავლებისთვის უფრო სასარგებლოა, ვიდრე მშობლებისთვის, ამიტომ გასაკვირია რომ, როგორც წესი მშობელი ფრინველები ერთ-ერთი შთამომავლის მიერ მეორის მკვლევლობას გულგრილად აკვირდებიან (see Mock 2004). მშობლებისა და შთამომავლობის კონფლიქტის თეორია განმარტავს, თუ რატომ მოითხოვენ ახალგაზრდა ფრინველები და ძუძუმწოვრები უფრო მეტ საკვებს, ვიდრე მშობლებს „სურს“ მისცეს და რატომ მშობლები შთამომავლობას აგრესიულად იშორებენ. მშობლისა და შთამომავლობის კონფლიქტის საუკეთესო მაგალითია სოციალური მწერების დედოფლებისა და მუშების კონფლიქტი, რეპროდუქციული შთამომავლობის სქესთა შეფარდებასთან დაკავშირებით.



**სურ. 14.21.** და-ძმების მკვლევლობა ყავისფერ მელოტებში (*Sula leucogaster*). მშობელი დიდი ზომის წინილას უვლის, რომელმაც და-ძმები (დები და ძმები) ბუდიდან გააძევა. მშობელი მომავლად წინილეს ყრადლებას არ აქცევს (Courtesy of J. Alcock.)

**გენეტიკური კონფლიქტები**

ქონდარი (*Thymus vulgaris*) ფართოდ გავრცელებული სანელებელია. ის პიტნისებრთა ოჯახში შედის. პიტნისებრთა უმეტესობის ანალოგიურად, ქონდარის ზოგიერთ მცენარეს ჰერმაფროდიტი ყვავილები უვითრდება, რომელთაც მამრის (მტვრიანა) და მდედრის (ბუტკო) ორგანოები ერთდროულად აქვს. მრავალ მცენარეს სამტვერე არა აქვს და იგი „უნაყოფო მამრია“ ანუ მდედრი. მამრის უნაყოფობა მიტოქონდრიული გენით არის გამოწვეული. საინტერესოა, რომ ქონდარის ყველა მცენარეს „მამრის ციტოპლაზმური უნაყოფობის“ (CMS) ფაქტორი აქვს. ჰერმაფროდიტებს მამრობითი ფუნქცია მხოლოდ იმითმ აქვთ, რომ ბირთვის ქრომოსომაზე მემკვიდრეობითი „აღმდგენი“ გენიც გააჩნიათ, რომელიც CMS-ს უპირისპირდება. მცენარის ზოგიერთი ჰერმაფროდიტი სახეობის ყველა ინდივიდს, CMS-ის და ბირთვის აღმდგენი გენი ერთდროულად აქვს. რატომ არსებობს გენი, რომლის ერთადერთი დანიშნულება სხვა გენთან დაპირისპირებაა?

ამ შეკითხვაზე პასუხია ის, რომ გენების დონეზე მიმდინარე გადარჩევის შედეგად სხვადასხვა გენებს შორის კონფლიქტი არსებობს. ასეთი კონფლიქტი ჩნდება, როცა გენს მეიოზის მსგავსი მემკვიდრეობის მომხდარი გამოყოფის ან მეიოზური დაყოფის დარღვევის შედეგად გადატანის უპირატესობა აქვს. მე-11 თავში ჩვენ უკვე ვახსენეთ „ეგოსტი გენები“, რომელთა სიხშირე ორგანიზმისთვის სარგებლის მოტანის გამო კი არ იზრდება, არამედ იმიტომ იზრდება, რომ ისინი ერთი თაობიდან მეორეზე უფრო ხშირად გადადიან. ასეთი გენის ერთ-ერთი მაგალითია თავის  $t$  ალელი. ეს ალელი ჰომოზიგოტებში უნაყოფობას ან სიკვდილიანობას იწვევს, მაგრამ მისი სიხშირე იზრდება მეიოზური პროცესის შედეგად და გადატანის შემდეგ ჰეტეროზიგოტული მამრების სპერმის 90%-ზე მეტი ხვდება. მსგავსი „დამნაშავე გენები“ გენომის სხვა ნაწილებზე სწრაფად ვრცელდება. ამის შედეგად წარმოიქმნება ისეთი პირობები, როცა სხვა ლოკუსებზე მიმდინარეობს იმ გენების გადარჩევა, რომლებიც ამ გენების გავლენას შეამცირებენ. ამ შემთხვევაში **გენეტიკური კონფლიქტი** სახეზეა (Hurst et al. 1996).

მამრის ციტოპლაზმური უნაყოფობა მცენარეებში, ასეთი კონფლიქტების ჩამოყალიბების მაგალითია (სურ. 14.22). მიტოქონდრიას ორგანიზმი დედისგან მემკვიდრეობით იღებს, ამიტომ შთამომავლობაში მდედრების რაოდენობის გამზრდელი ნებისმიერი მიტოქონდრიული ალელის სიხშირე, სქესთა შეფარდებაზე ზეგავლენის არმქონე ალელთან შედარებით, იზრდება. მამრობითი უკრებების მიხედვით სტერილური მცენარეები ჰერმაფროდიტ მცენარეებზე მეტ თესლს იძლევა, ვინაიდან მტვერისგან ცილებს და სხვა რესურსს იღებს და თესლის წარმოქმნაზე ხარჯავს. აქედან გამომდინარე, მიტოქონდრიულად მემკვიდრეობითი  $cms^+$  ალელის სიხშირე იზრდება. მე-12 თავიდან გაიხსენეთ, რომ ვინაიდან ყველა ინდივიდს დედა და მამა ჰყავს, სქესთა თანაბარი შეფარდების გამომწვევი ბირთვული ალელები სასარგებლოა. მაშასადამე, ჭარბი რაოდენობის მდედრების გაჩენა ბირთვული გენებისთვის საზიანოა, ვინაიდან მამრობითი სტერილურობის მქონე მცენარეების მტვერით მათი გადატანა არ ხდება.  $cms^+$  ალელის ზეგავლენის გამაბათილებელი ბირთვული გენების მუტაციის სიხშირე იზრდება. ასეთი გენის ერთადერთი ფუნქცია სხვა ლოკუსზე მდებარე ეგოსტი გენისთვის წინააღმდეგობის გაწევაა.

მიტოქონდრიული და ციტოპლაზმურად მემკვიდრეობითი სხვა გენები ბირთვულ გენებთან კონფლიქტშია. ამ ფაქტს მამრობითი ციტოპლაზმური სტერილურობა ადასტურებს. მაგალითად, ასეთი გენები სქესობრივ კონფლიქტს ამძაფრებს, რადგან მათთვის სასარგებლოა მდედრის (და არა მამრის) წარმატების გაზრდა (Zeh 2004). სპერმის კონკურენტუნარიანობის შემამცირებელი მიტოქონდრიული გენები შეიძლება დაფიქსირდეს, თუ ისინი მდედრის წარმატებას ზრდის.

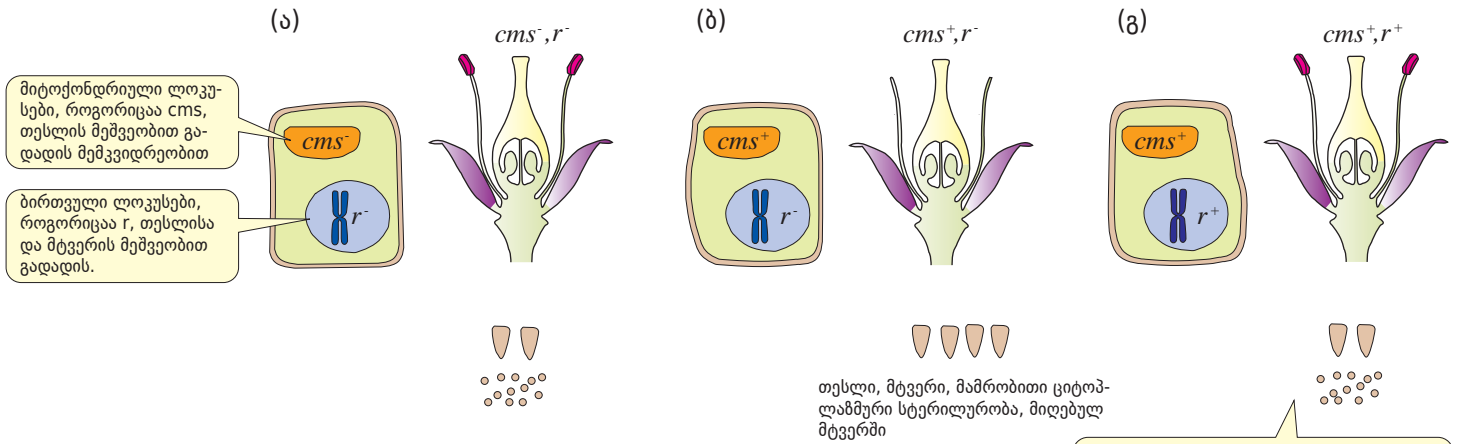
ცხოველების სასქესო ქრომოსომებზე განლაგებული გენები სქესთა შეფარდებაზე აისახება და ამიტომ მათ გენეტიკური კონფლიქტების გამოწვევაც შეუძლიათ. ბევრ სახეობაში ერთი დაწყვილების შედეგად მიღებული შთამომავლობის სქესთა შეფარდება X-ის და Y-ის მატარებელი სპერმის მიერ განაყოფიერებული კვერცხების პროპორციულ რაოდენობაზე დამოკიდებულია. X-თან დაკავშირებულ გენებს: X-ის მატარებელი სპერმის წარმატების გაზრდა შეუძლია (მიტოზური დრაივის შედეგად), შთამომავლობის სქესთა შეფარდებას ცვლის, გადატანის კარგი უნარი აქვს და მისი სიხშირე იზრდება. ამ შემთხვევაში აუტოსომური გენების გადარჩევა ხდება, რომლებიც სქესთა 1:1 შეფარდებას ინარჩუნებენ და ამის შედეგად უმაღლეს წარმატებას აღწევენ.

სეიშელის კუნძულებზე გავრცელებული *Drosophila simulans*-ის წყვილების შთამომავლობის სქესთა შეფარდება დაახლოებით 1:1, მაგრამ სეიშელის კუნძულებზე გავრცელებული მდედრების, და მსოფლიოს სხვა ნაწილში გავრცელებული მამრების შთამომავალი  $F_1$  მამრები დიდი რაოდენობით მდედრებს იძლევიან (სურ. 14.23). სეიშელის კუნძულებზე გავრცელებული ბუზების სქესთა გადახრილი შეფარდების მიზეზი X ქრომოსომებზე განლაგებული *სეგრეგაციის დამრღვევი* გენია, რომელიც მამრის Y-ის მატარებელი სპერმის გადაგვარებას იწვევს. ამ ქრომოსომის მოქმედება, ჩვეულებრივ, არ ჩანს, ვინაიდან სეიშელის პოპულაციას დარღვევის საწინააღმდეგო რეცესიული, ავომოსური გენებიც აქვს. *D. simulans*-ის სხვა პოპულაციებს X-თან დაკავშირებული *დამრღვევი* და საწინააღმდეგო ალელები არა აქვს, ამიტომ შეჭვარებისას *დამრღვევის* მოქმედება გლინდება. სეიშელის კუნძულებზე და სხვა ტერიტორიებზე, სადაც *დამრღვევი* გენის სიხშირე იზრდება, მისი მოქმედების აუტოსომური დათრგუნვის გადარჩევა ხდება (Atlan et al. 1997).

გენეტიკური კონფლიქტის ბოლო მაგალითი საკმაოდ უცნაურია და ადამიანის და სხვა ძუძუმწოვრების ფეხმძიმობას ეხება (Haig 1993, 1997). ამ შემთხვევაში დედის, მამის და შთამომავლობის თანამშრომლობის მშობლებისა და შთამომავლობის კონფლიქტი ხელს უშლის. გარდა ამისა, მშობლების გენეტიკური კონფლიქტი შთამომავლობაზე აისახება.

ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ შთამომავლები დედებისგან უფრო მეტ რესურსს მოითხოვენ, ვიდრე დედას სურს გასცეს, ვინაიდან შემდგომი თაობებისთვის რესურსის გადანახვა დედისთვის უფრო სასარგებლოა. ადამიანის ჩანასახის და დედის ურთიერთქმედება ამ მოსაზრებას ადასტურებს. მაგალითად, მომავალი დედები ფეხმძიმობისას ინსულინის უფრო დიდ რაოდენობას მაშინ წარმოქმნიან (რომელიც იწვევს გლუკოზის სისხლიდან მოცილებას), როცა ინსულინის დონე პირიქით უნდა შემცირდეს, რომ ჩანასახს შაქარი მიეწოდოს. ამავე დროს ჩანასახი ინსულინის საწინააღმდეგო მოქმედების დიდი რაოდენობის ჰორმონს (hPL) წარმოქმნის. ამის შედეგად სისხლში გლუკოზის კონცენტრაცია უცვლელია. საპირისპირო ჰორმონების წარმოქმნა





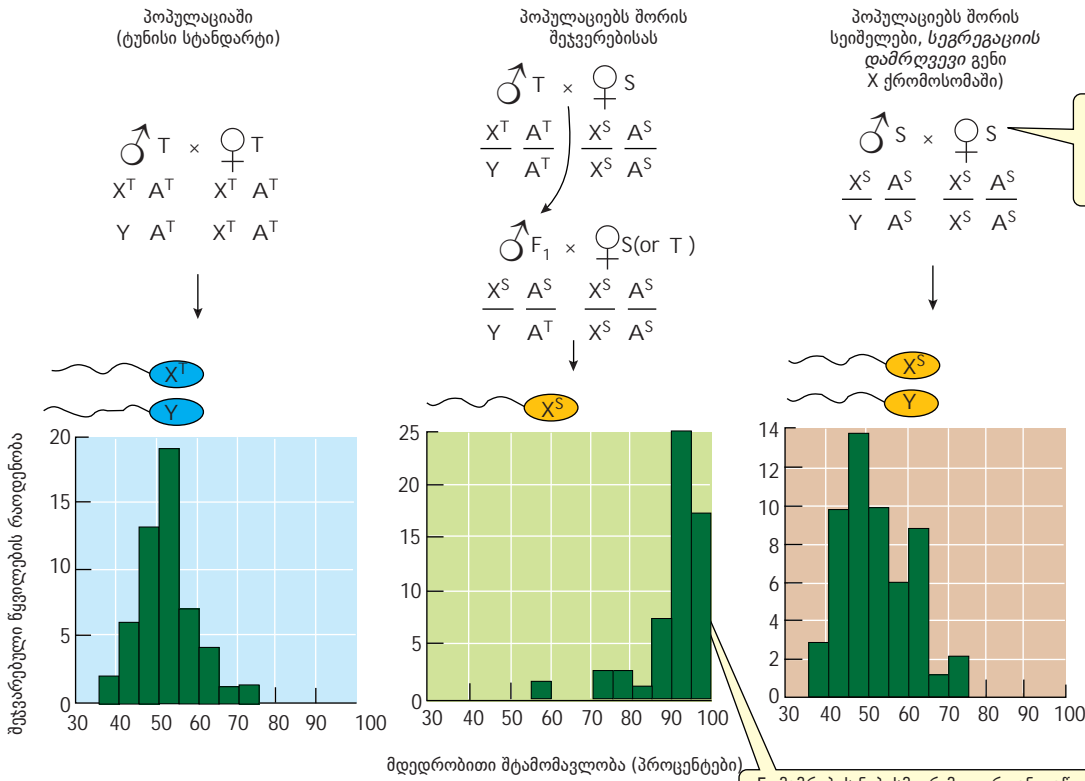
**სურ. 14.22.** მამრის ციტოპლაზმური უნაყოფობის (CMS) ევოლუცია და ნაყოფიერების აღდგენა — გენეტიკური კონფლიქტი. დიაგრამებზე ნაჩვენებია თითოეული გენოტიპის ყვავილი და უჯრედი (ბირთვი სიმარტივისთვის პაპლოიდის სახით არის ნაჩვენები). (ა) მითოქონდრიული ლოკუსები, მაგალითად cms, მემკვიდრეობით მხოლოდ კვერცხუჯრედების საშუალებით გადადის, ხოლო ბირთვული ლოკუსები, მაგალითად r, კვერცხუჯრედების და მტვერის მემკვიდრეობით გადადის. (ბ) cms<sup>+</sup> მუტაცია მტვერის წარმოქმნას წყვეტავს. მცენარეს ამის შედეგად მტვერიდან მეტი ენერგია და რესურსები კვერცხუჯრედებზე გადააქვს. ეს წარმოქმნილი თესლის რაოდენობას ზრდის. აქედან გამომდინარე, cms<sup>+</sup> მუტაციის სიხშირე მატულობს. (გ) ბირთვული გენების წარმატება კვერცხუჯრედებისა და მტვერის მემკვიდრეობით გადატანისას იზრდება, ამიტომ გადარჩევა აღმდგენ r<sup>+</sup> ალელს ანიჭებს უპირატესობას, რომელიც cms<sup>+</sup> მუტაციას უპირისპირდება. პოპულაცია შეიძლება დაფიქსირდეს ანტაგონისტური cms<sup>+</sup> და r<sup>+</sup> ალელების მიმართ და წინააპრი cms<sup>-</sup> პოპულაციისგან ფენოტიპურად განურჩეველი გახდეს.

თითქოს აზრს მოკლებულია, მაგრამ მშობლისა და შთამომავლობის კონფლიქტის თვალსაზრისით სრულიად გასაკგებია.

ძალიან საინტერესოა აგრეთვე გარვეული დაფიქსირებული გენების ექსპრესია. გადაინერგებიან თუ არა ისინი ემბრიონში, დამოკიდებულია იმაზე, თუ ორგანიზმმა რომელი მშობლისგან მიიღო ისინი მემკვიდრეობით: მამისგან თუ დედისგან (მაგალითად, გენის დედობრივი ასლი შეიძლება მეთილირებული იყოს, მაშინ ეს გენი შთამომავლობაში არ გამოიხატება). გენების დონეზე მიმდინარე გადარჩევის თვალსაზრისით, თუ ემბრიონი გადარჩება, მამისგან მემკვიდრეობით მიღებული გენების წარმატება უდიდესი იქნება, ვინაიდან დედის შემდეგ შთამომავლობას ამ გენების ასლები სხვა მამრთან დაწყვილების შემთხვევაში არ გადაეცემა. დედის გენები მის მომდევნო შთამომავლობას აგრეთვე გადაეცემა, ამიტომ მათი ერთობლივი შეგუებლობა უდიდესია, თუ ისინი საშუალებას არ აძლევენ დედას, მომდევნო შთამომავლობის საზიანოდ, მხოლოდ არსებულ ემბრიონს მოუაროს. აქედან გამომდინარე, ემბრიონის მამისგან შექნილი გენები დედისგან რესურსების მიღების მის უნარს ამაღლებს, ხოლო დედისგან შექნილი გენები ამ უნარის განვითარებას ეწინააღმდეგება. თავგებში კონფლიქტური გენების სწორედ ასეთი წყვილი გვხვდება. IGF-2 (ინსულინის მაგვარი ზრდის ფაქტორი 2) გენის მამისეული ასლი ემბრიონში საშვილოსნოდან საკვების მიღების უნარს აყალიბებს და ვლინდება. სხვა ცილა (IGF-2R, ინსულინის მაგვარი ზრდის ფაქტორი 2-ის რეცეპტორი) IGF-2-ის გადაგვარებას იწვევს; ამ გენის მხოლოდ დედობრივი ალელი ვლინდება. ასეთი გენები ფიქსირდება, როცა ერთი მშობლიდან გადაცემული ალელი ერთობლივი შეგუებულობის ამაღლებას იწვევს, ხოლო მეორე მშობლიდან გადაცემისას ერთობლივი შეგუებლობა მცირდება (Mochizuki et al. 1997; Haig 1997)

**პარაზიტიზმი, მუტუალიზმი და ინდივიდუალის ევოლუცია**

გენეტიკური კონფლიქტის ცნება ევოლუციური ბიოლოგიის ბევრ საკითხს ეხება (Hurst et al. 1996). მაგალითად, განვიხილოთ გენეტიკური ელემენტი — გენი ან გენების სიმრავლე, რომელსაც გენომის დანარჩენ ნაწილზე (რომეთანაც ისინი დაკავშირებულია) სწრაფად შეუძლია რეპლიკაცია. ასეთი გენეტიკური ელემენტი შეიძლება იყოს მასპინძელი ორგანიზმის უჯრედებში მობინადრე ბაქტერია (ასეთ ორგანიზმს ენდოსიმბიონტი ეწოდება). თუ ერთ მასპინძელ ორგანიზმში მცხოვრები ენდოსიმბიონტების პოპულაცია გენეტიკურად ცვალებადია, მაშინ პოპულაციაში მიმდინარე გადარჩევა, რაოდენობრივად სწრაფად მზარდ გენოტიპებს ანიჭებს უპირატესობას. ენდოსიმბიონტის ზრდა და გამრავლება მასპინძლიდან მიღებულ რესურსებზე დამოკიდებულია, ამიტომ სიმბიონტების რაოდენობის მკვეთრი ზრდა მასპინძლის წარმატებას ამცირებს.



სეიშელის პოპულაციაში რეცესიული, აუტოსომური გენები სეგრეგაციის დამრღვევ მუტაციას უპირისპირდება.

F<sub>1</sub> მამრების ნებისმიერ მდებარეობაში მთავრობაში 91% მდებარე გვაძლევს. ეს X<sup>S</sup> ქრომოსომაზე მიტოზური დრაივით არის განპირობებული, რაც Y-ის მატარებელი სპერმის გადაგვარებას იწვევს.

**სურ. 14.23.** გენეტიკური კონფლიქტის გაგონა *Drosophila simulans*-ის სქესთა შეფარდებაზე. თითოეულ გრაფიკზე ნაჩვენებია მამრის და მდედრის წველების რაოდენობა, რომლებიც გარკვეული სქესთა შეფარდების მქონე (მდედრების პროცენტული რაოდენობის) შთამომავლობას ბადებენ. მონაცემები ნაჩვენებია: ტუნისის სტანდარტულ პოპულაციაში შეჯვარებისას (T, მარცხნივ), სეიშელის პოპულაციაში შეჯვარებისას (S, მარჯვნივ), ამ ორი პოპულაციის შეჯვარებისას გაჩენილი F<sub>1</sub> მამრების შთამომავლობისთვის (ცენტრში). მშობლების გენოტიპები დასათაურებულია შესაბამისად X, Y და A სიმბოლოებით X ქრომოსომებისთვის, Y ქრომოსომებისთვის და აუტოსომებისთვის (After Atlan et al. 1997.)

თაობის განმავლობაში ენდოსიმბიონტის გენოტიპის წარმატება დაინფიცირებული ახალი მასპინძლების რაოდენობით იზომება, თუ ენდოსიმბიონტები **ჰორიზონტალურად** გადაეცემა ანუ პოპულაციის ერთი მასპინძელი ორგანიზმიდან მეორეში გადადიან (სურ. 14.24ა). ახალი ინფიცირებული მასპინძლების რაოდენობა დამოკიდებულია თითოეული ძველი მასპინძელიდან გამოსული სიმბიონტის შთამომავლობის რაოდენობაზე. თუ სიმბიონტები ახალ მასპინძლებზე იქამდე გადავა, სანამ ძველი მასპინძელი მოკვდება, მათი წარმატება ინდივიდუალური მასპინძლის (რომელშიც დაბინავებულია მშობელი სიმბიონტი) რეპროდუქციულ წარმატებაზე მკვეთრად დამოკიდებული არ იქნება. აქედან გამომდინარე, გადარჩევა გამრავლების მაღალი სიხშირის მქონე სიმბიონტურ გენოტიპებს მაშინაც ანიჭებს უპირატესობას, თუ ისინი კლავენ მასპინძელს. სხვაგვარად, გადარჩევა ევოლუციურ უპირატესობას ანიჭებს პარაზიტს, რომელიც შეიძლება ძალიან ვირულენტური იყოს.

დავუშვათ, სიმბიონტები უპირატესად **ვერტიკალურად** ანუ დედა მასპინძლიდან მდედრ შვილ მასპინძლებზე გადადიან (სურ. 14.24ბ). ამ შემთხვევაში სიმბიონტი და მასპინძელი მიჯაჭვულია ერთმანეთზე. სიმბიონტის სიცოცხლისუნარიანობა და რეპროდუქციული წარმატება მთლიანად მასპინძლის წარმატებაზე დამოკიდებული. თითოეულ ორგანიზმში მიმდინარეობს ენდოსიმბიონტთა გადარჩევა, რომელიც ხელს სწრაფ გამრავლებას უწყობს; ამავდროულად მიმდინარეობს გადარჩევა ცალკეულ ორგანიზმებში მობინადრე პოპულაციებს შორის, რომელიც ხელს არ უწყობს ჭრბდ სწრაფ გამრავლებას. წონასწორობის პირობებში ჯგუფის დონეზე მიმდინარე გადარჩევა შემლუღულად გამრავლებულ გენოტიპებს ანიჭებს უპირატესობას, რომლებიც მასპინძელიდან შემლუღული რაოდენობის რესურსს იყენებენ. ამიტომ მასპინძელი არ იღუპება იქამდე, სანამ ენდოსიმბიონტების თავის შთამომავლობას არ გადსცემს. გადარჩევა ზოგჯერ სიმბიონტის ისეთ ალელებს ანიჭებს უპირატესობას, რომლებიც მასპინძლის წარმატებას მრდიან, ვინაიდან ასეთი ალელები მრდიან სიმბიონტების წარმატებასაც. გარდა ამისა, გადარჩევა მასპინძლის სიმბიონტის მაკონტროლებელ ან დამთრგუნველ ალელებსაც ანიჭებს უპირატესობას (გენეტიკური კონფლიქტის მაგალითი). სიმბიონტსა და მასპინძელში მიმდინარე ევოლუცია **მუტუალიზმს** (ერთიერთმეფელება, როდესაც ორი გენეტიკური ერთეული ერთმანეთის წარმატებას ამაღლებს) იწვევს (ჩვენ პარაზიტობის და მუტუალიზმის ევოლუციას მე-18 თავში დავუბრუნდებით).

უკიდურეს შემთხვევაში სიმბიონტი მასპინძლის ინტეგრირებული, აუცილებელი ნაწილი ხდება. ბევრი ევკარიოტი უჯრედისშიდა ბაქტერიებს იფარებს, რომლებიც ვერტიკალურად გადაეცემა და მნიშვნელოვან ბიოქიმიურ ფუნქციებს ასრულებენ. ერთ-ერთი ასეთი ბაქტერია მცენარის ბუგრის სპეციალურ უჯრედებში

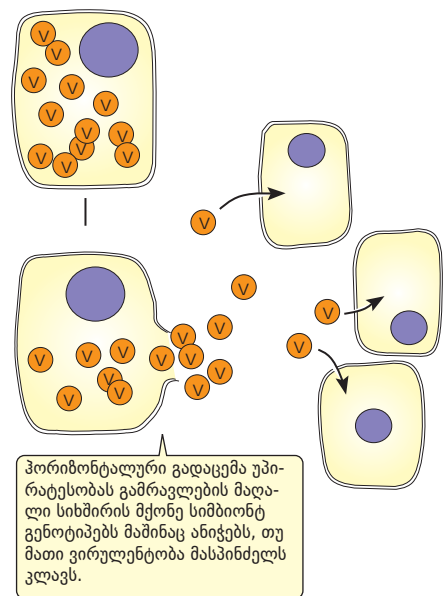
ცხოვრობს და მნიშვნელოვანი ამინომჟავების სინთეზს აწარმოებს (სურ. 14.24გ). მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები ეუკარიოტული უჯრედების ორგანელებია, თუმცა თავდაპირველად ენდოსიმბიონტური ბაქტერიები იყვნენ. ასეთ შემთხვევებში მასპინძელს და სიმბიონტს საერთო რეპროდუქციული ინტერესები აქვს და ნებისმიერის სარგებელი მეორესთვისაც ხელსაყრელია.

დაკავშირებული ელემენტების, მაგალითად ორგანელების და ეუკარიოტების ბირთვული გენომების რეპროდუქციულ ინტერესებს შორის არსებული ძლიერი კორელაცია საშუალებას გვაძლევს გავიგოთ, თუ რატომ არსებობენ ინდივიდუალური ორგანიზმები (Buss 1987; Maynard Smith and Szathmáry 1995; Michod 1997; Frank, 1997) და არა უბრალოდ უჯრედების ჯგუფები. მაგალითად, სუსტად დაკავშირებული და ფიზიოლოგიურად დამოუკიდებელი გაყოფის უნარის მქონე ბაქტერიები ორგანიზმს არ ქმნიან. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების უჯრედები თანამშრომლობს და სხვადასხვა ფუნქციას ასრულებს. ერთ-ერთი ფუნქცია არის გამეტების წარმოქმნელი (ემბრიონული) და სხვა ფუნქციის მქონე (სომატური) უჯრედების ერთმანეთისგან განსხვავება. რატომ მისცა დასაბამი ერთუჯრედიანმა წინაპარმა, რომელშიც თითოეულ უჯრედს გამრავლების პერსპექტივა ჰქონდა, მრავალუჯრედიან ორგანიზმებს, რომლებშიც ზოგიერთი უჯრედი არ მრავლდება?

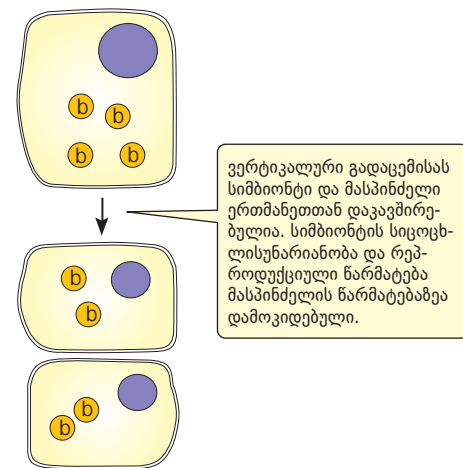
ამ მოვლენის მთავარი მიზეზი ნათესაური გადარჩევაა. თუ მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის უჯრედების გენეალოგიური შტოები ერთუჯრედიანი კვერცხუჯრედიდან ან ზიგოტიდან მიტომის შედეგად წარმოიქმნებიან, მაშინ ურთიერთქმედი უჯრედების გენები, რომლებიც უჯრედების „კოლონიის“ სასარგებლოდ თავად არ მრავლდებიან, მრავლდებიან ახლო ნათესაური კავშირის მქონე რეპროდუქციული უჯრედების მეშვეობით. ნათესაურობის კოეფიციენტი უჯრედებში მუტაციური განსხვავებების გაჩენასთან ერთად მცირდება. უჯრედების დაყოფის სიჩქარის გამზრდელ მუტაციას გადარჩევის მეტი შანსი კოლონიაში აქვს. ის კიდევ მეტ უპირატესობას შეიძენს, თუ გაზრდის იმის ალბათობას, რომ მისი მატარებელი უჯრედები რეპროდუქციულ ქსოვილებში ჩაირთვებიან და გამეტების წარმოქმნაში მიიღებენ მონაწილეობას. სამწუხაროდ, უჯრედების ქაოსური დაყოფა, მაგალითად სიმსივნე, ორგანიზმისთვის საშიშარია. უჯრედების კოლონიების, ანუ ორგანიზმების დონეზე მიმდინარე გადარჩევა, კოლონიებში და უჯრედებს შორის მოქმედ გადარჩევას უპირისპირდება. ასეთი გადარჩევა უჯრედების დაყოფის დამარეგულირებელ მექანიზმებს ანიჭებს უპირატესობას და უჯრედების გადაგვარებულ გენოტიპებს ორგანიზმის ფუნქციების შეფერხებაში ხელს უშლის. ცხოველებში ასეთი გადარჩევა ჩანასახოვანი ხაზის ევოლუციას იწვევს, რომელიც სომატური ქსოვილებიდან განვითარების ადრეულ ეტაპზე ცალკევდება. ამის შედეგად გამეტებიდან ყველაზე დამანგრეველი მუტაციები გამოირიცხება და ასეთი მუტაციების წარმატება მცირდება. ორგანიზმის გაერთიანებისთვის მიმდინარე გადარჩევა შესაძლოა ერთ-ერთი მიზეზია, რის გამოც ყველა ორგანიზმი ერთი უჯრედიდან იწყებს განვითარებას და არა უჯრედების ჯგუფიდან. ეს თვისება განვითარებადი ორგანიზმის უჯრედებს შორის ნათესაურ კავშირს აძლიერებს, ორგანიზმში მიმდინარე გენეტიკურ ცვლადობას და კონკურენციას ამცირებს და ზრდის წარმატების შემკვიდრეობითობას. ამ პროცესის შედეგად ჩნდება „ინდივიდი“ და მასთან ერთად ორგანიზაციის დონე, რომელზეც ბუნებრივი გადარჩევა და ევოლუცია მიმდინარეობს.

**სურ. 14.24.** (ა) ენდოსიმბიონტური ელემენტების (v) ჰორიზონტალური გადაცემა ერთი მასპინძელიდან სხვა არამონათესავე მასპინძელზე ვირულენტურობის მაღალი დონის გადარჩევას იწვევს. (ბ) ენდოსიმბიონტური ელემენტების ვერტიკალური გადაცემა მასპინძელიდან მის შთამომავლობაზე უპირატესობას ანიჭებს შედარებით უსაფრთხო ენდოსიმბიონტებს (b), რომელთა გამრავლების სიჩქარე დაბალია. (გ) უკიდურეს შემთხვევაში ვერტიკალურად გადატანილი სიმბიონტი მასპინძელის შემადგენელი ნაწილი ხდება. მცენარის ბუგრის სპეციფიკური უჯრედები (ბაქტერიოციტებში) მცხოვრები ბაქტერიები (*Buchnera*) მასპინძელს მნიშვნელოვან ამინომჟავებს აწვდიან (გ, photo courtesy of N. Moran and J. White.)

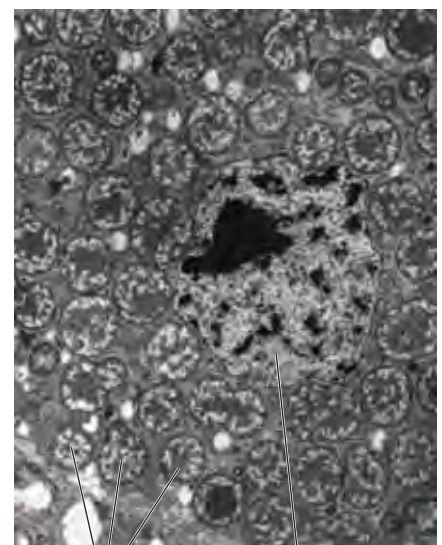
(ა) ჰორიზონტალური (ლატერალური) გადატანა: ვირულენტობა



(ბ) ვერტიკალური გადატანა: უსაფრთხო



(გ)



*Buchnera* უჯრედები (სიმბიონტები) მასპინძელი ბუგრის უჯრედის ბირთვი



## რეზიუმე

1. მრავალი ბიოლოგიური მოვლენა ორგანიზმების ან გენების კონფლიქტის ან თანამშრომლობის შედეგია. ზოგჯერ ჯგუფური გადარჩევა აისახება თანამშრომლობის ევოლუციაზე, მაგრამ თანამშრომლობის ევოლუციის მეტი წილი ინდივიდუალური ორგანიზმების ან გენების დონეზე მიმდინარე გადარჩევით აიხსნება.
2. თანამშრომლობა ხშირად ნათესაური გადარჩევის შედეგად ყალიბდება. ნათესაური გადარჩევა ეფუძნება ალელების და გენოტიპების ერთობლივ შეგუებულობას: ალელების პირდაპირი გაკლენის (მისი მატარებლის წარმატებაზე) კომბინაციას არაპირდაპირ გაკლენასთან (ალელის სხვა ასლებზე, რომლებსაც ამ ალელის მესაკუთრის ნათესავს აქვს). ჰამილტონის წესი აღწერს ალტრუისტული თვისების ზრდის პირობების კავშირს: — ალელის მატარებლის ნათესაურობის კოეფიციენტთან, მოქმედების მიმღების სარგებელთან და დონორის მიერ გაღებულ საფასურთან.
3. კონფლიქტთან და თანამშრომლობასთან დაკავშირებული თვისებები ხშირად სისხირებზე დამოკიდებული გადარჩევის შედეგად ყალიბდება. მსგავსი თვისებების მოდელირება იმ ფენოტიპის, რომელიც ჩამოყალიბების შემდეგ მუტანტი ფენოტიპებით არ იცვლება, ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიის (ESS) გამომანგარიშებით ხდება.
4. გამეტების რაოდენობასა და ზომაში სქესებს შორის არსებული სხვაობა მაშინ იწვევს რეპროდუქციული ინტერესების კონფლიქტსა და სქესობრივ გადარჩევას, როცა ერთი სქესის ინდივიდი მეწყვილეებისთვის (და კვერცხების განაყოფიერების შესაძლებლობისთვის) კონკურენციაში შედის. სქესობრივი გადარჩევის ფორმებია: მამრებსა ან სპერმას შორის პირდაპირი კონკურენცია, მდედრის მიერ მამრის ფენოტიპების არჩევა.
5. მდედრები მამრის გარკვეულ ფენოტიპს ირჩევენ საკუთარი მიდრეკილებისა და მდედრის ან მისი შთამომავლობის წარმატებაში, მამრის პირდაპირი ან არაპირდაპირი მონაწილეობის გამო. არაპირდაპირი წარმატება შეიძლება იყოს ისეთი შთამომავლობის მამობა, რომლის დაწყვილების წარმატება გენეტიკურად სხვებზე უკეთესია (“უსაზღვრო სქესობრივი გადარჩევა”), ამ მისი სიცოცხლისუნარიანობის კომპონენტებია უკეთესი, მაგალითად ავადმყოფობისადმი რეზისტენტულობა (“კარგი გენების” მოდელები). მამრის სქესობრივად გადარჩევალი თვისებები ანტაგონისტური თანაევოლუციის შედეგად ყალიბდება: — მდედრების, რომლებიც ეწინააღმდეგებიან შეჯვარებას და მამრების, რომლებიც ამ წინააღმდეგობას ძლებენ, გადარჩევა საოცრად მიმზიდველი სტიმულების დახმარებით.
6. თანამშრომლობის და ღია ალტრუიზმის (სხვებისთვის სასარგებლო, თვისების მატარებლისთვის კი მიანის მომტანი თვისებები) სავარაუდო მიზეზებია მანიპულაცია, ინდივიდუალური სარგებელი, ურთიერთგაცვლა და ნათესაური გადარჩევა.
7. შთამომავლობაზე ზრუნვის გენეტიკური სარგებელი გადარჩენილი შთამომავლობის რაოდენობის გამრდაა. მისი საფასური მომდევნო შთამომავლობის რაოდენობაა, რომელსაც მდედრი ან მამრი არსებული შთამომავლობის მიტოვებისა და ხელახლა გამრავლების შემთხვევაში გააჩენს. მშობლიური მზრუნველობა ყალიბდება, როცა გენეტიკური სარგებელი გენეტიკურ საფასურს აღემატება. იზრუნებს თუ არა შთამომავლობაზე ერთი ან ორივე მშობელი, დამოკიდებულია მამრის მამობაში „დარწმუნებამე“ და ყოველი მშობლის ფარდობით სარგებელზე.
8. მშობლების და შთამომავლობის კონფლიქტის ერთ-ერთი მიზეზია ის, რომ მშობელი რესურსებს საკუთარი სიცოცხლისუნარიანობის ასამაღლებლად და სამომავლო გამრავლებისთვის ინახავს. ამის შედეგად შთამომავლობა ვერ იღებს რესურსის იმ ოპტიმალურ რაოდენობას, რომელსაც თავისთვის საჭიროდ მიიჩნევს. ამ მიზეზით და სხვა მიზეზებითავე მრავალი სახეობის მშობლები შთამომავლობის რაოდენობას ემბრიონების აბორტით, ზოგიერთი შვილის მკვლელობით ან შვილებისთვის ერთმანეთის დახოცვის ნებართვით ამცირებენ.
9. კონფლიქტები არსებობს სახეობების გენომის სხვადასხვა გენებს შორისაც. მაგალითად, ზოგიერთი გენი სწრაფად ვრცელდება გენომის სხვა ნაწილებზეც და მისთვის ხელისშემშლელი გენების ევოლუციას განაპირობებს. გენის დონეზე მიმდინარე გადარჩევა მხოლოდ ერთი სქესის მიერ გადაცემული ლოკუსებისთვის ისეთ ალელებს ანიჭებს უპირატესობას, რომლებიც სქესთა შეფარდებას ამ სქესის სასარგებლოდ გადახრიან. მსგავსი ცვლილება გადარჩევას სხვა ლოკუსებზეც წრმოქმნის. ის სქესთა 1:1 შეფარდების აღდგენას ცდილობს.
10. გენეტიკური კონფლიქტებით აგრეთვე აიხსნება: გენომური დაფიქსირება, რომელიც ძუძუმწოვრების ემბრიონებში მამისგან და დედისგან შექმნილი ალელების გამოვლენას ცვლის, და უკრძალვის გაერთიანების ევოლუცია — მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების ჩამოყალიბების მთავარი პირობა.

## ტერმინები და ცნებები

|  |                                     |
|--|-------------------------------------|
| ანტაგონისტური თანავეოლუცია                     | ჰორიზონტალური გადატანა              |
| ნათესაურობის კოეფიციენტი                       | ერთობლივი შეგუებულობა               |
| პირობებზე დამოკიდებული ინდიკატორი (წარმატების) | ნათესაური გადარჩევა                 |
| ESS (ეგოლუციურად სტაბილური სტრატეგია)          | მუტუალიზმი                          |
| გენეტიკური კონფლიქტი                           | მშობლისა და შთამომავლობის კონფლიქტი |
| კარგი გენების მოდელი (მდედრის არჩევანი)        | უკუალტრუიზმი                        |
| ჰამილტონის წესი                                | უსაზღვრო სქესობრივი გადარჩევა       |
| ჰენდიკაპ მოდელი (მდედრის არჩევანი)             | გრძნობითი მიდრეკილება               |
|  | სპერმის კონკურენცია                 |
|  | ვერტიკალური გადატანა                |

## დამაჯავითი საკითხავი

ქვეყნის შესწავლისთვის შესანიშნავი, იოლად წასაკითხი წიგნი, სადაც აქცენტი გაკეთებულია ეგოლუციურ განმარტებებზე: *An evolutionary approach* J. Alock (seven edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2001) სქესობრივი გადარჩევის დაწვრილებითი მიმოიხილვა მოცემულია წიგნში: M. Andersson *Sexual selection* (Princeton University Press, Princeton, N 1994). თანამშრომლობის და კონფლიქტის მრავალი ასპექტის შესახებ დაწერილი ნარკვევები თავმოყრილია წიგნში: *Levels of selection*, edited by L. Keller (Princeton University Press, Princeton, N 1999). გენეტიკურ კონფლიქტის მიმოიხილვა მოცემულია წიგნში: L. D. Hurst, A. Atlan, and B. O. Bengtsson, „Genetic conflicts“ (1996, Q. Rev. Biol. 71: 317-364). უკრედედიდან დაწყებული საზოგადოებები და მათარებული ორგანიზაციის დონეების წარმოშობა შესანიშნავად გაანალიზებულია წიგნში: J. Maynard Smith and E. Szathmáry *The major transitions in evolution* (Oxford University Press, 1995).

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. თუთიყუშების და სხვა ფერინველების სოციალურად მონოგამურ მრავალ სახეობაში ორივე სქესი მკვეთრი შეფერილობისა და ორნამენტირებულია. პასუხისმგებელია თუ არა სქესობრივი გადარჩევა ორივე სქესის ამგვარ გარეგნობაზე? როგორ მოქმედებს სქესობრივი გადარჩევა სქესთა 1:1 შეფარდების მქონე სახეობებში, სადაც ყველა ინდივიდი მენყვილეს პოულობს? ამ თავში აღწერილი სქესობრივი გადარჩევის რომელი მოდელები განაპირობებს სახეობების ამგვარ თვისებებს? (see Jones and Hunter 1999.)
2. აღწერეთ გარემო, რომელშიც ერთი სახეობის ცხოველების შორის ან სხვადასხვა სახეობებს ურთიერთქმედებისთვის საჭირო სიგნალების გამოცემის უნარი უყალიბდებათ. მართალი იქნება ამგვარი სიგნალები თუ ცრუ? რატომ?
3. ალბატროსისა და ზღვის ფერინველების მრავალი სახეობა კუნძულებზე კოლონიებს ქმნის. ზრდასრული ფერინველები საკვებს ზღვაში ეძებენ და ხშირად შორს გადაადგილდებიან. წარმოიდგინეთ, რომ ამ თემაზე ზღვის ფერინველების შემსწავლელი ეკოლოგები საუბრობენ და ერთ-ერთი ამბობს: „მე შემიძლია წარმოვიდგინო ალბატროსის გენეტიკა, რომელიც მშობლების არ ყოფნისას კვერცხებს ან ბარტყებს კლავს და შეუჭმელად ტოვებს. შესაძლებელია ასეთი მოქმედების ჩამოყალიბება?“. მეორე პასუხობს: „დიახ, რადგან ასეთი ალბატროსისთვის და მისი შთამომავლობისთვის მეტი საკვები დარჩება“. მესამე ამბობს: „არა, ვინაიდან ასეთი მოქმედება პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობას საფრთხეს უქმნის“. მეოთხე იძახის: „ყველანი ცდებით, რადგან ალბატროსი არ მოკლავს ბარტყებს და მე შემიძლია ავიხსნათ რატომ“. რა არგუმენტს მოიყვანს ეს მეცნიერი და რატომ ფიქრობს, რომ დანარჩენები ცდებიან?
4. თუმცა ევსოციალური სიფრიფანფრთიანების მუშა მდედრები არ წყვილდებიან, მაგრამ ზოგიერთ მათგანი ჰაპლოიდურ კვერცხებს დებს, რომლებიც მამრებად ყალიბდებიან. რა გავლენა ექნება ასეთ მოქმედებას მუშის ერთობლივ წარმატებაზე (შეგუებულობაზე)? რა გავლენა ექნება იგივე მოქმედებას დედის ანუ დედოფლის წარმატებაზე? რა რეაქცია ექნებათ სხვა მუშებს მამრ ლარვებზე? არსებობს თუ

არა სოციალური მწერების კოლონიაში ინტერესების გენეტიკური კონფლიქტი? რა ვიცით მუშების მიერ კვერცხების დებაზე? (see Keller 1999)

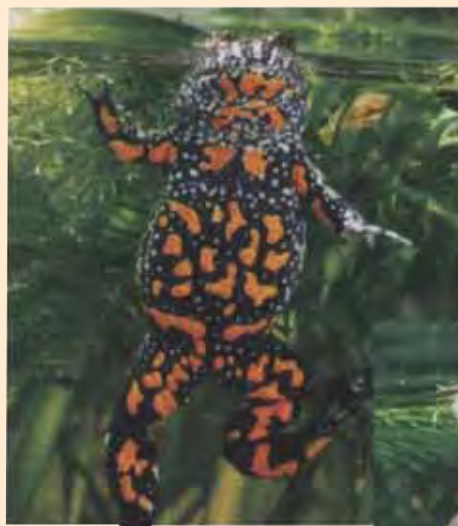
5. ახსენით, რატომ გადადის მემკვიდრეობით ზოგიერთი გენეტიკური ელემენტი (მაგალითად, მიტოქონდრია და ქლოროპლასტები) მხოლოდ ერთი მშობლიდან და არა ორივე მშობლიდან, როგორც ბირთვული გენების უმეტესობა (see Hurst et al. 1996).
6. ნათესაური გადარჩევა ორგანიზმების მიერ საკუთარი ნათესავებისთვის მოტანილი სარგებელის მიზეზია. არსებობს თუ არა კონფლიქტი ნათესაური გადარჩევის ცნებასა და აბორტის თუ ნათესავების მკვლელობის ევოლუციას შორის?
7. ამ თავში აღწერილი ზოგიერთი მოდელი ისეთ მოვლენებს პროგნოზირებს, რომლებიც მართლაც არსებობს ადამიანის თანამედროვე სამოგადოებაში. ამის მაგალითებია მამრების აგრესიულობა და მეწყვილეებისთვის კონკურენცია. მეცნიერები დღემდე დავობენ ადამიანის ასეთი მოქმედების რაობაზე: მას გენეტიკური საფუძველი აქვს და ევოლუციურ მოდელებში მოყვანილი მიზეზების გამო ჩამოყალიბდა, თუ მისი ჩამოყალიბების საფუძველი კულტურულია. გაანალიზეთ არგუმენტები, რომლებიც მამაკაცების აგრესიულ მოქმედებას კონკურენციისთვის მიმდინარე სქესობრივი გადარჩევით ხსნიან ან უარყოფენ (See for example, Daly and Wilson 1983 versus Kitcher 1985.)
8. რა ფაქტების გამოყენებით შეიძლება გაირკვეს რას წარმოადგენს ადამიანის ქცევა: ჩამოყალიბებულ ადაპტაციას (გენეტიკური საფუძველით) თუ სწავლისა და კულტურის შედეგს? რა განსხვავებაა ამ თვისებებს შორის?



**ს**ახეობათა წარმოშობა აკავშირებს პოპულაციების ევოლუციისა და ტაქსონომიური მრავალფეროვნების ევოლუციას. ორგანიზმთა მრავალფეროვნება კლადოგენების ანუ ევოლუციური შტოების დაყოფის ან გამრავალფეროვნების შედეგია. ყოველი ევოლუციური შტო შემდგომში ცალკე ვითარდება (ანაგენების ანუ სახეობების შიდა ევოლუციის შედეგად). სიცოცხლის უზარმაზარი ფილოგენეტიკური ხის თითოეული

განშტოება სახეობების წარმოშობას ასახავს: ერთი სახეობიდან ორი სახეობა წარმოიქმნება. სახეობების წარმოშობა მრავალფეროვნების საფუძველია.

ამ მოვლენის შესწავლა მიკროევოლუციასა და მაკროევოლუციას ერთმანეთთან აკავშირებს. ევოლუციის ისტორიის მრავალი მოვლენა მხოლოდ სახეობების წარმოშობის დამსახურებით ჩვენთვის ცნობილია. თუ ერთი ევოლუციური შტო მკვეთრად იცვლება, მაგრამ არ იყოფა, მაშინ არ ვიცით, რა ეტაპები გაიარა ამ შტომ თანამედროვე ფორმად ჩამოყალიბებამდე. ასეთი სიცარიელების შევსება მხოლოდ ნამარხების მეშვეობით არის შესაძლებელი. მაგრამ თუ ევოლუციური შტო ხშირად იყოფა და დღემდე შემორჩენილ ზოგიერთ განშტოებაში შენარჩუნებულია ნიშან-თვისების შუალედური სტადიები, მაშინ ამ ნიშან-თვისების ევოლუციის ისტორია თანამედროვე სახეობებში, ნაწილობრივ მაინც, წარმოდგენილია. ეს ფაქტი ხშირად გამოიყენება ცოცხალი ტაქსონების ფილოგენეტიკური კავშირების და ფილოგენეტიკურ ხეებზე თვისებების ევოლუციის დადგენისთვის (იხ. სურ. 3.3).



**მსგავსი, მაგრამ განცალკევებული.** წითელმუცლიანი (*Bombina Bombina*) და ყვითელმუცლიანი (*B. variegata*) გომბეშოები ევროპაში გვხვდება. საგარეოდ ისინი პლიოცენის განმავლობაში განცალკევდნენ. მათი საცხოვრებელი არეალის გადაკვეთის ადგილებზე შიბრიდები ცხოვრობენ, თუმცა შიბრიდები არა-შიბრიდულ გომბეშოებზე ნაკლებად სიცოცხლისუნარიანება (Photographs © Boris I. Timofeev/Pensoft Publishers.)

სახეობების წარმოშობის ყველაზე მნიშვნელოვანი შედეგია ის, რომ სხვადასხვა სახეობები დამოუკიდებელ დივერგენციას განიცდიან, საკუთარ იდენტობას, ევოლუციურ ტენდენციებს და ბედსაც ინარჩუნებენ (Wiley 1978). ზოგიერთი ავტორის აზრით, სახეობების წარმოშობა ახალი მორფოლოგიური და სხვა ფენოტიპური თვისებების ევოლუციას ხელს უწყობს ანუ, თუ ასეთი თვისებები ერთ, განუყოფელ ევოლუციურ შტოში შეიძლება ვერ ჩამოყალიბდეს, ის ჩამოყალიბდება შტოს დაყოფის შემთხვევაში (ამ მოსაზრებას ბევრი მეცნიერი არ იზიარებს).

სახეობების წარმოშობის ზოგი საფეხური საკმაოდ სწრაფად მიმდინარეობს და ჩვენ ამ პროცესზე პირდაპირი დაკვირვება შეგვიძლია. მაგრამ, როგორც წესი, მთელი პროცესი ძალიან დიდ დროს იკავებს და მისი შესწავლა მეცნიერების ერთი, ან თუნდაც რამდენიმე თაობის განმავლობაში ვერ ხერხდება. ხანდახან სახეობების წარმოშობა იმდენად სწრაფად ხდება, რომ ეს პროცესი ნამარხებში სრულყოფილად არ არის წარმოდგენილი. ყველაზე სრულყოფილ ნამარხებშიც კი არ არის ასახული მრავალი გენეტიკური პროცესი. დღემდე ეს პროცესები არასწორედ ახსნილია. აქედან გამომდინარე, სახეობების წარმოშობის შესწავლა უმეტესად ცოცხალ სახეობებზე დაკვირვებით მიმდინარეობს.

### რა არის სახეობა?

„სახეობის“ (ლათინურად “species” სახეობას ნიშნავს) ბევრი განსაზღვრება არსებობს (ცხრილი 15.1). მკითხველმა უნდა გაითვალისწინოს, რომ არც ერთი განსაზღვრება სწორი ან მცდარი არ არის, რადგან სიტყვის განსაზღვრება მხოლოდ შეთანხმებას ეფუძნება. მიუხედავად ამისა, თუ არსებობს სიტყვის შეთანხმებული განსაზღვრება, ვინმე შეიძლება ის არასწორად გამოიყენოს. მაგალითად, ვარდი, ნებისმიერ შემთხვევაში, სასიამოვნო სურნელთან ასოცირდება, მაგრამ, თუ აყროლებულ კომპოსტის ვარდს ვწოდებთ, ნამდვილად შეგვეშლება. განსაზღვრება შეიძლება იყოს მეტ-ნაკლებად სასარგებლო და ცნებას ან განსახილველ ობიექტს ასე თუ ისე წარმატებულად აღწერდეს. „სახეობის“ სრულყოფილი განსაზღვრება, რომლის გამოყენება შესაძლებელია ნებისმიერ კონტექსტში, ჩვენი აზრით, უბრალოდ არ არსებობს. ჯერი კოენს და ალენ ორს (2004) სახეობების წარმოშობის შესახებ ერთ-ერთი ყველაზე სრულყოფილი წიგნი ეკუთვნით. ისინი თვლიან, რომ სახეობის განსაზღვრება შეიძლება 1) ორგანიზმთა სისტემატიკური კლასიფიკაციის საშუალებას იძლეოდეს, 2) მსგავსი ორგანიზმების ცალკეულ ჯგუფს შეესაბამებოდეს, 3) ბუნებაში ორგანიზმების ცალკეული ჯგუფის წარმოშობის გზების გარკვევაში დაგვეხმაროს, 4) ევოლუციური ისტორიის პროდუქტი ასახოს და/ან 5) ორგანიზმთა უდიდეს შესაძლო მრავალფეროვნებას მიესადაგოს. ამ მიზნებიდან ხშირად ერთდროულად ორის მიღწევაც კი ძნელია და სახეობის არც ერთი კონცეფცია ყველა ამ მოთხოვნას ვერასდროს ვერ დააკმაყოფილებს.

ლინე და სხვა ძველი ტაქსონომისტები ერნსტ მეიერის (1942, 1963) თქმით, სახეობების ტიპოლოგიურ ანუ ესენციალისტურ აღქმას იზიარებდნენ. ინდივიდები მოცემული სახეობის წევრები არიან, თუ ისინი იმ გარკვეული მორფოლოგიური თვისებებით იმ “+” ან იდეალს გვანან, რომლებიც “— — — — —” ფიქსირებული თვისებები არიან. ასეთი შეხედულება პლატონის „იდეების“ ცნებას ეფუძნება (იხ. პირველი თავი). მაშასადამე, ფრინველის სახეობა არის შავი ყვავის (*Corvus corone*) სახეობის წევრი, თუ შავი ყვავივით გამოიყურება, ხო-

**ცხრილი 15.1. სახეობის ზოგიერთი ცნება**

**ბიოლოგიური სახეობის ცნება.** სახეობა წარმოადგენს რეალურად ან პოტენციურად შეჯვარებადი ბუნებრივი პოპულაციების ჯგუფებს, რომელიც სხვა ასეთი ჯგუფებისგან რეპროდუქციულად იზოლირებულია (Mayer 1942).

**ევოლუციური სახეობის ცნება.** სახეობა პოპულაციების ან ორგანიზმების ერთი ევოლუციური შტოა (წინაპარი-შთამომავლები თანმიმდევრობა), რომელიც ინარჩუნებს იდენტურობას, რაც მას სხვა გენეალოგიური შტოებისგან განასხვავებს, და რომელსაც საკუთარი ევოლუციური ტენდენციები და ისტორიული ბედისწერა აქვს (Wiley 1978).

**ფილოგენეტიკური სახეობის ცნება.** (1) ფილოგენეტიკური სახეობა ორგანიზმთა უმცირესი (ფუძე) ჯგუფია, რომელიც სხვა ამგვარი ჯგუფებისგან განსხვავდება და რომელსაც მშობლების მოდელი (წინაპარი შთამომავლობა) ახასიათებს (Cracraft 1989). (2) სახეობა საერთო წინაპრისგან წარმოშობილი უმცირესი მონოფილეთური ჯგუფია (de Queiroz and Donoghue 1990).

**გენეალოგიური სახეობის ცნება.** სახეობები ორგანიზმთა „ექსკლუზიური“ ჯგუფებია, სადაც ექსკლუზიური ჯგუფი ისაა, ვისი წევრები უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან ერთმანეთთან, ვიდრე ჯგუფგარეშე მყოფ ნებისმიერ ორგანიზმთან (Baum and Show 1995).

**სახეობის აღიარებული ცნება.** სახეობა ინდივიდუალური, ორი მშობლისა და განაყოფიერების საერთო სისტემის მქონე ორგანიზმების სრულყოფილი (მრავლის მომცველი) პოპულაციაა (Paterson 1985).

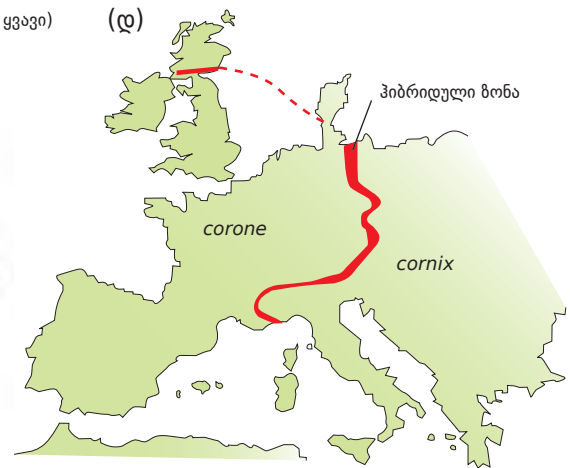
**ერთიანი სახეობის ცნება.** სახეობა ინდივიდების ყველაზე სრულყოფილი პოპულაციაა. ამ ინდივიდებს აქვთ ფენოტიპური ერთიანობის პოტენციალი, მათთვის დამახასიათებელი ერთიანობის მექანიზმების გამო. (Templeton 1989).

(ა) *Corvus corax* (ყორანი)

(ბ) *Corvus corone* (შავი ყვავი)

(გ) *Corvus cornix* (რუხი ყვავი)

(დ)



ლო ყორანია (*Corvus corax*), თუ რაიმე განსხვავებული თვისებები აქვს (სურ. 15.1ა,ბ). მაგრამ, ცვალებადობის გამო სახეობების ტიპოლოგიური აღქმა კითხვის ნიშნის ქვეშ დგება. შავი ყვავები, რომლებიც მთლიანად შავი ფერის არიან, ადვილად განსხვავდებიან ნაცრისფერი ყვავებისგან, რომლებიც შავი და ნაცრისფერი ფერის არიან (სურ. 15.1გ) ყველგან, გარდა ცენტრალური ევროპის ვიწრო რეგიონის, სადაც ყვავები სხვადასხვა ინტენსივობის ნაცრისფერი ფერით ხასიათდებიან. ამ შემთხვევაში ეს ერთი სახეობაა, თუ ორი?

პოპულაციები და პოპულაციებს შორის არსებული ცვალებადობა სახეობის განსაზღვრების შესახებ კამათს იწვევს და ეს კამათი დღესაც აქტიურად მიმდინარეობს (იხ. ცხრილი 15.1). დღესდღეობით სახეობის ყველაზე სრულყოფილ განსაზღვრებად ფილოგენეტიკური სახეობის კონცეფცია და ბიოლოგიური სახეობის კონცეფცია ითვლება. ეს ცნებები განსხვავებულია, რადგან ფილოგენეტიკური სახეობის ცნება სახეობას ევოლუციური დივერგენციის პროდუქტად თვლის, რომელიც მიღებულია ევოლუციის შედეგად. ხოლო ბიოლოგიური სახეობის ცნება ყურადღებას უბრუნებს ამახვილებს, რომლის შედეგად სახეობები წარმოიშვნენ და ცდილობს პოპულაციების მომავალი სტატუსის განსაზღვრას (Harrison 1998). როგორი ცნებაც არ უნდა გამოვიყენოთ, ზოგიერთ პოპულაციას, ვერც ერთ სახეობას ერთმნიშვნელოვნად ვერ მივაკუთვნებთ. არსებობს სახეობის მღვრული მდგომარეობა, რადგან ნებისმიერ განსაზღვრებაში წარმოდგენილი სახეობების თვისებები ეტაპობრივად ვითარდება.

**ფილოგენეტიკური სახეობის ცნება**

ფილოგენეტიკური სახეობის კონცეფცია (ცნება) (PSC), განსაკუთრებით პოპულარულია სისტემატიკოსებში. ის ორგანიზმების ფილოგენეტიკურ ისტორიაზე ამახვილებს ყურადღებას. ფილოგენეტიკური სახეობის რამდენიმე განმარტებიდან ერთ-ერთია: ეს არის „ორგანიზმთა უმცირესი (ფუძე) ჯგუფი, რომელიც სხვა ასეთი ჯგუფისგან დიანგოსტიკურად განსხვავდება და რომელშიც წინაპრისა და შთამომავლობის სტრუქტურა არსებობს“ (Cracraft 1989). ასეთი განსაზღვრება სქესობრივად და უსქესოდ გამრავლებად ორგანიზმებს მიესადაგება. ამ განსაზღვრების თანახმად, სახეობის წარმოშობა შეიძლება მიმდინარეობდეს, თუ პოპულაციაში გენეტიკური სხვაობის (დნმ-ის ერთი ფუძე წყვილის ღონემეც კი) ფიქსაცია ხდება, რომელიც მას სხვა პოპულაციებისგან განასხვავებს. სახეობების წარმოშობის კვლევა ამ შემთხვევაში უბრალოდ პოპულაციებს შორის დივერგენციის კვლევაა.

**ბიოლოგიური სახეობის ცნება**

ბიოლოგიური სახეობის ცნებას (BSC) ადრეც და დღესაც ყველაზე ხშირად ევოლუციური ბიოლოგები იყენებენ, ანუ ისინი, ვინც ევოლუციის პროცესებს სწავლობს. ამ წიგნში ჩვენც ამ ცნებას ვიყენებთ. ის შემოიღო ერნსტ მაიერმა (1942). მაიერი ბიოლოგიურ სახეობას ასე განმარტავს: „სახეობა რეალურად ან პოტენციურად შეჯვარებადი პოპულაციების ჯგუფია, რომელიც სხვა ასეთი ჯგუფებისგან რეპროდუქციულად იზოლირებულია“. „რეპროდუქციული იზოლაცია“ ნიშნავს, რომ პოპულაციებს შორის არსებული რამდენიმე ბიოლოგიური სხვაობიდან ნებისმიერი, მკვეთრად ამცირებს მათ შორის გენების მიმოცვლას მაშინაც კი, თუ გეოგრაფიულად ისინი არ არიან იზოლირებულნი. ეს სხვაობა შეიძლება მოიცავდეს ან არ მოიცავდეს ორი ფორმის ჰიბრიდების სიკვდილიანობას ან უნაყოფობას. მაიერი (1942) და ბიოლოგიური სახეობის ცნების სხვა დამცველები არ ამტკიცებენ, რომ სახეობად აღიარებისთვის პოპულაცია აუცილებლად 100%-ით რეპროდუქციულად იზოლირებული უნდა იყოს; ისინი ცნობენ, რომ სახეობებს შორის მცირე გენეტიკური „მიმოცვლა“ შეიძლება არსებობდეს.

ბიოლოგიური სახეობის ცნება ძალიან ძველია, ვინაიდან ყოველთვის იყო აღიარებული, რომ მორფო-

**სურ. 15.1.** (ა-გ) ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სამი ფრინველი. (ა) ყორნები (*Corvus corax*) განსხვავდებიან ყვავებისგან უფრო დიდი ზომით, ძლიერი ნისკარტით, ყელის აბურძნული ბუმბულებით და უფრო წანვეთებული კუდით (როდესაც ზემოდან ან ქვემოდან უყურებთ). თუმცა (ბ) შავი ყვავები (*Corvus corone*) და (გ) ნაცრისფერი ყვავები (*Corvus cornix*) ერთმანეთისგან უფრო განსხვავდებიან, ვიდრე ყორნისგან, მაგრამ ცენტრალური ევროპის ვიწრო ზოლში მობინადრე ჰიბრიდების (დ) ბუმბულები შერეული შეფერილობისაა. ამის გამო *Corvus*-ის ორ ფორმას ზოგიერთი ტაქსონომისტი ერთი სახეობის ქვესახეობებად თვლის. მაგრამ მათ შორის გენების გაცვლა ძალიან შეზღუდულია, ამიტომ ჭობია ისინი ცალკე სახეობებად ჩავთვალოთ (ა-გ from Goodwin 1986; და after Mayr 1963)



ლოგიურად ძალიან განსხვავებული ორგანიზმები (მაგალითად, სხვადასხვა სქესის წარმომადგენლები) ერთი და იგივე მშობლებისგან შეიძლება გაჩნდნენ და აქედან გამომდინარე **კონსპეციფიურები** (ერთი სახეობის წარმომადგენლები) არიან. მიუხედავად ამისა, თანამედროვე BSC წარმოიქმნა ცვალებადობის შესწავლის შედეგად, რამაც აჩვენა, რომ მორფოლოგიური მსგავსება ან განსხვავება სახეობის განსაზღვრისთვის საკმარისი არ არის. ცნების ჩამოყალიბებას თან სდებს რამდენიმე კრიტიკული დაკვირვება:

1. **ცვალებადობა პოპულაციებში.** ერთი პოპულაციის, რომელიც შეგვარების უნარის მქონე ინდივიდებისგან შედგება, წევრების თვისებები ცვალებადია. მაგალითად, თეთრი ბატის (იხ. სურ. 9.1ა) თეთრი და ცისფერი ფორმები ერთი დედის შთამომავლობაა. ისინი გენეტიკური პოლიმორფიზმის არსებობას, და არა სხვადასხვა სახეობების არსებობას ადასტურებენ. დროზოფილაში ორის ნაცვლად ოთხი ფრთის წარმოქმნა მიუთითებს მუტაციაზე, და არა ახალი სახეობის წარმოქმნაზე.
2. **გეოგრაფიული ცვალებადობა.** სახეობების პოპულაციები განსხვავდებიან; განსხვავება მერყეობს დიდი-მცირე სხვაობის ფარგლებში; შუალედური ფორმები, რომელთა არსებობა მიუთითებს სხვადასხვა ფორმებს შორის მიმდინარე შეგვარებაზე, ხშირად იქ არიან, სადაც ორი ასეთი პოპულაცია ერთმანეთს ხვდება (ესაზღვრება). ადამიანის პოპულაციები ამ შემთხვევის კარგი მაგალითია.
3. **სიბისი (ტყუპი) სახეობები. სიბისი სახეობები** არიან რეპროდუქციულად იზოლირებული პოპულაციები, რომელთა გარჩევა მორფოლოგიური თვისებების მიხედვით რთულია ან შეუძლებელი, მაგრამ ეკოლოგიის, ქცევის, ქრომოსომების და ბევრი სხვა ასეთი თვისების მიხედვით ხშირად შეიძლება მათი გარჩევა. მაგალითად, მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ ევროპული კოდო *Anopheles "maculipennis"* ექვსი სიბისი სახეობის ჯგუფს წარმოადგენს. ამ აღმოჩენას დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან ზოგიერთ სახეობას მალარია გადააქვს, ხოლო სხვებს ეს არ შეუძლიათ (A ჩანართში მოყვანილია სიბისი სახეობებისა

**ჩანართი 15A. სახეობებთან დაკავშირებულ ლიტერატურაში მოყვანილი ზოგიერთი ტერმინის განსაზღვრება**

ქვემოთ მოყვანილი ტერმინებიდან სახეობებთან დაკავშირებულ ლიტერატურაში ზოგიერთი ძალიან ხშირად გამოიყენება, ხოლო სხვები უფრო იშვიათად გვხვდება. მოყვანილ განსაზღვრებებს ბიოლოგიური სახეობის ცნების მომხრეები იყენებენ (e.g., Mayr 1963).

**გეოგრაფიული იზოლაცია.** პოპულაციებს შორის დაბრკოლების არსებობის გამო ხდება, რომლებიც ზღუდავენ მისი წევრების გადაადგილებას. ამ დროს გენების მიმოცვლა შემცირებულია ან შეწყვეტილი. დაბრკოლებებს წარმოადგენენ მაგალითად, ტოპოგრაფიული თვისებები ან არასასურველი საცხოვრებელი არეალი (ჰაბიტატი).

**რეპროდუქციული იზოლაცია.** პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლის შემცირება ან შეწყვეტა მათ შორის გენეტიკური განსხვავებების არსებობის გამო.

**ალოპატრიული პოპულაციები.** განცალკევებულ გეოგრაფიულ არეალებში მცხოვრები პოპულაციები.

**პარაპატრიული პოპულაციები.** მიმდებარე გეოგრაფიულ არეალებში მოხინაღრე პოპულაციები, რომლებიც არეალის სამღვართან ერთმანეთს ხვდებიან.

**სიმპატრიული პოპულაციები.** ერთი და იგივე გეოგრაფიულ არეალში მოხინაღრე და ერთმანეთთან შეხების მქონე პოპულაციები.

**სიბისი სახეობები.** რეპროდუქციულად იზოლირებული სახეობები, რომელთა გარჩევა მორ-

ფოლოგიური თვისებების მიხედვით ძნელია. **ახლო მონათესავე (დობილი) სახეობები.** ფილოგენეტიკური ანალიზის საფუძველზე ერთმანეთის ყველაზე ახლო ნათესავებად მიჩნეული სახეობები, რომლებიც საერთო წინაპრის უშუალო შთამომავლები არიან (შეადარეთ ახლო მონათესავე (დობილ) ჯგუფებს ფილოგენეტიკურ სისტემატიკაში) **ქრონოსახეობები.** ნამარხებში წინაპარი-შთამომავალი სერიის ფენოტიპურად განსხვავებული ფორმები, რომელთაც სხვადასხვა სახელები აქვთ.

**ქვესახეობები.** სახეობების პოპულაციები, რომლებიც ერთი ან მეტი თვისებით განსხვავდებიან და ქვესახეობის სახელები აქვთ (იხილეთ *Elaphe* ქვესახეობები სურათი 9.24). **ზოოლოგიაში** ქვესახეობებს განსხვავებული (ალოპატრიული ან პარაპატრიული) გეოგრაფიული გავრცელება ახასიათებთ და „გეოგრაფიული რასის“ ექვივალენტურები არიან. **ბოტანიკაში** ქვესახეობები სიმპატრიული ფორმები შეიძლება იყვნენ.

**რასა.** ორპარტიანი ტერმინია. ზოგჯერ ქვესახეობის ექვივალენტურია, ხოლო ზოგჯერ პოპულაციაში პოლიმორფულ გენეტიკურ ფორმებს აღნიშნავს.

**ეკოტიპი.** ეს ტერმინი ყველაზე ხშირად ბოტანიკაში გამოიყენება, ის სახეობის გარკვეულ ფენოტიპურ ვარიანტს აღნიშნავს, რომელიც საცხოვრებელი არეალის (ჰაბიტატის) კონკრეტულ

ტიპთან არის დაკავშირებული. იგივე ტერმინით ზოგჯერ ქვესახეობები აღნიშნება **პოლიტიპური სახეობები.** გეოგრაფიულად ცვალებადი სახეობები, რომლებიც ხშირად ქვესახეობებად არიან დაყოფილნი, (სახეობების უმეტესობა პოლიტიპურია, მიუხედავად იმისა გამოყოფილია თუ არა ქვესახეობები). მისი ექვივალენტურია გერმანული ტერმინი «*Rassenkreis*» (*Rasse* — რასა, *Kreis* — წრე, იგულისხმება მეგობრების წრე).

**ჰიბრიდული მონა.** რეგიონი, სადაც გენეტიკურად განსხვავებული პოპულაციები ერთმანეთს ხვდებიან და გარკვეული რაოდენობით ჯვარდებიან, რაც შერეულ ინდივიდებს („ჰიბრიდებს“) გვაძლევს.

**ინტროგრესია.** გენების შერწყმა ან მოძრაობა ერთი გენეტიკურად განსხვავებული პოპულაციიდან (როგორც წესი სახეობიდან ან ნახევარსახეობიდან) მეორეში.

**ნახევარსახეობები.** პოპულაციების ორი ან მეტი პარაპატრიული, გენეტიკურად განსხვავებული ჯგუფი, რომელიც ნაწილობრივ რეპროდუქციულად იზოლირებულია ერთმანეთისგან. ანუ თითქმის სხვადასხვა სახეობებია.

**სუპერსახეობები.** როგორც წესი ნახევარსახეობების ჯგუფის ერთობაა. ზოგჯერ ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ალოპატრიული ან თითქმის ალოპატრიული ფორმების ჯგუფს აღნიშნავს, რომლებიც სხვადასხვა ტაქსონომიურ სახეობებად ითვლებიან.

და ბიოლოგიური სახეობის ცნებასთან დაკავშირებული სხვა ტერმინების განსაზღვრებები. B ჩანართში მოცემულია სიბისი სახეობების დიაგნოსტიკის მეთოდი).

**ბიოლოგიური სახეობის ცნების არეალი და გამოყენება**

ყველა ცნებას გარკვეული შემზღვევა გააჩნია. ბოგიერთი ცნების გამოყენების არეალი შემზღვეულია (მაგალითად, ტერმინი „მატერია“ სუბატომურ შკალაზე ბუნდოვანია). ცნება ბოგჯერ ზღვრულ შემთხვევებს არაადეკვატურად აღწერს (მაგალითად, „ინდივიდუალური ორგანიზმის“ ცნების გამოყენება ალვის ხის ტყისთვის, სადაც ყველა ხე, ერთი თესლიდან მიღებული ხის შთამომავალია, ეს შთამომავლები კი, ვეგეტატიური გამრავლების შედეგად წარმოიქმნენ, არაერთმნიშვნელოვანია. ცნების გამოყენებისას გარკვეული პრაქტიკული შემზღვევებიც არსებობს (მაგალითად, „მსოფლიოს ადამიანთა პოპულაცია“ სწორი ცნებაა, მაგრამ ტექნოლოგიური და ეკონომიკური შემზღვევები ადამიანების რაოდენობის ზუსტად დათვლაში ხელს გვიშლის).

**არეალი.** BSC-ს არეალი სქესობრივი, აუტროსინგული ორგანიზმებით შემოიფარგლება. ეს ცნება დროის მხოლოდ მცირე შუალედებისთვის შეგვიძლია ვიხმართ, რადგან სრულიად უაზროა შეკითხვა, შესაძლებელია თუ არა წინაპარი პოპულაცია მილიონი წლის შემდეგ მის შთამომავლებთან შეჯვარდეს. უსქესოდ გამრავლებულ ორგანიზმებს სახელწოდება აქვთ, მაგალითად *Escherichia coli*, ხოლო ნამარხებში ნაპოვნი, სავარაუდოდ წინაპარი და შთამომავალი პოპულაციების განსხვავებისთვის გამოიყენება ისეთი ტერმინები, როგორიცაა: შუა პლეისტოცენის პერიოდისთვის — *Homo erectus* და გვიანი პერიოდისთვის — *Homo sapiens*. მაშასადამე, „სახეობას“ ბიოლოგიაში ორი გადაჯაჭვული, მაგრამ განსხვავებული მნიშვნელობა აქვს. ერთი მნიშვნელობა BSC-შია ჩადებული, ხოლო სახეობის მეორე მნიშვნელობა არის ტაქსონომიური კატეგორია, როგორიცაა „გვარი“ ან „ოჯახი“. ბინომიალური სახელწოდების მქონე ბოგიერთი ორგანიზმი (მაგალითად *Escherichia coli*) სახეობების კატეგორიაში შემავალი ტაქსონია, მაგრამ ბიოლოგიური სახეობა არ არის.

**ზღვრული შემთხვევები.** შეჯვარება და რეპროდუქციული იზოლაცია ურთიერთგამომრიცხავი ტერმინები არ არის. ერთმანეთის მიმდებარე (პარაპატრიულ) პოპულაციებში და ბოგჯერ სიმპატრიულ, მეტ-ნაკლებად განსხვავებულ პოპულაციებს შორისაც კი გენების გაცვლის სხვადასხვა დონეები არსებობს. ბუნებაში ხშირად ვხვდებით ასეთ სიტუაციებს.

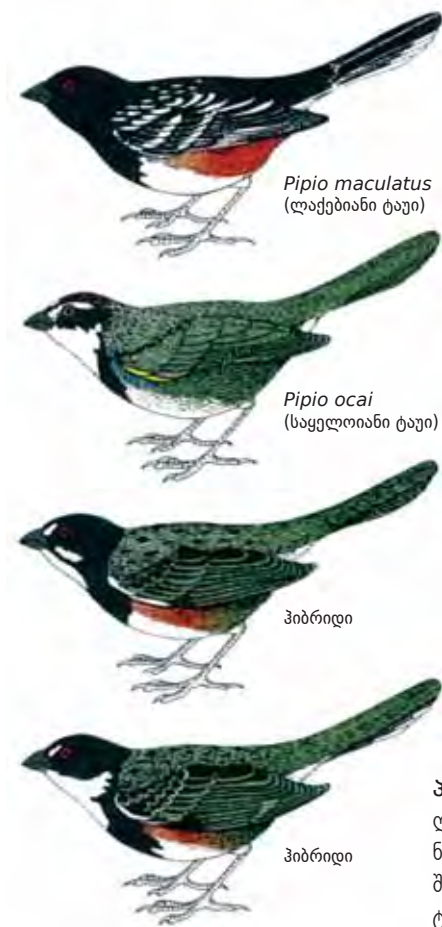
ვიწრო ჰიბრიდული ზონა არსებობს იმ ადგილებში, სადაც გენეტიკურად განსხვავებული პოპულაციები ხვდებიან და შემზღვეულად ეჯვარებიან ერთმანეთს, მაგრამ ამ ზონაში გენების გაცვლისთვის ბარიერები არსებობს, (სურ. 15.1დ). ჰიბრიდულ ორგანიზმებს ხშირად უწოდებენ სახეობებს, თუმცა უმჯობესია მათ ნახევარ-სახეობები ვუწოდოთ. ნახევარსახეობების სიმრავლე სუპერსახეობაა (Mayr 1963).

გენების ნაწილობრივ თავისუფალი გაცვლა, ხანდახან ფართოდ სიმპატრიულ პოპულაციებს შორისაც კი ხდება (სიმპატრიული ჰიბრიდიზაცია). სიმპატრიული ჰიბრიდიზაცია მცენარეებში უფრო გავრცელებულია, ვიდრე ცხოველებში და ეს ერთ-ერთი მიზეზია, რის გამოც ბევრი ბოტანიკოსი ბიოლოგიური სახეობის ცნებას ენთუზიამით არ იზიარებს. მაგალითად, მუხის (*Quercus*) სხვადასხვა სახეობები ბოგჯერ ჰიბრიდებს ქმნიან (სურ. 15.2). BSC-ს დამცველები აღიარებენ, რომ ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებში გენების გაცვლის დაბალი დონე მაინც არსებობს.

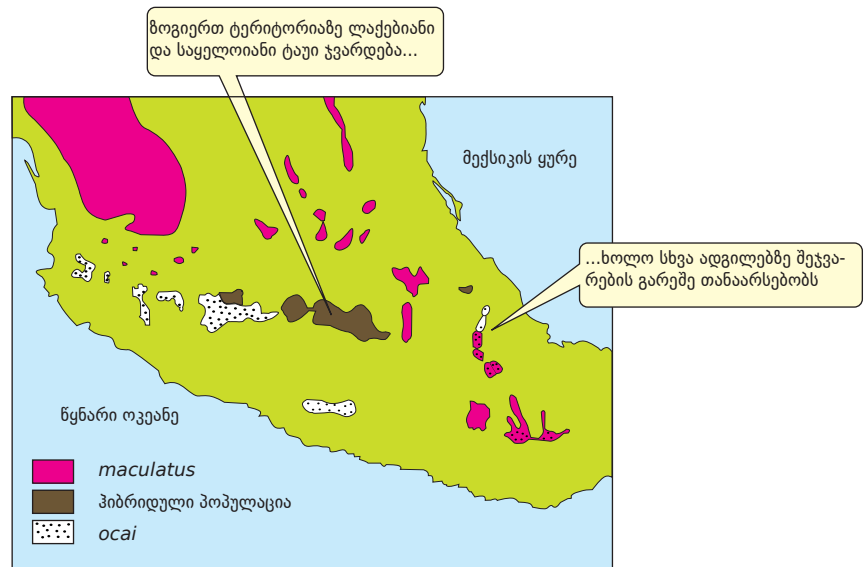
სტატუსის გეოგრაფიული ცვალებადობა გვაქვს, როდესაც გენეტიკურად განსხვავებული პოპულაციები ბოგიერთ გეოგრაფიულ რეგიონში ერთ სახეობას მიეკუთვნებიან, ხოლო სხვაგან განცალკევებული სახეობები არიან. მაგალითად, ბელურის მსგავსი ორი ფრინველი, მკვეთრად განსხვავებული შეფერილობით — ლაქებიანი ტაუი (*Pipilo maculatus*) და საყელოიანი ტაუი (*Pipilo ocai*) მექსიკის ბოგიერთ ტერიტორიაზე ჯვარდება, მაგრამ ჰიბრიდიზაცია სხვა ტერიტორიებზე არ ხდება (სურ. 15.3).

სურ. 15.2. სიმპატრიული ჰიბრიდიზაციის მაგალითი. ჩრდილოეთის მუხას (*Quercus grisea*) და გამბელის მუხას (*Q. gambelii*) აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთით, კერძოდ ტეხასში, ნიუ მეხიკოში, არიზონაში და კოლორადოში საკმაოდ დიდი გადაფარვის არეალი ახასიათებთ. მრავალ ამ ადგილას ვხვდებით ჰიბრიდებს. მათ ახასიათებთ ცვალებადობა ფოთლის ფორმის და სხვა თვისებების მიხედვით (Photos courtesy of M.Cain).





სურ. 15.3. (ა) ლაქებიანი ტაუი (*Pipio maculatus*, ზედა სურათი), საყვლოიანი ტაუი (*P. ocai*, ზემოდან მეორე) და ორი შეფერილობა, პიბრიდების მრავალი შესაძლო შეფერილობიდან. (ბ) ცენტრალურ მექსიკის ტერიტორიებზე ტაუის გავრცელების არეალები (After Sibley 1950 and 1954).



**პრაქტიკული სირთულეები.** BSC-ს უდიდესი პრაქტიკული შეზღუდვა გეოგრაფიულად განცალკევებული (ალოპატრიული) პოპულაციების ერთი სახეობისთვის მიკუთვნებისას გვხვდება, ვინაიდან BSC-ს გამოყენებისას უნდა ვიცოდეთ, შესაძლებელია თუ არა პოტენციურად ამ სახეობების შეჯვარება, თუ ისინი ერთ დღეს შეხვდებიან ერთმანეთს. „პოტენციური შეჯვარება“ BSC-ს არსებითი ნაწილია, რადგან სახეობის ამ განმარტების თანახმად, გენების გაცვლის მნიშვნელოვანი დაბრკოლებების მქონე პოპულაციებს დამოუკიდებელი ევოლუციური ცვლილება მაშინაც კი შეუძლიათ, თუ ისინი სიმპატრიულები გახდებიან. გარდა ამისა, სრული აბსურდია ყველა პოპულაციის სახეობად შერაცხვა, რომელიც გეოგრაფიულად და საგარეოდ მხოლოდ გარკვეული დროის განმავლობაში იზოლირებულია (ამ შემთხვევაში დრომოფილას ყველა ლაბორატორიული პოპულაცია სახეობა იქნება).

ხშირად კოლონიზაციის ან არეალის გაფართოების გამო ადრე განცალკევებული პოპულაციები ერთმანეთთან შეხებაში შედიან. აქედან გამომდინარე, პოპულაციის ევოლუციური მომავალი დამოკიდებული ხდება იმაზე, განვითარდა თუ არა მათში რეპროდუქციული იზოლაცია. ადამიანებს ახალი სახეობები ახალ ტერიტორიებზე მიზანმიმართულად ან შემთხვევით შეჰყავთ. ზოგიერთი ასეთი სახეობა ადგილობრივ პოპულაციებთან ჯვარდება (Abbot 1992), ხოლო ადგილობრივი პოპულაციების გავრცელების არეალი ათწლეულების განმავლობაში ფართოვდება. პლეისტოცენის პერიოდის გამყინვარებების შემდეგ მრავალი სახეობის გავრცელების არეალი გაფართოვდა, ისინი ერთმანეთს შეხვდნენ და დღესდღეობით ჯვარდებიან კიდევ. კლიმატის მომავალი ცვლილება დღესდღეობით განცალკევებულ პოპულაციებზე ასეთივე გავლენას მოახდენს.

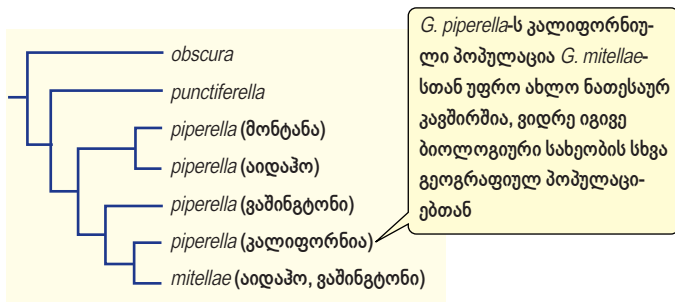
მეცნიერებს ალოპატრიული პოპულაციების რეპროდუქციული იზოლაციის ექსპერიმენტულად შემოწმება შეუძლიათ. ასეთი ექსპერიმენტები *Drosophila*-ზე და ბევრ სხვა ორგანიზმზე, ლაბორატორიაში თუ ბაღში მათი ერთად თავმოყრის შედეგად, ჩატარდა კიდევ. მრავალ ორგანიზმზე ასეთი ტესტის ჩატარება შეუძლებელია (თუმცა ასეთი კვლევების ჩატარების შეუძლებლობა არ უარყოფს რეპროდუქციული იზოლაციის კონცეფციას). ამიტომ ალოპატრიული პოპულაციების კლასიფიკაცია (დარქმევა) ხშირად პირობითია. ალოპატრიული პოპულაციების სახეობად კლასიფიცირება მაშინ ხდება, თუ განსხვავება მათ ფენოტიპში ან დნმ-ის თანმიმდევრობებში ისეთივე დონისაა, როგორც არის იგივე ჯგუფის სიმპატრიულ სახეობებში.

**როდის ხდება კონფლიქტი სახეობის ცნებას (კონცეფციას) შორის**

BSC-ს და PSC-ს მომხრეები პოპულაციების განსხვავებულ კლასიფიკაციას ყველაზე ხშირად ორ შემთხვევაში ახდენენ. პირველი, ალოპატრიული პოპულაციები, რომელთა გარჩევა ფიქსირებული თვისებების მეშვეობით არის შესაძლებელი, PSC-ს თანახმად სახეობები არიან, ხოლო თუ დიაგნოსტიკური განსხვავებები ნაკლებად შესამჩნევია, მაშინ BSC-ს მომხრეები პოპულაციებს ერთი სახეობის გეოგრაფიულ ვარიანტებად თვლიან.

ფართოდ გავრცელებული სახეობის ადგილობრივი პოპულაცია ზოგჯერ სხვა პოპულაციებისგან რეპროდუქციულად იზოლირებული ხდება, ხოლო სხვა პოპულაციები რეპროდუქციულ შეთავსებულობას ინარჩუნ-





**სურ. 15.4.** *Greya* გვარის (პეპელა) ზოგიერთი სახეობის და პოპულაციის ფილოგენეზი მიტოქონდრიული დნმ-ის თანმიმდევრობის მონაცემებს ეფუძნება. ასეთი სტრუქტურა მოსალოდნელია, როდესაც წინაპარი *G. piperella*-ს ადგილობრივი პოპულაცია რეპროდუქციულად იზოლირებული ხდება და ცალკე ბიოლოგიურ სახეობად *G. mitellae* ყალიბდება. ბიოლოგიური სახეობის ცნების თანახმად, *G. mitellae* და *G. piperella* ცალკე სახეობებია და ერთი მათგანი (*G. piperella*) პარაფილეტურია. სახეობის ფილოგენეტიკური ცნების თანახმად, თუ *G. mitellae* სახეობად არის აღიარებული, მაშინ *G. piperella*-ს სხვადასხვა პოპულაციებიც სახეობებად უნდა ჩავთვალოთ (After Harrison 1998.)

ბენ. ფილოგენეტიკურმა კვლევამ კი შეიძლება აჩვენოს, რომ „ახალი“ სახეობა „ძველი“ სახეობის ზოგიერთ პოპულაციასთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე „ძველი“ პოპულაციები ერთმანეთთან. BSC მიხედვით ამ შემთხვევაში ორი სახეობა მართლაც არსებობს, რომელთაგან ერთი პარაფილეტურია (სურ. 15.4) (მე-3 თავიდან გამომდინარე, პარაფილეტურ ტაქსონს ამ ტაქსონის წევრების საერთო წინაპრის ერთი ან რამდენიმე შთამომავალი აკლია და ამიტომ პარაფილეტური ტაქსონი კლასიფიკაციის კლადისტიკურ ფილოსოფიაში მიუღებელია). PSC-ს მიხედვით პარაფილეტური ჯგუფის სხვადასხვა, ერთმანეთისგან განსხვავებული პოპულაციები სახეობებად შეგვიძლია ჩავთვალოთ.

### ბენეზის მიმოცვლის დაბრკოლებები

ბიოლოგიურ სახეობებს შორის გენების მიმოცვლას ბიოლოგიური სხვაობა ხელს ნაწილობრივ ან სრულად უშლის. ასეთ სხვაობას ხშირად იზოლაციური მექანიზმები ეწოდება, ხოლო ჩვენ **იზოლაციურ დაბრკოლებებს (ბარიერებს)** ანუ გენების მიმოცვლის ბარიერებს ვუწოდებთ. BSC-ს თანახმად, *სახეობების წარმოქმნა, ანუ საერთო წინაპარი სახეობისგან ორი სახეობის წარმოშობა, გენების მიმოცვლის ბიოლოგიური დაბრკოლებების ევოლუციისგან შედეგაა*. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, მხოლოდ ფიზიკური იზოლაცია პოპულაციებს განსხვავებულ სახეობებად არ აქცევს, თუმცა ტოპოგრაფიული ან სხვა სახის დაბრკოლებებით გამოწვეული იზოლაცია სახეობების ჩამოყალიბების ინსტრუმენტია.

BSC მიიჩნევს, რომ ჰიბრიდების უნაყოფობის სახეობის კრიტერიუმია. ეს არასწორია. არსებობს ომილაციური ბარიერების მრავალი ვარიანტი (ცხრილი 15.2). ყველაზე არსებითად პრეზიგოტური და პოსტზიგოტური ბარიერები განსხვავდება. პრეზიგოტური ბარიერების უმეტესობა დანაყოფობამდე ვლინდება, ხოლო ზოგიერთი სახეობის იზოლირება დანაყოფობის შემდგომში, პრეზიგოტური ბარიერებით ხდება. ნებისმიერი ბარიერი არასრული შეიძლება იყოს. მაგალითად, სახეობათაშორის შეჯვარება მოგჭერ მიმდინარეობს დაბალი ტემპით ან ჰიბრიდულ შთამომავლობას შემცირებული ნაყოფიერება ახასიათებს (ნაწილობრივი სტერილურობა).

### შეჯვარებამდე არსებული ბარიერები

**შეჯვარებამდე არსებული ბარიერები** სხვა სახეობის წევრებისთვის გამეტების გადაცემას ხელს უშლის (ან ამცირებს ამის ალბათობას).

**ეკოლოგიური იზოლაცია.** ბევრი სახეობა წლის სხვადასხვა დროს მრავლდება (სემონური იზოლაცია). მაგალითად, მინდვრის ჭრიჭინას, ახლო ნათესაური კავშირის მქონე, ორი სახეობა (*Gryllus pennsylvanicus* და *G. villetis*) აშშ-ს ჩრდილო-აღმოსავლეთით გვხვდება და გამრავლების ასაკს შესაბამისად — შემოდგომაზე და გაზაფხულზე აღწევს (Harrison 1979). ზოგიერთი სახეობა საცხოვრებელი არეალით (ჰაბიტატით) არის იზოლირებული და ამიტომ პოტენციური მეწყვილეები ერთმანეთს იშვიათად ხვდებიან. მაგალითად, ბალახით მკვებავი ჭიამაია ხოჭოს ორი იაპონური სახეობა (*Henosepilachna nipponica* და *H. yasutomii*) შესაბამისად ნარშავით (*Cirsium*) და მცენარე (*Caulophyllum*)-ით იკვებება. თითოეული სახეობა მხოლოდ თავის მასპინძელ მცენარეზე მრავლდება. ასეთი ეკოლოგიური სეგრეგაცია გენების გაცვლის ერთადერთი დაბრკოლებაა (Katakura and Hosogai 1994). ჰაბიტატის დარღვევა მოგჭერ ეკოლოგიურ იზოლაციას სპობს. ამ შემთხვევის მაგალითია *Iris fulva* და *I. hexagona* (ველური ირისები), რომლებიც ლუიზიანაში ერთმანეთს ეჯვარებიან, ვინაიდან მათი გავრცელების არეალები შესაბამისად მდინარის განშტოებები და ჭაობები განადგურდნენ (Nason et al. 1992).

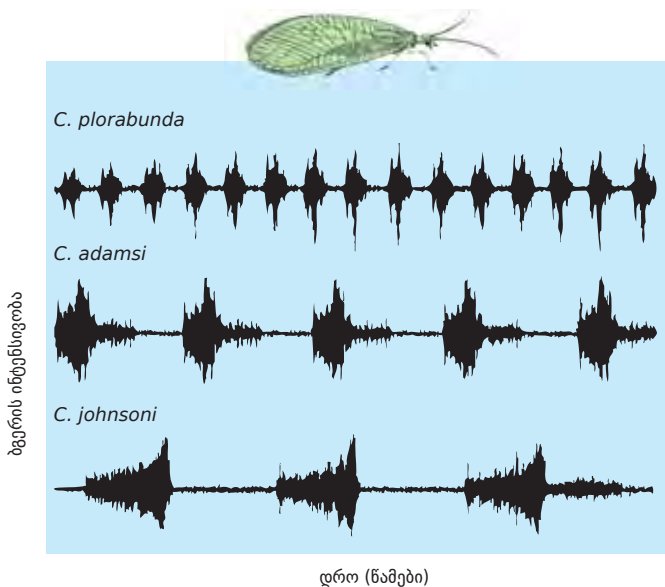
**ქცევითი იზოლაცია.** ცხოველებში ქცევითი იზოლაცია (იგივე სქესობრივი იზოლაცია ან ეთოლოგიური იზოლაცია) სიმპატრიულ სახეობებს შორის გენების მიმოცვლის მნიშვნელოვანი დაბრკოლებაა. ასეთი სახე-

**ცხრილი 15.2. საიზოლაციო ბარიერების კლასიფიკაცია**

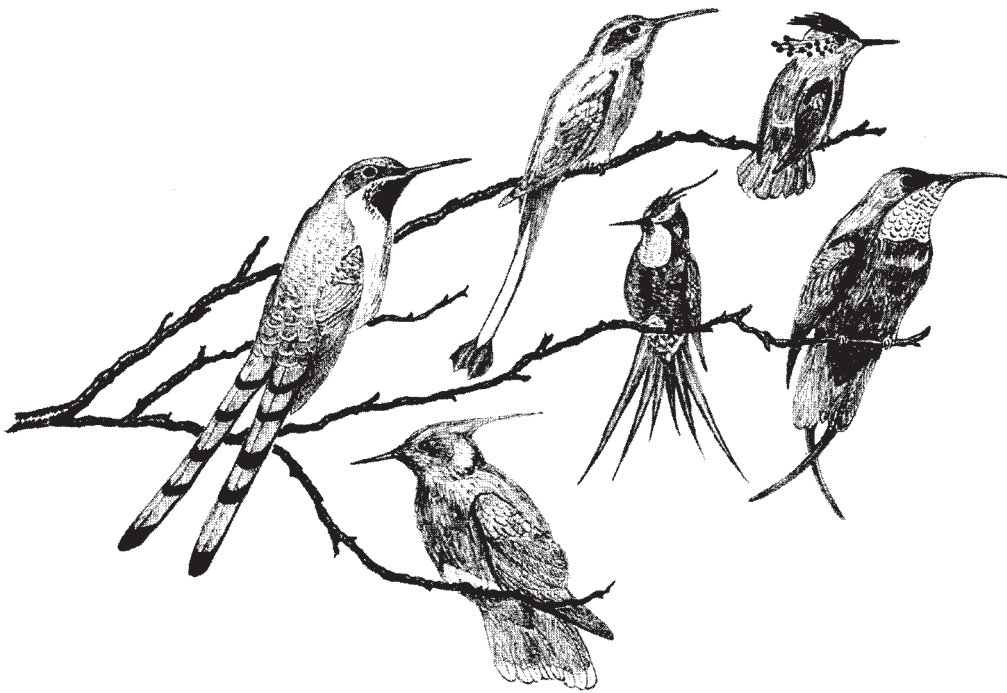
- I. დაწყვილებაზე არსებული ბარიერები. თვისებები, რომლებიც სხვა სახეობის წევრებისთვის გამეტების გადაცემაზე ხელს უშლიან
  - ა. ეკოლოგიური იზოლაცია: პოტენციური მენჯილეები (სიმპატრიულობის მიუხედავად) არ წყვილდებიან
    1. იზოლაცია დროით (პოპულაციები სხვადასხვა სეზონში ან დღის სხვადასხვა მონაკვეთში მრავლდებიან)
    2. ჰაბიტატების იზოლაცია (პოპულაციები ფართე არეალის სხვადასხვა ჰაბიტატებს ანიჭებენ უპირატესობას და იქ ჯვარდებიან, ამიტომ მათ შორის სივრცითი იზოლაცია არსებობს)
  - ბ. პოტენციური მენჯილეები ხვდებიან, მაგრამ არ წყვილდებიან
    1. ქცევითი (სქესობრივი ან ეთოლოგიური) იზოლაცია (ცხოველებში ეს განსხვავებები პოპულაციების წევრების დაწყვილებას ხელს უშლის)
    2. დამმტვრავით იზოლაცია (მცენარეების პოპულაციებში მტერის გადატანა ცხოველების სხვადასხვა სახეობების ან ერთი დამმტვრავი ორგანიზმის სხეულის სხვადასხვა ნაწილებზე ხდება. ამ მოვლენას ეკოლოგიური იზოლაცია შეეკიდება ვუნდოთ)
- II. დაწყვილების შემდგომი, პრეზიგოტური დაბრკოლებები: დაწყვილება ან გამეტების გადაცემა ხდება, მაგრამ ზიგოტა არ წარმოიქმნება.
  - ა. მექანიკური იზოლაცია (კოპულაცია ხდება, მაგრამ მამრის გამეტების გადატანა არ მიმდინარეობს, ვინაიდან რეპროდუქციული სტრუქტურები მექანიკურად არ ერგება ერთმანეთს)
  - ბ. კოპულაციური ქცევით გამონჯველი იზოლაცია (კოპულაციის დროს განაყოფიერება არ ხდება, სახეობის არასწორი ქცევის გამო, ან გენიტალის არასწორი ფუნქციონირების გამო)
  - გ. გამეტური იზოლაცია [[გამეტების სწორედ გადაცემა ან განაყოფიერება არ ხდება, რაც შინაგანი შეუთავსებლობით ან სახეობის შიდა და სახეობათა შორის გამეტების კონკურენციით არის გამოწვეული (იმავე სახეობის სპერმის შემთხვევაში ან მტერის მილის შემთხვევაში)]
- III. პოსტზიგოტური დაბრკოლებები: ჰიბრიდული ზიგოტები იქმნება, მაგრამ მათი სიცოცხლისუნარიანობა მცირეა
  - ა. გარეგნული (ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა გარემოზე დამოკიდებული)
    1. ეკოლოგიური სიცოცხლისუნარიანობა (ჰიბრიდებს ეკოლოგიური ნიშა არ გააჩნიათ, სადაც ისინი მშობელ სახეობებთან თანაბრ კონკურენციაში იქნებიან)
    2. ქცევითი უნაყოფობა (ჰიბრიდები მენჯილეების პოვნაში, მშობელ სახეობებთან შედარებით, ნაკლებად წარმატებულები არიან)
  - ბ. შინაგანი (ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა მცირეა, მაგრამ ძირითადად ეს არ არის გამოწვეული გარემოს პირობებით)
    1. ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა (განვითარების პრობლემები სიცოცხლისუნარიანობის შემცირებას იწვევს)
    2. ჰიბრიდის უნაყოფობა (ეს მოვლენა, ჩვეულებრივ, სიცოცხლისუნარიანი გამეტების წარმოქმნის შემცირებული უნარით არის გამოწვეული. ასევე შესაძლებელია „ქცევითი უნაყოფობა“, ჩვეულებრივი საარმოყო ქცევის გამოვლინების ნევროლოგიური უნარობა.

**სურ. 15.5.** (*Chrysoperla*) გვარიე მწერის სამი მორფოლოგიურად განურჩეველი სახეობის სიმღერის ოსცილოგრამა. თითოეულ ოსცილოგრამაზე გამოსახულია ამპლიტუდის დამოკიდებულება დროზე. ორი სახეობის *C. adamsi*-ის და *C. johnsoni*-ის განცალკევება და დასათაურება ახლო წარსულში მოხდა, მას შემდეგ რაც სიმღერების და დნმ-ის სხვაობის კვლევამ დაადასტურა, რომ ისინი ცალკე სახეობები არიან (After Martinez Wells and Henry 1992a).

Source: After Coyne and Orr 2004.



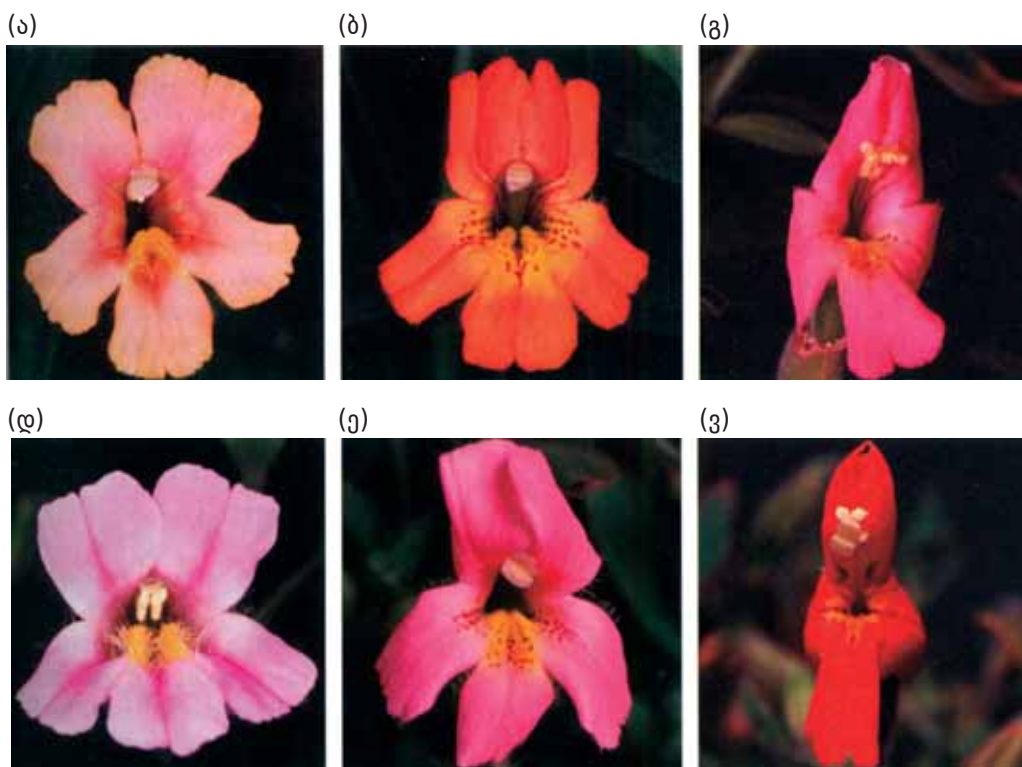
ობები ხშირად ხვდებიან ერთმანეთს, მაგრამ არ ჯვარდებიან. სახეობის მენჯილის ამოცნობის სპეციფიკური სისტემა შედგება სიგნალებისა და რეაქციებისგან პოტენციურ მენჯილეებს შორის (Paterson 1985). როგორც წესი ერთი სქესი (უმეტესად მდედრი), არასწორ სიგნალებზე არ რეაგირებს. მაგალითად, მწვანე ოქროსთვალალების (*Chrysoperla*) სამი მორფოლოგიურად განურჩეველი სახეობის მდედრი და მამრი დუეტს ქმნიან, რომელშიც დაბალი სიხშირის ბგერების სიმღერას ასრულებენ (ბგერას მუცლის ვიბრაციის მეშვეობით გამოცხვენენ), (Martinez Wells and Henry 1992b). დაწყვილება არ ხდება, სანამ მდედრი არ უპასუხებს მამრის დაწყებულ სიმღერას. სამი სახეობის სიმღერა ძალიან განსხვავებულია (სურ. 15.5) და მდედრები საკუთარი სახეობის სიმღერის ჩანაწერებზე უფრო ხშირად რეაგირებენ, ვიდრე სხვა სახეობების სიმღერებზე. უფრო მეტიც, მდედრები ჰიბრიდების შუალედურ სიმღერას საერთოდ არ პასუხობენ. ბგერი ცხოველის სქესობრივი იზოლაცია (მაგალითად, ძუძუმწოვრებში და მწერებში) დაწყვილების ქიმიური სიგნალების (სასქე-



სურ. 15.6. მამრ კოლიბრებში მეორადი სქესობრივი თვისებები, როგორცაა მკვეთრი შეფერილობა, თავის ბუმბულების (ქოჩორის) და კულის ბუმბულების სტრუქტურა, ძალიან მრავალფეროვანია. საარშიყო ქცევისას ეს თვისებები კარგად მჟღავნდება და რეპროდუქციულ იზოლაციას განაპირობებს. სხვადასხვა სახეობის მდედრები გაცილებით უფრო გვანან ერთმანეთს, ვიდრე მამრები (ზემოთ — მარცხნიდან მარჯვნივ: *Sappho sparganura*, *Ocreatus underwoodii*, *Lophornis ornata*, ქვემოთ *Stephanotis ilandi*, *Popelairia popelairii*, *Topaza pella*) (After illustration by A. B. Singer in Skutch 1973.)

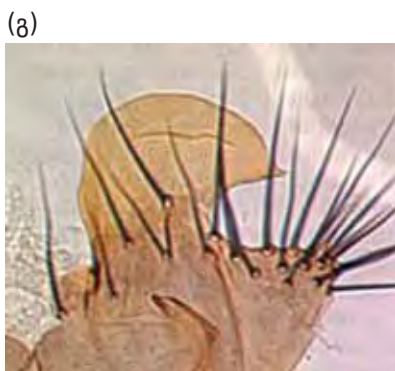
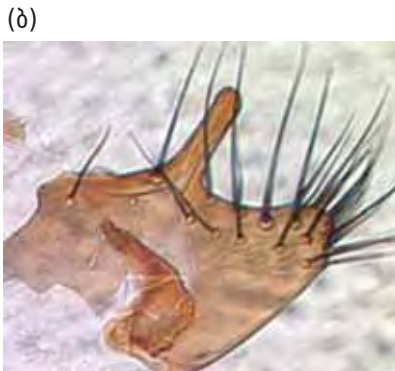
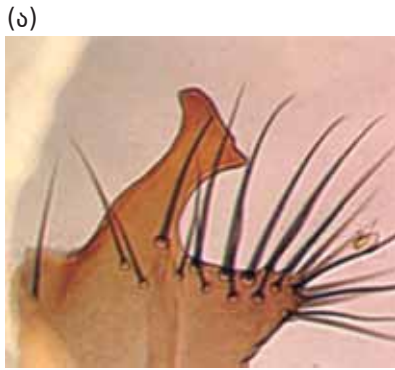
სო ფერომონების) განსხვავებას ეფუძნება. ბევრი სხვა ჯგუფი (მაგალითად, ფრინველები, თევზები, მხტუნავი ობობები) საარშიყო ქცევისას ვიზუალურ სიგნალებს იყენებს, რომლებთაც ხშირად თან ერთვის აკუსტიკური ან ქიმიური სიგნალები (სურ. 15.6). ასეთი სიგნალების განსხვავება ხშირად სქესობრივი იზოლაციის საფუძველია. ბევრი ორგანიზმის საარშიყო სიგნალი იდენტიფიცირებული არ არის, მაგრამ სქესობრივი იზოლაციის გამოშვას სახეობათა შიდა და სახეობათა შორისი დაწყვილების სიხშირის შედარებით შეიძლება (ექსპერიმენტის მსგელობისას).

მცენარეებში ქცევითი იზოლაციის ანალოგიას წარმოადგენს მცენარის სხვადასხვა სახეობების სხვადასხვა დამტვერავი ცხოველების მიერ დამტვერვა. დამტვერავი ცხოველები ყვავილის ფერზე, ფორმაზე ან სურნელზე რეაგირებენ (Grant 1971). მაგალითად, ტუჩა ყვავილი (*Mimulus lewisii*), ისევე, როგორც ამ გვარის



სურ. 15.7. (ა) *Mimulus lewisii*-ს ფართოდ გაშლილი გვირგვინის ფურცლები აქვს, რაც ფუტკრების მიერ დამტვერავ ბევრ მცენარეს ახასიათებს. (ბ) *M. lewisii*-ის და *M. cardinalis*-ის  $F_1$  ჰიბრიდი. (გ) *Mimulus cardinalis*-ს წითელი შეფერილობა და ვიწრო, მილის ფორმის ყვავილი აქვს, რაც ფრინველების მიერ დამტვერავ ბევრ ყვავილს ახასიათებს. (დ-ვ) რამდენიმე  $F_2$  ჰიბრიდი, რომელთა გამოყენებით ბრედლოუმ და შემსკემ ამ ორ სახეობას შორის არსებული განსხვავებების გენეტიკური საფუძველი გააანალიზეს (From Schemske and Bradshaw 1999).





**სურ. 15.8.** *Drosophila*-ს, ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სამი სახეობის მამრის გენიტალიის არხის უკანა ნაწილი. ეს სახეობებია (ა) *D. simulans*, (ბ) *D. sechellia* და (გ) *D. mauritiana*. ეს სახეობები მხოლოდ ამ მორფოლოგიური თვისებით განსხვავდებიან. გენიტალიების განსხვავება სახეობების რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს მაშინაც, თუ მათი კოპულაცია ხდება (Photos courtesy of J. R. True).

წვერების უმეტესობა, ფუტკრებით იმტვერება. მას აქვს ვარდისფერი ყვავილები განიერი გვირგვინის ფურცლებით და ყვითელი "—“ რიგით, რისი მემკვიდრეობითაც ფუტკარი ნექტარს აგნებს. მის ახლო ნათესავ *M. Cardinalis*-ს ვინრო, წითელი, მილის ფორმის ყვავილი აქვს და კოლიბრების მიერ იმტვერება (Schemske and Bradshaw 1999; სურ. 15.7). ზოგიერთი მცენარე მტვერს დამტვერავი ობიექტის სხეულის სხვადასხვა ნაწილზე განალაგებს და ამით განსხვავდება. მაგალითად, შვედური ორქიდეები *Platanthera bifolia* და *P. chlorantha* მტვერის გუნდებს დამტვერავის სხეულის სხვადასხვა ადგილას ათავსებენ: *P. bifolia*-ის მტვერის გუნდს ლამის პეპლების ხორთუმს ეკრება, ხოლო *P. chlorantha*-ის მტვერის გუნდა ლამის პეპლების თვალებს ენებება. ამ მცენარეების ყვავილების ფორმა და სურნელი აგრეთვე განსხვავებულია და ამიტომ ლამის პეპლების სხვადასხვა სახეობებს იზიდავს (Nilsson 1983).

**დაწყვილავის უმეღოში, პრაქიზომოტური პარიერები**

დაწყვილების წინ არსებული დაბრკოლებების და პოსტმიოტური დაბრკოლებების ზღვარზე არიან თვისებები, რომლებიც წარმატებული დაწყვილების შემთხვევაშიც კი, ჰიბრიდული მიგოტების წარმოქმნას ხელს უშლიან. მწვერების მრავალ ჯგუფში და ზოგიერთ სხვა ტაქსონებში ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების გენიტალიები მორფოლოგიურად განსხვავდებიან. დიდი ხნის წინათ მიღებული იყო, რომ თითოეული სახეობის მამრის გენიტალია სპეციალური „გასაღები“, რომელიც იგივე სახეობის მდედრის „ბოქლომს“ აღებს. ამ ჰიპოთეზას მხოლოდ რამდენიმე კვლევა ადასტურებს, თუმცა მდედრები ხშირად წყვეტენ დაწყვილებას და სპერმის გადაცემას ხელს უშლიან, როდესაც მამრის გენიტალია მათ შერყევს სტიმულირებას არ ახდენს (Eberhard 1996; სურ. 15.8).

სპერმის გადაცემა არ არის იმის გარანტია, რომ მდედრის კვერცხურადი აუცილებლად განაყოფიერდება. ზოგიერთ მწვერში, მაგალითად მინის ჭრიჭინაში (*Nemobius*), ჰეტეროსპეციფიური მამრის სპერმით განაყოფიერება ხდება მაშინ, როდესაც მდედრი მხოლოდ ამ ტიპის მამრებთან წყვილდება, ხოლო თუ მდედრი თავისი სახეობის სხვა მამრებთანაც წყვილდება, მაშინ განაყოფიერება მხოლოდ მისივე სახეობის სპერმას შეუძლია. ამ მოვლენას იგივე სახეობის სპერმის უპირატესობა ეწოდება (Howard 1999). მსგავსი მოვლენა ზოგიერთ მცენარეშიც შეინიშნება. სხვა სახეობის მტვერი იგივე სახეობის მტვერთან კონკურენციას აგებს, ვინაიდან უარესად შეუძლია ბუტკოს მიღში ჩაზრდა და კვერცხურადამდე მიღწევა.

გამეტური იზოლაცია ხდება, როდესაც სხვადასხვა სახეობის გამეტები გაერთიანებას ვერ ახერხებს. ეს დაბრკოლება ზღვის უხერხემლოების გარეგანი განაყოფიერების მქონე სახეობებში ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან ისინი კვერცხურადებს და სპერმას წყალში უშვებენ. კვერცხურადის ზედაპირის ცილები განსაზღვრავს, შეუძლია თუ არა სპერმას ზედაპირთან შენეება და კვერცხში შეღწევა, ამიტომ განსხვავება ამ ცილებში გამეტურ იზოლაციას იწვევს (Palumbi 1998). ჰალიოტისების (დიდი მუცელფეხიანების) სახეობებში სპერმის ცილა ლიზინი მხოლოდ იგივე სახეობის კვერცხურადის ყვითრის გარსს შლის, რის შედეგად სპერმას შეუძლია კვერცხურადში შეღწევა. სხვადასხვა სახეობის კვერცხურადის და სპერმის შერწყმის შეუძლებლობა დაკავშირებულია ჰალიოტისების სხვადასხვა სახეობებში დივერგენციის მაღალ სირქარესთან, რომელიც დამახასიათებელია როგორც ლიზინის ცილის ამინომჟავური თანმიმდევრობისთვის, ასევე ყვითრის გარსის ცილების ამინომჟავური თანმიმდევრობისთვის (Galindo et al. 2003; იხ. მე-19 თავი).

**პოსტმიოტური პარიერები**

**პოსტმიოტური დაბრკოლებები (ბარიერები)** ჰიბრიდი მიგოტების სიცოცხლისუნარიანობას ან რეპროდუქციას ამცირებს და მშობელ პოპულაციებთან უკუშეჯავრებას ხელს უშლის. უკუშეჯავრების შემთხვევაში მოხდებოდა ჰიბრიდების გენების მშობლიურ პოპულაციაში შეღწევა. ასეთი დაბრკოლებები შეიძლება იყოს „გარეგანი“ ან „შინაგანი“, ეს დამოკიდებულია იმაზე, დაკავშირებულია თუ არა მათი მოქმედება გარემოს პირობებთან.

**ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა.** სახეობების ჰიბრიდები ხშირად (მაგრამ არა ყოველთვის) ნაკლებად სიცოცხლისუნარიანები არიან. სიკვდილიანობა უმეტესად შინაგანი მიზეზებით არის განპირობებული და სწორი განვითარების შეფერხების გამო, ჯერ კიდევ ემბრიონულ სტადიებზე ხდება. განვითარების არასწორ მიმდინარეობაზე, რაც ჰიბრიდების სიკვდილიანობას იწვევს, ბევრი არაფერია ცნობილი. განსაკუთრებით მცენარეებში, ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა უმეტესად გარეგანი მიზეზებით არის განპირობებული. ჰიბრიდები შუალედურ ან შეცვლილ საცხოვრებელ არეალებში უკეთესად ახერხებენ გადარჩენას, ვიდრე მშობელი სახეობების არეალებში (Andreson 1949; Cruzan and Arnold 1993).

**ჰიბრიდის უნაყოფობა.** ბევრი ჰიბრიდის შემცირებული ნაყოფიერება წარმოადგენს შინაგან ბარიერის, რომელიც შეიძლება გამონკვეული იყოს ორი მშობლიდან მიღებული გენების სხვაობით, ან ქრომოსომების სტრუქტურული სხვაობით, რომელიც მეიოზის მსვლელობისას ზოგიერთი ანეუპლოიდური გამეტების სეგრეგაციას იწვევს (ანეუპლოიდური, ანუ ქრომოსომების დაუბალანსებელი ნაკრების მქონე გამეტები). ამ ორი მიზეზის გარჩევა საკმაოდ რთულია და არც ის არის ცნობილი, რამდენად ხშირად ამცირებს ნაყოფიერებას

სხვაობა ქრომოსომების სტრუქტურაში (King 1993; Reiseberg 2001).

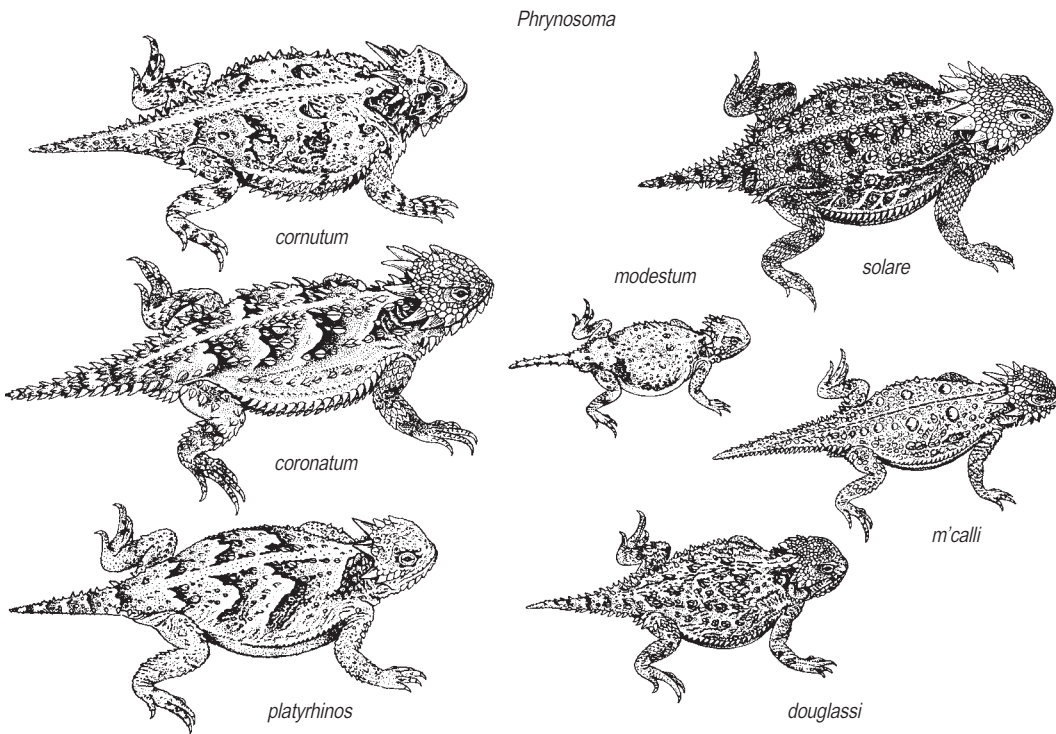
როგორც ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიობა, ასევე უნაყოფობა ხშირად ჰეტეროგამეტურ სქესში გვხვდება (ჰეტეროგამეტურ სქესს, ორი განსხვავებული სასქესო ქრომოსომა ან მხოლოდ ერთი სასქესო ქრომოსომა აქვს. ჰომოგამეტურ სქესს ერთი და იგივე ტიპის ორი სასქესო ქრომოსომა აქვს. ძუძუმწოვრებში და მწერების უმეტესობაში მამრები ჰეტეროგამეტურები არიან, ხოლო ფრინველებში და პეპლებში მდედრები არიან ჰეტეროგამეტურნი). ამ განზოგადებას **ჰალდინის წესი** ეწოდება და სახეობების წარმოქმნასთან დაკავშირებული ერთ-ერთი ყველაზე თანმიმდევრული განზოგადებაა (Coyne and Orr 1989b).

უნაყოფობა და სიცოცხლისუნარიობა არა მხოლოდ F<sub>1</sub> ჰიბრიდებში, არამედ F<sub>2</sub> ჰიბრიდებში და უკუშეჯავრების შედეგად მიღებულ შთამომავლობაშიც ვლინდება. ეს მოვლენა შემჩნეულია სხვადასხვა სახეობების და იგივე სახეობის სხვადასხვა გეოგრაფიული არეალის მქონე პოპულაციების შეჯავრებისას, ამ შემთხვევაში მას მიაწერენ წარმატების **სრულ დაცემას F<sub>2</sub>თანაბაში**. მაგალითად, კალიფორნიული და იტური *Drosophila pseudoobscura*-ს შეჯავრების შედეგად მიღებული F<sub>2</sub> ნაშთების სიცოცხლისუნარიანობა უფრო მცირეა, ვიდრე „სუფთა“ პოპულაციებში. ეს დაკვირვება აიხსნება იმით, რომ რეკომბინაციის შედეგად F<sub>1</sub>-ში წარმოიქმნება ალელების სხვადასხვა კომბინაციები, რომლებიც „არაჰარმონიულები“ არიან. საპირისპიროდ, ერთი და იგივე პოპულაციის ფარგლებში სხვადასხვა ლოკუსებზე მდებარე ალელების გადარჩევა ისე ხდებოდა, რომ ისინი ჰარმონიულ კომბინაციებს ქმნიან. ასეთ ალელებს კოადაპტირებული ეწოდება, ხოლო პოპულაციებზე ამბობენ, რომ მათ **კოადაპტირებული გენოფონდი** აქვთ (Dobzhansky 1955).

**როგორ ხდება სახეობების დიავნოსტიკა (დადგენა)**

ბიოლოგიური სახეობები განისაზღვრება, როგორც რეპროდუქციულად იზოლირებული პოპულაციები, მაგრამ სახეობის დიავნოსტიკა ანუ მათი ერთმანეთისგან გარჩევა იშვიათად ხდება შეჯავრების, ან ნაყოფიერი შთამომავლობის დატოვების უნარის შემონახვით. სახეობის დასადგენად, ჩვეულებრივ, მორფოლოგიური და სხვა ფენოტიპური თვისებები გამოიყენება (სურ. 15.9), თუმცა სახეობები არ განისაზღვრებიან ფენოტიპური სხვაობის ხარისხით. მორფოლოგიური და სხვა ფენოტიპური თვისებები (კარგად ინტერპრეტირებული) სიმპატრიული პოპულაციების რეპროდუქციული იზოლაციის ან ამ პოპულაციების საზოგადოების *მარკერები* არიან. თუ სიმპატრიული ორგანიზმების ნაკრები ორი ან მეტი თვისებით განსხვავებულ ორ ჯგუფში მოხვდება, მაშინ ის დიდი ალბათობით ორ სხვადასხვა სახეობას წარმოადგენს.

როგორ მიუთითებს ასეთი ფენოტიპური განსხვავებები ბარიერზე, რომელიც ხელს უშლის გენების გაცვლას? პოპულაციების ელემენტარული გენეტიკიდან (იხ. მე-9 თავი) ჩვენ ვიცით, რომ, ლოკუსი ერთ პოპულაციაში, სადაც დაწყვილება შემთხვევითია, ჰარდი-ვაინბერგის გენოტიპის სისხირეს უნდა შეესაბამებოდეს. გარდა ამისა, ორი ან მეტი ლოკუსი წონასწორული კავშირში უნდა იყოს, სანამ არსებობს ძალიან ძლიერი



**სურ. 15.9.** სხვადასხვა მორფოლოგიური თვისებების მქონე სახეობების მაგალითი. ჩრდილოეთი ამერიკის დასავლეთში მცხოვრები რქიანი ხელიკის (*Phrynosoma*) შვიდი სახეობა რქების და ქერცლის რაოდენობით, ზომით და განლაგებით, ასევე სხეულის ზომით, შეფერილობით და პაბიკატით განსხვავდება ერთმანეთისგან (From Stebbins 1954)

## ჩანართი 15B. ახალი სახეობის აღმოჩენა

ფოთლის ხოჭოს *Opharella* გვარის სახეობები მცენარის ერთი სახეობით, ან რამდენიმე, ნათესაური კავშირის მქონე მცენარით იკვებებიან. მაგალითად, *O. notulata* აშშ-ს აღმოსავლეთ სანაპიროზე გავრცელებული *Iva* მცენარის მხოლოდ ორ სახეობაზე გვხვდება. ხოჭოს ეს სახეობა *Opharella*-ს სხვა სახეობებისგან განირჩევა ფრთებზე მუქი ზოლების რაოდენობით და განლაგებით.

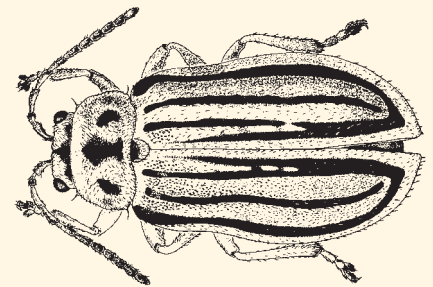
ფლორიდაში გავრცელებული ზოგიერთი ხოჭო *O. notulata*-ს გვაგონებს, თუმცა მხოლოდ აბზინდისფოთლიან ამბროზია *Ambrosia artemisiifolia*-ზე გვხვდება. სხვადასხვა მასპინძელთან კავშირი მიუთითებს, რომ ხოჭოები სხვადასხვა სახეობებია. მე ეს გვარი დანვრითებით გამოვიკვლიე, *Ambrosia*-დან და *Iva*-დან ხოჭოების ნიმუშები მთელს ფლორიდაში შევგროვე და ფერმენტების ელექტროფორეზის საშუალებით გამოვიკვლიე (Futuyma 1991). აღმოჩნდა, რომ *Ambrosia*-დან და *Iva*-დან აღებული ნიმუშების სამ ლოკუსზე ალელების სიხშირეები განსხვავებულია. ეს მართალია იმ ნიმუშების შემთხვევაშიც, რომლებიც ერთი ადგილიდან იყო აღებული. უკიდურეს შემთხვევაში *Ambrosia*-

დან აღებულ ნიმუშში ერთი ალელის აბსოლუტური სიხშირე 0,968 გახლდათ, ხოლო *Iva*-დან აღებულ ნიმუშში ეს ალელი არ გვხვდებოდა და სხვა ალელის სიხშირე 0,989 იყო. არც ერთ ნიმუშს ჰეტერომიგოტური ალელი არ ქონია, რაც ჰიბრიდიზაციის არარსებობაზე მიუთითებს. აქედან გამომდინარე, გენეტიკური მარკერები ორ რეპროდუქციულად იზოლირებულ გენოფონდზე მიუთითებდა.

მოგვიანებითმა დანვრითებითმა Yკვლევამ *Ambrosia*-ზე და *Iva*-ზე მცხოვრებ ხოჭოებს შორის რამდენიმე განსხვავებული მორფოლოგიური თვისებაც გამოავლინა, როგორცაა პირის აპარატის ფორმა და კიდურების სიგრძე. არც ერთი ამ ნიშნით ერთი სახეობის ყველა ინდივიდის გარჩევა მეორე სახეობის ყველა ინდივიდისგან არ შეიძლებოდა. მოგვიანებით დადგინდა, რომ მოზრდილი ხოჭოები და ახლად გამოჩენილი მატლები, არჩევანის შემთხვევაში, ძლიერ უპირატესობას ანიჭებდნენ საკუთარ მასპინძელ მცენარეს (*Ambrosia* ან *Iva*-ს), და ზრდასრული ხოჭოები კი საკუთარი სახეობის წარმომადგენლებთან წყვილდებიან. მდედრი *Ambrosia* ხოჭოები ლაბორატორიულად შეაჯვარეს მამრ *Iva*

ხოჭოებთან. მიიღეს სიცოცხლისუნარიანი კვერცხები, მაგრამ, პირიქით, მდედრი *Iva* ხოჭოების მამრ *Ambrosia* ხოჭოებთან შეჯვარებისას, კვერცხები სიცოცხლიუნარიანი არ აღმოჩნდა. ჰიბრიდი მატლების მხოლოდ მცირე ნაწილმა მიაღწია ზრდასრულ ასაკს და არც ერთ მათგანს სიცოცხლისუნარიანი კვერცხი არ დაუტოვებია. მე მოყვანილი ფაქტების საფუძველზე დავასკვნენი, რომ *Ambrosia*-ზე მცხოვრები ხოჭო, რომელსაც მე ეკოლოგ ლოურენს სლობოდკინის საპატივცემულოდ *Ophraella slobodkini*-ს ვწოდებ, *O. notulata*-ს ტყუპი სახეობაა.

*Ophraella slobodkini*



გადარჩევა ან რეკომბინაციის დამთრეუნველი ფაქტორები. თუ ასეთი ლოკუსი ადიტიურად (შერწყმულად) მემკვიდრეობით თვისებაზე მეტ-ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს, მის ცვალებადობას ერთი პიკი ექნება, ანუ ჩვეულებრივ განაწილებასთან ახლოს იქნება. თუ ლოკუსები სხვადასხვა თვისებებზე აისახება, მაშინ ამ თვისებების ცვალებადობა დიდი ალბათობით არ ინება ძლიერ კორელირებული. პირიქით, თუ ნიმუში ორ ან მეტ რეპროდუქციულად იზოლირებულ პოპულაციას მოიცავს, ალელების სხვადასხვა სიხშირეებით, მაშინ ერთი ლოკუსი ავლენს ჰეტერომიგოტების დეფიციტს, რაც შეესაბამება ჰარდი-ვაინბერგის მოლოდინს; ამ შემთხვევაში პოლიგენური თვისების ცვალებადობა ბიომოდალური იქნება; და სხვადასხვა, გენეტიკურად დამოუკიდებელი თვისებების ცვალებადობა ძლიერ კორელირებული იქნება (იხ. ჩანართი B). მოყვანილი წესების საფუძველზე ორი ან მეტი ლოკუსის მოლეკულური მარკერები რეპროდუქციულ იზოლაციას უფრო ნათლად ასახავს, ვიდრე ფენოტიპური თვისებები.

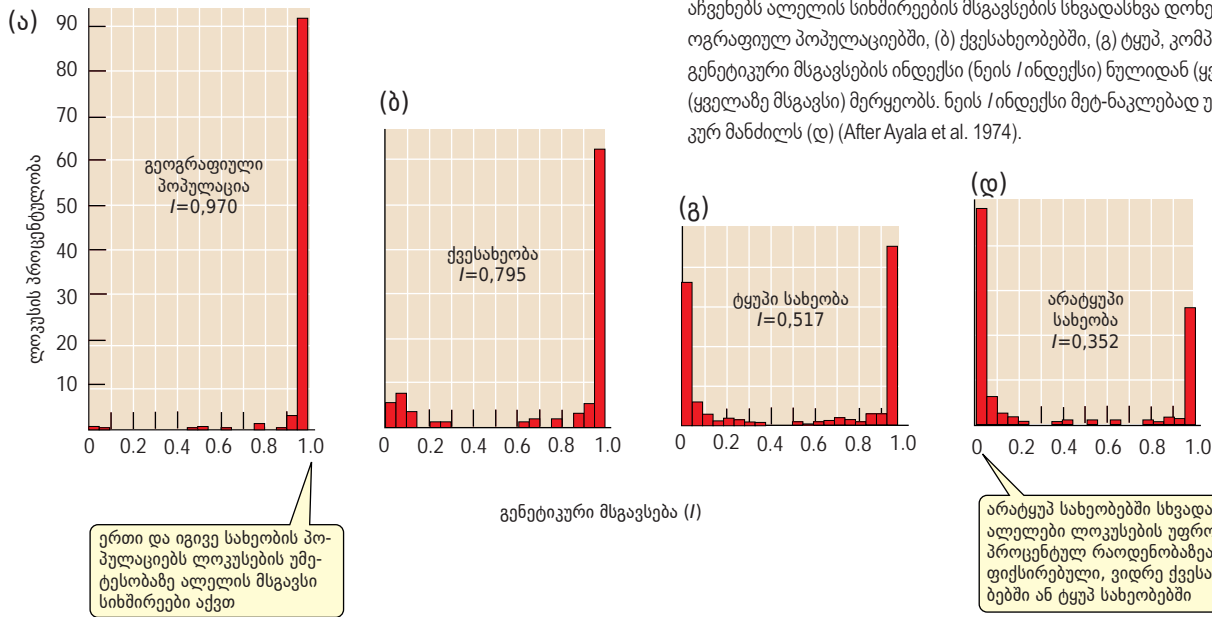
## განსხვავებული სახეობებს შორის

სახეობებს შორის ზოგიერთი განსხვავება რეპროდუქციულ იზოლაციას განაპირობებს. სხვები ეკოლოგიურ ფაქტორებთან დაკავშირებული ადაპტაციური განსხვავებებია, როგორცაა ტემპერატურისადმი ტოლერანტობა და ჰაბიტატის გამოყენება. სხვა განსხვავებები მუტაციის და გენების დრეიფის შედეგად მიღებული ნეიტრალური განსხვავებებია. სხვაობა ნებისმიერი თვისების მიხედვით შეიძლება განვითარდეს გეოგრაფიულად განცალკევებულ პოპულაციებში, სანამ ისინი განსხვავებული სახეობები გახდებიან, ასევე სახეობის წარმოქმნის განმავლობაში და რეპროდუქციული ბარიერების გაჩენის შემდეგაც.

სახეობების ეტაპობრივ დივერგენციას მრავალი კვლევა ადასტურებს. მაგალითად, ალოზიმური განსხვავება *Drosophila willistoni*-ის ჯგუფში მეტია ქვესახეობებს შორის, ვიდრე იგივე ქვესახეობების გეოგრაფიულ პოპულაციებს შორის, და კიდევ უფრო დიდია ტყუპ სახეობებს შორის (სურ. 15.10).

პოპულაციებს შორის გენეტიკური მანძილი (D) ალოზიმის ალელის სიხშირეში სხვაობის ხარისხით იზომება და „მოლეკულურ საათად“ შეგვიძლია გამოვიყენოთ, რომლის მეშვეობითაც პოპულაციების ან სახეობების სხვადასხვა წყვილების დივერგენციის მიახლოებითი დროის გამოთვლა არის შესაძლებელი. ჯერი კონინა და ალენ ორმა (1989ა, 1997) ამგვარი ინფორმაციის გამოყენებით რეპროდუქციული იზოლაციის განვითარების

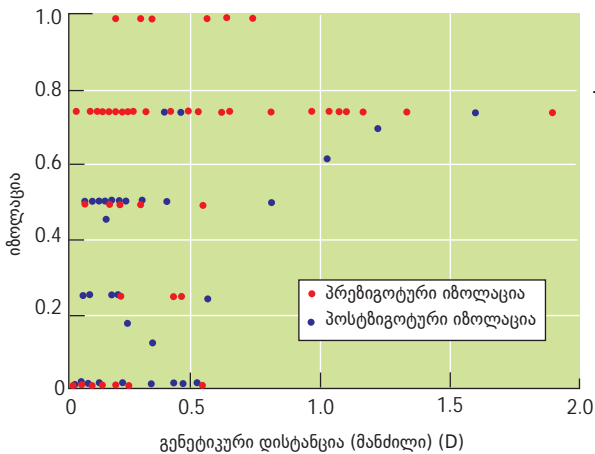




სურ. 15.10. ელექტროფორეზით დადგენილი ლოკუსის პროცენტული რაოდენობა, რომელიც აჩვენებს ალელის სიხშირეების მსგავსების სხვადასხვა დონეებს *Drasophila willistonii*-ის (ა) გეოგრაფიულ პოპულაციებში, (ბ) ქვესახეობებში, (გ) ტყეში, კომპლექსურ და არატყეში სახეობებში. გენეტიკური მსგავსების ინდექსი (ნების / ინდექსი) ნულიდან (ყველაზე ნაკლებად მსგავსი) 1-მდე (ყველაზე მსგავსი) მერყეობს. ნების / ინდექსი მეტ-ნაკლებად უპირისპირდება ნების (D) გენეტიკურ მანძილს (დ) (After Ayala et al. 1974).

დროის გრაფიკი ააგეს. მათ ინფორმაცია რეპროდუქციულ იზოლაციაზე აიღეს 60 წლის განმავლობაში გამოქვეყნებული ანგარიშებიდან, რომლებიც დაინერა *Drasophila*-ს მრავალი პოპულაციის და სახეობის ექსპერიმენტალური კომბინაციების შედეგის შედეგად. ისინი მივიდნენ რამდენიმე მნიშვნელოვან დასკვნამდე.

1. პრეზიგოტური და პოსტზიგოტური იზოლაციის ძალა იზრდება გრადუალურად დროსთან ერთად, რომელიც გადის პოპულაციების განცალკევების შემდეგ (სურ. 15.11). ეს ნიშნავს, რომ სახეობების გაჩენა გრადუალური (ეტაპობრივი) პროცესია.
2. სრული რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბებისთვის საჭირო დრო ცვალებადია, მაგრამ საშუალოდ ასეთი იზოლაცია ყალიბდება, როდესაც D არის დაახლოებით 0,3-0,53, რაც (მოლეკულურ საათზე დაყრდნობით, რომელიც გრადუირებულია *Drasophila*-ს რამდენიმე ნამარხის მიხედვით), დაახლოებით 1,5-3,5 მილიონ წელს შეესაბამება. მიუხედავად ამისა, სრულად განცალკევებული სახეობების დიდი რაოდენობა 1 მილიონ წელზე ნაკლებ დროში ჩამოყალიბდა.
3. ახლად დივერგირებულ პოპულაციებში ან სახეობებში დაწყვილებამდელი იზოლაცია, გენების გაცვლისთვის უფრო ძლიერი დაბრკოლებაა, ვიდრე პოსტზიგოტური იზოლაცია (ჰიბრიდის უნაყოფობა ან არასიცოცხლისუნარიანობა). კონის და ორის მიერ მიღებულ შედეგებში ეს მოვლენა მხოლოდ სიმპატრიული ტაქსონებისთვის დადგინდა. პრეზიგოტური იზოლაცია ტაქსონების სიმპატრიულ წყვილებში უფრო ძლიერია, ვიდრე ალოპატრიულ წყვილებში (სურ. 15.12). ეს ფაქტი გარკვეულ გაუგებრობას აჩენს და გაურკვეველია, სქესობრივი იზოლაცია ჰიბრიდიზაციის საწინააღმდეგოდ ყალიბდება თუ არა.
4. სახეობების წარმოქმნის ადრეულ ეტაპზე ჰიბრიდის უნაყოფობა ან სიცოცხლისუნარიანობა მხოლოდ მამ-



პრეზიგოტური და პოსტზიგოტური იზოლაციის ძალა პოპულაციების განცალკევების შემდეგ გასულ დროსთან ერთად ეტაპობრივად იზრდება და გენეტიკური მანძილის სახით იზომება.

სურ. 15.11. *Drasophila*-ს პოპულაციების და სახეობების წყვილებს შორის პრეზიგოტური ან პოსტზიგოტური რეპროდუქციული იზოლაციის დონის გენეტიკურ მანძილზე (D) დამოკიდებულების ფუნქცია. დივერგენციიდან გასული დრო გენეტიკური მანძილის საშუალებით დგინდება. პრეზიგოტური იზოლაცია სხვადასხვა პოპულაციების ბუმების წარმატებული და წარუმატებელი დაწყვილებების შედარებით იზომება. პოსტზიგოტური იზოლაცია ჰიბრიდი ინდივიდების სიცოცხლისუნარიანობით და ნაყოფიერებით იზომება (After Coyne and Orr 1997.)

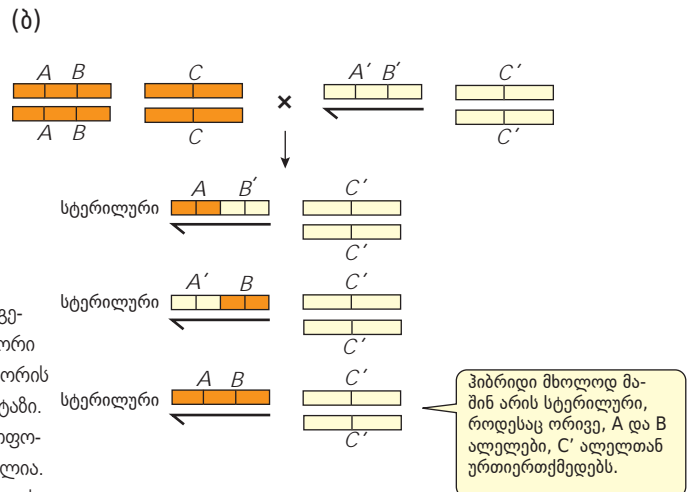
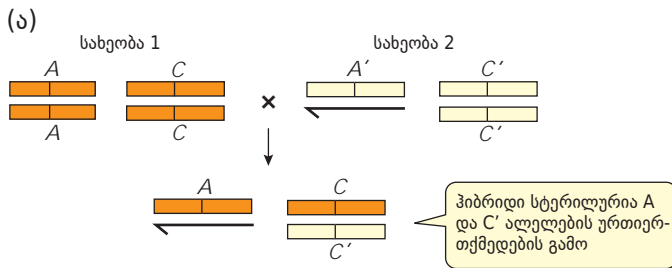
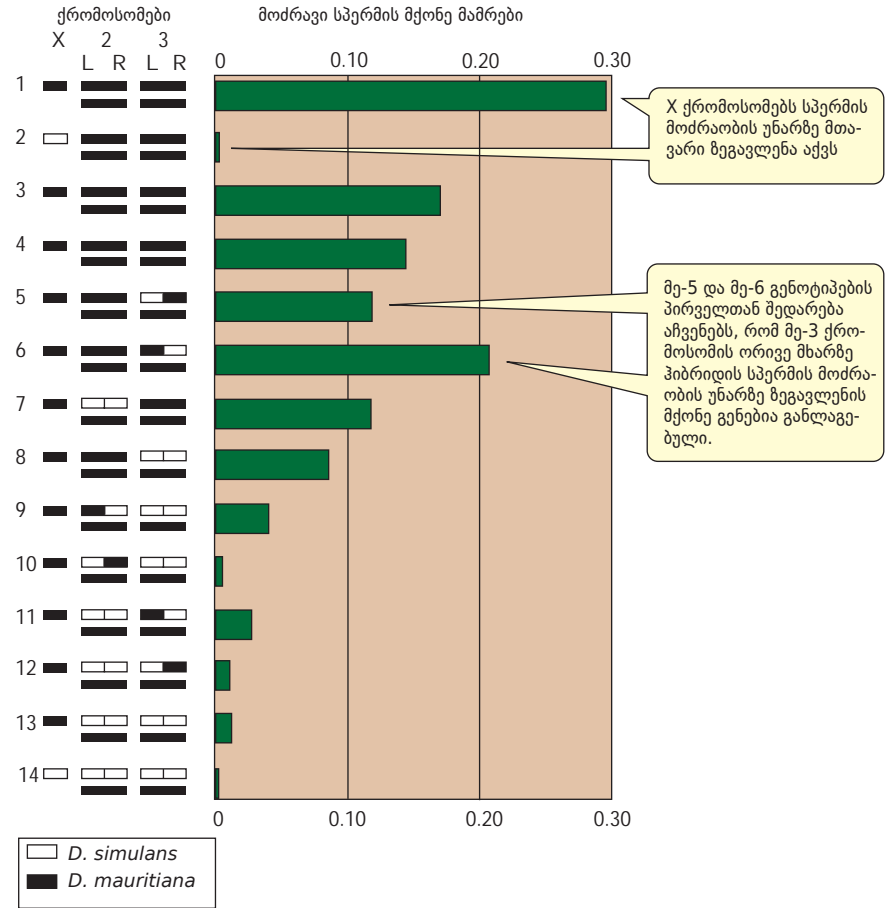


**სურ. 15.13.** მოძრავი სპერმის მქონე მამრების პროპორცია არაჰიბრიდი *Drosophila simulans*-ის პოპულაციაში და უკუშეჯვარების შედეგად მიღებულ *D. simulans*-ის და *D. mauritiana*-ის ჰიბრიდებში, რომლებთანაც ქრომოსომული მხრების სხვადასხვა კომბინაციები გააჩნიათ. ყველა გენოტიპს *D. simulans*-ის Y ქრომოსომა გააჩნია (ნაჩვენები არ არის). ყურადღება მიაქციეთ, რომ *D. mauritiana*-დან მიღებული ყველა ქრომოსომის მხარი სპერმის მოძრაობის უნარს *D. simulans*-ის სტანდარტულ გენოტიპთან (1) შედარებით ამცირებს (After Coyne 1984).

120 განსხვავებული გენი ამ სახეობების ჰიბრიდი მამრის უნაყოფობას იწვევს (Wu and Hollocher 1998). *Drosophila simulans*-ზე და *D. melanogaster*-ზე ჩატარებულმა მსგავსმა კვლევამ გამოავლინა, რომ ჰიბრიდის არასიცოცხლისუნარიანობაში 200 გენი მონაწილეობს (Presgraves 2003).

პოსტმიტოზური იზოლაციისთვის ნაკლები რაოდენობის განსხვავებული გენი საკმარისია. კოლუმბიაში, ბოგოტის მახლობლად მცხოვრები *D. pseudoobscura*-ს ქვესახეობა აშშ-ს ქვესახეობას დაახლოებით 200000 წლის წინ გამოეყო (უფრო გვიან, ვიდრე წარმოიშვა *D. simulans* -ი და მისი ნათესავები). ამ ორი ქვესახეობის მამრი ჰიბრიდები უნაყოფოები არიან და უნაყოფობაში დაახლოებით ხუთი გენის რეგიონია დამნაშავე, რომელთაგან ოთხი აუცილებელია ნებისმიერი უნაყოფობის გამოსაწვევად (Orr and Irving 2001). მაშასადამე, ჰიბრიდის უნაყოფობისთვის მცირე რაოდენობით განსხვავებული გენი საკმარისია.

ჰიბრიდის უნაყოფობაში ან არასიცოცხლისუნარიანობაში დამნაშავე გენები არაჰიბრიდულ ინდივიდებში ასე არ მოქმედებს. აქედან გამომდინარე, გენების ასეთი ზეგავლენა ორი სხვადასხვა სახეობის გენების ურთიერთქმედებით არის განპირობებული. პოსტმიტოზური იზოლაციაში *ეპისტატიური ურთიერთქმედება* დამნაშავე (სურ. 15.14). ვუმ და ჰოლოჩერმა, როგორც უკვე ვთქვით, ერთი სახეობის ქრომოსომის ორი ან მეტი მარკირებული სეგმენტების კომბინაცია სხვა კომბინაციასთან შეაჯვარეს და შედეგად ნაყოფიერება შემცირდა (სურ. 15.14ბ). **რთული ეპისტაზი** შედარებით ძველი მკვლევრე-



**სურ. 15.14.** სახეობების ჰიბრიდებში უნაყოფობის ან სიცოცხლისუნარიანობის გამომწვევი გენების ურთიერთქმედების ორი ტიპი. ჰიბრიდული გენოტიპების თავზე X ქრომოსომა და ორი სახეობის მამრის ერთი აუტოსომა ნაჩვენები. (ა) A და C კომპლემენტალურ ლოკუსებს შორის ურთიერთქმედება უნაყოფობას იწვევს. (ბ) ვუს და სხვების მიერ აღწერილი რთული ეპისტაზი. ერთი სახეობის X ქრომოსომის ორ ლოკუსზე (A და B) მდებარე არც ერთი ალელი უნაყოფობას არ იწვევს, როდესაც სხვა სახეობის აუტოსომასთან ინდივიდუალურად კომბინირებულია. თუმცა სამი გზით განხორციელებული ურთიერთქმედება ერთი სახეობის ალელის წყვილსა (A, B) და სხვა სახეობის აუტოსომურ ალელს (C') შორის უნაყოფობას იწვევს. სურათზე ნაჩვენები სამი ჰიბრიდული გენოტიპი ექსპერიმენტული შეჯვარებების გზით არის წარმოქმნილი.



ბის, მაგალითად ს.კ. პარლანდის (1936) და ერნსტ მაიერის (1963) მოსაზრებებს ადასტურებს. ისინი თვლიან, რომ სახეობები მოიცავენ, კოდაპტირებული გენოფონდების ან გენების სისტემებს, რომლებიც ჰარმონიულად ურთიერთქმედებენ სახეობის შიგნით, ხოლო მათი შერევა არაჰარმონიულ ურთიერთქმედებას იწვევს.

ასეთი ექსპერიმენტები ადასტურებს, რომ ზოგადად X ქრომოსომას ნებისმიერ სხვა აუტოსომამა ძლიერი გავლენა აქვს. X ქრომოსომა იგივე სახეობის აუტოსომებთან კომბინაციაში უნაყოფობას არ იწვევს, ამიტომ ჰიბრიდების უნაყოფობა ერთი სახეობის X-ის და სხვა სახეობის აუტოსომური გენების ეპისტატიური ურთიერთქმედების შედეგია (სურ. 15.14ა). სწორედ ამით არის განპირობებული *Drosophila*-ს მამრ ჰიბრიდებში უნაყოფობის უფრო სწრაფი ევოლუცია, ვიდრე მდედრ ჰიბრიდებში, რაც ჰალდენის წესის კერძო შემთხვევაა. X-თან დაკავშირებული გენები აუტოსომურ გენებზე უფრო სწრაფად განიცდის დივერგენციას, ვინაიდან X-თან დაკავშირებული რეცესიული ალელები ბუნებრივად გადარჩევის უფრო ექვემდებარებიან (ვინაიდან მამრებს მხოლოდ ერთი X აქვთ). გარდა ამისა, მამრის ნაყოფიერებაზე მოქმედი აუტოსომური გენები მდედრის ნაყოფიერებაზე მოქმედებენ უფრო სწრაფად განიცდიან დივერგენციას, რისი მიზეზიც, სავარაუდოდ, სქესობრივი გადარჩევაა.

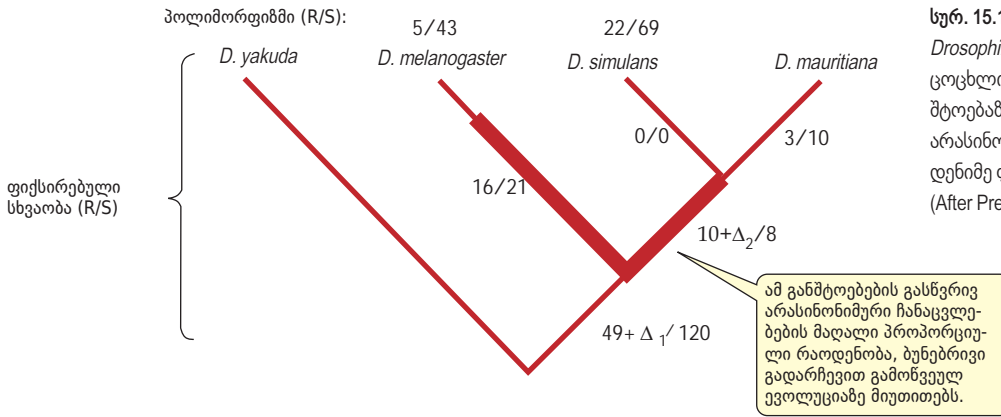
პოსტმიტოზური იზოლაციის ანალოგიურად, დანჯვილებამდელი იზოლაცია ხშირად პოლიგენურ თვისებებს ეფუძნება, თუმცა ზოგჯერ ამ პროცესში მხოლოდ რამდენიმე გენია ჩართული (Ritchie and Phillips 1998). *Drosophila simulans*-ის და *D. mauritiana*-ს სახეობების მამრების გენეტიკის განსხვავებული ფორმა სახეობათაშორის დანჯვილებას ნაადრევად წყვეტს (იხ. სურ. 15.8). ამ განსხვავების მიზეზი სულ მცირე 19 ლოკუსია (Zeng et al. 2000). საპირისპიროდ, ფერომონებზე დაფუძნებული სქესობრივი იზოლაცია ძლიერი ეფექტის მქონე რამდენიმე გენით შეიძლება იყოს განპირობებული. მაგალითად, სიმინდის ფარგანას (*Ostrinia nubilalis*) სახეობაში ორი „ფერომონული რასა“ (ან ტყუპი სახეობა) შედის და ისინი მდედრების მიერ გამოყოფილი სასქესო ფერომონების ორი კომპონენტის (E- და Z-11 ტეტრადეცენილის მყავის) შეფარდებით განსხვავდებიან. განსხვავება ერთ აუტოსომურ გენში, E:Z შეფარდების განსხვავების მთავარი მიზეზია. თითოეული რასის წარმომადგენელ მამრებს მხოლოდ საკუთარი რასის მდედრების მიერ წარმოქმნილი E:Z შეფარდება იმიდავთ, როგორც ველში, ასევე აეროდინამიურ მილში (ექსპერიმენტულ პირობებში). ერთი აუტოსომური გენი, რომელიც მდედრის ფერომონის შეფარდების განმსაზღვრელ გენთან დაკავშირებული არ არის, ფერომონების კომპონენტებზე მამრების ანტენების ფიზიოლოგიურ რეაქციებს აკონტროლებს, მაგრამ მამრების ქცევითი რეაქცია სხვადასხვა E:Z შეფარდებაზე, სქესთან არის დაკავშირებული (Roelofs et al. 1987). ეს და სხვა ამგვარი კვლევები ადასტურებს, რომ მდედრების და მამრების კომუნიკაციის კომპონენტები, რომლებიც სქესობრივ იზოლაციას იწვევენ, როგორც წესი გენეტიკურად დამოუკიდებელი არიან.

$F_2$  შთამომავლობის QTL დიდ კვლევაში, რომელიც ჩატარებული იყო ბრედშოუს და სხვების მიერ (1998) ფუტკრის მიერ დამტვერაჟი ტუნა ყვავილის *Mimulus lewisii*-ის და კოლიბრის მიერ დამტვერაჟი *M. cardinalis*-ის შეჯვარებაზე (იხ. სურ. 15.7), დაადასტურა, რომ სახეობების ყვავილების განმასხვავებელი 12 თვისებიდან, ყოველი თვისება განსხვავდება 1-6 ლოკუსების ფარგლებში. თვისებების უმეტესი რაოდენობისთვის პასუხისმგებელია ერთი ლოკუსი, ის განაპირობებს სახეობებს შორის განსხვავების სულ მცირე 25%-ს. შემსკვე და ბრედშოუმ შემდეგ  $F_2$  ჰიბრიდების სრული ნაკრები მოათავსეს ისეთ არეალში, სადაც ეს ორი სახეობა სიმპატრიულია და დააკვირდნენ დამტვერვას. აღმოჩნდა, რომ ყვავილის 12 ნიშან-თვისებიდან სულ მცირე 4 მოქმედებს ფუტკრების და კოლიბრიების მიერ ყვავილების ვიზიტის ფარდობით სიხშირეზე. ორ QTL-ს, რომელიც განაპირობებს ამ თვისებას, მნიშვნელოვანი გავლენა აქვს დამტვერაჟის იზოლაციაზე. მაშასადამე, დიდი და მცირე ზეგავლენის მქონე ალელების ჩანაცვლება ამ სახეობების რეპროდუქციულ იზოლაციას განაპირობებს.

## რეპროდუქციული იზოლაციის გამომწვევი გენების ფუნქციები

როგორი ბუნება და ფუნქციები აქვს რეპროდუქციული იზოლაციის გამომწვევი გენებს? პრეზიგოტური იზოლაციური ბარიერების უმეტესობისთვის ამ კითხვაზე პასუხი საშუალებას იძლევა გავიგოთ ჩვეულებრივი ფენოტიპური თვისებების, (მაგალითად არშიყის თვისებების ან ქცევის, რომელიც თან სდევს მენჯილის, ან საცხოვრებელი არეალის არჩევას), განვითარების გენეტიკური მექანიზმები. ჰიბრიდების სიცოცხლისუნარიანობის ან ნაყოფიერების შემამცირებელი გენები საიდუმლოებით არის მოცული და მხოლოდ უკანასკნელ წლებში ხდება მეტ-ნაკლებად ცნობილი, რას აკეთებენ სინამდვილეში ეს გენები.

დეივენ პრესგრეისმა და მისმა თანამშრომლებმა (2003) დაამტკიცეს, რომ *Drosophila simulans*-ის ერთ-ერთი გენი, რომელიც ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობას იწვევს, *D. melanogaster* გენეტიკურ ფონში მოხვედრისას, ნუკლეოპორინის (*Nup96*) ცილას აკოდირებს. ეს ცილა ბირთვის ფორის კომპლექსის შემადგენელი 30 ცილიდან ერთ-ერთია, ბირთვის ფორა კი არეგულირებს უკრედის ბირთვს და ციტოპლაზმას შორის ცილების და რნმ-ის მოძრაობას. სიცოცხლისუნარიანობის გამომწვევი ეს გენი *D. melanogaster*-ის სულ მცირე ერთ გენთან ურთიერთქმედებს, რომლის დახასიათება ჯერ არ მომხდარა. პრესგრეისმა აღმოაჩინა, რომ ორივე სახეობის ევოლუციურ შტოში, ნუკლეოტიდური ჩანაცვლება, რომელიც ცვლის ამინომჟავას, მაღალი სიხშირით გვხვდება *Nup96* გენში, და ეს სიხშირე ფარდობითია სინონიმური ჩანაცვლებების (ფუძის ჩანაცვლების, რომელიც არ ცვლის კოდონის აზრს). ეს არის ნათელი მაჩვენებელი, რომ ბუნებრივი გადარჩევა, გენების დრეფტზე



სურ. 15.15. *Nup96* გენის ევოლუციური ისტორია. ეს გენი *Drosophila simulans*-ის და *D. melanogaster*-ის ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიობას იწვევს. ფილოგენეზის თითოეულ განშტოებაზე გამოსახული რიცხვები ფუძე წყვილის სინონიმური/არასინონიმური ჩანაცვლებების რაოდენობაა. Δ<sub>1</sub> და Δ<sub>2</sub> რამდენიმე ფუძე წყვილის ჩართვას ან ამოვარდნას მიუთითებს (After Presgraves et al. 2003).

უკეთესად წარმართავს დივერგენციას (სურ. 15.15). რატომ ანიჭებს უპირატესობას ბუნებრივი გადარჩევა ამ ცილის ცვლილებას, დღემდე უცნობია.

**ქრომოსომული განსხვავებები და პოსტზიგოტური იზოლაცია**

სახეობების ქრომოსომული განსხვავებები ქრომოსომის სტრუქტურის ცვლილებას (იხ. მე-8 თავი) და ქრომოსომის ნაკრების განსხვავებულ რაოდენობას მოიცავს (პოლიპლოიდია, იხ. მე-16 თავი). პოსტზიგოტურ იზოლაციაში და სახეობების წარმოშობაში სტრუქტურული ცვლილებების როლი სადავოა (King 1993; Rieseberg 2001; Coyne and Orr 2004). ასევე გაურკვეველია, იწვევს თუ არა ქრომოსომების გადაჯგუფების ჰეტერომიგოტურობა ჰიბრიდების ნაყოფიერების შემცირებას (პოსტზიგოტურ იზოლაციას) ანეუპლოიდური გამეტების სეგრეგაციის შედეგად, რაც მეიოზის დროს ხდება.

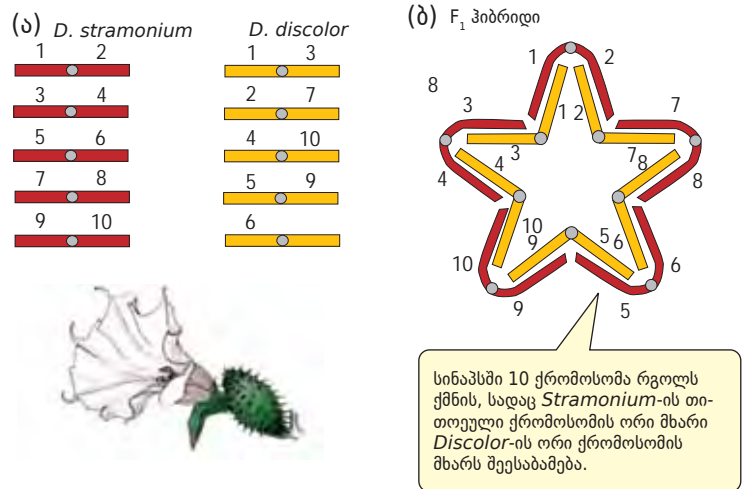
რეციპროკული ტრანსლოკაცია არის გაცვლა ორ ჰომოლოგიურ ქრომოსომას შორის. დაეშვათ, 1,2 და 3,4 ერთი პოპულაციის ორი მეტაცენტრული ქრომოსომა, ხოლო მათი მხრებია შესაბამისად 1-2 და 3-4. ტრანსლოკაციისთვის ფიქსირებული მეორე პოპულაციის ქრომოსომებია 1,4 და 3,2. F<sub>1</sub> თაობის ჰიბრიდებს ქრომოსომის ოთხივე ტიპი ექნება (1,2, 3,4, 1,4, 3,2). მხოლოდ მაშინ, თუ ორი წინაპარი კომბინაცია ცალკევედება (1,2 და 3,4 მიდის ერთი პოლუსისკენ, ხოლო 1,4 და 3,2 მეორე პოლუსისკენ), და წარმოიქმნება დაბალანსებული (ეუპლოიდური) გამეტები (იხ. სურ. 8.22). სეგრეგაციის სხვა მოდელები (მაგალითად, 1,2 და 3,2 ერთი პოლუსისკენ, ხოლო 3,4 და 1,4 მეორე პოლუსისკენ) დაუბალანსებული (ანეუპლოიდური) გამეტების გაჩენას იწვევს, რომელთაც გენეტიკური მასალა აკლიათ.

ზოგიერთ სახეობას განასხვავებს მრავალი ტრანსლოკაცია. მაგალითად (Dobzhansky 1951), მცენარე ლემას სახეობებს *Datura stramonium* და *D. discolor*–ს ქრომოსომების 12 წყვილი აქვთ. მეიოზის დროს F<sub>1</sub> ჰიბრიდში 7 წყვილი ნორმალურ სინაპსურ წყვილებს წარმოქმნის. დანარჩენი 5 წყვილი მრავალ ტრანსლოკაციას განიცდის. თუ *D. stramonium*-ის ქრომოსომებია 1,2, 3,4, 5,6, 7,8 და 9,10, მაშინ *D. discolor*-ის ქრომოსომებია 1,3, 2,7, 4,10, 5,9 და 6,8. სინაპსებში ათი ქრომოსომის რგოლი იქმნება, *Stramonium*-ის ყოველი ქრომოსომის ორი მხარით, რომლებიც განლაგებულნი არიან *Discolor*-ის ორი ქრომოსომის ყოველი მხარის გასწვრივ (სურ. 15.16). ანეუპლოიდური სეგრეგაციის უამრავი შესაძლებლობა წარმოიქმნება.

საგარაუდოდ, სწორედ ამ მიზეზით, ქრომოსომების ასეთი გადაჯგუფება, (პოლიმორფიზმები) პოპულაციებში იშვიათად გვხვდება. უფრო ხშირად ისინი სხვადასხვა პოპულაციებში სრულად ან თითქმის მონომორფულები არიან, თუ არ ჩავთვლით ვიწრო ჰიბრიდულ ზონებს, სადაც ეს პოპულაციები ხვდებიან ერთმანეთს. მაგალითად, ისრაელში გავრცელებული ბრუკას *Spalax ehrenbergi*-ის პარაპატრიული რასები ქრომოსომული წყვილების რიცხვით განსხვავდებიან, ქრომოსომების შერწყმის გამო. რასების ჰიბრიდები ვიწრო ზონებში გვხვდებიან, რომელთა სიგანე 0,3კმ-დან 2,8კმ-მდე მერყეობს (სურ. 15.17)

ასეთი სტრუქტურა მოსალოდნელია, თუ ქრომოსომული ჰეტერომიგოტების წარმატება ჰომომიგოტების წარმატებაზე ნაკლებია. ანუ ისინი არიან ქვედომინანტურები, საგარაუდოდ შემცირებული ნაყოფიერების გამო, რომელსაც იწვევს ანეუპლოიდია. ასეთ პირობებში, გენების მიმოცვლის შედეგად, ერთი პოპულაციიდან მეორეში შეტანილი ქრომოსომის სიხშირე იშვიათად გაიზრდება, რადგან მისი საწყისი სიხშირე მცირე იყო, ის უმეტესად ჰეტერომიგოტურ მდგომარეობაში არსებობდა და გადარჩევა მას

სურ. 15.16. (ა) ლემების *Datura stramonium* და *D. discolor* ხუთი ქრომოსომა ხუთი რეციპროკული ტრანსლოკაციით განსხვავდება. ჰომოლოგიური ქრომოსომების მხრები შესაბამისად არის დანომრული. ქრომოსომული წყვილების მხოლოდ ერთი წევრია ნაჩვენები. (ბ) ამ ქრომოსომების შესაძლო განლაგება F<sub>1</sub> ჰიბრიდის სინაპსში.





რგოლებში ჩასმული რიცხვები პოპულაციაში ქრომოსომების წყვილების რაოდენობას ასახავს.

სურ. 15.17. ბრუცას *Spalax ehrenbergi*-ის ოთხი „რასის“ გავრცელება. რასები ქრომოსომების რაოდენობით განსხვავდებიან. რასები ერთმანეთს ძალიან ვიწრო ჰიბრიდულ ზონებში ხვდებიან და ეს ზონები დამტრისული ხაზებით არის გამოსახული. (After Nevo 1991.)

ალბათ გამორიცხავს (იხ. მე-11 თავი). ასეა თუ ისე, ძნელი გასარკვევია რითი არის გამოწვეული ჰიბრიდების შემცირებული წარმატება: ქრომოსომებს შორის სტრუქტურული განსხვავებებით, თუ წინაპარი პოპულაციების გენებს შორის სხვაობით. რა თქმა უნდა, ქრომოსომების ტრანსფორმაცია პოპულაციებს შორის გენების გაცვლას ამცირებს. მაგალითად, მესუმირები *Helianthus annuus* და *H. petiolaris* ინვერსიებით და ტრანსლოკაციებით განსხვავდებიან, რომლებიც ზოგიერთ ქრომოსომამე მოქმედებენ, სხვებზე კი არა (Rieseberg et al. 1999). ტრანსფორმირებულ ქრომოსომებს ახასიათებთ ამ სახეობებს შორის არსებულ ჰიბრიდულ ზონაში უფრო მოულოდნელი გადასვლა, ვიდრე ჩვეულებრივ ქრომოსომებს. როგორც ჰიბრიდული ზონების დანვრისებითი განხილვისას გამოჩნდება, ასეთი სტრუქტურა გენეტიკური შეუთავსებლობით შეიძლება იყოს გამოწვეული, და არა ანეუპლოიდური გამეტების წარმოქმნით. კოინის და ორის (2004) თანახმად, შეხედულება, რომ ქრომოსომულ ჰეტერომიგოტებს მიტოზური დარღვევების გამო ნაკლები ნაყოფიერება გააჩნიათ, ჩამოყალიბდა მცენარეების და ძუძუმწოვრების შესწავლის შედეგად, მაგრამ არა სხვა ორგანიზმების შესწავლის შედეგად.

**ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა**

მწერებში სახეობების გაჩენის შესაძლო, ან დამხმარე მიზეზი არის ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა, რაც *Wolbachia* გვარის ენდოსიმბიოტური ბაქტერიით არის გამოწვეული. ეს ბაქტერია კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში მემკვიდრეობით გადადის, მაგრამ სპერმაში მისი გადატანა არ ხდება (Werren 1998). *Wolbachia*-ს მატარებელი კვერცხუჯრედები დაავადებული ან ჯანმრთელი მამრის სპერმით განაყოფიერებისას ნორმალურად ვითარდება. *Wolbachia*-ით დაავადებული მამრის და ჯანმრთელი მდედრის შეჯვარებისას შთამომავლობაში მამის ქრომოსომები ნადგურდება ან განვითარების ადრეულ ეტაპზე იკარგება. როგორც ჩანს, *Wolbachia* ცვლის მამრის სპერმას ისე, რომ მამრის ქრომოსომები მიგოტაში ნადგურდება, თუ კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში მყოფი *Wolbachia* ამ ცვლილებას არ „განკურნავს“. მამრის ქრომოსომების დაკარგვა დიპლოიდურ სახეობებში, როგორცაა *Drosophila*, მიგოტის სიკვდილს იწვევს. ჰაპლოდიპლოიდურ მწერებში, როგორებიც არიან კრაზანები და სიფრიფანფრთიანები, განაყოფიერებული (დიპლოიდური) კვერცხები, ჩვეულებრივ, მდედრებად ყალიბდებიან, ხოლო გაუნაყოფიერებული კვერცხებიდან ჰაპლოიდური მამრები იჩეკებიან. აქედან გამომდინარე, მიგოტები, სადაც მამრის ქრომოსომები ნადგურდება, გადარჩება, მაგრამ არაჰიბრიდულ მამრებად ჩამოყალიბდება, რომელთაც დედის ქრომოსომების ნაკრები აქვთ (სურ. 15.18, მე-2 შეჯვარება).

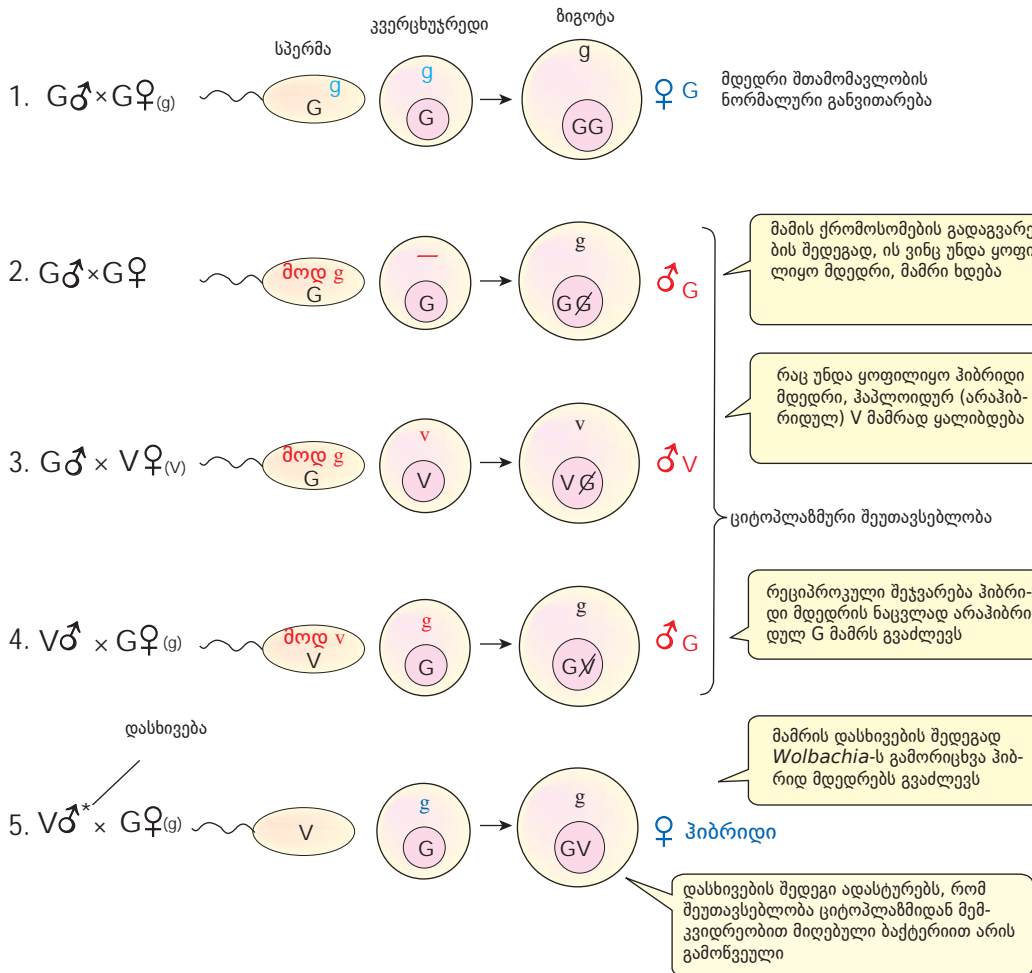
*Wolbachia*, როგორც წესი, ჯანმრთელ პოპულაციაში ისე გრცელდება, რომ მთელ პოპულაციას სრულად აავადებს. გარდა ამისა, *Wolbachia*-ს სხვადასხვა შტამს შეუთავსებლობის დამოუკიდებელი რეაქციები გააჩნიათ. მაგალითად, კვერცხუჯრედი *Wolbachia*-ს იგივე შტამის მატარებელი უნდა იყოს, რომელიც დაავადებულ მამრს აქვს, თორემ ქრომოსომა დაიკარგება. მაშასადამე, როდესაც ორ პოპულაციაში *Wolbachia*-ს სხვადასხვა შტამია, თითოეული პოპულაციის მამრის სპერმა მეორე პოპულაციის კვერცხუჯრედებთან შეუთავსებელია. დიპლოიდურ სახეობებში შერეული დანყვილების შედეგად მიღებული შთამომავლობა („ჰიბრიდები“) კვდება. ჰაპლოდიპლოიდურ სახეობებში ასეთი შთამომავლობა მამრის ქრომოსომებს კარგავს და დედის ქრომოსომების მატარებელ მამრებად (და არა ჰიბრიდებად) ყალიბდება.

სწორედ ასეთი სურათი გვაქვს *Nasonia vitripennis* და *N. giraulti* პარაზიტი კრაზანების შეჯვარების შედეგად. ერთი სახეობის მამრის მეორე სახეობის მდედრთან დანყვილება ჰაპლოიდური კვერცხუჯრედის ბირთვული გენომის მქონე მამრებს გვაძლევს (სურ. 15.18, მე-3 და მე-4 შეჯვარება). მამრების დასხივებისას აღწევნ შედეგს, როდესაც მათი სპერმა *Wolbachia*-ს მემოქმედების შედეგად არ იცვლება, შერეული მშობლების შთამომავლობაში არიან ორივე სახეობის ქრომოსომების მქონე დიპლოიდური მდედრები (სურ. 15.18, მე-5 შეჯვარება). ეს ნიშნავს, რომ სახეობების შეუთავსებლობის მიზეზი არის *Wolbachia*. ამ სახეობებს შორის სხვა რეპროდუქციული დაბრკოლებებიც არსებობს, სქესობრივი იზოლაციის ჩათვლით, ამიტომ ამ შემთხვევებში *Wolbachia*-ით გამოწვეული შეუთავსებლობა სახეობების წარმოქმნის მიზეზი შეიძლება არ იყოს. მიუხედავად ამისა, ორმხრივი ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა ზოგჯერ იწვევს სახეობების წარმოქმნას (Werren 1998).

**რეპროდუქციული იზოლაციის განეტიკური კვლევების მნიშვნელობა**

ორივე, პრეზიგოტური და პოსტგიგოტური იზოლაცია გამოწვეულია პოპულაციებს შორის რამდენიმე გენის





სურ. 15.18. ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა კრანანებში *Nasonia vitripennis* (V) და *N. giraulti* (G). სპერმაში, კვერცხუჯრედში და ზიგოტაში ჩასმული დიდი ასოები ქრომოსომების წყაროს გვიჩვენებს, ხოლო პატარა ასოები *Wolbachia*-ს შტამები, რომლებიც კრანანის ერთი ან მეორე სახეობისთვის არის დამახასიათებელი (v, g). *Wolbachia*-ით შეცვლილი სპერმა აღნიშნულია «mod v» ან «mod g». (1) დიპლოიდური (მდედრი) *N. giraulti*-ს შთამომავლობა, სადაც ორივე მშობელი *Wolbachia*-ს ვ შტამის მატარებელია. (2) *N. giraulti*-ს დააგადებული მამრის და ჯანმრთელი მდედრის ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა მამრის ქრომოსომების დაკარგვის გამო ჰაპლოიდურ (მამრ) შთამომავლობას გვაძლევს. (3) ორი სახეობის შეჯვარებისას ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა მამრის ქრომოსომების დაკარგვას იწვევს და არაჰიბრიდული მამრი *N. giraulti* შთამომავლობა გვაქვს. (4) სახეობების რეციპროკული შეჯვარება ასევე არაჰიბრიდი მამრ შთამომავლობას გვაძლევს. (5) იგივე შეჯვარება, მაგრამ *Wolbachia*-სგან თავისუფალი მამრების გამოყენებით დიპლოიდურ, მდედრ, ჰიბრიდულ  $F_1$  შთამომავლობას გვაძლევს.

ლოკუსის განსხვავებით. სქესობრივ კომუნიკაციაზე, როგორცაა მამრის საარსიო სიგნალი და მდედრის რეაქცია, მოქმედი გენების შეუთავსებლობა, იწვევს რეპროდუქციულ იზოლაციას. ამის მსგავსად, გენების ფუნქციონალური შეუთავსებლობა ჰიბრიდის უნაყოფობას ან სიცოცხლისუნარიობას იწვევს. ორივე შემთხვევაში რეპროდუქციული იზოლაციისთვის საჭიროა, რომ პოპულაციები, სულ მცირე, ორი ალელის ჩანაცვლებით განსხვავდებოდნენ. მაშასადამე, წინაპარმა  $A_1A_1B_1B_1$ , პოპულაციამ შეიძლება  $A_1A_2B_2B_2$  და  $A_2A_2B_1B_1$  გენოტიპების მქონე პოპულაციებს მისცეს დასაბამი, ხოლო რეპროდუქციული იზოლაციის მიზეზი  $A_2$ -ის და  $B_2$ -ის შეუთავსებლობა იქნება. ლოკუსების ამგვარ ეპისტატიკურ შეუთავსებლობას **დობჟანსკი-მიულერის შეუთავსებლობა** ეწოდება, რადგან 1934 წელს თეოდორიუს დობჟანსკიმ და 1940 წელს ჰერმან მიულერმა ასეთი ურთიერთქმედებები პოსტმიგოტური იზოლაციის მიზეზად გამოაცხადეს.

როგორც უკვე ვნახეთ, პოსტმიგოტური იზოლაციისთვის საკმარისი განსხვავებული გენების რაოდენობა საკმაოდ მცირე შეიძლება იყოს, მაგრამ დროთა განმავლობაში განსხვავება იზრდება. რეპროდუქციული იზოლაცია საბოლოო ჯამში შეუქცევადი ხდება და ამის შემდეგ ევოლუციური გენეალოგიური შტოები დამოუკიდებელ გენეტიკურ ცვლილებას განიცდიან.

გენეტიკურმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ სახეობებს შორის სხვაობას, იმ თვისებების ჩათვლით, რომლებიც რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევენ, იგივე გენეტიკური საფუძველი აქვს, რაც სახეობებს შორის ცვალებადობას. მაშასადამე, რიჩარდ გოლდშმიდტის მოსაზრება (1940), რომლის თანახმად, სახეობები და მაღალი ღონის ტაქსონები ჩნდებიან ხარისხობრივად ახალი ტიპის გენეტიკური და ევოლუციური რესტრუქტურირების შედეგად, საფუძველს მოკლებულია. უფრო მეტიც, რეპროდუქციული იზოლაცია, ისევე როგორც ნებისმიერი სხვა თვისების დივერგენცია, პოპულაციებში ალელების ეტაპობრივი ჩანაცვლების შედეგად ყალიბდება.

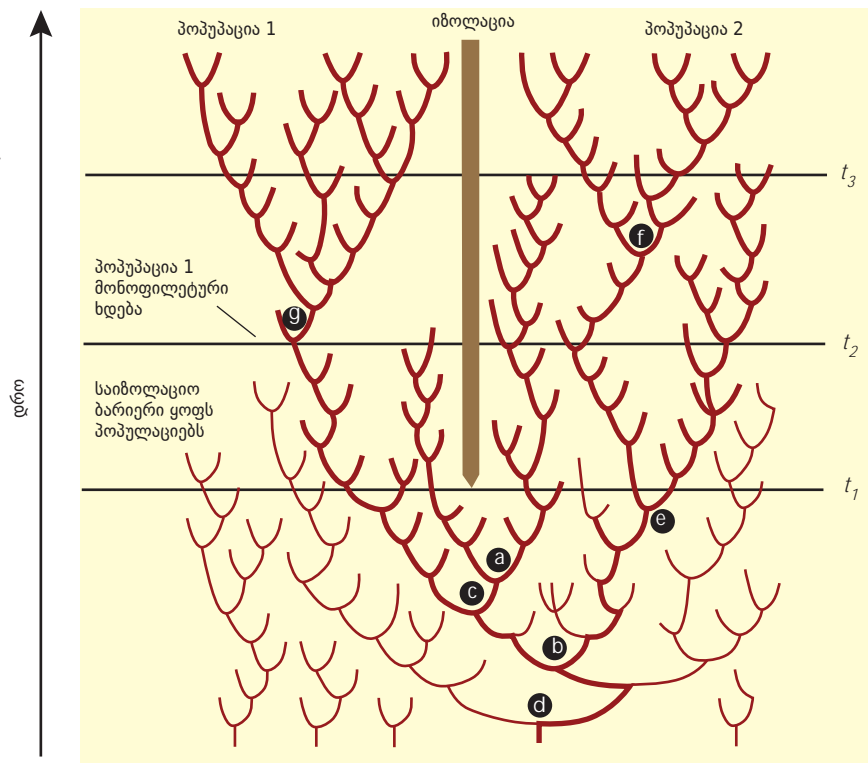
### სახეობების მოლეკულური დივერგენცია

სახეობებს შორის ალოზიმებში და დნმ-ის თანმიმდევრობაში არსებული მრავალი განსხვავება სელექციურად თითქმის ან სრულად ნეიტრალურია. როგორც ვნახეთ (მაგალითად, სურ. 15.11), ამგვარი განსხვავებები დროთა განმავლობაში ძლიერდება. მიუხედავად ამისა, ალოზიმის ან დნმ-ის დივერგენციის რაიმე სპეციფიური დონე პოპულაციების სხვადასხვა სახეობებზე გამოცხადების უფლებას არ გვაძლევს. ზოგიერთი რეპროდუქციულად იზოლირებული პოპულაცია მოლეკულური მარკერების დონეზე განსხვავებას არ ავლენს, ვინაიდან ერთი ან რამდენიმე თვისების გენეტიკური ცვლილებით გამოწვეული რეპროდუქციული იზოლაცია ახლო წარსულში ჩამოყალიბდა. სწორედ ასეთი შემთხვევა გვაქვს ციხლიდებში (თევზებში) და თევზების სხვა ჯგუფებში (McCune and Lovejoy 1998).

**დობილ სახეობებში** (ორი სახეობა უახლოესი საერთო წინაპრით) და ამ სახეობებს შორის მოლეკულური ცვლადობის სტრუქტურა მათი დივერგენციის ისტორიას ნათელს ჰფენს. განსაკუთრებით ეს მაშინ ხდება, როდესაც მონაცემები გენების ასლებს შორის, დნმ-ის თანმიმდევრობაში ან რესტრიქციის საიტებში არსებულ სხვაობაზე (ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანმიმდევრობა, რომელსაც ცნობენ რესტრიქციის ფერმენტები), გამოიყენება დნმ-ის თანმიმდევრობების ფილოგენეზის („გენების ხის“) დასადგენად. ერთმანეთისგან იზოლირებულ ორ პოპულაციას (ან სახეობას) თავდაპირველად გენების საერთო ევოლუციური შტოები აქვს, რომლებიც პოლიმორფული საერთო წინაპრისგან არიან მემკვიდრეობით მიღებულნი (სურ. 15.19). ყოველი პოპულაცია თავდაპირველად პოლიფილეტურია გენის ევოლუციური შტოს მიხედვით (ანუ მისი გენები მიღებულია რამდენიმე წინაპრული გენისგან). მაშასადამე, ყოველი პოპულაციის ინდივიდები გარკვეული ლოკუსის მიხედვით, გენეალოგიურად უფრო ნაკლებ ნათესაურ კავშირში არიან ერთმანეთთან, ვიდრე სხვა პოპულაციის რომელიმე წარმომადგენლებთან (სურ. 15.19, *t*<sub>1</sub> დრო).

მე-10 თავში აღწერილი კოალესცენტური თეორიის (პოპულაციური გენეტიკის რეტროსპექტიული მოდელი) თანახმად, თითოეულ სახეობაში მიმდინარე ნეიტრალური მუტაცია საბოლოო ჯამში აისახება დნმ-ის თანმიმდევრობის ვარიანტების, ერთის გარდა, ყველა დანარჩენი წინაპრული ევოლუციური შტოს დაკარგვაში: ანუ შერწყმა (coalescence) საერთო წინაპრის გენების ასლებთან გვხვდება ყველა სახეობაში (ეს პროცესი შეიძლება იყოს გამოწვეული წამყვანი მუტაციის მიმართული გადარჩევით). გენების ევოლუციური შტოები იკარგება ნეიტრალური მუტაციების შედეგად პოპულაციის ეფექტური ზომის უკუპროპორციული სიჩქარით. გარკვეულ მომენტში ერთი პოპულაცია (15.19 სურათზე პირველი პოპულაცია) გენის ერთი ევოლუციური შტოს მიმართ

**სურ. 15.19.** გადასვლა, სახეობების წარმოქმნის პროცესში, გენეტიკური პოლიფილიიდან პარაფილაზე და შემდეგ მონოფილიაზე. ფერადი შტოები აჩვენებენ პაპლოტიპების ევოლუციურ შტოებს პოპულაციის ერთ ლოკუსზე, რომელიც იყოფა *t*<sub>1</sub> დროის განმავლობაში ორ პოპულაციად. ნეიტრალური მუტაციის ან ბუნებრივი სელექციის შედეგად ყველა წინაპარი ევოლუციური შტო, ერთის გარდა, საბოლოო ჯამში იკარგება. ასე რომ, გენების ყველა ასლი თანამედროვე პოპულაციებში (მწვერვალთან) წინაპარი გენის *b* ასლს ერწყმის. პირველი პოპულაცია გენების ევოლუციურ შტოებს მეორე პოპულაციაზე უფრო სწრაფად კარგავს, რისი მიზეზიც მისი უფრო პატარა ზომაა. *t*<sub>1</sub> და *t*<sub>2</sub> დროებს შორის ორივე პოპულაცია პაპლოტიპის ევოლუციური შტოების მიმართ პოლიფილეტურია, სანამ ყოველ პოპულაციაში ზოგიერთი გენის ასლი, მაგალითად ისეთები, რომლებიც მიღებულია გენის *a* ასლიდან, სხვა პოპულაციების ზოგიერთი გენების ასლებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან, ვიდრე სხვა გენების რომელიმე ასლთან მათ საკუთარ პოპულაციაში (მაგალითად იმათთან, რომლებიც *b*-დან წარმოიქმნენ). პირველი პოპულაცია მონოფილეტური ხდება (როდესაც მასში ფიქსირდება გენი *c*-ს ვერსია) უფრო სწრაფად *t*<sub>2</sub> დროის განმავლობაში, ვიდრე პოპულაცია 2, შესაძლებელია მისი მცირე რიცხოვნობის გამო. *t*<sub>2</sub> და *t*<sub>3</sub> დროებს შორის მეორე პოპულაცია გენეტიკურად პარაფილეტურია, რადგან მისი გენების ასლები, მიღებული *c* წინაპრისგან პირველი პოპულაციის გენების ასლებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან, ვიდრე მეორე პოპულაციის გენების ასლებთან, რომლებიც *e* წინაპრისგან წარმოიშვნენ. *t*<sub>3</sub> დროის შემდეგ მეორე პოპულაცია აგრეთვე მონოფილეტური ხდება და მისი ყველა გენის ასლი *f*-სგან არის წარმოშობილი (After Avise and Ball 1990.)



მონოფილეთური ხდება, ხოლო სხვა, მასზე უფრო დიდი პოპულაცია (15.19 სურათზე მეორე პოპულაცია,  $t_2$  დრო) ამ და სხვა გენის ევოლუციურ შტოებს ინარჩუნებს. ასეთ დროს, გენეტიკურად უფრო მრავალფეროვანი პოპულაცია ამ გენისადმი პარაფილეთური იქნება და მეორე პოპულაციიდან აღებული, ზოგიერთი გენის ასლი პირველი პოპულაციის გენის ასლებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში იქნება, ვიდრე მეორე პოპულაციის სხვა ასლებთან. მაშასადამე, ორივე პოპულაციის ორგანიზმების გენებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირები ინდივიდუალურ ორგანიზმებს ან პოპულაციებს შორის კავშირებს არ შეესაბამება. საბოლოო ჯამში ორივე პოპულაცია გენის ევოლუციური შტოების მიმართ მონოფილეთური ხდება (სურ. 15.19,  $t_2$  დრო) და გენების ნათესაური კავშირები პოპულაციების ნათესაურ კავშირებს ასახავს. გენების გენეალოგიური შტოების სახეობებზე განაწილება ანუ **ევოლუციური შტოების განაწილება** უფრო სწრაფად მიმდინარეობს, როდესაც პოპულაციის ეფექტური ზომა ( $N_e$ ) მცირეა (Neigel and Avise 1986; Pamilio and Nei 1988).

ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობები ხშირად იზიარებენ წინაპრულ პოლიმორფიზმს: ანუ ევოლუციური შტოების კლასიფიკაცია ჯერ არ დასრულებულა. მაგალითად, აღმოსავლეთი აფრიკის მალაგის ტბაში მცხოვრები ციხლიდა თევზების 30 სახეობაში მიტოქონდრიული დნმ-ის პაპლოტიპები ორ ევოლუციურ შტოდ იყოფა. ეს სახეობები 11 გვარად არიან გაერთიანებული, მათი მორფოლოგია და ეკოლოგია განსხვავდება. თევზების სხვადასხვა სახეობები წყალმცენარეებით, მოლუსკებით და სხვა თევზების ფარფლებით ან ქერცლით იკვებებიან. მიუხედავად ამისა, მრავალი სახეობა იზიარებს ორივე ძირითადი მიტოქონდრიული კლადის პაპლოტიპებს (იხ. სურ. 2.19). ამ სახეობებს შორის დნმ-ის თანმიმდევრობების დივერგენციის აბსოლუტური დონე ძალიან დაბალია, რაც მიუთითებს სახეობების წარმოშობაზე ახლო წარსულში (Moran and Kornfield 1993). საერთო პოლიმორფიზმები დიდი ხნის განმავლობაში ნარჩუნდება, თუ ბუნებრივი გადარჩევა ცვალებადობას ორივე სახეობაში ინარჩუნებს. მაგალითად, ადამიანები და შიმპანზები ახლო ნათესაუბი არიან და რამდენიმე გენის ორ ლოკუსზე განლაგებული ქსოვილური თავსებადობის მთავარი კომპლექსი (MHC) საზიარო აქვთ. ეს კომპლექსი შენარჩუნებულია საერთო წინაპრისგან დივერგენციის შედეგად, ხოლო დივერგენცია დაახლოებით 5 მილიონი წლის წინ მოხდა. პოლიმორფიზმის შენარჩუნების სავარაუდო მიზეზი ის არის, რომ MHC ცილები ორგანიზმს პათოგენებისგან იცავენ.

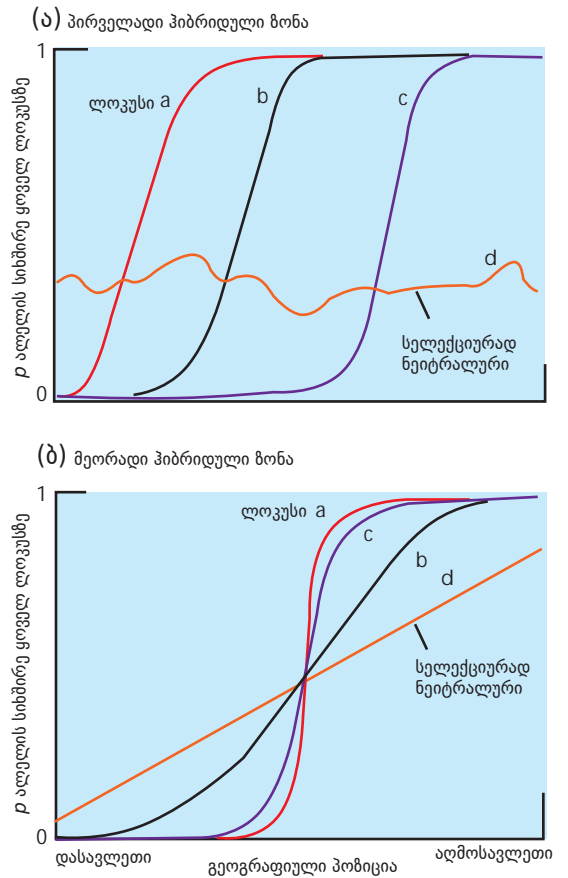
**ჰიბრიდიზაცია**

ჰიბრიდიზაცია ხდება, როდესაც შთამომავლობა გენეტიკურად განსხვავებული პოპულაციების შეჯვარების შედეგად ჩნდება (ჰარისონი, 1990). ბუნებაში მიმდინარე ჰიბრიდიზაცია ევოლუციური ბიოლოგების ინტერესს იმსახურებს, რადგან ჰიბრიდული პოპულაცია ზოგჯერ სახეობების წარმოშობის პროცესის შეაღწეული ეტაპია. ზოგიერთ შემთხვევაში ჰიბრიდიზაცია ახალი ადაპტაციის ან ახალი სახეობის გაჩენის საფუძველია (Arnold 1997).

**პირველადი და მეორადი ჰიბრიდული ზონები**

**ჰიბრიდული ზონა** გენეტიკურად განსხვავებული პოპულაციების შეხვედრის და დაწყვილების რეგიონია, რის შედეგადაც ზოგიერთ შთამომავალს შერეული მშობლები ჰყავს (Harrison 1990, 1993). ჰიბრიდული ზონის გასწვრივ ცვალებადი თვისება ან ლოკუსი ავლენს საკმაოდ ციცაბო კლინას (თვისებების გრადიენტს). მაგალითად, ალულები, რომლებიც განაპირობებენ ნაცრისფერი ყვავების შეფერილობას ნაცრისფერი და შავი ყვავების ჰიბრიდებში, უნდა წარმოქმნან თვისებების სიხშირის ციცაბო გრადიენტი, ამ ფორმების ჰიბრიდიზაციის ზონის გასწვრივ (იხ. სურ. 15.1დ).

ჰიბრიდული ზონები ორი პროცესის შედეგად ჩნდება. პირველადი ჰიბრიდული ზონები წარმოიქმნება, როდესაც ბუნებრივი გადარჩევა მეტ-ნაკლებად უწყვეტად გავრცელებულ პოპულაციებში ალულების სიხშირეებს ცვლის. ასეთი ზონის მდებარეობა ერთი ან რამდენიმე გარემო ფაქტორის მკვეთრი ცვლილების შესაბამისია. მეორადი ჰიბრიდული ზონები ყალიბდება, როდესაც ადრე ალოპატრიული ორი პოპულაცია, რომელიც გენეტიკურად განსხვავებული ხდება, იმდენად ვრცელდება, რომ ერთმანეთს ხვდება და ჯვარდება (მეორადი **კონტაქტი**). ხშირად რთულია იმის განსაზღვრა, პირველადია თუ მეორადია ჰიბრიდულის ზონა (Endler 1977). თუმცა, ჩვენ შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ პირველად ჰიბრიდულ ზონაში სხვადასხვა ლოკუსებზე ან თვისებებზე მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევა აისახება განსხვავებული გეოგრაფიული პოზიციის მქონე კლინებში, ხოლო სელექციურად ნეიტრალური ცვალებადობა კლინალურ თვისებას არ გამოავლენს (სურ. 15.20ა). საპირისპიროდ, იმ პოპულაციების ჰიბრიდებს, რომლებიც ერთმანეთს ხვდებიან მეორად ჰიბრიდულ ზონაში, ხშირად აქვთ დაბალი შინაგანი წარმატება



**სურ. 15.20.** ალულების ან თვისებების სიხშირის ( $p$ ) მოსალოდნელი ცვალებადობა ჰიბრიდულ ზონაში, რომელიც (ა) დივერგენტული სელექციის გამო წარმოიქმნა გარემოს გრადიენტის გასწვრივ (პირველადი ზონა) და (ბ) მეორადი კონტაქტი. «ციცაბო კლინები» ნაჩვენებია ოთხი ლოკუსისთვის. (ა) შემთხვევაში ლოკუსები გარემოს გრადიენტების განსხვავებული გავლენის ქვეშ არიან, ასე რომ კლინებს (გარდამავალ ფორმებს) განსხვავებული გეოგრაფიული პოზიციები აქვთ. ალულების ცვალებადობა  $d$  ლოკუსზე (ნარინჯისფერი ხაზი) სელექციურად თითქმის ნეიტრალურია. (ბ) მეორადი ჰიბრიდული ზონაში ყველა ლოკუსის კლინები (გარდამავალი ფორმები), იმათი ჩათვლით, რომლებიც შეესაბამებიან  $d$  ლოკუსის თითქმის ნეიტრალურ ალულებს, დაახლოებით ერთ და იმავე ადგილას მდებარეობენ. კლინების გავრცელების ფართობი და მოკიდებულია გადარჩევის, ანუ სელექციის სიმძლავრეზე, რომელიც დაკავშირებულია გენების მიმოცვლასთან ლოკუსზე ან მასთან მჭიდროდ დაკავშირებულ ლოკუსებთან. საკმაოდ დიდი დროის შემდეგ  $d$  ლოკუსის კლინები ემსგავსებიან (ა)-ს, გენების მიმოცვლის გამო. ზოგიერთ შემთხვევაში ჰიბრიდული ზონის გაჩენის ორი მიზეზი თითქმის განურჩეველი თვისებებით ხასიათდება.



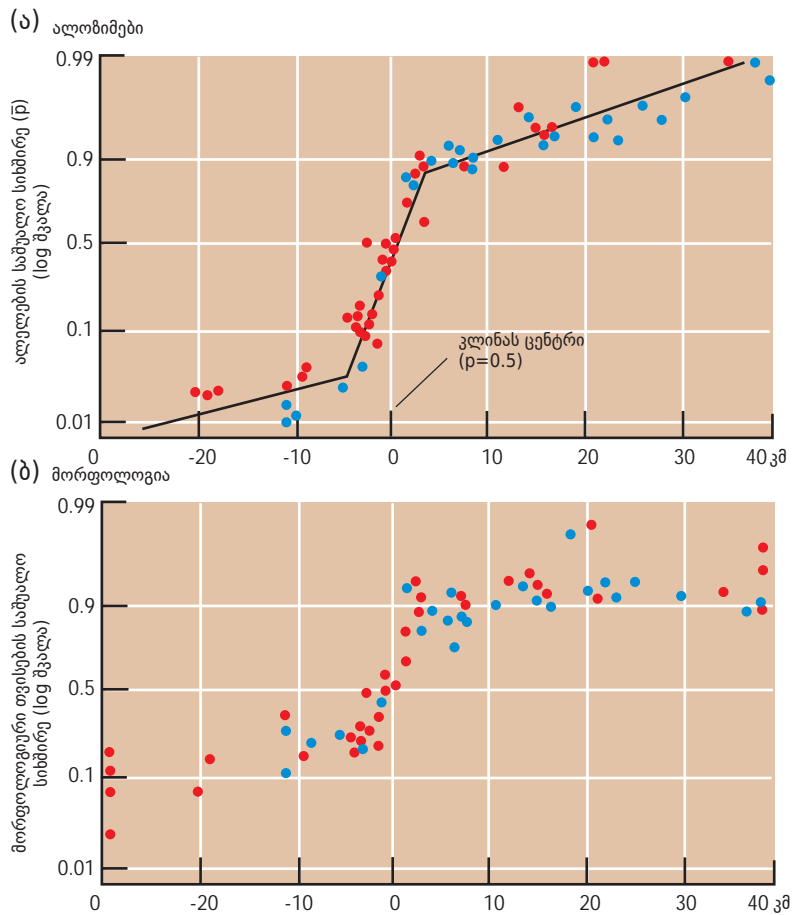
ჰეტერომიზოტიის უვარგისობის ან კოადაპტირებული გენის კომპლექსების დაშლის გამო (მსგავს ჰიბრიდულ ზონებს ხშირად **დაძაბულობის ზონები** ეწოდება). პოპულაციების განმასხვავებელი თვისებების კლინებს (გრადიენტებს) გარემოს დიდი ცვლილებები არ სჭირდება და საგარეოდ არიან კონციდენტურები -ერთმანეთს ემთხვევიან (ანუ ერთ და იგივე ადგილზე მდებარეობენ) (სურ. 15.21ბ). სელექციურად ნეიტრალური მარკერების კლინები სხვების კონციდენტურები უნდა იყვნენ, თუმცა დროის განმავლობაში მათი არეალი იზრდება, გენების მიმოცვლის გამო.

აღმოსავლეთევროპული წითელმუცელა გომბეზო (*Bombina bombina*) და დასავლეთევროპული ყვითელმუცელა გომბეზო (*B. variegata*) დაახლოებით 6 კილომეტრი სიგანის გრძელ ჰიბრიდულ ზონაში ხვდებიან (იხ. ფოტოსურათი თავის დასაწყისში). ორი სახეობა (ან ნახევარსახეობა) ალოზიმებით და რამდენიმე მორფოლოგიური თვისებით განსხვავდება (სურ. 15.21), ხოლო ჰიბრიდების სიცოცხლისუნარიანობა ეპისტატიური შეუთავსებლობის გამო არაჰიბრიდებზე ნაკლებია. ეს ტაქსონები პლიოცენის პერიოდში გაჩნდნენ და ჰიბრიდული ზონა შექმნეს, როდესაც ევროპის სამხრეთ-აღმოსავლეთით და სამხრეთ-დასავლეთით მდებარე რეფუგიუმებიდან გავრცელდნენ. გომბეზოები ამ რეფუგიუმებში პლეისტოცენის გამყინვარების პერიოდებში ცხოვროდნენ (Szymura 1993).

**გენეტიკური დინამიკა ჰიბრიდულ ზონაში**

გავრცელება, გადარჩევა და ურთიერთდამოკიდებულება ჰიბრიდულ ზონებში ალელების და ფენოტიპური თვისებების გავრცელებაზე აისახება. ჩვენ განვიხილავთ ამ ფაქტორების მოქმედებას დაძაბულობის ზონაში არსებულ კლინებზე, სადაც ჰიბრიდების წარმატება დაბალია, ეპისტატიური შეუთავსებლობის, ან გარკვეული ლოკუსების მიხედვით ჰეტერომიზოტიის უვარგისობის გამო (Barton and Gale 1993). ჰიბრიდებს, გარემო პირობების ცვალებადობისგან დამოკიდებულად, დაბალი წარმატება აქვთ, ამიტომ, დაძაბულობის ზონის გეოგრაფიული მდებარეობა ეკოლოგიური ფაქტორებით არ არის განპირობებული. დაძაბულობის ზონის მდებარეობა შეიძლება შეიცვალოს, თუ მაგალითად, ჰიბრიდული ზონის ერთი მიმართულებით მეტი ინდივიდი გავრცელდება, ვიდრე მეორე მიმართულებით.

დავუშვათ, რომ 1 და 2 პოპულაციები (ნახევარსახეობები) კონტაქტში შევიდნენ, და ფიქსირებულნი არიან შესაბამისად,  $A_1$  და  $A_2$  ალელების მიხედვით, და რომ  $A_1A_2$ -ის წარმადება შემცირებულია. როცა თითოეული



სურ. 15.21. ყვითელმუცელა და წითელმუცელა გომბეზოების (*Bombina bombina* და *B. variegata*) ჰიბრიდული ზონა. წითელი და ლურჯი წერტილები პოლონეთში ორ სხვადასხვა 60კმ-იან ტრანსექტას (კვეთს) გვიჩვენებს. (ა) ექვსი სადიაგნოსტიკო ენზიმის ლოკუსზე ალელის საშუალო სიხშირეები. (ბ) შვიდი მორფოლოგიური თვისებების საშუალო სიხშირეები. ენზიმის ლოკუსების და მორფოლოგიური თვისებების კლინები ერთმანეთს ემთხვევა, ანუ ჰიბრიდული ზონა შეიქმნა ორი, წარსულში ალოპატრიული პოპულაციის კონტაქტის შედეგად (After Szymura 1993).

ნახევარსახეობის წარმომადგენელი ინდივიდი ხვდება მეორე ნახევარსახეობის გავრცელების არეალში, ხშირია შემთხვევითი დაწყვილება. ამის შედეგად წარმოიქმნება გენების მიმოცვლა, რომელსაც ტენდენცია აქვს, ალელელების სიხშირის კლინა უფრო ფართო და მეჩხერი გახადოს. გენების მიმოცვლა გრძელდება, თუ  $F_1$  ჰიბრიდები მშობელ (არაჰიბრიდულ) გენოტიპებთან უკუშეგვარდებიან. თუმცა, მეორე პოპულაციაში  $A_1$  ალელის სიხშირე ან პირველ პოპულაციაში  $A_2$  ალელის სიხშირე ვერ გაიზრდება, რისი მიზეზიც ჰეტერომიგოტის წარუმატებლობაა (უვარგისობა) (იხ. მე-12 თავი). ტერმინი „დაძაბულობის მონა“ სწორედ ამგვარი „გაუცხოებით“ არის განპირობებული — რომელიმე პოპულაციის ალელს სხვა პოპულაციის დაპყრობა არ შეუძლია. რაც უფრო ნაკლებია  $F_1$  ჰიბრიდის წარმატება, მით უფრო მცირე რაოდენობის  $A_1$  და  $A_2$  ალელების ასლები მოხვდება მშობლიურ პოპულაციაში. აქედან გამომდინარე, ჰიბრიდების საწინააღმდეგოდ მოქმედი გადარჩევა გენების მიმოცვლას დაბრკოლებას უქმნის.  $A$  ლოკუსის კლინას „ციცაბო“ ხასიათი დამოკიდებულია ჰიბრიდების საწინააღმდეგოდ მოქმედი სელექციის ძალის კორელაციაზე გავრცელების სიდიდესთან. სანამ გავრცელების ან შეგვარების სიჩქარე არ შეიცვლება, კლინა შეინარჩუნებს უსასრულობას.

ამგვარად განვიხილოთ სხვა ლოკუსი,  $B_1$  და  $B_2$  ალელებით, რომლებიც ფიქსირებულია 1 და მე-2 პოპულაციაში. თუ  $B_1B_2$  ჰეტერომიგოტების საწინააღმდეგოდ გადარჩევა მიმდინარეობს, მაშინ ამ ლოკუსის კლინა  $A$  ლოკუსის კლინას ანალოგიური იქნება. ისინი ერთმანეთს გააძლიერებს, რადგან ორივე ლოკუსი  $F_1$  ჰიბრიდის წარმატებას ამცირებს. დავუშვათ,  $B_1$  და  $B_2$  ალელები სელექციურად ნეიტრალურია. თუ ეს ალელები  $A$  ლოკუსთან მჭიდროდ არიან შეჭიდულები, მაშინ ისინი  $A$  ალელთან ერთად იმოგზაურებენ და შექმნიან კლინას კოინციდენტს (სინქრონულობას), რომელიც  $A$  ლოკუსის მდებარეობას და დახრილობას (ციცაბობას) დაემთხვევა. სინამდვილეში, ისინი იქნებიან ( $A$ ) ლოკუსის არსებობის და მდებარეობის მარკერები, რომელიც პასუხისმგებელია ჰიბრიდების დაბალი სიცოცხლისუნარიანობის გამო. მეორე მხრივ, თუ  $B$  ლოკუსი სხვა ქრომოსომაზე მდებარეობს და აკლია ჰიბრიდის წარმატების შემამცირებელი გენები, მაშინ  $B_1$  და  $B_2$  ალელები ჰიბრიდულ მონაში შეაღწევენ, და გავრცელებიან სხვა ნახევარსახეობებში, რის შედეგად შეიქმნება კლინა, რომელიც დროთა განმავლობაში სულ უფრო მეჩხერი (სწორი) გახდება (იხ. სურ. 15.21ბ). ამ ალელების შეღწევას ექნება ადგილი, ვინაიდან თუ  $F_1$  ჰიბრიდები სრულიად მრავლდებიან, მაშინ  $A_1A_2B_1B_2 \times A_1A_2B_1B_2$  უკუშეგვარების (ანუ  $F_1$ ჰიბრიდი პოპულაცია) შედეგად მიღებული ზოგიერთი შთამომავალი  $A_1A_1B_1B_2$  იქნება. მაშასადამე,  $B_2$  ალელის ზოგიერთი ასლი, დისოცირებული (ერთმანეთისგან დაცილებული) მაგნე, ჰეტერომიგოტული  $A_1A_2$  ალელების რეკომბინაციის შედეგად, პირველ პოპულაციაში შეაღწევენ. ამის მსგავსად, მეორე პოპულაციასთან უკუშეგვარების შედეგად  $B_1$  ალელის ასლები ამ პოპულაციაში გაავრცელდებიან. ესე იგი ზოგიერთი ალელი ან თვისება ერთი ნახევარსახეობიდან მეორეში გრცელდება (ამ პროცესს **ინტროგრესია** ეწოდება), ხოლო სხვებს ეს არ შეუძლიათ.

ერთი ლოკუსის მიხედვით მირებული ჰიბრიდების შემცირებული წარმატება პოპულაციებს შორის ნეიტრალური (ან სასარგებლო) ალელების მიმოცვლას ამცირებს, მაგრამ რედუქცია მეტია იმ ალალებისთვის, რომლებიც მჭიდროდ შეჭიდულ ლოკუსებზე არიან, ვიდრე არაშეჭიდულ ან ნაკლებად შეჭიდულ ლოკუსებზე მდებარე ალელებისთვის. თუ ქრომოსომის გადაჯგუფება, რომელიც სელექციურ ლოკუსს მოიცავს, ამცირებს კროსინგოვერს, მაშინ გადაჯგუფების შიგნით მდებარე ყველა ლოკუსის ნეიტრალური ალელები, ისევე როგორც თვითონ გადაჯგუფება, ისეთივე ციცაბო კლინას გამოაჟღავნებს, როგორსაც სელექციური ლოკუსი. სწორედ ამ მოვლენით არის განპირობებული თვისებები, რომლებიც ნანახია მესუმბირების ჰიბრიდულ მონაში, სადაც გადაჯგუფებულ ქრომოსომებს უფრო ციცაბო კლინები გააჩნიათ, ვიდრე სტრუქტურულად მსგავს ქრომოსომებს. (Rieseberg 2001). ლორენ რისებერგმა და მისმა თანამშრომლებმა (1999) დაამტკიცეს, რომ გენები ამ ქრომოსომულ გადაჯგუფებებში ამცირებენ ჰიბრიდის ნაყოფიერებას.

სელექციურ ლოკუსთან მჭიდროდ შეჭიდულ ნეიტრალურ ალელებს ექნებათ კლინა, რომელიც ციცაბოა ჰიბრიდული მონის შუაში, მაგრამ მეჩხერია (ბრტყელი) მონიდან მოშორებით. გარდა ამისა, თუ ზოგიერთი ნეიტრალური გენეტიკური მარკერი მჭიდროდ შეჭიდულია ჰიბრიდის წარმატების შემამცირებელ ლოკუსთან, სხვები კი არ არიან შეჭიდულები, ციცაბო კლინების მქონე მარკერების რიცხვი იძლევა შეფასებას იმ ლოკუსების რიცხვის, რომლებიც ჰიბრიდების დაბალ წარმატებაზე პასუხისმგებლები არიან. (ანუ პოსტმიგოტური რეპროდუქციული იზოლაციის). მაგალითად, *Bombina*-ს ჰიბრიდულ მონაში ალოზიმების კლინების გამოყენებით მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ წითელმუცელა და ყვითელმუცელა გომბემოების ჰიბრიდის წარმატების შემცირებაში დაახლოებით 55 ლოკუსი მონაწილეობს (Szymura 1993; Barton and Gale 1993).

### ჰიბრიდული ზონების გედი

დაახლოებით 8000 წლის წინ დედამიწაზე უკანასკნელი გამყინვარება დასრულდა და ბევრმა ორგანიზმმა ახლად გამოჩენილი ლანდშაფტები დაიკავა. აქედან გამომდინარე, გამყინვარების შემდგომი ბევრი ჰიბრიდული მონა (მაგალითად, ნაცრისფერი და შავი ყვავების) რამდენიმე ათასი წლით თარიღდება (Mayr 1963). ასეთი ცრუ სტაბილურობა აჩენს შეკითხვას: მარადიულად გავრცელდება ჰიბრიდიზაცია, თუ არა.

ჰიბრიდული მონებს რამდენიმე მომავალი შეიძლება ჰქონდეს:

1. ჰიბრიდული მონა უსასრულოდ არსებობს და გადარჩევა ზოგიერთ ლოკუსზე ციცაბო კლინებს ინარ-

ჩუნებს მაშინაც, თუ ნეიტრალური ალელელების კლინები ინტროგრესიის შედეგად განიბნევა. თუ ჰიბრიდული ზონა დაძაბულობის ზონაა, მაშინ ის შეიძლება გადაადგილდეს. ის შეიძლება მოხვდეს პოპულაციის დაბალი სიჭიდროვის რეგიონში ან შემთხვევით რომელიმე ნახევარსახეობის გავრცელების არეალის კიდისკენ გადაადგილდეს, რაც ამ ნახევარსახეობის გადაშენებას იწვევს. თუ სხვადასხვა გარემოში სხვადასხვა თვისებებს ენიჭება უპირატესობა, მაშინ ამ თვისებების კლინების მდებარეობა სტაბილური იქნება.

2. ბუნებრივი გადარჩევა პრეზიგოტური იზოლაციის გამაძლიერებელ ალელებს ანიჭებს უპირატესობას, რაც სრულ რეპროდუქციულ იზოლაციაში აისახება.

3. ალელების სიხშირე, რომლებიც მრდიან ჰიბრიდების წარმატებას შეიძლება გაიზარდოს. უკიდურეს შემთხვევაში, გენების მიმოცვლის პოსტმიგოტური ბარიერები შეიძლება მოიშალოს, და ნახევარსახეობები ერთ სახეობად გაერთიანდებიან.

4. ზოგიერთი ჰიბრიდი მშობლიური ფორმებისგან რეპროდუქციულად იზოლირებული ხდება და მესამე სახეობად ყალიბდება.

ამ შესაძლებლობებს მომდევნო თავში დანვრილებით განვიხილავთ.

## რეზიუმე

1. „სახეობის“ მრავალი განსაზღვრება არსებობს. ევოლუციური ბიოლოგები ყველაზე ხშირად ბიოლოგიური სახეობის ცნებას იყენებენ. ეს ცნება სახეობას რეპროდუქციული წყვეტილობის მეშვეობით განსაზღვრავს და არა ფენოტიპური განსხვავებით, თუმცა ფენოტიპური განსხვავება რეპროდუქციული წყვეტილობის მაჩვენებელი შეიძლება იყოს. სახეობის სხვა განსაზღვრებებს შორის მნიშვნელოვანია სახეობის ფილოგენეტიკური ცნება, რომლის თანახმად, სახეობა არის პოპულაციების სიმრავლე, რომლებიც განსხვავდებიან გარკვეული ნიშან-თვისებებით.
2. ბიოლოგიური სახეობის ცნების (BSC) გამოყენების არეალი შეზღუდულია. ზოგიერთი პოპულაციის სახეობად კლასიფიცირება რთულია, რადგან რეპროდუქციული წყვეტილობის ჩამოყალიბება ეტაპობრივი პროცესია. BSC ალოპატრიულ პოპულაციებს კარგად მიესადაგება, მაგრამ ამგვარი პოპულაციის სახეობად შერაცხვა საკმაოდ რთულია.
3. გენების გაცვლისთვის დაბრკოლების შემქმნელი ბიოლოგიური განსხვავებები ბევრია და მეცნიერები ძირითადად პრეზიგოტურ (მაგალითად, ევოლუციური ან სქესობრივი იზოლაცია) და პოსტმიგოტურ (ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა ან უნაყოფობა) დაბრკოლებებს განსხვავებენ. ზოგიერთი სახეობა დაწყვილების შემდგომი, პრეზიგოტური დაბრკოლებებით (მაგალითად, გამეტური იზოლაცია) არის იზოლირებული.
4. გენების გაცვლის პრეზიგოტური დაბრკოლებებიდან ცხოველებში ყველაზე მნიშვნელოვანია სქესობრივი (ეთოლოგიური) იზოლაცია. ასეთი იზოლაცია მთავრად სქესების კომუნიკაციის დარღვევას ნიშნავს, რაც სიგნალების და რეაქციების გენეტიკურ განსხვავებაში გამოიხატება. მამრის და მდედრის კომპონენტების განსხვავება, ჩვეულებრივ, გენეტიკურად დამოუკიდებელია.
5. პოსტმიგოტური იზოლაცია არის გამოწვეული ბირთვული გენების განსხვავებებით, ქრომოსომების სტრუქტურული განსხვავებებით ან ციტოპლაზმური ფაქტორების, როგორცაა ენდოსიმბიოტური ბაქტერიები, შეუთავსებლობით. გენების სხვაობა, რომელიც ჰიბრიდის უნაყოფობას ან სიცოცხლისუნარიანობას იწვევს, სულ მცირე, ორ ლოკუსზე არსებულ განსხვავებას მოიცავს. ასეთი ლოკუსები ჰიბრიდში არაჰარმონიულად ურთიერთქმედებს. ჰიბრიდის უნაყოფობაში ქრომოსომული განსხვავებების როლი დადგენილი არ არის.
6. რეპროდუქციული დაბრკოლებები ეტაპობრივად ყალიბდება. ჰეტეროგამეტური სქესის (ხშირად მამრის) ჰიბრიდის უნაყოფობა ან სიცოცხლისუნარიანობა ჰომოგამეტური სქესის (ხშირად მდედრის) იგივე თვისებებზე ადრე ყალიბდება. ამ მოვლენას ჰალდინის წესი ეწოდება.
7. ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების მოლეკულური დივერგენციის დონე ძალიან ცვალებადია და ზოგიერთი, ახლად გაჩენილი სახეობის გამორჩევა მოლეკულური მარკერებით შეუძლებელია. ზოგიერთ სახეობას საერთო წინაპრული მოლეკულური პოლიმორფიზმები აქვს. ზოგიერთ შემთხვევაში ერთი სახეობის გარკვეული გენების ასლები სხვა სახეობის გენების ასლებთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე იგივე სახეობის გენების ასლებთან. ასეთ დროს გენების ფილოგენეზი გენების მატარებელი სახეობების ფილოგენეზს არ ემთხვევა.
8. სახეობები (ან ნახევარსახეობები) ზოგჯერ ჰიბრიდულ ზონებში ჯვარდებიან. ჰიბრიდული ზონა ხშირად არის იმ პოპულაციების შეხვედრის რეგიონი, რომლებიც უწინ ალოპატრიული პოპულაციები იყვნენ. ზოგიერთ ლოკუსზე მდებარე ალელი ჰიბრიდულ პოპულაციებს შორის ინტროგრესიას (სახეობათა შორის ჰიბრიდიზაციის დროს სხვა სახეობის გენების მიღება) განიცდის და სხვადასხვა დახრილობის მქონე ალელის სიხშირის კლინებს ქმნის. ასეთი კლინების დახრილობა გავრცელების სიჩქარეზე, გადარჩევის ძალაზე და შერჩეული ლოკუსების შეჭიდულობაზე დამოკიდებულია.



## ტერმინები და ცნებები

### ქცევითი იზოლაცია

ბიოლოგიური სახეობის ცნება (კონცეფცია) (BSC)

კოდაპტირებული გენოფონდი

კონსფეციფიური (ეკუთვნის იგივე სახეობას)

ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა

დობჟანსკი-მიულერის შეუთავსებლობა

F<sub>2</sub>-ის განადგურება

ჰალდენის წესი

ჰიბრიდული ზონა (პირველადი, მეორადი)

ინტროგრესია

მაიზოლირებელი დაბრკოლებები (ბარიერი)

ევოლუციური შტოების კლასიფიკაცია

ფილოგენეტიკური სახეობის ცნება (PSC) პოსტზიგოტური დაბრკოლებები (ბარიერები)

პრეზიგოტური დაბრკოლებები (ბარიერები)

მეორადი კონტაქტი

ნახევარსახეობა

ტყუპი სახეობა

დობილი სახეობა (ახლო ნათესავი სახეობა)

კონკრეტული მეწყვილის ამოცნობის

სისტემა

სუპერსახეობა

დაძაბულობის ზონა

## დამატებითი საკითხავი

უკანასკნელი 40 წლის მანძილზე სახეობების წარმოშობის პროცესი ყველაზე ვრცლად არის მიმოხილული წიგნში: A. Coyne and H. A. Orr, *Speciation* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004). ავტორები სახეობების გაჩენის ჰიპოთეზებს და მონაცემებს დანვრილებით ანალიზებენ და შესაბამის ლიტერატურას აჯამებენ, სახეობის ცნებას ვრცლად მიმოხილავენ და ბიოლოგიური სახეობის ცნების გამართლებას ცდილობენ.

ცხოველთა სახეობებისა და სახეობების წარმოშობის შესახებ კლასიკური შრომებია: Ernst Mayr – *Animal species and evolution* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1963), მისი შემოკლებული ვერსია: *Populations, species and evolution* (Harvard University Press, Cambridge, 1970) და წინამორბედი ნაშრომი: *Systematics and the origin of species* (Columbia University Press, New York, 1942). მცენარეებზე დაწერილი კლასიკური შრომებიდან აღსანიშნავია: *Variation and evolution in the plants*, by G. L. Stebbins (Columbia University Press, New York 1950). იგივე საკითხებს ეხება: V. Grant, *Plant speciation* (Columbia University Press, New York, 1981).

სახეობათა ცნებისა და სახეობების წარმოშობის შესახებ დაწერილი ნარკვევებია თავმოყრილი: *Endless forms: Species and speciation*, edited by D. J. Howard and S. H. Berlocher (Oxford University Press, Oxford and New York, 1998). ცხოველების და მცენარეების შესახებ დაწერილ ნარკვევებს, მათ შორის სასწავლო მაგალითებს აერთიანებს: *Hybrid zones and the evolutionary process*, edited by R. G. Harrison (Oxford University Press, New York, 1993).

## ამოცანები და სადისკუსიო თემატიკა

1. გენების გაცვლა გარკვეულ დონეზე მიმდინარეობს ბაქტერიებში, რომლებიც ძირითადად უსქესოდ მრავლდებიან. რა ევოლუციური ფაქტორები უნდა გავითვალისწინოთ, რათა დავადგინოთ, შეიძლება, თუ არა მივასადაგოდოთ ბაქტერიას ბიოლოგიური სახეობის ცნება?
2. დავუშვათ, ბიოლოგიური სახეობის ცნების ნაცვლად ფილოგენეტიკური სახეობის ცნებას ვიყენებთ. რა ზეგავლენა ექნება ასეთ ცვლილებას (ა) მსჯელობაზე, სახეობების გაჩენის ევოლუციური მექანიზმების შესახებ (ბ) ევოლოგიურ თანასამოგადოებებში სახეობების მრავალფეროვნების კვლევებზე, (გ) მსოფლიოს ბაზაზე სახეობების მრავალფეროვნების შეფასებაზე და (დ) გადაშენების საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების დაცვაზე?
3. ბოტანიკოსები ბიოლოგიური სახეობის ცნებას ზოლოლოგებზე ნაკლები ენთუზიამით იზიარებენ. წაიკითხეთ და განიხილეთ მათი არგუმენტები, მაგალითად რეივენის (1976) და ლევენის (1979) სტატიებში.
4. მოიყვანეთ მცენარის ერთ გვარში შემავალი ორი სახეობის მაგალითი. შეიმუშავეთ კვლევის სტრატეგია, რომლის დახმარებით დაადგინოთ (ა) ხდება თუ არა გენების მიმოცვლა ამ სახეობებს შორის და (ბ) რა რეპროდუქციული დაბრკოლებები ინარჩუნებს სახეობებს შორის განსხვავებას.
5. ჰიბრიდული ზონების კვლევა ადასტურებს, რომ მიტოქონდრიული და ქროლოპლასტული დნმ-ის მარ-

კერები შემდგომში ხშირად განიცდიან ინტროგრესიას, და უფრო მაღალი სიხშირით გვხვდებიან, ვიდრე ბირთვული გენის მარკერები (Avisé 1994; pp. 284-290), აქედან გამომდინარე, ჰიბრიდული მონებისგან მოშორებით, ინდივიდებს, რომლებთაც არ გააჩნიათ ჰიბრიდული წარმოშობის ფენოტიპური მარკერები, შეიძლება ჰქონდეთ სხვა სახეობის (ან ნახევარსახეობის) მიტოქონდრიული ან ქლოროპლასტული გენომები. რა განაპირობებს ამ მოვლენას?

6. დავუშვათ, ხოჭოების ცუდად შესწავლილი გვარით ხართ დაინტერესებული, რომელიც თქვენგან მოშორებით არის გავრცელებული და ამიტომ მის მონახულებას ვერ შეძლებთ. მეგობარი ბიოლოგი იმავე გვარზე ატარებს კვლევებს, ნიმუშებს აგროვებს და თქვენთვის ინახავს. ასეთი ნიმუშების დამხარებით ხოჭოების მორფოლოგიის და დნმ-ის თანმიმდევრობების შესწავლა შესაძლებელია. როგორ გაიგებთ რამდენი სახეობაა თქვენი მეგობრის მიერ შეგროვებულ კოლექციაში? დავუშვათ, მეგობარმა თითოეული ნიმუშიდან მიტოქონდრიული დნმ გამოყო, მაგრამ გზაში რამდენიმე ნიმუში დაკარგა. როგორ გაიგებთ რამდენი სახეობაა კოლექციაში? შესაძლებელია კი ამის დადგენა?
7. დავუშვათ, ნათესაური კავშირის მქონე ორი ან მეტი ტაქსონი გენის ევოლუციური შტოების მიხედვით პოლიფილეტურია, როგორც ეს ნაჩვენებია 2.19 სურათზე გამოსახული ციხილიდა თევზებისთვის. რა ფაქტების მეშვეობით გადანწყვიტავთ რითი არის განპირობებული ეს მოვლენა: წინაპარი პოლიმორფიზმების არასრული კლასიფიკაციით (ანუ ერთიანობის არარსებობით) თუ ინტროგრესიული ჰიბრიდიზაციით?

# სახეობათა წარმოშობა

# 16

მათაში სახეობათა წარმოშობის საკითხს შევხებით. თუ ვიღებთ, რომ სახეობა მხოლოდ განსხვავებული თვისებების მქონე პოპულაციებისგან შედგება, მაშინ მისი წარმოშობა მარტივი პროცესია: — ბუნებრივი გადარჩევა ან გენეტიკური დრეიფი ახალ ალელებს ან თვისებებს დააფიქსირებს (იხ. 10-13 თავები). მაგრამ, თუ ამგვარი განსხვავებების მუდმივობა დამოკიდებულია რეპროდუქციულ იზოლაციაზე და მივიღებთ, რომ რეპროდუქციული იზოლაცია სახეობის განმსაზღვრელი თვისებაა, მაშინ მთავარი შეკითხვაა გენეტიკური საფუძვლის მქონე ბარიერების წარმოქმნა, რომლებიც ხელს უშლიან გენების მიმოცვლას.

ამ შეკითხვის სირთულე ყველაზე უკეთ იკვეთება, როცა ვიკვლევთ პოსტმიგრაციულ რეპროდუქციულ ბარიერებს, მაგალითად, ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიობას ან უნაყოფობას. თუ ორი პოპულაცია ფიქსირებულია  $A_1A_1$  და  $A_2A_2$  გენოტიპების მიხედვით, მაგრამ  $A_1A_2$  ჰეტეროზიგოტას დაბალი რეპროდუქციული წარმატება აქვს, მაშინ როგორ ხდება ამ პოპულაციების დივერგენცია? რა ალელიც არ უნდა ჰქონდეს წინაპარ პოპულაციას (დავუშვათ,  $A_1$ ),  $A_1A_2$ -ის დაბალი წარმატება ალტერნატიული ალელის ( $A_2$ -ის) სიხშირის ზრდას ხელს შეუშლის და რეპროდუქციულად შეუთავსებელ პოპულაციებს შექმნის. დავუშვათ შემდეგ, რომ პოპულაციების რეპროდუქციული იზოლაცია ერთზე მეტ ლოკუსს ეფუძნება.



**სახეობების წარმოშობა მხესუმ-ზირეში.** მხესუმშია *Helianthus anomalous* ქვიშის დიუნებში იზრდება. *H. anomalous* ერთ-ერთი სახეობაა *H. annuus*-ის და *H. petiolaris fallax*-ის ჰიბრიდებიდან (იხ. სურ. 16.20). ის უფრო მშრალ და მკაცრ გარემოში ახერხებს არსებობას, ვიდრე რომელიმე მშობელი სახეობა (Photo by Jason Rock, courtesy of Loren Rieseberg.)



**ცხრილი 16.1. სახეობათა წარმოშობის ხერხები**

- I. კლასიფიკაცია რეპროდუქციული ბარიერების გეოგრაფიული წარმოშობის მიხედვით
  - ა. ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა
    1. ვიკარიანსა
    2. პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა
  - ბ. პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა
  - გ. სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა
- II. კლასიფიკაცია გენეტიკური და მიზეზ-შედეგობრივი საფუძვლების მიხედვითა
  - ა. გენეტიკური დივერგენცია (ალელების ჩანაცვლება)
    1. გენეტიკური დრეიფი
    2. პიკის გადაადგილება (პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა)
    3. ბუნებრივი გადარჩევა
      - a. ეკოლოგიური გადარჩევა
        - i. რეპროდუქციული იზოლაციის
        - ii. რეპროდუქციული ბარიერების
        - iii. პლუტროპული გენების
      - b. სქესობრივი გადარჩევა
  - ბ. ციტოპლამური შეუთავსებლობა
    1. პოლიპლოიდი
    2. ქრომოსომის გადაჯგუფება
  - დ. რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა

<sup>ა</sup> გენეტიკური და მიზეზ-შედეგობრივი საფუძვლების უმეტესობა ალოპატრიული, პარაპატრიული ან სიმპატრიული გეოგრაფიული კონტექსტის შესაბამისად შეიძლება მოქმედებდეს, ხოლო „გენეტიკური დივერგენციის“ ქვეშ ჩამოთვლილი ზოგიერთი მიზეზ-შედეგობრივი საფუძველი ციტოპლამურ შეუთავსებლობას, ციტოლოგიურ დივერგენციას და/ან სახეობების რეკომბინაციულ წარმოშობას შეესაბამება.

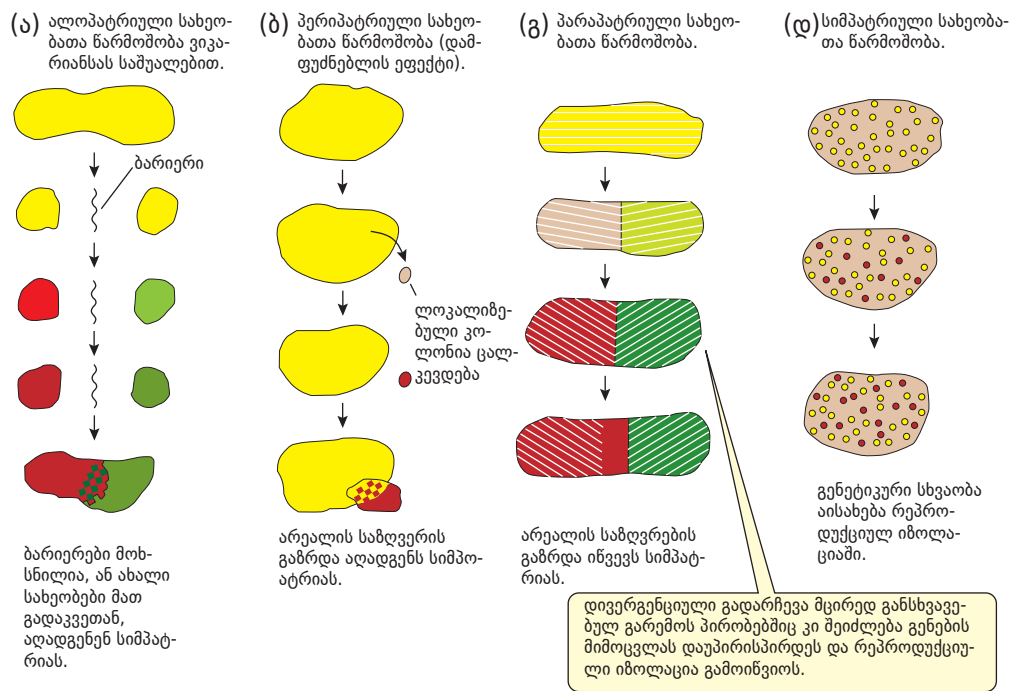
რეპროდუქციული იზოლაციის გამომწვევი პოლიგენური თვისების პრობლემა ის, რომ რეკომბინაცია შუალედურ შედეგებს იწვევს. მაგალითად, როდესაც დროს როცა შეჯვარება ხდება რამდენიმე ლოკუსი აკონტროლებს,  $A_1A_1B_1C_1C_1$  და  $A_2A_2B_2C_2C_2$  გენოტიპები შესაბამისად სემონის დასაწყისში და ბოლოში შეიძლება შეჯვარდნენ ანუ რეპროდუქციულად იზოლირებულნი გახდნენ. მაგრამ სემონის შუაში შეჯვარებული მრავალი გენოტიპი ქმნის “-“, რომლითაც ხდება გენების მიმოცვლა ორ ექსტრემალურ გენოტიპს შორის. *სახეობების წარმოშობასთან დაკავშირებული მთავარი სირთულე: ორი განსხვავებული პოპულაციის წარმოქმნა შუალედური მდგომარეობის გარეშე.* ეს პრობლემა ძალაშია და არ არის დამოკიდებული მამე, თუ რომელი ნიშანი იწვევს პრეზიგოტურ თუ პოსტგიგოტურ იზოლაციას.

**სახეობების წარმოშობის ხერხები**

ამ პრობლემის გადაწყვეტის მრავალ გზას **სახეობების წარმოშობის ხერხები** გვაძლევს. სახეობების წარმოშობის ხერხების კლასიფიკაცია რამდენიმე კრიტერიუმის მიხედვით ხდება (ცხრილი 16.1). ამ ხერხებს შორის არის გენების მიმოცვლის ბარიერების გეოგრაფიული წარმოშობა, ბარიერების გენეტიკური საფუძვლები და ბარიერების ეკოლოგიის მიზეზები.

სახეობების წარმოშობა სამი სახის გეოგრაფიულ პირობებში ხდება, რომლებიც ერთმანეთში გადადიან (სურ. 16.1). **ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა**, არის ისეთ პოპულაციებში რეპროდუქციული ბარიერების ეკოლოგია, რომლებიც გეოგრაფიული ბარიერებით ცოტათი მაინც დაცულნი არიან გენების მიმოცვლისგან. ხშირად ალოტრაპიულ სახეობათა წარმოშობის ორ ხერხს განასხვავებენ: **ვიკარიანსას** (ორი მოზრდილი პოპულაციის გაყოფა; სურ. 16.1ა), და **პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობას** (მცირე პოპულაციის გამოყოფა ფართოდ გავრცელებული წინაპარი ფორმიდან; სურ. 16.1ბ). **სახეობათა წარმოშობის პარაპატრიული ხერხის დროს** მემობელი პოპულაციები, რომელთა შორის გენების მომიერი მიმოცვლა არსებობს, ცალკეედებიან და რეპროდუქციულად იზოლირებულნი ხდებიან (სურ. 16.1გ). **სახეობების წარმოშობის სიმპატრიული ხერხი** არის რეპროდუქციული ბარიერების ეკოლოგია ერთ, თავდაპირველად შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციაში (სურ. 16.1დ). სახეობების წარმოშობის ალოპატრიული, პარაპატრიული და სიმპატრიული ხერხები კონტინუუმს ქმნის. ისინი ამ კონტინუუმში მხოლოდ იმ ხარისხით განსხვავდებიან, რომლითაც დასაწყისში გენების მიმოცვლას ორგანიზმისგან დამოუკიდებელი ფიზიკური ბარიერები ამცირებენ (როგორც ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის დროს), ან თვით

**სურ. 16.1.** ადებულია გეოგრაფიული პირობების მიხედვით განსხვავებული სახეობათა წარმოშობის ოთხი მოდელიდან. ყოველ მოდელში წარმატებული სტადიების დიაგრამა. (ა) ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა ვიკარიანსას საშუალებით. (ბ) ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის პერიპატრიული ანუ დამფუძნებლის ეფექტის მოდელი. (გ) პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა. (დ) სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა.



ამ ორგანიზმების ბიოლოგიური თვისებების ევოლუციური ცვლილებები (როგორც სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის დროს). ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა ყველაზე გავრცელებული ხერხია, დანარჩენი ხერხების სიხშირეზე კი მეცნიერები დავობენ.

გენეტიკური თვალსაზრისით, რეპროდუქციული დაბრკოლებების წარმოქმნის მიზეზი შეიძლება იყოს: გენეტიკური დივერგენცია (განსხვავებული ალელები რამდენიმე ან მრავალ ლოკუსზე), ციტოპლაზმური შეუთავსებლობა, ან ციტოლოგიური დივერგენცია (პოლიპლოიდია ან ქრომოსომების სტრუქტურული გადაჯგუფება). ამ თავის უმეტეს ნაწილს გენეტიკური დივერგენციის შედეგად სახეობების წარმოშობას მივუძღვნივთ.

რეპროდუქციული დაბრკოლებების, ისევე როგორც ნებისმიერი სხვა თვისების, ევოლუციის მიზეზებია გენეტიკური დრეიფი და იმ მუტაციით გამოწვეული გენეტიკური ცვლილებების ბუნებრივი გადარჩევა. სახეობათა წარმოშობის ჰიპოთეზური მიდელი — პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა, რომელსაც აგრეთვე პიკის გადანაცვლებით სახეობათა წარმოშობას ანუ ტრანსცილიენსიას უწოდებენ, ითხოვს როგორც გენეტიკური დრეიფის, ასევე ბუნებრივი გადარჩევის არსებობას. სახეობათა წარმოშობას შეიძლება როგორც სქესობრივი გადარჩევა, ასევე ბუნებრივი გადარჩევის ევოლუციური მიზეზები იწვევდეს. ზოგიერთ შემთხვევაში რეპროდუქციული იზოლაციის გადარჩევა, ანუ ჰიბრიდიზაციის ხელისშემშლელი გადარჩევა ხდება (მე-11 თავიდან გაიხსენეთ რაიმე თვისებებისთვის გადარჩევისა და რაიმე თვისებების გადარჩევის შორის განსხვავება). პირიქით, რეპროდუქციული იზოლაცია სხვა მიზეზებით გამოწვეული გენეტიკური ცვლილებების გვერდითი შედეგად შეიძლება იყოს (Muller 1940; Mayr 1963). ამ შემთხვევაში მაიმოლირებელი თვისების ადაპტაციური დივერგენცია შეიძლება მოხდეს (მაგალითად, კლიმატური ფაქტორების გამო გამრავლება ორ სხვადასხვა სემონზე ხდება, რის გამოც პოპულაციები არ ჯვარდებიან), ან რეპროდუქციული ბარიერები შეიძლება სხვა ფუნქციებისთვის გადარჩეული გენების პლეიტროპიული ქვეპროდუქტი იყოს.

## ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა

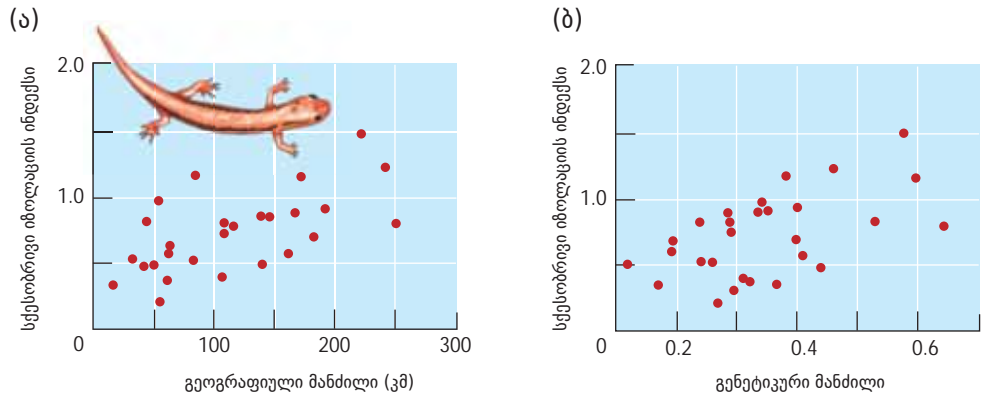
ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა არის გეოგრაფიულად განცალკევებულ პოპულაციებს შორის მიმდინარე გენეტიკური რეპროდუქციული ბარიერების ევოლუცია. ეს პოპულაციები განცალკევებულია ფიზიკური ბარიერებით, მაგალითად: ტოპოგრაფიით, წყლით (ან ხმელეთით) და საცხოვრებლად უვარგისი არეალეებით. ფიზიკური ბარიერი მნიშვნელოვნად ამცირებს გენების მიმოცვლას, რომელიც პოპულაციებს შორის გენეტიკურ სხვაობას ქმნის. ამის შედეგად გენების მიმოცვლის პრევენცია, იმ შემთხვევისთვის ვითარდება, თუ მოგვიანებით პოპულაციები ერთმანეთს ისევ დაუკავშირდებიან. (იხ. სურ. 16.1 ა). ალოპატრია ინდივიდების ან მათი გამეტების გადანაცვლების მკვეთრ შემლუღვას ნიშნავს. მაშასადამე, თუ სახეობა ნაკლებად განსახლებულია ან კონკრეტულ საცხოვრებელ არეალს ანიჭებს უპირატესობას, მაშინ პოპულაციები „მიკროგეოგრაფიულად“ იზოლირებულნი ხდებიან (მაგალითად, ტბაში, ან ჰაბიტატის შერჩეულ ნაწილებს შორის იზოლაცია). ყველა ევოლუციური ბიოლოგი თანხმდება, რომ ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა მართლაც არსებობს, და ცხოველებში სახეობების წარმოშობის ყველაზე ხშირი ხერხია (Mayer 1963; Coyne and Orr 2004).

ალოპატრიული პოპულაციების გავრცელების არეალი ზოგჯერ ფართოვდება, რის შედეგადაც პოპულაციები ერთმანეთთან კონტაქტში შედიან (მაგალითად, გამყინვარების შემდგომი ექსპანსია 6.15 სურათზე). თუ ალოპატრიის პერიოდის განმავლობაში საკმარისად ძლიერი იზოლაციური ბარიერები განვითარდა, მაშინ პოპულაციები შეიძლება სიმპატრიულები გახდნენ გენების მიმოცვლის გარეშე. თუ განვითარდა არასრული რეპროდუქციული იზოლაცია, მაშინ პოპულაციები ჰიბრიდულ ზონას ქმნიან (იხ. მე-15 თავი, სადაც ჰიბრიდული ზონების შესაძლო მომავალი აღწერეთ). გავრცელების არეალი შეიძლება წარსულში გაფართოებულიყო, ამიტომ თანამედროვე სიმპატრიული დობილი (ყველაზე ახლო ნათესაური კავშირის მქონე) სახეობები შესაძლოა ალოპატრიული და არა სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის შედეგად წარმოიქმნან.

## ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის ფაქტები

ბუნებრივი გადარჩევა და გენეტიკური დრეიფი პოპულაციების გენეტიკური შემადგენლობის სხვაობას იწვევს. ამიტომ, ალბათ გარდაუვალია, რომ დიდი ხნის განმავლობაში იზოლირებული პოპულაციები საბოლოოდ განსხვავებულ სახეობებად ყალიბდებიან. მრავალი სახეობის გეოგრაფიულ პოპულაციებს საწყისი პრეზიგოტური და/ან პოსტზიგოტური რეპროდუქციული იზოლაცია ახასიათებს. მაგალითად, სტივენ ტილიემ და მისმა კოლეგებმა (1990) აშშ-ის აღმოსავლეთით მდებარე აპალაჩის მთების სამხრეთის სხვადასხვა ადგილებში მობინადრე მუქი სალამანდრების (*Desmognathus ochrophaeus*) სქესობრივი იზოლაცია შეისწავლეს. მეცნიერებმა სხვადასხვა პოპულაციების (ჰეტეროტიპური წყვილები) და იგივე სახეობის (ჰომოტიპური წყვილები) მდედრები და მამრები ერთად მოათავსეს და დაწყვილებების რაოდენობა დათვალეს. პოპულაციების სხვადასხვა წყვილებს შორის სქესობრივი იზოლაციის სიძლიერის ინდექსი უწყვეტად ცვალებადი აღმოჩნდა. ის მერყეობდა იზოლაციის არარსებობიდან სრულ იზოლაციამდე (სურ. 16.2). გეოგრაფიულად უფრო დაშორებული პოპულაციები გენეტიკურადაც უფრო განსხვავებულები იყვნენ (ალოპატრიული სიხშირეებზე დაფუძნებული გენე-

**სურ. 16.2.** სალამანდრას *Desmognathus ochrophaeus*-ის პოპულაციების სქესობრივი იზოლაციის ხარისხი კორელირებს (ა) პოპულაციებს შორის გეოგრაფიულ მანძილთან და (ბ) გენეტიკურ მანძილთან (გენეტიკური მანძილი ნების D ინდექსია, რომლითაც რამდენიმე ლოკუსზე ალოზიმების სიხშირეები იზომება) (After Tilley et al. 1990.)

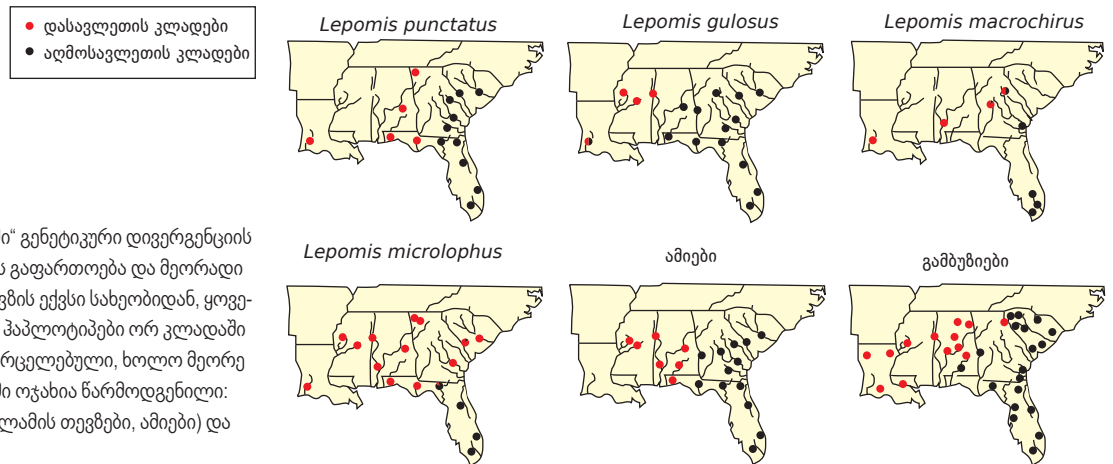


ტიკური დისტანციის ნების D ინდექსის მიხედვით) და ნაკლები ალბათობით წყვილებოდნენ.

სახეობათა წარმოშობა ხშირად ბარიერების გეოლოგიურ ისტორიას უკავშირდება. მაგალითად, პლიოცენის პერიოდში პანამის ყურეს წარმოქმნის შედეგად მღვის მრავალი ორგანიზმი წყნარი ოკეანის და კარიბის პოპულაციებად დაიყო. ზოგიერთი პოპულაცია ცალკე სახეობად ჩამოყალიბდა. ტაკუნა კიბოების შიდა ასეთი სახეობის ლაბორატორიული წყვილებიდან მხოლოდ 1% ტოვებს სიცოცხლისუნარიან შთამომავლობას (Knowlton 1993). ზოგიერთ შემთხვევაში დიფერენცირებულ ფორმებს შორის საკონტაქტო ზონები იმ პოპულაციების შეხვედრაზე მიუთითებს, რომლებიც წარსულში ალოპატრიული იყვნენ. მაგალითად, ელდრიჯ ბერმინგემმა და ჯონ ევაიზიმ (1986; Avise 1994) სამხრეთ-აღმოსავლეთი აშშ-ის მდინარეებიდან თევზის ექვსი სახეობის მიტოქონდრიული დნმ-ის გენეალოგია განალიზეს. ექვსივე სახეობაში დნმ-ის თანმიმდევრობები აღმოსავლეთის და დასავლეთის პოპულაციებისთვის დამახასიათებელ ორ განსხვავებულ კლადას ქმნის. ეს ორი კლადა დასავლეთი ფლორიდის იმავ რეგიონში კონტაქტში შედის (სურ. 16.3). ასეთი მდგომარეობა მიუთითებს, რომ აღმოსავლეთის და დასავლეთის პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა შემცირდა წარსულში, გარკვეულ პერიოდში. დნმ-ის ორ კლადას შორის განსხვავებული თანმიმდევრობების რაოდენობა მიუთითებს, რომ იზოლაციის დრო 3-4 მილიონი წელია. მაშინ მღვის დონე ბევრად მაღალი იყო, ვიდრე ახლა, რაც მტკნარი წყლის თევზების გავრცელებისთვის ბარიერს ქმნიდა.

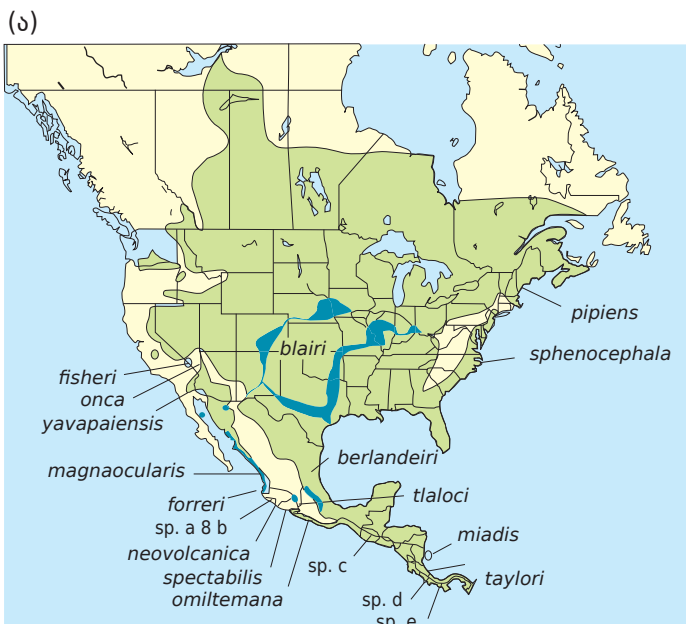
ნათესაური კავშირის მქონე სახეობები ხშირად ერთმანეთს გეოგრაფიულად ცვლიან, რაც მათ ალოპატრიულ წარმოშობაზე მიუთითებს. მაგალითად, ჩრდილოეთამერიკული ლეოპარდის ბაყაყები ორ კლადას ქმნიან, რომელშიც დაახლოებით 27 სახეობა არის გაერთიანებული. ადრე მათ *Rana pipiens*-ის გეოგრაფიულ რასებად თვლიდნენ (Hills 1998). ყოველ კლადაში შემავალი სახეობების გეოგრაფიული გავრცელების არეალები ერთმანეთს ოდნავ გადაფარავენ, ან საერთოდ არ ემთხვევიან (სურ. 16.4). ეს სახეობები პოტენციურად, ან ახლაც იზოლირებულია: საცხოვრებელი არეალით, გამრავლების სეზონით, დაწყვილების სიგნალიზაციით და/ან ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარობით.

ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის საწინააღმდეგო ფაქტებიც არსებობს. მაგალითად, იზოლირებულ კუნძულზე ფრინველების დობილი სახეობების წყვილები ერთად არ გვხვდება, ანუ სახეობების წარმოშობა ხმელეთის პატარა მონაკვეთზე არ მიმდინარეობს, ვინაიდან ის პოპულაციებს შორის გეოგრაფიულ იზოლაციას ვერ წარმოქმნის (Coyne and Price 2000). როდესაც კუნძულზე ფრინველების ახლო ნათესაური კავ-



**სურ. 16.3.** იზოლირებულ „რეფუგიუმებში“ გენეტიკური დივერგენციის ფაქტები, რასაც გავრცელების არეალის გაფართოება და მეორადი კონტაქტი მოსდევს. მტკნარი წყლის თევზის ექვსი სახეობიდან, ყოველი სახეობის მიტოქონდრიული დნმ-ის ჰაპლოტიპები ორ კლადაში შედის. ერთი კლადა დასავლეთშია გავრცელებული, ხოლო მეორე აღმოსავლეთში. სურათზე თევზების სამი ოჯახია წარმოდგენილი: Centrarchidae (თევზი მთვარე), Amiidae (შლამის თევზები, ამიები) და Poeciliidae (გამბუზიები) (After Avise 1994.)





სურ. 16.4. (ა) *Rana pipiens*-ის (ლოპარდის ბაყაყების) ერთი კლადის სახეობების გავრცელება. მოვიერთი სახეობის გადაფარვის ზონების (მუქად გამოსახული) კვლევამ აჩვენა, რომ ეს სახეობები რეპროდუქციულად იზოლირებულია. ამ სახეობების ფართო ალოპატრიული ან პარაპატრიული გავრცელება ნიშნავს, რომ სივრცითი დაცილების შედეგად ეს სახეობები განსხვავებული გახდა. (ბ) ჩრდილოეთის სახეობა *Rana pipiens pipiens* და (გ) ფლორიდაში გავრცელებული სახეობა *Rana sphenocephala sphenocephala* (ა after Hills 1998; ბ © Rod Planck/Photo Researchers Inc.; გ © Suzanne and Joseph Collins/Photo Researchers Inc.)

შირის მქონე ორი ან მეტი სახეობა ბინადრობს, ამ სახეობების წარმოშობის ადგილად სხვა კუნძული ან კონტინენტი შეიძლება ჩავთვალოთ. ნათელია, რომ რამდენიმე სახეობა სხვადასხვა დროს მოხვდა კუნძულზე. მაგალითად, გალაპაგოსის არქიპელაგის ბევრ კუნძულზე დარვინის სკვინჩების ორი ან მეტი სახეობა ბინადრობს. ეს სახეობები სხვა კუნძულებზე წარმოიშვნენ და მოგვიანებით სიმპატრიულები გახდნენ. მაგრამ ქოქოსის კუნძულზე, რომელიც იზოლირებულია გალაპაგოსის ჩრდილო-აღმოსავლეთიდან, სკვინჩას მხოლოდ ერთი სახეობა გვხვდება. ეს სახეობა მარტო იკავებს რამდენიმე ეკოლოგიურ ნიშას, რომელსაც გალაპაგოსის კუნძულებზე მობინადრე მისი ნათესავები იკავებან (Werner and Sherry 1987; იხ. სურ. 3.22 და მე-18 თავი).

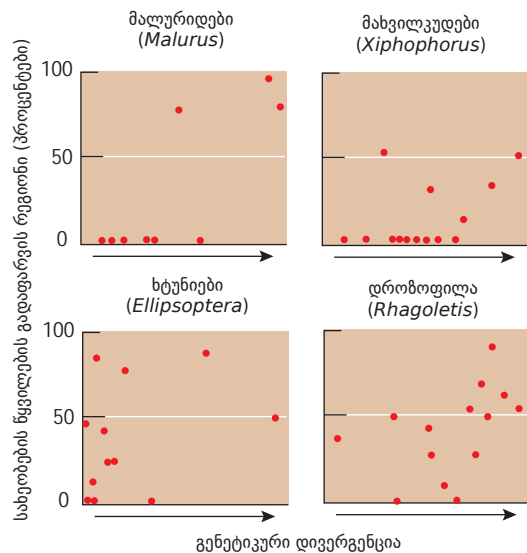
ტიმ ბარაკლოუმ და ალფრედ ვოგლერმა (2000) ივარაუდეს, რომ ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის შედეგად წარმოქმნილი სახეობების გეოგრაფიული არეალების გადაფარვის ადგილების რაოდენობა დროთა განმავლობაში ნულიდან იზრდება, ხოლო სიმპატრიული წარმოშობის მქონე სახეობების გეოგრაფიული არეალების გადაფარვის ადგილების რაოდენობა იგივე რჩება ან მცირდება. მეცნიერებმა ფრინველების, მწერების და თევზების ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების რამდენიმე კლადსთვის, გავრცელების არეალების გადაფარვის ხარისხის სახეობებს შორის მოლეკულური განსხვავების ხარისხზე დამოკიდებულების გრაფიკი ააგეს. მოლეკულური სხვაობა გენების მიმოცვლის შემცირებიდან გასული დროის გამოთვლისთვის გამოიყენეს. აღმოჩნდა, რომ რამდენიმე ჯგუფის გავრცელების არეალის გადაფარვა დროთა განმავლობაში იზრდება, რაც სახეობების ალოპატრიულ წარმოშობას ადასტურებს (სურ. 16.5ა,ბ), ხოლო მწერების ორი ჯგუფის გავრცელების არეალები არ იცვლება, რაც სახეობების სიმპატრიულ წარმოშობაზე მიუთითებს (სურ. 16.5 გ,დ).

სურ. 16.5. ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების წყვილების გეოგრაფიული არეალების გადაფარვის ხარისხის, სახეობებს შორის გენეტიკურ დივერგენციაზე დამოკიდებულების გრაფიკები. გენეტიკური დივერგენცია სახეობების წარმოშობის შემდეგ გასული დროის ინდექსია. გადაფარვის ხარისხი მალურიდებში (*Malurus* — მცირე ზომის ფრინველები) და მახვილკუდებში იზრდება, რაც სახეობების ალოპატრიულ წარმოშობაზე მიუთითებს. კორელაცია ხტუნიებში და დროზოფილა *Rhagoletis*-ში გადაფარვის ხარისხსა და დროის შორის არ არის, რაც სახეობების სიმპატრიულ წარმოშობაზე მეტყველებს (After Barraclough and Volger 2000.)

**სახეობების ვიკარიანტული წარმოშობის ალოპატრიული მექანიზმები**

ალოპატრიული სახეობების ვიკარიანტული წარმოშობის მოდელები გენეტიკურ დრეიფს, ბუნებრივ გადარჩევას და ამ ორი ფაქტორის კომბინაციას ეფუძნება. გენეტიკური დრეიფის და გადარჩევის კომბინაციას განვიხილავთ, როცა პერიპატრიული სახეობების წარმოშობას შევხებით.

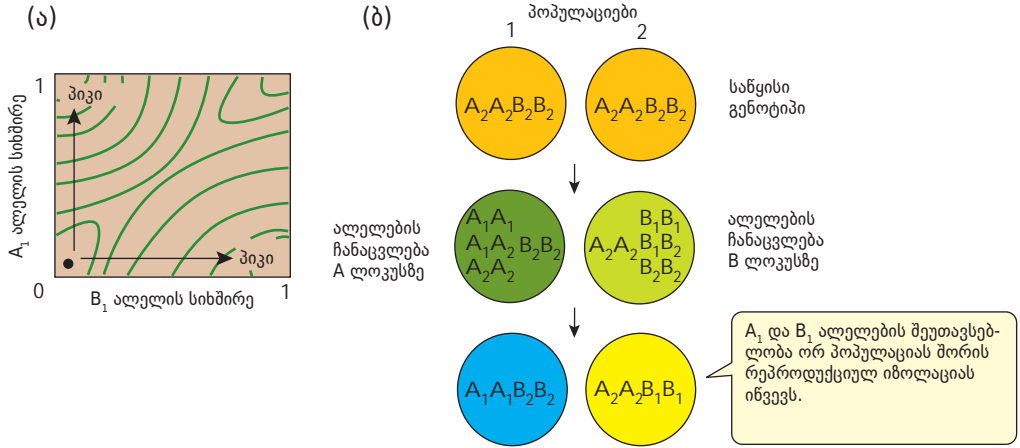
**შეუთავსებლობის წარმოშობა.** როგორ წარმოიქმნა ურთიერთშეჯავრების წარუმატებლობა, ან ჰიბრიდების გამრავლების უუნარობა, თუ ეს მოვლენები უბრალოდ რეპროდუქციული წარმატების შემამცირებელი ალელების ფიქსირებას გულისხმობენ. გამრდა ფიქსირებამდე, რა თქმა უნდა, ბუნებრივ გადარჩევას ეწინააღმდეგება. დობჟანსკიმ (1936) და მიულერმა (1940) ეს პრობლემა თეორიულად გადაჭრეს. ისინი ალელის სიხშირის გაზრდას გადარჩევის საწინააღმდეგოდ მიმართულ მოვლენად არ განიხილავდნენ. ამ თეორიაში რეპროდუქციული ბარიერი ორი ან მეტი ლოკუსის განსხვავებაზე დაფუძნებული. ლოკუსებს წარმატებაზე ერთობლივი გავლენა აქვთ (ანუ წარმატება ორივე ლოკუსზე მდებარე „სწორი“ ალელების ერთობლივ მოქმედებაზე დამოკიდებული).



სახეობების წყვილების გადაფარვის რეიონი (პროცენტები)

გენეტიკური დივერგენცია

**სურ. 16.6.** დობჯანსკი-მიულერის თეორია იმ ალელის ჩანაცვლებების შესახებ, რომელთაც ორი პოპულაციის რეპროდუქციულ იზოლაციამდე მიეყვება, თუ ყოველი პოპულაცია თავდაპირველად  $A_2A_2B_2B_2$  გენოტიპისგან შედგებოდა. (ა) ადაპტაციური ლანდშაფტი (რომელზეც კონტურული წრფეები აჩვენებენ საშუალო წარმატებას, ორივე ლოკუსზე არსებული ალელების სიხშირეების ფუნქციის სახით) აჩვენებს, თუ როგორ გადაადგილდება ორი პოპულაცია სხვადასხვა ადაპტაციური პიკის მიმართულებით. (ბ) თითოეული პოპულაცია ალელის ჩანაცვლებას სხვადასხვა ლოკუსზე განიცდის (ხდება  $A_1$ -ის ან  $B_1$ -ის ჩანაცვლება).  $A_1A_2B_1B_2$  ჰიბრიდის წარმატება დაბალია (ამას აღნიშნავს ლანდშაფტის ცენტრში არსებული „ველი“), რაც  $A_1$ -ის და  $B_1$ -ის პრეზიგოტური ან პოსტიგოტური შეუთავსებლობით არის გამოწვეული.



დავუშვათ, ორი ალოპატრიული პოპულაციის წინაპარი გენოტიპია —  $A_2A_2B_2B_2$  (სურ. 16.6). პირველ პოპულაციაში  $A_1$  ცვლის  $A_2$ -ს რაღაც მიზეზის გამო, ხოლო მეორე პოპულაციაში  $B_2$ -ს  $B_1$ -ი ჩანაცვლებს. ამის შემდეგ პოპულაციები შესაბამისად  $A_1A_1B_2B_2$ -ს და  $A_2A_2B_1B_1$ -ს მიხედვით მონომორფულია.  $A_1A_2$ -ის და  $A_1A_1$ -ის წარმატება პირველი პოპულაციის  $A_2A_2$ -ის წარმატების ტოლია ან მეტია, იმ დროის განმავლობაში, სანამ გენეტიკური ფორნი  $B_2B_2$  არის. ასევე  $B_1B_2$ -ის და  $B_1B_1$ -ის წარმატება  $B_2B_2$ -ის წარმატების ტოლია ან მეტია, სანამ გენეტიკური ფორნი  $A_2A_2$  არის. მაშასადამე, ამ ალელების ჩანაცვლება ბუნებრივი გადარჩევის (თუ წარმატებები განსხვავებულია) ან გენეტიკური დრეიფის (თუ წარმატებები ტოლია) შედეგად მიმდინარეობს.  $A_1$ -ის და  $B_1$ -ის ეპისტატიკური ურთიერთქმედება შეუთავსებლობას იწვევს: ან  $A_1A_2B_1B_2$  ჰიბრიდის სიცოცხლისუნარიანობა შემცირებულია ან ნაყოფიერება, ან  $A_1A_1B_2B_2$  და  $A_2A_2B_1B_1$  გენოტიპები პრეზიგოტური ბარიერებით იზოლირებულნი არიან (მაგალითად განსხვავებული სქესობრივი ქცევით). ამ მოდელში მნიშვნელოვანია, რომ არც ერთი პოპულაცია არ გადის ეტაპს, რომელზეც დაბალი ხარისხის მქონე ჰეტერომიგოტები არსებობს. არც ერთი შეუთავსებელი ალელი იგივე პოპულაციის სხვა ალელის საწინააღმდეგოდ არ „მოწმდება“.

მეტაცაა მესამე ლოკუსზე, მაგალითად  $C_1$ -ზე შეიძლება  $A_1A_1B_1B_1$  პოპულაციაში დაფიქსირდეს, მაგრამ  $A_2$ -სთან ან  $B_2$ -სთან შეუთავსებელი იყოს, და ჰიბრიდის წარმატება შემდგომში შეამციროს. ასევე შეიძლება დაფიქსირდეს  $D_1$  მუტაცია, რომელიც  $A_2$ ,  $B_2$  ან  $C_2$  ალელებთან შეუთავსებელია. რაც უფრო მეტი განსხვავება გროვდება ალელებში, მით მეტია ალბათობა, რომ შედარებით ახალი მუტაციების წარმოქმნა შეუთავსებლობას და შეამცირებენ ჰიბრიდის წარმატებას. მაშასადამე, ჰიბრიდის უნაყოფობის ან სიცოცხლისუნარიანობის ხარისხი დროთა განმავლობაში ექსპონენციალურად შეიძლება გაიზარდოს (Orr 1995).

აღწერილი მოდელი მტკიცდება გენეტიკური მონაცემებით, რომელთა მიხედვით, რეპროდუქციული იზოლაცია ეფუძნება რამდენიმე ან მრავალ ლოკუსს შორის არსებულ ეპისტატიურ ურთიერთქმედებებს (დობჯანსკი-მიულერის შეუთავსებლობებს) (იხ. მე-15 თავი). ალელების ჩანაცვლებები გენეტიკური დრეიფით ან ბუნებრივი გადარჩევით არის განპირობებული. გარკვეული დროით, ალელების შემთხვევითი ფიქსირების შედეგად სახეობების წარმოშობის შესაძლებლობას, გადავდებთ და სახეობების წარმოშობაში ბუნებრივი გადარჩევის როლს განვიხილავთ.

**ბუნებრივი გადარჩევის როლი.** საყოველთაოდ მიღებული შეხედულებით, სახეობების ვიკარიანტული — ალოპატრიული წარმოშობა ბუნებრივი გადარჩევით არის განპირობებული, რომელიც იწვევს გენეტიკური განსხვავებების ევოლუციას, რაც ქმნის პრეზიგოტურ და/ან პოსტიგოტურ შეუთავსებლობას. რეპროდუქციული იზოლაციის გარკვეული, შესაძლებელია დიდი ნაწილიც, იქამდე ვითარდება, სანამ პოპულაციები ალოპატრიულები არიან, ასე რომ, გენების მიმოცვლის არსებითი ან სრული ბარიერი მაშინაც რჩება, როცა პოპულაციების გავრცელების არეალი ფართოვდება და ისინი ვკლავ ხვდება ერთმანეთს (Mayr 1963). მაშასადამე, სახეობების წარმოშობა ხშირად ეფუძნება ან ქვეპროდუქტი, დივერგენტული გადარჩევის, რომელიც ალოპატრიის დროს მიმდინარეობს. დივერგენტული გადარჩევა შეიძლება იყოს ეკოლოგიური ან სქესობრივი.

კონტრასტული შესაძლებლობა ბუნებრივი გადარჩევის მიერ პრეზიგოტური (ანუ სქესობრივი) რეპროდუქციული ბარიერებისთვის უპირატესობის მინიჭება, მათი მაიმოლირებელი ფუნქციის გამო (რეპროდუქციული ბარიერები უვარგისი ჰიბრიდული შთამომავლობა შექმნის საშუალებას ინდივიდებს არ აძლევენ). ამ შემთხვევაში გადარჩევა რეპროდუქციული იზოლაციის გაძლიერებას იწვევს.

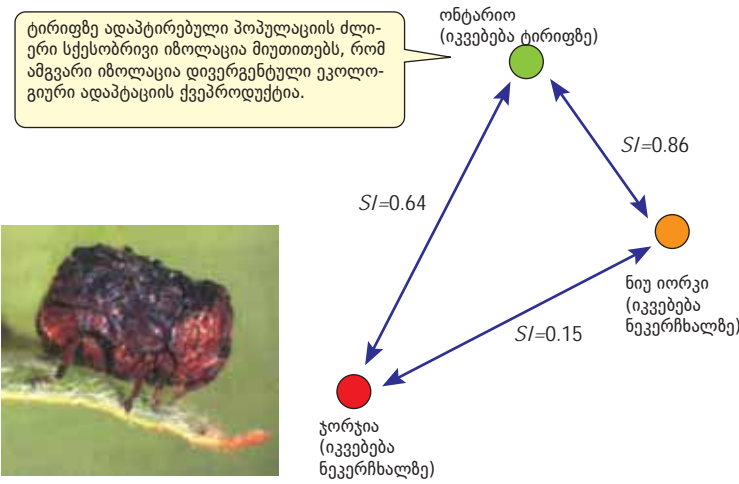
**ეკოლოგიური გადარჩევა და სახეობათა წარმოშობა**

ალოპატრიული პოპულაციები და სახეობები ადაპტაციურ დივერგენციას და რეპროდუქციული იზოლაციის ევოლუციას ერთდროულად გადიან, მაგრამ იმის საჩვენებლად, რომ რეპროდუქციული იზოლაცია ადაპტაცი-

ური დივერგენცია შედეგია საჭიროა დამტკიცდეს, რომ ეს ორი პროცესი გენეტიკურად და მიზმ-შედგობრივად დაკავშირებულია. ეს ფაქტი ყველაზე აშკარად *Drosophila*-ის და სახლის ბუბების ლაბორატორიული კვლევებით დასტურდება. მეცნიერებმა გამოიკვლიეს ერთი საბაზისო პოპულაციიდან იყო წარმოქმნილი ქვეპოპულაციების რეპროდუქციული იზოლაციის შესაძლებლობა. ეს ქვეპოპულაციები სხვადასხვა მორფოლოგიური, ქცევითი ან ფიზიოლოგიური თვისებების დივერგენტული გადარჩევის ობიექტი გახდა. (Rice and Hostert 1994). მრავალ კვლევაში ნაწილობრივი სქესობრივი იზოლაცია ან პოსტმიგრაციული იზოლაცია ჩამოყალიბდა, რაც ნიშნავს, რომ ლაბორატორიულ პირობებში სახეობათა წარმოშობის მსვლელობისას, შესაძლებელია მნიშვნელოვანი პროგრესის შემჩნევა. მაშასადამე, რეპროდუქციული იზოლაცია დამოკიდებული იყო ან მჭიდროდ შეჭიდულ გენებზე, ან იმ გენების პლეოტროპულ ეფექტზე, რომლებიც დივერგენტულად გადარჩეულ ნიშან-თვისებას განაპირობებენ.

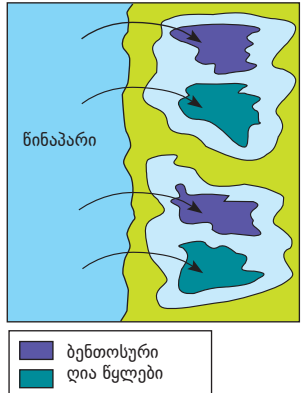
ბუნებრივი პოპულაციების კვლევიდან მიღებული რამდენიმე მაგალითი ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომ დივერგენტული ეკოლოგიური ადაპტაცია რეპროდუქციულ იზოლაციას ქვეპოპულაციის სახით იწვევს (Coyne and Orr 2004). მაგალითად, თუბა ყვავილის *Mimulus guttatus*-ის სპილენძის მიმართ ტოლერანტული და არატოლერანტული პოპულაციების ჰიბრიდების სიცოცხლისუნარიანობა მცირეა. გენეტიკური ანალიზი აჩვენებს, რომ ამ მოვლენაზე პასუხისმგებელია სპილენძის ტოლერანტობის გენი (ან ალელი ძალიან ახლოს განლაგებულ, შეჭიდულ ლოკუსზე) (McNair and Christie 1983). დანიელ ფუნკის (1998) პროგნოზით, თუ რეპროდუქციული იზოლაცია ეკოლოგიური ადაპტაციის ქვეპოპულაციის, მაშინ მწერის ალოპატრიულმა პოპულაციებმა, რომლებიც ადაპტირებულნი არიან მასპინძელი მცენარეების სხვადასხვა სახეობების მიმართ, უნდა ერთმანეთისგან უფრო ძლიერი საწყისი იზოლაცია აჩვენონ, ვიდრე ალოპატრიულმა პოპულაციებმა, რომლებიც იგივე მასპინძელი მცენარით იკვებებიან. მეცნიერი თვლის, რომ ტირიფზე ადაპტირებული ხოჭო *Neochlamisus bebbiana* ნეკერჩხალზე ადაპტირებული პოპულაციებისგან სქესობრივად უფრო იზოლირებულია, ვიდრე ისინი ერთმანეთისგან იზოლირებულნი არიან (სურ. 16.7).

ამ მაგალითებში პლეოტროპია ან შეჭიდულობა ეკოლოგიურ ადაპტაციასა და რეპროდუქციულ იზოლაციას შორის კავშირს განაპირობებს. ამის საპირისპიროდ, შეიძლება მოხდეს იმ თვისების დივერგენცია, რომელიც ხელს უწყობს რეპროდუქციულ იზოლაციას, თვისების ეკოლოგიური როლის გამო. ამ შემთხვევის კარგი მაგალითია მე-15 თავში აღწერილი სხვადასხვა დამტკიცებების მიმართ ადაპტირებული (*Mimulus*) ორი ყვავილი (იხ. სურ. 15.7). კანადის რამდენიმე ტბაში (*Gasterosteus*) ჩვეულებრივმა, სამეკლიანმა თევზმა პარალელური სახეობათა წარმოშობა გაიარა. ამ ტბებში თანაარსებობენ მტკნარი წყლის (წყლის შუა შრეებში მობინადრე) და ბენტოსური (ფორმა, რომელიც ფსკერთან იკვებება) „ეკომორფები“. ბენტოსური სახეობები უფრო მცირეა და ცვალებადი ფორმისაა. ეს ეკომორფები სქესობრივად იზოლირებულნი არიან და თითოეულ ტბაში დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდნენ, ანუ სახეობათა წარმოშობა პარალელურად მოხდა (სურ. 16.8ა). პარალელური ეკოლოგიური დივერგენცია ნიშნავს, რომ ეკოლოგიურმა გადარჩევამ ეკომორფებს შორის განსხვავებები გამოკვეთა. ლაბორატორიულ ცდებში სხვადასხვა ტბებიდან აღებული ერთი და იგივე ეკომორფის მქონე თევზები ისევე ხშირად წყვილდებიან, როგორც ერთი და იგივე ტბის თევზები, ხოლო სხვადასხვა ეკომორფების დანჯვილება უფრო იშვიათი მოვლენაა (სურ. 16.8ბ). მაშასადამე, ეკოლოგიურ დივერგენციასთან დაკავშირებული თვისებები რეპროდუქციულ იზოლაციაზე მოქმედებენ. ალბათ ერთი ამგვარი თვისება ღია

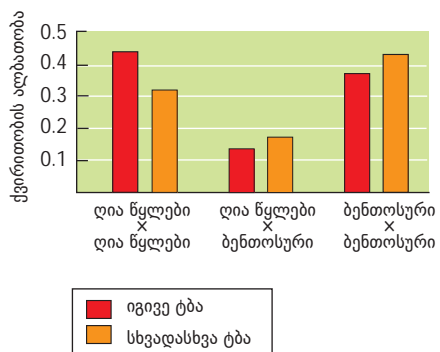


სურ. 16.7. ფოთლების ხოჭოს *Neochlamisus bebbiana*-ის ეკოლოგიურად განსხვავებულ პოპულაციებში სქესობრივი იზოლაცია უფრო ძლიერია, ვიდრე მხოლოდ გეოგრაფიული დისტანციით დაცილებულ პოპულაციებში. რიცხვები აჩვენებენ სქესობრივი იზოლაციის ინდექსს (SI), რომელიც დანჯვილების მეშვეობით ლაბორატორიულ პირობებში არის გამოთვლილი. მიღებული შედეგებიდან გამომდინარე, სქესობრივი იზოლაცია დივერგენტული ეკოლოგიური ადაპტაციის ქვეპოპულაციისაა (After Funk 1998; photo by Christopher Brown, courtesy of Daniel Funk.)

(ა)



(ბ)



სურ. 16.8. პარალელური სახეობათა წარმოშობა სამეკლიანი (*Gasterosteus*) თევზის მაგალითზე. (ა) წყლის ფსკერზე და ღია წყალში მობინადრე ეკომორფები სხვადასხვა ტბებში დამოუკიდებლად წარმოიშვნენ. (ბ) მდედრები მამრებს უპირატესობას მათი მორფოლოგიის მიხედვით ანიჭებენ. არ არის მნიშვნელოვანი მეწყვილე იგივე ტბიდანა თუ სხვა ტბიდან. ასეთი მაიმოლირებელი ნიშანი ადაპტაციურია, რადგან ერთი და იგივე გმით განმეორებით განვითარდა (ა after Schluter and Nagel 1995; ბ after Rundle et al. 2000.)



წყალში და ფსკერზე მობინადრე ფორმების სხეულის განსხვავებული მომება (Rundel et al. 2000).

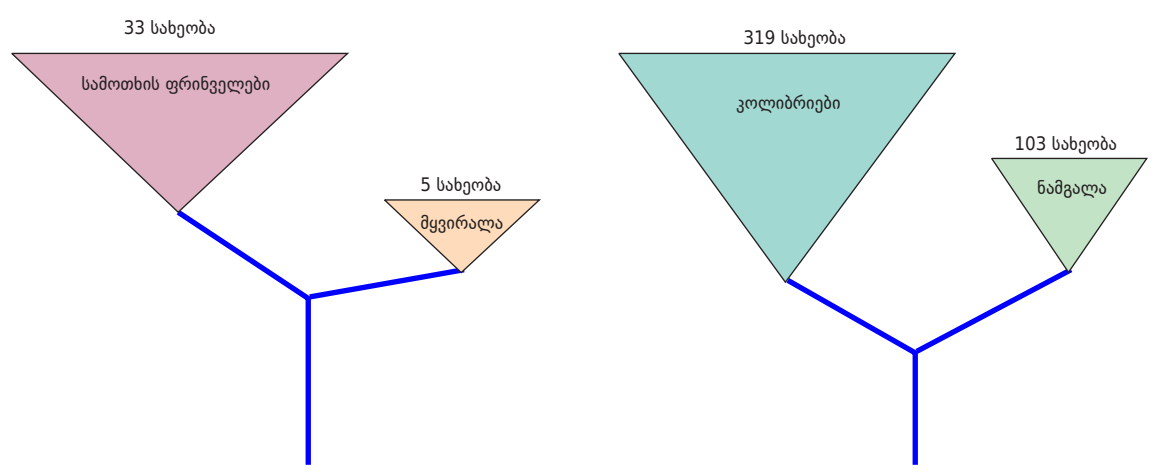
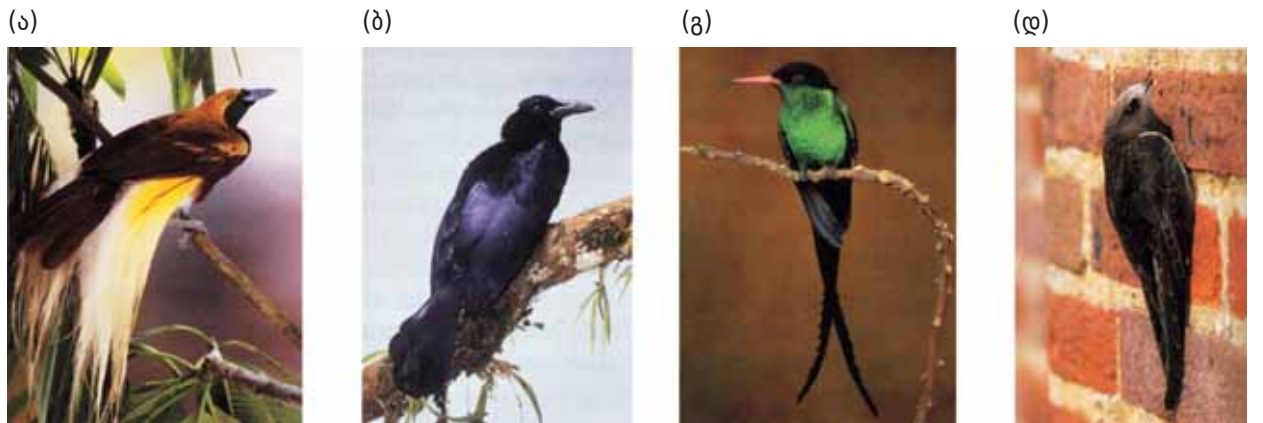
სახეობათა წარმოშობის პროცესში ბუნებრივი გადარჩევის როლზე მოლეკულური მონაცემებიც მიუთითებს. მოხერხდა რამდენიმე გენის სეკვენირება, რომლებიც რეპროდუქციულ იზოლაციაში მონაწილეობენ. მაგალითად, *Drosophila*-ის Nup96 გენის (იხ. სურ. 15.15). ამ გენებში ამინომჟავური ჩანაცვლებების სიჩქარე მაღალია, რაც მიმართულ გადარჩევაზე მიანიშნებს.

**სურ. 16.9.** დაწყვილების სისტემით განსხვავებული ფრინველების დობილი კლადები. კლადაში, რომელსაც დაწყვილების არაერთგვაროვანი სისტემა ახასიათებს, ანუ წყვილებს შორის ნაკლები კავშირია (ა,გ), უფრო მეტი სახეობა შედის, ვიდრე ერთგვაროვანი დაწყვილების სისტემის მქონე კლადაში (ბ,დ). არაერთგვაროვანი დაწყვილების სისტემის მქონე კლადებში უფრო ძლიერი სქესობრივი გადარჩევაა. (ა) არაერთგვაროვანი დაწყვილება: მამრი მცირე სამოთხის ფრინველი (*Paradisaea minor*), (ბ) ერთგვაროვანი დაწყვილება: სამოთხის მცირეალა ფრინველი (*Manucodia comrii*), (გ) კოლიბრი (*Trochilus polytmus*) და (დ) შავი ნამგალა (*Apus apus*) იმ კლადს წევრები არიან, სადაც წყვილებს შორის მყარი კავშირია. (ა, © Tony Tiford/photolibrary.com; ბ, © W. Peckover, VIREO; გ, © Robert Tyrell/OSF/photolibrary.com; დ, © National Trust Photolibrary/Alamy Images).

**სქესობრივი გადარჩევა და სახეობათა წარმოშობა**

მამრის თვისებების (რომელსაც მდედრის არჩევანი განაპირობებს) სქესობრივი გადარჩევის მოდელების თანახმად, განსხვავებული თვისებები და მიდრეკილებები წინაპარი სახეობების სხვადასხვა პოპულაციაში შეიძლება განვითარებულიყო. ამან კი სახეობათა წარმოშობა გამოიწვია (Lande 1981; Pomiankowski and Iwassa 1998; Turelli et al. 2001). მოსალოდნელი შედეგი შეიძლება მამრის სხვადასხვა თვისებების მრავალფეროვნება იყოს, რაც განასხვავებს კოლიბრის (იხ. სურ. 15.6) და ცხოველების ბევრი სხვა ჯგუფის სახეობებს.

დიდი ალბათობით სქესობრივი გადარჩევა სახეობათა წარმოშობის მნიშვნელოვანი მიზეზია. ეს პროცესი განსაკუთრებით შესამჩნევია დივერსიფიკაციის მათალაი ხარისხის მქონე ჯგუფებში. მაგალითად, აფრიკული ტბის ციხილებში, ჰავაის *Drosophila*-ში, და სამოთხის ფრინველებში. ამ სახეობების მამრებს ძალიან მრავალფეროვანი შეფერილობა და ორნამენტები აქვს (Panhuis et al. 2001). ფრინველების სახეობების დობილ ჯგუფებს შორის სახეობების მრავალფეროვნების შედარება ადასტურებს, რომ სქესობრივი გადარჩევა მრავალფეროვნებას აძლიერებს (სურ. 16.9). ფრინველების ჯგუფებს, სადაც მდედრები მამრებთან მყარ წყვილებს არ ქმნიან და მრავალ მამრთან წყვილდებიან, ახასიათებს არაერთგვაროვანი დაწყვილების სისტემა. მათ ახასიათებს მეტი მრავალფეროვნება, ვიდრე დობილ კლადებს, სადაც დაწყვილება უფრო მყარია და მამრის დაწყვილების წარმატება ნაკლებად ცვალებადია, რაც უფრო სუსტ სქესობრივ გადარჩევას განაპირობებს (Mitra et al. 1996). დობილი კლადების ასაკი, პირობის თანახმად, თანაბარია, ამიტომ განსხვავება მრავალფეროვნებაში სახეობათა წარმოქმნის უფრო მაღალ სიხშირეს იმ კლადებისთვის ნიშნავს (ან შესაძლებელ



ლია გადაშენების დაბალ სიხშირეს), რომლებშიც ძლიერი სქესობრივი გადარჩევა მიმდინარეობს. სახეობების და ქვესახეობების მრავალფეროვნება დიდი ალბათობით დაკავშირებულია სქესობრივად გადარჩევადი ბუმბულის მოხატულობის და ფორმის ევოლუციასთან. ასეთი ფორმები: კუდის წაგრძელებული ბუმბულები და ქორები (Møller and Cuervo 1998).

სქესობრივად გადარჩევადი თვისებები ხშირად ინტერბრიდინგს (სახეობის შიგნით სხვადასხვა ფორმებს შორის შეჯვარება) ხელს უშლის. მაგალითად, ტუნგარა ბაყაყის (*Physalaemus pustulosus*) მამრის ძახილის სხვადასხვა ტიპი სქესობრივად გადაირჩევა მდედრის არჩევანის შედეგად (იხ. მე-14 თავი). ამ სახეობის მდედრები საკუთარი სახეობის მამრის ძახილს უპირატესობას *Physalaemus* –ის სხვა სახეობის მამრის ძახილთან შედარებით ანიჭებენ. ანუ ძახილის ტიპში განსხვავება რეპროდუქციულ ბარიერს ქმნის (Ryan and Rand 1993). აფრიკული ტბის ციხილდების ახლო მონათესავე სახეობების მამრების შეფერილობა, სახეობებს შორის რეპროდუქციულ ბარიერს ქმნის. სახეობებში ამ თვისების სქესობრივი გადარჩევა მიმდინარეობს (McKaye et al. 1984; Seehausen et al. 1999). ციხილდებში, სავარაუდოდ, სქესობრივი გადარჩევა სახეობათა წარმოშობის ძალიან მაღალი სიხშირის ერთ-ერთი მიზეზია.

მაიკლ რიჩი (2000) მრავალი ფაქტი მოიყვანა იმის საჩვენებლად, რომ პოპულაციებში მოქმედი სქესობრივი გადარჩევა რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს. მაგალითად, ჭრიჭინას *Ephippiger ephippiger* ხმელთაშუა ზღვის პოპულაციის მამრის სიმღერა ერთი ბგერისგან შედგება, ხოლო პირინეებში მოხინაღრე მამრებს მრავალბგერიანი სიმღერა აქვს. რიჩი მდედრებზე ექსპერიმენტი ჩაატარა, სხვადასხვა რაოდენობის ბგერების მქონე სიმღერები მოასმენინა და მათ რეაქციებს დააკვირდა. აღმოჩნდა, რომ ხმელთაშუა ზღვის პოპულაციის მდედრები ირჩევენ მცირე რაოდენობის ბგერისგან შემდგარ სიმღერას და ამიტომ ერთბგერიანი სიმღერის მამრებს მიმართულად ირჩევენ (სურ. 16.10). პირინეული მდედრები უმეტესად ხუთბგერიანი სიმღერაზე რეაგირებენ, რაც აღემატება ბგერების იმ რაოდენობას, რომელსაც მამრი რეალურად გამოსცემს. მაშასადამე, ამ პოპულაციის მდედრები დიდი რაოდენობის ბგერის შემცველი სიმღერის მიმართულ, სქესობრივ გადარჩევას აწარმოებენ. რატომ ვერ აკმაყოფილებენ პირინეული მამრები მდედრების მოთხოვნებს? სავარაუდოდ, მდედრებს მამრის სტიმულაციის საწინააღმდეგო უნარი ჩამოუყალიბდათ, რაც სქესობრივი გადარჩევის „დაწვის“ მოდელებთან შესაბამისობაშია (Holland and Rice 1998; იხ. მე-14 თავი).

### რეპროდუქციული იზოლაციის გაქრობა

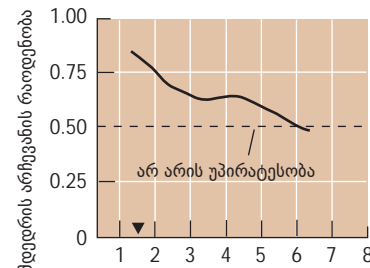
ჩვენ ვნახეთ, რომ რეპროდუქციული იზოლაცია შეიძლება წარმოიქმნას ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული გენეტიკური დივერგენციის, გვერდითი ეფექტის სახით. მიუხედავად ამისა, ბევრი მეცნიერი თვლის, რომ რეპროდუქციული იზოლაცია ნაწილობრივ, წარუმატებელი ჰიბრიდების წარმოქმნის საწინააღმდეგო ადაპტაციის სახით ვითარდება. ეს შეხედულება პირველად თეოდორუს დობჟანსკიმ გამოთქვა. მან საკუთარი ჰიპოთეზა ასე ჩამოაყალიბა:

„დავუშვათ, A და B სახეობები გარკვეულ ტერიტორიაზე ერთმანეთს ხვდებიან. მუტაცია ერთ ან ორივე სახეობაში ხდება და სხვა სახეობასთან დაწყვილებას ხელს უშლის. A-ს არამუტანტი ინდივიდების B-სთან შეჯვარებისას წარმოიქმნება შთამომავლობა, რომელსაც მშობელ „ $\square \square$ “ სახეობებთან შედარებით, უარესი ადაპტაციის უნარი აქვს. მუტანტები მხოლოდ, ან უმეტეს წილად, სახეობის შიგნით ჯვარდებიან, ამიტომ მათი შთამომავლობა არამუტანტების შთამომავლობასთან შედარებით ადაპტაციურად უკეთესი იქნება. ამის შედეგად ბუნებრივი გადარჩევა მუტაციის გავრცელებასა და დაფუძნებას მიანიჭებს უპირატესობას“ (Dobzhansky 1951, 208).

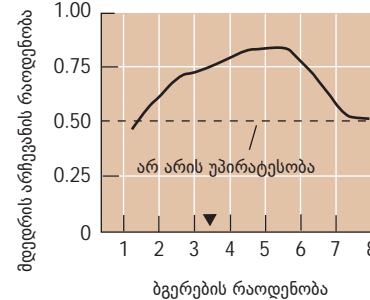
დობჟანსკიმ შემოიღო ტერმინი „მაიმოლირებელი მექანიზმები“, ასე მან რეპროდუქციულ ბარიერებს უწოდა. ერნსტ მაიერს (1963) განსხვავებული მოსაზრება აქვს. ის თვლის, რომ თუმცა ბუნებრივი გადარჩევა ზოგჯერ რეპროდუქციულ იზოლაციას აძლიერებს, მაგრამ რეპროდუქციული ბარიერები ძირითადად ალოპატრიული დივერგენციის გვერდითი ეფექტია. ამ შემთხვევაში დივერგენციის წარმოქმნის მიზეზებს მნიშვნელობა არ აქვს. მაიერს რამდენიმე არგუმენტი მოჰყავს: სქესობრივი იზოლაცია სრულად ალოპატრიულ ფორმებში არსებობს. ის არ განვითარებულა რამდენიმე ჰიბრიდულ ზონაში, რომლებსაც საკმაოდ ძველად მიიჩნევენ; თვისებები, რომლებმაც სახეობებს შორის სქესობრივი იზოლაცია წარმოქმნეს, არ არიან ლიმიტირებულნი რეგიონებით, სადაც ეს თვისებები სიმპატრიულებია და ჰიბრიდიზაციის „საფრთხეს“ პირისპირ ხვდებიან. დღეს მეცნიერები თანხმდებიან, რომ ბუნებრივი გადარჩევის ჰიბრიდულ პოპულაციებს შორის პრეზიგოტური რეპროდუქციული იზოლაციის გაძლიერება შეუძლია, მაგრამ სახეობათა წარმოშობაში ამ პროცესის როლი გაურკვეველია (Howard 1993; Noor 1999; Turelli et al. 2001).

ორგანიზმების უმეტესობაში მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევის ჰიბრიდულ პოპულაციებს შორის *პოსტმიგოტური* იზოლაციის გაძლიერება არ შეუძლია, რადგან ამისთვის საჭიროა ნაყოფიერების ან სიცოცხლი-სუნარიანობის შემამცირებელი ალელების სიხშირის გაზრდა, რაც შეიძლება ბუნებრივი გადარჩევის არსის სრულიად საწინააღმდეგო პროცესი იყოს! (შესაძლო გამონაკლისების მაგალითები მოყვანილია: Grant 1966

(ა) ხმელთაშუა ზღვისპირეთის



(ბ) პირინეები



სურ. 16.10. მამრი ჭრიჭინას *Ephippiger ephippiger* სიმღერის დივერგენტული სქესობრივი გადარჩევა. გრაფიკებზე ნაჩვენებია ბგერების სხვადასხვა რაოდენობის სიმღერის მოყვარული მდედრების რაოდენობა. შავი სამკუთხედებით გამოსახულია ყოველი რეგიონის მამრის სიმღერაში ბგერების საშუალო რაოდენობა. ხმელთაშუა ზღვის პოპულაციის მდედრები (ა) რამდენიმე ბგერისგან შემდგარი სიმღერის მიმართულ გადარჩევას აწარმოებენ, ხოლო პირინეული მდედრები (ბ) უფრო დიდი რაოდენობის ბგერის შემცველ სიმღერას ირჩევენ. ასეთი განსხვავება სქესობრივ გადარჩევაში რეპროდუქციული იზოლაციის იწვევს. (After Ritchie 2000.)

and Coyne 1974). პოსტიგოტური იმოლაცია ცალკეული პოპულაციების სხვადასხვა ლოკუსებზე იმ ალელების ფიქსირების შედეგად მიმდინარეობს, რომლებსაც ჰიბრიდებში შეერთების სიცოცხლისუნარიანობის ან ნაყოფიერების შემცირების გამოიწვევა შეუძლიათ. *ჰიბრიდების პოპულაციებში* ველოდებით მუტაციებს, რომლებიც აძლიერებენ სიხშირის გაზრდის წარმატებას. მსგავსა მრდამ უნდა შეამციროს გენების უპირატესობა, რომლებიც პრეზიგოტურ იმოლაციას აძლიერებენ. დიდი ალბათობით ამის შედეგი პოპულაციების შერევა იქნება. მაგალითად, ინგლისში ჩვეულებრივი ბიგას (*Sorex araneus*) პოპულაციები განსხვავდებიან ქრომოსომების რთული გადაჯგუფებით, რამაც შეიძლება მკვეთრად შეამციროს პოპულაციების საკონტაქტო მონებში ჰეტერომიგოტების ნაყოფიერება. თუმცა რთული გადაჯგუფებები, ქრომოსომების მარტივი განლაგებით შეიცვალა, რომელიც დიდად არ ამცირებს ჰიბრიდების ნაყოფიერებას (Searle 1993).

დობჟანსკის პრეზიგოტური ბარიერების გაძლიერებას, ხშირად პრეზიგოტური იმოლაციის **გაძლიერებას** უწოდებენ. ზოგჯერ ეს პროცესი **თვისების შეცვლის** მიზეზია, ანუ *მოდელია* რომლის შესაბამისად თვისებები იმ შემთხვევაშია უფრო განსხვავებული, როცა ორი ტაქსონი სიმპატრიულია, და არა ალოპატრიული (Brown and Wilson 1956)".

თეორიული მოდელების თანახმად, ზოგიერთი ფაქტორი მრდის გაძლიერების ალბათობას, სხვები კი ამცირებს. მარტივ მოდელში ზოგიერთი ფაქტორია ასახული (Felsenstein 1981; Sanderson 1989). დავეშვათ,  $A_1$  და  $A_2$  ალელები ფიქსირებულია შესაბამისად, პირველ და მეორე პოპულაციებში (ნახევარსახეობებში), ხოლო შემცირებული ნაყოფიერების გამო  $F_1$  ჰიბრიდებში  $A_1A_2$  ჰეტერომიგოტა სელექციურად საშიანოა (s). სხვა B ლოკუსი ასორტაციულ დაწყვილებას მართავს, რაც ნიშნავს, რომ  $B_1$ -ის მატარებელი ინდივიდები პარტნიორებად იმავე  $B_1$  ალელის მატარებელ ინდივიდებს ირჩევენ, ხოლო  $B_2$ -ის მატარებელ ინდივიდებს იმავე ალელის მატარებელი ინდივიდები ურჩევენ (ანუ  $B_2$  -მ შესაძლოა დაწყვილების სეზონი ან ფენოტიპური ნიშან-თვისება შეცვალოს, რომლის შემგვობით მენწყვილებები ერთმანეთს პოულობენ). თავდაპირველად ორივე პოპულაცია  $B_1$ -ს მიმართ არის ფიქსირებული და ამიტომ დაწყვილება შემთხვევითია. საკითხავია, შეიძლება თუ არა ახალი  $B_2$  მუტაციის სიხშირე ერთ-ერთ პოპულაციაში (დავეშვათ, მეორეში) გაიზარდოს, რაც გამოიწვევს  $A_1$ -ისა და  $A_2$ -ის მატარებელ ინდივიდებში ნაწილობრივ სქესობრივ იმოლაციას, როცა ისინი ჰიბრიდულ მონაში ერთმანეთს შეხვდებიან.

თუ  $A_1A_2$ -ის ნაყოფიერება ნოლია ( $s=1$ ), მაშინ პოპულაციები რეპროდუქციულად სრულიად იზოლირებულია. თუ  $B_2$  მუტაცია მეორე პოპულაციაში ჩნდება, ის ყოველთვის  $A_2$  ალელთან არის დაკავშირებული. აქედან გამომდინარე,  $B_2$ -ის მატარებელი ინდივიდები, დაწყვილების შედეგად, ნაყოფიერ  $A_1A_2$  შთამომავლობას იძლევიან, ხოლო  $A_1B_1$  კომბინაციის მატარებელი ინდივიდები ხშირად  $A_2B_1$  ინდივიდებთან წყვილებიან და უნაყოფო შთამომავლობა ჰყავთ.  $B_2$ -ის საშუალო წარმატება მეტია ვიდრე  $B_1$ -ის, ასე რომ,  $B_2$ -ის სიხშირე მეორე პოპულაციაში იზრდება: — როგორც დობჟანსკი ამტკიცებს, ნაწილობრივი პრეზიგოტური იმოლაცია ვითარდება.

ჩვენ დავეშვათ, რომ  $B_2$  მუტაციას წარმატებაზე სხვა ეფექტი არა აქვს. მას შეიძლება ჰქონდეს საშიანო პლენიტროპიული შედეგებიც, ან სქესობრივმა გადარჩევამ, ამ მუტაციას ჰიბრიდული მონის მიღება, შეიძლება წარმოგვას უპირატესობა. თუ ეს ასეა, მაშინ  $B_2$  მუტაციის სიხშირე ჰიბრიდულ მონაში და მის ახლოსაც გაიზარდება, მაგრამ სხვაგან მისი საწინააღმდეგო გადარჩევა მოხდება. უფრო მეტიც, ჰიბრიდულ მონაში არსებული გენების მიმოცვლა  $B_1$ -ის სიხშირეს გაზრდის, და გაედარჩევის დახმარებით,  $B_2$ -ის მრდის დაუპირისპირდება. ეს ნიშნავს, რომ ჰიბრიდულ მონაში სრული პრეზიგოტური იმოლაციის ევოლუცია ნაკლებად სავარაუდოა.

აღწერილ მოდელში  $B_2$  შეიძლება გაიზარდოს და პოპულაციებს შორის ნაწილობრივი პრეზიგოტური დაბრკოლება მხოლოდ იმით შექმნას, რომ ის  $A_2$  ალელებთან არის დაკავშირებული და აქედან გამომდინარე,  $A_1A_2$  შთამომავლობის სიხშირეს ამცირებს. ამჯერად დავეშვათ, რომ  $F_1$  ჰიბრიდის ( $A_1A_2$ ) ნაყოფიერება მხოლოდ ნაწილობრივ არის შემცირებული და ზოგიერთი რეკომბინანტი შთამომავლობა  $A_1A_2$ -ის და მშობლიურ  $A_1A_1$ -ის, ან  $A_2A_2$ -ის უკუშეჯავრების შედეგად მიიღება. რეკომბინაციის შედეგად  $B_2$  ალელის კავშირი  $A_2$ -თან იშლება.  $A_1B_2$  მატარებელის უკუშეჯავრების შედეგად მიღებული შთამომავლობა, მეორე პოპულაციის  $A_2B_2$  ინდივიდებთან წყვილდება, და შემცირებული ნაყოფიერების მქონე  $A_1A_2$  შთამომავლობას იძლევა. მაშასადამე,  $B_2$ -ის უპირატესობა მცირდება, ვინაიდან ის მხოლოდ იქამდე არის წარმატებული, სანამ იმ ინდივიდების დაწყვილებას უშლის, რომლის შედეგად  $A_1A_2$  შთამომავლობას ვიღებთ. აქედან გამომდინარე  $B_2$ -ის სიხშირე არ გაიზარდება, განსაკუთრებით, თუ გენების მიმოცვლა და პლენიტროპიული წარუმატებლობა მისი სიხშირის შემცირებას ცდილობს. მაშასადამე, რეკომბინაცია, იმ ლოკუსებს შორის, რომლებიც ამცირებენ ჰიბრიდების

1 ზოგიერთი ავტორი ბატლინის (1989) პრაქტიკას მისდევს. *რეპროდუქციული თვისების შეცვლაში* გულისხმობს, რომ გაძლიერებული პრეზიგოტური ბარიერების ევოლუციის პროცესი იგივეა, რაც სრულიად განვითარებული სახეობების, ან პოპულაციების, რომელთა შორის გენების მიმოცვლა არ არსებობს, დაწყვილება. ისინი შეიძლება სრულიად იყვნენ იზოლირებული პოსტიგოტური ბარიერებით (მაგალითად ჰიბრიდის სრული უნაყოფობით), ან გადარჩევამ, სხვა მიზეზებით, შეიძლება დაწყვილების უფრო დიდ დისკრინინაციას, ან უფრო განსხვავებულ საარშიყო სიგნალებს (რომ აარიდოს სხვა სახეობებთან წარუმატებელი არშიყოლისთვის დროის ვარგვას) მიანიჭოს უპირატესობა. ბატლინი ტერმინ „გაძლიერებას“, ტაქსონებს შორის უფრო ძლიერი დაწყვილების ბარიერების ევოლუციისთვის ხმარობს, რომელსაც შეუძლია გენების მიმოცვლა დაბალი, მაგრამ ნოლისგან განსხვავებული წარმატების მქონე ჰიბრიდების მეშვეობით. ამ ტექსტში უფრო ტრადიციული განსაზრვებებია გამოყენებული (Howard 1993).



წარმატებას და იმ ლოკუსებს შორის, რომლებიც მართავენ ასორტაციულ დაწყვილებას, ძლიერი ფაქტორია, რომელიც მუშაობს პრეზიგოტური იზოლაციის გაძლიერების წინააღმდეგ (ის ასევე ამცირებს ასორტაციული დაწყვილების სიმპარტიული ევოლუციის ალბათობას, რასაც სიმპარტიული სახეობათაწარმოშობის განხილვის დროს შევხვდებით).

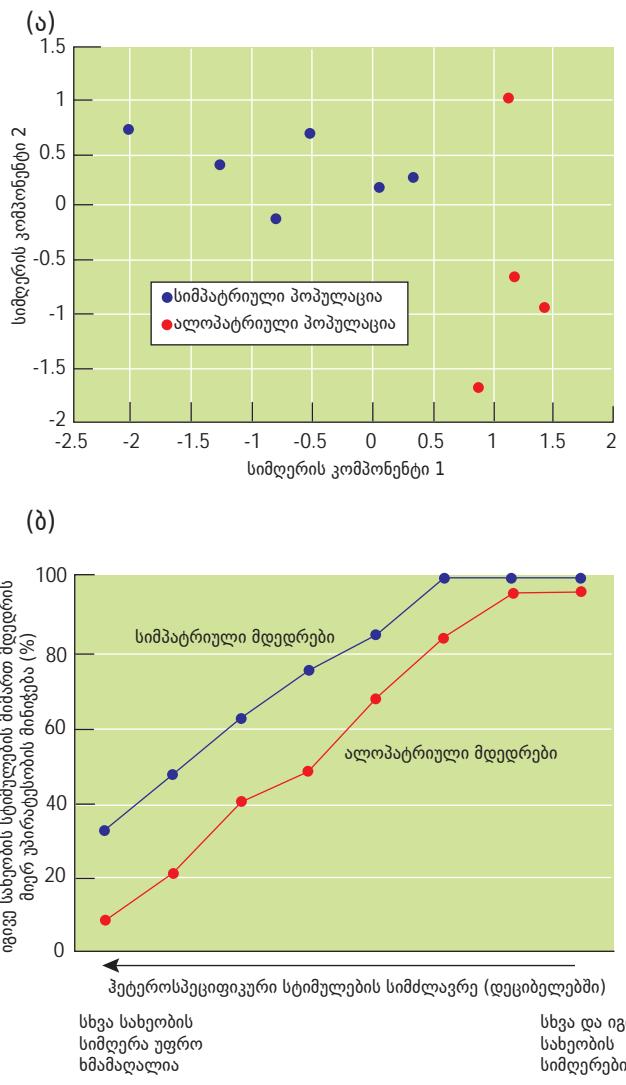
სხვადასხვა დაშვებების საფუძველზე აგებული მოდელები ადასტურებს, რომ ევოლუციის გაძლიერება შეიძლება გარკვეულ პირობებში მოხდეს (Liou and Price 1994; Kirkpatrick and Servedo 1999; Cein et al. 1999). მაგალითად, იმის მაგივრად, რომ ასორტაციული დაწყვილების განმსაზღვრელი ერთი ლოკუსი (B) განვიხილოთ, შეგვიძლია დავუშვათ, რომ ერთი ლოკუსი (P) მდებრი მენჯილის მიდრეკილებას განსაზღვრავს, ხოლო მეორე ლოკუსი (T) მამრის „ნახევარსახეობებში“ განსხვავებულ ფენოტიპურ ნიშანს განაპირობებს. ამ შემთხვევაში ჰიბრიდების დაბალმა წარმატებამ შეიძლება იმითმ გააძლიეროს ( $P_1, P_2$ ) ალელის დივერგენტული ევოლუცია, რომელიც ორ პოპულაციაში სხვადასხვა დაწყვილებას უპირატესობას ანიჭებს, რომ სქესობრივი გადარჩევა ასოციაციას (არანონასწორულ კავშირს ან შეჭიდულობას) ძირითადად P და T ლოკუსების ალელებს შორის ქმნის (იხ. მე-15 თავი). ვინაიდან მიღებულია, რომ პოპულაციები უკვე განსხვავდებიან მამრების თვისებების  $T_1$  და  $T_2$  ალელების სიხშირეების მიხედვით, ამიტომ ჰიბრიდის წარმატების შემამცირებელ გენებსა და დაწყვილების სისტემაზე მოქმედ გენებს შორის კავშირი, წინა მოდელისგან განსხვავებით, ნაკლები ალბათობით მოიშლება რეკომბინაციის შედეგად.

პრეზიგოტური იზოლაციის გაძლიერება საკმაოდ ხშირი მოვლენაა (Howard 1993; Noor 1999). *Drosophila persimilis*-ის გეოგრაფიული გავრცელების არეალი მოთავსებულია უფრო ფართოდ გავრცელებული *D. pseudoobscura*-ს არეალში. ბუნებაში ეს სახეობები პერიოდულად გვარდებიან. ჰიბრიდები შედგება უნაყოფო მამრებისა და ნაყოფიერი მდედრებისგან. *D. pseudoobscura*-ს ორი სიმპარტიული პოპულაციის იზოლერებული მდედრები *D. persimilis*-ს მამრთან უფრო იშვიათად წყვილდება, ვიდრე სამი ალოპარტიული პოპულაციის მდედრები, რომელსაც მეტი დისკრიმინაცია განუვითარდა (Noor 1995). მწვანე ვასაკები (*Hyla cinerea*) და მყივანა ვასაკები (*H. gratiosa*) თანაარსებობის შემთხვევაში ზოგჯერ ჰიბრიდებს ქმნიან. ჰიბრიდები ნაყოფიერია, მაგრამ მათი დაწყვილების წარმატება და გადარჩევა შემცირებულია. ამ სახეობების თანაარსებობის ადგილებზე მამრი *H. cinerea*-ს დაწყვილების ძახილი *H. gratiosa*-ს ძახილისგან ოდნავ უფრო განსხვავდება, ვიდრე *H. cinerea*-ს ალოპარტიულ პოპულაციებში (სურ. 16.11ა), ხოლო სიმპარტიული მდედრი *H. cinerea* ირჩევს თავისი სახეობის მამრების ძახილს (სურ. 16.11ბ).

### პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა

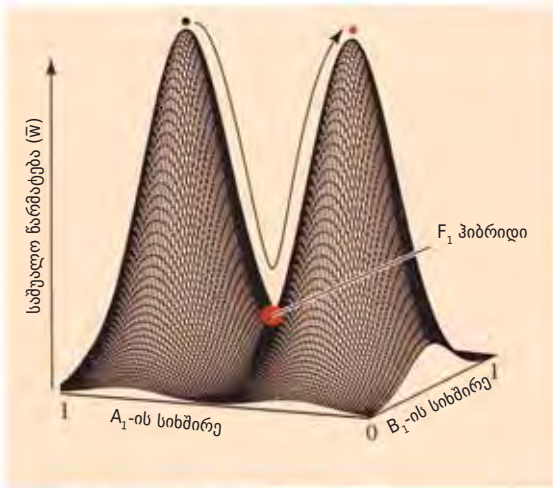
**ჰიპოთეზა.** ერნსტ მაიერის ერთ-ერთ ყველაზე გავლენიან და ამავე დროს სადავო ჰიპოთეზას **დამფუძნებლის ეფექტი სახეობათა წარმოშობა** (1954) ეწოდება. მოგვიანებით მეცნიერმა ამ ჰიპოთეზას პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა უწოდა (1982ბ). ჰიპოთეზა მრავალი ფრინველისა და სხვა ცხოველების კვლევებს ეფუძნება. მაიერმა აღმოაჩინა, რომ „მშობელი“ სახეობების გავრცელების ადგილის მახლობლად შემლუღულად გავრცელებული იზოლირებული პოპულაციები სავარაუდოდ, იმ ზღვრამდე და მეტად დივერგირებენ, როცა შესაძლებელია მათი კლასიფიკაცია დამოუკიდებელი სახეობების და გვარების დონეზე. მაგალითად, ჩრდილოეთი ამერიკის დასავლეთში გავრცელებული ხელიკი *Uta stansburiana* მხოლოდ ოდნავ შესამჩნევ გეოგრაფიულ ცვლებადობას ამჟღავნებს, მაგრამ მკვეთრად განსხვავებულია კალიფორნიის ყურის სხვადასხვა კუნძულზე მოხინაღრე პოპულაციების სხეულის ზომა, შეფერილობა, ქერცლის განლაგება და ეკოლოგიური თვისებები. ზოგიერთი ასეთი პოპულაცია ცალკე სახეობად კლასიფიცირდება (Soule 1966).

მაიერის თანახმად, რამდენიმე ინდივიდის მიერ დაფუძნებულ, ლოკალიზებულ, სახეობის ძირითად ნაწილთან გენების მიმოცვლის არ მქონე პოპულაციებში, ძალიან სწრაფად ხდება გენეტიკური ცვლილებები. მაიერი ამბობს, რომ ნიმუშის შემთხვევითობის გამო, ალელის სიხშირეები ზოგიერთ ლოკუსზე მშობლიური პოპულაციისგან განსხვავებული უნდა იყოს იმითმ კი არა, რომ გენეტიკური დრეიფი არსებობს, არამედ იმითმ, რომ კოლონიზატორების მცირე რაოდენობა მშობლიური პოპულაციის მხოლოდ ზოგიერთი ალელის მატარებელი იქნება და ისიც განსხვავებული სიხშირით (მაიერი ალელის სიხშირეების საწყის ცვლილებას დამფუძნებლის ეფექტს უწოდებს; იხ. მე-10 თავი). *გენებს შორის ეპისტატიკური ურთიერთქმედება მოქმედებს წარმატებაზე, ამიტომ ზოგიერთ ლოკუსზე ალელის სიხშირეების საწყისი ცვლილება გენოტიპების სელექციურ*

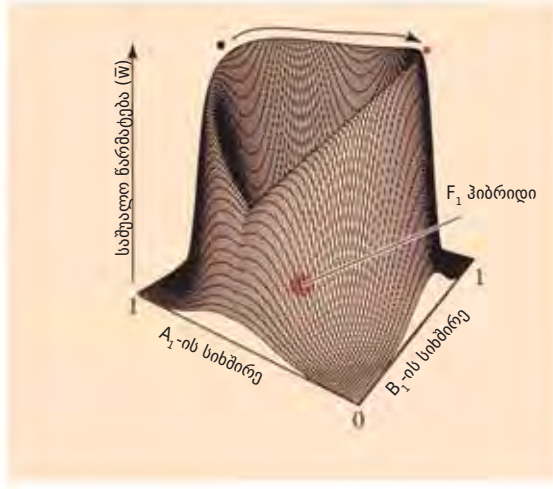


**სურ. 16.11.** მწვანე ვასაკებში (*Hyla cinerea*) რეპროდუქციული იზოლაციის გაძლიერების ფაქტი. (ა) მამრის ყიყინი განსხვავებულია (განსაკუთრებით პირველი კომპონენტის მიხედვით) პოპულაციებს შორის, რომლებიც სიმპარტიული ან ალოპარტიულია მყივანა ვასაკთან. ყიყინის ყოველი კომპონენტი ყიყინის რამდენიმე თვისების სტატისტიკური კომბინაციაა. (ბ) როდესაც მდედრი *Hyla cinerea* ორივე სახეობის ყიყინის ჩანაწერს უსმენს, სიმპარტიული პოპულაციების მდედრებს საკუთარი სახეობის ყიყინის მიმართ მეტი მიდრეკილება აქვს, ვიდრე ალოპარტიული პოპულაციების მდედრებს. განსაკუთრებით მკვეთრად რეაქციები მაშინა განსხვავებული, თუ სხვა სახეობის ყიყინის ჩანაწერი უფრო ხმამაღალია, ვიდრე იგივე სახეობის ყიყინის ჩანაწერი (After Höbel and Gerhardt 2001.)

(ა) პიკის შეცვლა ადაპტაციური ველის გავლით



(ბ) გენეტიკური დრეიფი ადაპტაციური ქელის გასწვრივ



სურ. 16.12. ორი ადაპტაციური ლანდშაფტი აჩვენებს, თუ როგორ შეიძლება მოხდეს პერიპატერიული სახეობათა წარმოქმნა. სამგანზომილებიან ლანდშაფტზე წერტილის სიმაღლის ადგილი აჩვენებს პოპულაციის საშუალო წარმატებას ( $\bar{W}$ ). საშუალო წარმატება A და B ლოკუსებზე ალელის სიხშირეების ფუნქციაა. (ა) პიკის შეცვლისას პოპულაცია ერთი ადაპტაციური პიკიდან მეორემდე გადასვლისას ჯერ ქვემოთ მოძრაობს (წარმატება კლებულობს) და შემდეგ ზემოთ. ორ პიკზე მყოფი პოპულაციების შეჯვარების შედეგად წარმოქმნილი  $F_1$  პიბრიდი ველში ხვდება ანუ დაბალი წარმატება აქვს, რაც პოპულაციებს შორის რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს. (ბ) გენეტიკური დრეიფი ადაპტაციური ქელის გასწვრივ, რომელზეც ერთი და იგივე წარმატების მქონე გენეტიკური შემადგენლობა პოპულაციის საწყისს და საბოლოო მდგომარეობებს აერთიანებს. ასეთი გენეტიკური შემადგენლობის მქონე პოპულაციების  $F_1$  პიბრიდი კრატერში ხვდება (After Gavrillets and Hastings 1996).

სიდიდეს სხვა, მასთან ურთიერთქმედებაში მყოფ ლოკუსებზე შეცვლის. აქედან გამომდინარე, გადარჩევა ამ ლოკუსებზე ალელის სიხშირეებს შეცვლის და ამის შედეგად შეიძლება გადარჩიოს სხვა, ეპისტატიკურად ინტერაქტიურ ლოკუსებზე არსებული ცვლილებები. ამის შედეგად შეიძლება წარმოიქმნას „ზვავისებრი“ ეფექტის მქონე გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც შემთხვევით გამოიწვევენ რეპროდუქციულ იზოლაციას. როგორც მაიერი (1954) აღნიშნავს, ჰიპოთეზიდან გამომდინარეობს, რომ მნიშვნელოვანი ევოლუცია შეიძლება იმდენად სწრაფად მოხდეს, და იმდენად შეზღუდოს გეოგრაფიული შკალა, რომ არც კი აისახება ნამარხებში. თუ ამგვარი ახალი სახეობის გავრცელების არეალი გაფართოვდება, მაშინ ის ნამარხებში იქნება წარმოდგენილი, იმ შუალედური ფენოტიპური ცვლილებების მქონე ფორმის გარეშე, რომლებიც აუცილებლად მიმდინარეობდა ამ სახეობის ჩამოყალიბების დროს. მაიერი ამბობს, რომ სწორედ ამ ჰიპოთეზით შეიძლება ახსნათ სახეობების და გვარების გარდამავალი ფორმების სიმცირე ნამარხებში. მაშასადამე, მაიერმა ივარაუდა და თეორიული საფუძველი ჩაუყარა პერიოდულად დარღვევადი წონასწორობის იდეას (იხ. მე-4 და 21-ე თავი), რომელიც ელდრიჭმა და გულდმა (1972) მოგვიანებით შემოგვთავაზებს.

მსგავსი ჰიპოთეზა ჰემპტონ კარსონსაც ეკუთვნის (1975). კარსონის აზრით, გენეტიკური როგორგანიზაცია შეიძლება გაძლიერდეს პოპულაციის ზომის განმეორებითი ცვლილებებით. ალან ტემპლტონის (1980) თანახმად, კი დამფუძნებლის ეფექტმა შეიძლება დიდი გავლენის მქონე ალელების სიხშირეები მხოლოდ რამდენიმე იმ ლოკუსზე შეცვალოს, რომლებიც მოქმედებენ მხოლოდ გარკვეულ თვისებებზე, მაგალითად, საარშიყო ქცევაზე. შემდგომში გადარჩევა შეიძლება პოლიგენური მოდიფიკატორი ლოკუსები შეცვალოს, რომ თვისების ახალი, კოადაპტირებული ფორმა ჩამოყალიბდეს.

ამ ჰიპოთეზების ჩვეულებრივი ინტერპრეტაცია ადაპტაციური ლანდშაფტის მეტაფორას იყენებს (იხ. სურ. 12.20). კოლონია ორ „ადაპტაციურ პიკს“ შორის გადაადგილდება, ანუ ერთი ადაპტაციური გენეტიკური შემადგენლობიდან (მშობელი პოპულაციის), ნაკლებად ადაპტაციური შემადგენლობის გავლით („ადაპტაციური ველი“), ახალ ადაპტაციურ წონასწორობას აღწევს (სურ. 16.12ა). პროცესი მაშინ იწყება, როცა გენეტიკური დრეიფი ახლად დაფუძნებულ, მცირე პოპულაციაში ალელის სიხშირეებს ერთი ადაპტაციური პიკის სიახლოვიდან მეორე პიკის დახრილ აღმართზე გადაადგილდეს. ამ პროცესს ბუნებრივი გადარჩევა ბოლომდე ვერ ამთავრებს, ვინაიდან გადარჩევას არ შეუძლია საშუალო წარმატების შემცირება. სამაგიეროდ, გადარჩევა შეუძლია ალელის სიხშირეები აღმართის გავლით ველიდან ახალი პიკისკენ გადაადგილება. პიკის ყველაზე ელემენტარული გადაადგილება ერთი ალელის (ან ქრომოსომის) მეორეთი ჩანაცვლებათა, როცა ჰეტერომიგოტას წარმატება უფრო მცირეა, ვიდრე ორივე ჰომომიგოტას წარმატება. მაიერი, კარსონი და ტემპლტონი პიკებს შორის უფრო რთულ გადაადგილებაზე

საუბრობენ, რაშიც სხვადასხვა „კოადაპტირებული“ გენების კომბინაციები (მაგალითად,  $A_1A_1B_1B_1$  და  $A_2A_2B_2B_2$ ) მონაწილეობს.

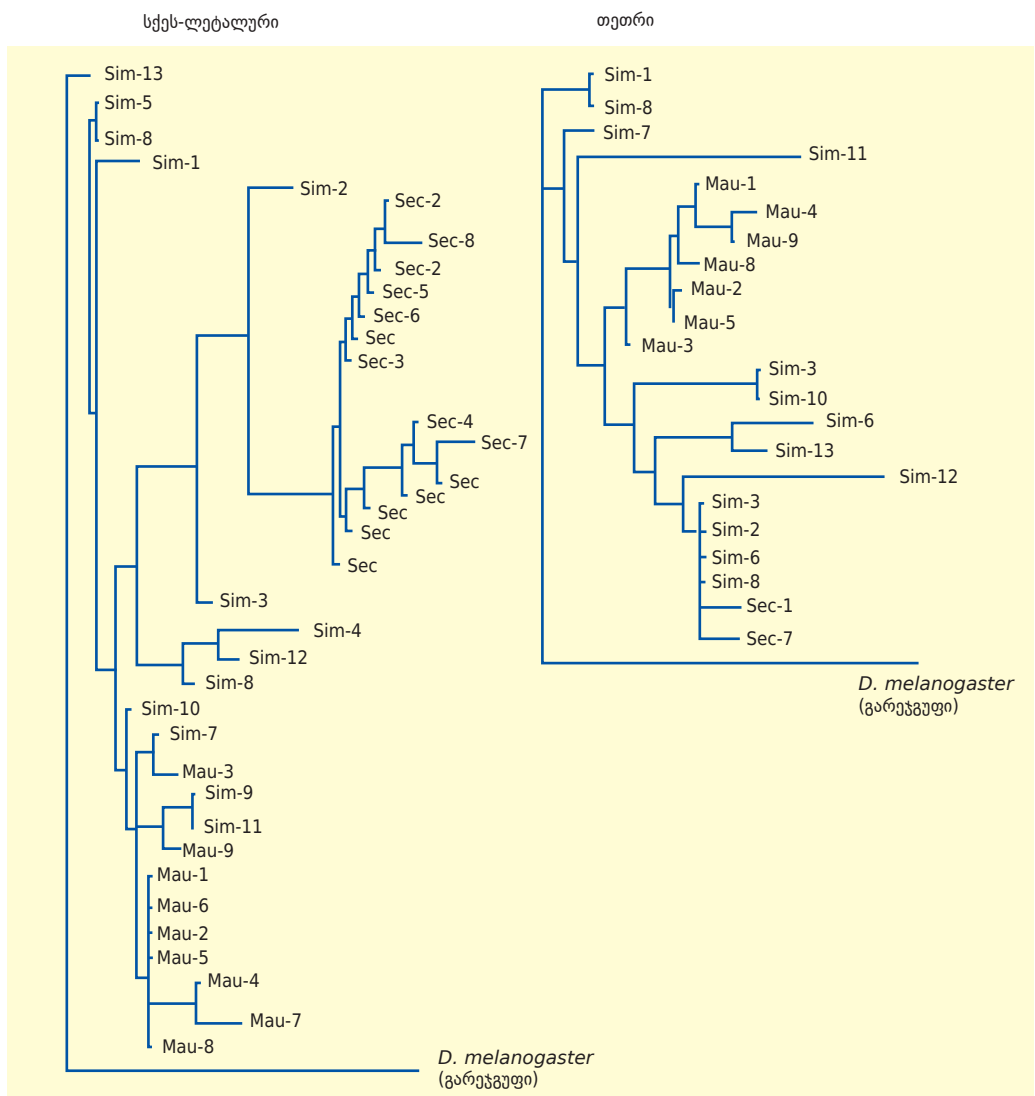
**თეორიული მსჯელობა.** პოპულაციის გენეტიკის ბევრი თეორეტიკოსი სახეობათა წარმოშობას პიკის შეცვლით (გადაადგილებით) ნაკლებად სავარაუდო მოვლენად თვლის (Charlesworth and Rouhani 1988; Turelli et al. 2001). მათი აზრით, რეპროდუქციულ იზოლაციას ღრმა ადაპტაციური ველი ანუ ჰეტერომიგოტური პიბრიდების დაბალი წარმატება იწვევს. თუ ადაპტაციური ველი ძალიან ღრმაა (ანუ ჰეტერომიგოტების წინააღმდეგ ძლიერი გადარჩევა მიმდინარეობს), გენეტიკური დრეიფი ალელის სიხშირეებს ველის გავლით ერთი პიკიდან მეორეზე გადაიყვანს მხოლოდ მაშინ, თუ დამფუძნებელი პოპულაცია ძალიან მცირეა. მაგრამ, ამ შემთხვევაში დიდი ალბათობით ივარგება გენეტიკური ცვალებადობა, ევოლუციური ცვლილების გამომწვევი იშვიათი ალელის ჩათვლით. მაშასადამე, თუ ადაპტაციური ველი საკმაოდ მეჩხერია იმისთვის, რომ პიკის შეცვლა შესაძლებელი იყოს, პოპულაციებს შორის არსებული გენეტიკური განსხვავება მცირე რეპროდუქციულ იზოლაციას გამოიწვევს. თუ გადარჩევა ძლიერია და ველი ღრმაა, მაშინ პოპულაციები რეპროდუქციულად კარგად იზოლირებულნი იქნებიან, მაგრამ დიდი ალბათობით, ახალ გენეტიკურ შემადგენლობაზე გადასვლა არ მოხდება.

სხვა მოდელები აჩვენებს, რომ სხვა დამფუძნებლის პირობებში პიკის შეცვლა შესაძლებელია (Price et al. 1993; Wagner et al. 1994; Gavrillets 2004). მაგალითად, მცირე ზომის პოპულაცია გენეტიკური დრეიფის შედეგად შეიძლება „□-□, \*□□□“ მთავრებისო გასწვრივ გადაადგილდეს და მშობლიური პოპულაციიდან (ადაპტაციური ველის) მეორე მხარეს აღმოჩნდეს (სურ. 16.12ბ). ამ ორი პოპულაციის პიბრიდებს დაბალი წარმატება მაშინაც ექნებათ, თუ არც ერთ პოპულაციაში საშუალო წარმატება არ შემცირდება (იხ. აგრეთვე სურ. 16.6). ეპისტატიკურად ურთიერთმოქმედი დიდი რაოდენობის ლოკუსების შემთხვევაში, გარკვეული ალბათობით, მაღა-

ლი წარმატების მრავალი “□□□□” გვექნება, რომელსაც ერთმანეთისგან დაბალი წარმატების ველები ან “□□□□□□□□” ყოფს. ასეთ შემთხვევაში გენეტიკური დრეიფით გამოწვეული რეპროდუქციული იზოლაციის ევოლუცია შესაძლებელი იქნება (Gavrilets 2004).

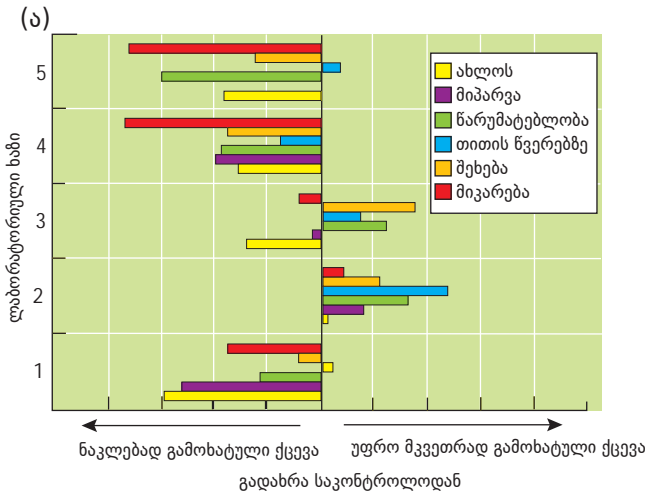
**ფაქტები, რომელიც მიღებული უნდა იქნას.** როგორც მაიერი ამბობს, ბევრი ახალი სახეობა ლოკალიზებული „ყლორტის“ სახით წარმოიქმნება, რომელიც ფართოდ გავრცელებულ მშობლიურ სახეობებს გამოეყო. დნმ-ის თანმიმდევრობების ფილოგენეზი (გენების გენეალოგია) დიდ ინფორმაციას შეიცავს. ეს ინფორმაცია ფართოდ გავრცელებული სახეობების სხვადასხვა გეოგრაფიული პოპულაციებიდან და მათთან ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ვინრო, პერიფერიული გავრცელების მქონე სახეობებიდან მიიღეს. ხშირად ლოკალიზებული სახეობები ფართოდ გავრცელებულ სახეობების ზოგიერთ პოპულაციასთან უფრო ახლო ნათესაურ კავშირში არიან, ვიდრე ფართოდ გავრცელებული პოპულაციები ერთმანეთთან (Avice 1994). ღამის პეპლების *Greya piperella* და *Greya mitellae* მიტოქონდრიული დნმ-ის გენეალოგია 15.4 სურათზეა გამოსახული. ის ამ შემთხვევის კარგი მაგალითია.

ცენტრში მოხინაძრე პოპულაციების გარემო ხშირად მნიშვნელოვნად განსხვავდება პერიფერიული პოპულაციების გარემოსგან, როგორც აბიოტური ფაქტორებით (მაგალითად, კლიმატით), ასევე სახეობების შემადგენლობით. მაშასადამე, ბუნებრივი გადარჩევა და არა დამფუძნებლის ეფექტი ხშირად პერიფერიული პოპულაციის განცალკევების მიზეზია. ჰიპოთეზა, რომ სახეობები წარმოიქმნება პერიფერიული და მცირე ზომის პოპულაციებიდან, მტკიცდება იმ დაკვირვებით, რომ პოპულაცია მისი უფრო მრავალრიცხოვანი წინაპრისთვის დამახასიათებელი გენეტიკური ცვალებადობის უმეტეს ნაწილს კარგავს. ამ შემთხვევის მაგა-

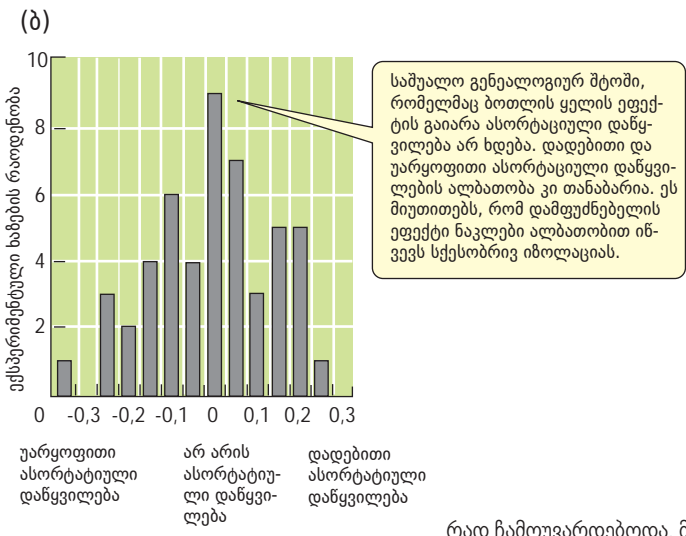


**სურ. 16.13** ორი გენის გენების ხე (სქეს-ლევტალური და თეთრი) გვიჩვენებს, რომ ინდოეთის ოვეანის პატარა კუნძულებზე გავრცელებული *Drosophila mauritiana* (Mau) და *D. sechellia* (Sec) ამ კუნძულებზე მცირე ზომის პოპულაციების სახით დაარსდნენ. თითოეული დანომრილი განშტოება განსხვავებული პაპოტიპია. ფართოდ გავრცელებულ *D. simulans* (Sim)-თან საერთო წინაპრის გამო კუნძულებზე მოხინაძრე უფრო მცირე ზომის პოპულაციებმა უფრო სწრაფი კოალესცენსია განიცადეს და ორივე ლოკუსის Mau-ს და Sec-ის თანმიმდევრობები Sim-ის გენების ხეში მოთავსდა. სავარაუდოდ, *Simulans*-ის მსგავსი წინაპარი თითოეულ კუნძულზე გადავიდა და ახალ სახეობად ჩამოყალიბდა (After Kliman et al. 2000).





სურ. 16.14. პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობის ჰიპოთეზის შემოწმება ლაბორატორიულ პოპულაციებში. (ა) სახლის ბუზების (*Musca domestica*) ლაბორატორიულ პოპულაციებში საარშიყო ქცევა ბოთლის ყელის გაგლის შემდეგ. სურათზე ნაჩვენებია ხუთივე ექსპერიმენტული ხაზი, რომელიც 1, 4 ან 16 წყვილამდე შეამცირეს. ყველა განსაზღვრული ელემენტის შემცველი არშიყის პროცენტული რაოდენობა წარმატებული კოპულაციით მთავრდება. ეს რაოდენობა ნაჩვენებია დიდი ზომის (საკონტროლო) პოპულაციის სიდიდიდან გადახრის სახით. მოწამვებიდან გამომდინარეობს, რომ გენეტიკური დრეიფი მამრის ქცევის ვიზუალურ ელემენტებსა და მდედრის რეაქციას ცვლის. ეს თავის მხრივ ზრდის ან ამცირებს წარმატებული დანყვილების ალბათობას. (ბ) ასორტაციული დანყვილების ხარისხი ნაჩვენებია *Drosophila melanogaster*-ის 50 ლაბორატორიული ხაზისთვის, რომლებმაც ბოთლის ყელის ეფექტი გაიარეს. ბუზი იგივე პოპულაციის ინდივიდთან დანყვილებს ირჩევს (დადებითი ასორტაციული დანყვილება) და საბაზო პოპულაციის ინდივიდთან დანყვილებს (უარყოფითი ასორტაციული დანყვილება) ირჩევს: — დანყვილების ხარისხი ამ შემთხვევებისთვის. დადებითი და უარყოფითი ასორტაციული დანყვილება თანაბარი სიხშირით ხდება. ასორტაციული დანყვილების საშუალო ხარისხი კი თითქმის ნოლის ტოლია (ა after Meffert and Briant 1991; ბ after Rundle et al. 1998)



ლითია *Drosophila sechellia*, რომელიც მხოლოდ სეიშელის კუნძულებზე არის გავრცელებული. სეიშელის კუნძულები აფრიკის აღმოსავლეთით, ინდოეთის ოკეანეში განლაგებული მცირე კუნძულების ჯგუფია (Kliman et al. 2000). ეს სახეობა ინდოეთის ოკეანის მაგრიკის კუნძულზე მობინადრე *D. mauritiana*-სთან და აფრიკაში მობინადრე *D. simulans*-თან ახლო ნათესაურ კავშირშია. ადამიანი *D. simulans*-ი გადაიტანა სხვა ადგილებში, რის გამოც ის კოსმოპოლიტი გახდა. მრავალი ლოკუსის მიხედვით *D. sechellia*-ს გენების გენეალოგია *D. simulans*-ის გენეალოგიაში თავსდება, როგორც მოსალოდნელია, თუ ეს სახეობა აფრიკიდან გავრცელებული სახეობიდან დივერგენციით წარმოიშვა (სურ. 16.13.). *D. sechellia*-ს დნმ-ის თანმიმდევრობების მრავალფეროვნების დონე *D. mauritiana*-ის და *D. simulans*-ის დონეს ბევრად ჩამოუვარდება. ეს ნიშნავს, რომ *D. sechellia*-ს პოპულაციის ეფექტური ზომა დანარჩენი ორი სახეობის ზომას ბევრად ჩამოუვარდებოდა. მაგრამ გამოიწვია თუ არა პოპულაციის მცირე ზომამ რეპროდუქციული იზოლაციის ევოლუცია ცნობილი არ არის. *Drosophila sechellia*-ს შემთხვევა არაორდინალურია, რადგან დობილ სახეობებში გენეტიკური ცვალებადობის მრავალი ანალიზის შედეგად ბოთლის ყელის ეფექტი არსად გამოვლინდა.

**მქსპარიმენტიული ფაქტები.** რამდენიმე მკვლევარმა რეპროდუქციული იზოლაცია ჩამოყალიბდეს გზების გასარკვევად, ლაბორატორიული პოპულაციები რამდენიმე ბოთლის ყელში გაატარეს (summarized by Rice and Hostert 1993; Coyne and Orr 2004). ერთ-ერთ ასეთ ექსპერიმენტში ლიზა მეფერტმა და ედვინ ბრაიანტმა (1991) სახლის ბუზების (*Musca domestica*) პოპულაციები რამდენიმე ბოთლის ყელში გაატარეს. აღმოჩნდა, რომ ოდნავი სქესობრივი იზოლაცია ბოთლის ყელში გატარებული პოპულაციების მხოლოდ მცირე ნაწილში ჩამოყალიბდა, ხოლო ზომ პოპულაციაში არშიყის ქცევის რამდენიმე ელემენტზე გამოვლინდა სიხშირის დივერგენცია (სურ. 16.14ა). მაშასადამე, როგორც ჩანს, გენეტიკურმა დრეიფმა საარშიყო ქცევის სტრუქტურაზე იმოქმედა, რამაც შეიძლება სქესობრივი იზოლაცია გამოიწვიოს. ჰოვარდ რუნდლმა კი (2003; Rundle et al. 1998) *Drosophila pseudoobscura*-ს და *D. melanogaster*-ის 40-მე მეთი პოპულაცია ბოთლის ყელში გაატარა და საბაზისო პოპულაციისგან სქესობრივი იზოლაცია ვერც ერთ პოპულაციაში ვერ შენიშნა (სურ. 16.14ბ). მეცნიერმა დაასკვნა, რომ დამფუძნებლის ეფექტი რეპროდუქციული იზოლაციის გამოწვევისთვის საკმარის დონემდე ვერ ცვლის პოპულაციათა გენეტიკურ შემადგენლობას.

სახეობათა წარმოქმნის გავრცელებული მოდელია ფართოდ გავრცელებული, ნელი განვითარების მქონე მშობლიური პოპულაციებიდან ადგილობრივი პოპულაციების გამოყოფა. როგორც ჩანს ამ განცალკევებას უფრო ხშირად იწვევს გენეტიკური დრეიფით გამოწვეული პიკის შეცვლა. შემდეგ ამ პროცესს გადარჩევა ასრულებს.

**ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის ალტერნატივა**

ალოპატრიული, პარაპატრიული და სიმპატრიული სახეობათა წარმოქმნა გენების გაცვლის კონტინუუმს

ქმნის, რომელიც მცირედან დიდისკენ განცალკევებულ ჯგუფებს შორის მიმდინარეობს. ამ ჯგუფებს შემთხვევითი მოვლენების გამო განუვითარდად გენების მიმოცვლის ბიოლოგიური ბარიერები. ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის პირობებშიც კი, პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა მიმდინარეობდა, მაგრამ მისი სიჩქარე ბუნებრივი გადარჩევით და/ან გენეტიკური დრეიფით გამოწვეული პოპულაციების დივერგენციის სიჩქარეზე ბევრად ნაკლებია. პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა იგივე პროცესია, მაგრამ ვინაიდან გენების მიმოცვლის სიჩქარე მეტია, გადარჩევის ძალა უნდა იყოს უფრო დიდი. მაშინ ის შეენიანააღმდეგება გენეტიკურ განსხვავებას, რომლებიც რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს.

როგორც ვნახეთ, დობილი სახეობების პარაპატრიული ან სიმპატრიული გავრცელება არ ადასტურებს, რომ ისინი პარაპატრიული ან სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის შედეგად წარმოიშვნენ. ამის მიზეზია დროთა განმავლობაში სახეობათა გავრცელების ცვლილება. სიმპატრიული სახეობები ზოგჯერ ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის გზით ჩნდება, ამიტომ განაწილების მოვლენების ინტეგრეტაციისას სიფრთხილვა საჭირო (McCune and Lovejoy 1998).

**პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა**

თეორიულად, პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა მაშინ მიმდინარეობს, როცა განსხვავებული სელექციური ზეწოლის მქონე, მეზობელ რეგიონებში მობინადრე პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა გაცილებით სუსტია, ვიდრე გენების სხვადასხვა კომბინაციების დივერგენციული გადარჩევა (Endler 1977). სხვადასხვა ჰაბიტატის სამღვარზე მიმდინარე ძლიერი გადარჩევა გენების მიმოცვლას დაბრკოლებებს უქმნის. ეს იმიტომ ხდება, რომ „არასწორი“ გენოტიპის, ან საზღვრის გასწვრივ გადაადგილებადი ფენოტიპის მქონე ინდივიდები გამრავლებას ვერ ახერხებს. შესაბამისად, სხვადასხვა ლოკუსის კლინები (გარდამავალი ფორმები, გრადიენტები) ერთ და იგივე ადგილზე ვითარდება, რის შედეგად წარმოიქმნება პირველადი ჰიბრიდული პოპულაცია. ის წარმოშობის ადგილზე ვითარდება, მაგრამ შეიძლება მეორადი ჰიბრიდული ზონის მსგავსი იყოს (Endler 1977; Barton and Hewitt 1985). საბოლოო ჯამში, მუდმივი გენეტიკური დივერგენცია სრულ რეპროდუქციულ იზოლაციას იწვევს.

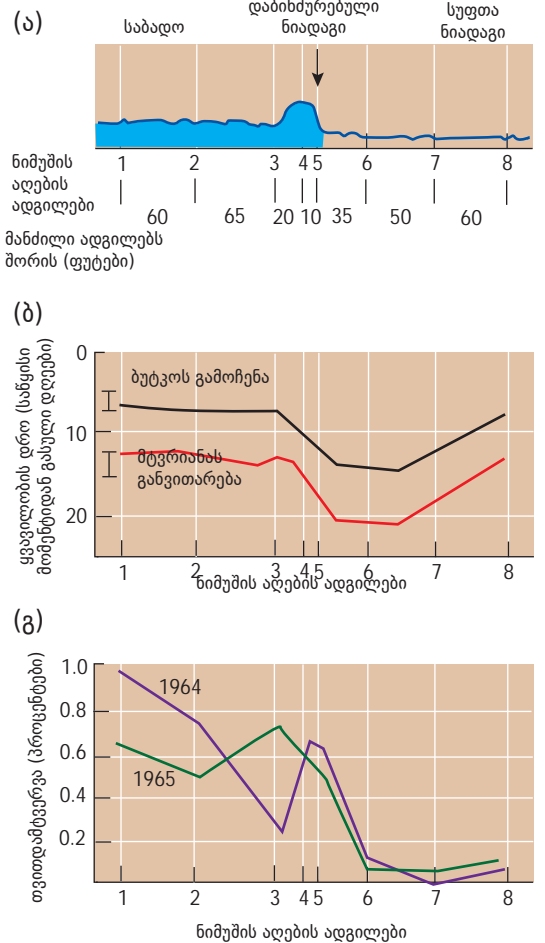
მანძილთა იზოლირებულ პოპულაციებში შეიძლება რეპროდუქციული შეუთავსებლობა განვითარდეს. დივერგენტული თვისებები, რომლებიც ჩნდებიან სახეობის გავრცელების მკვეთრად იზოლირებულ ადგილებში, შეიძლება გავრცელდნენ და დაიკავონ წინაპარი თვისებების ადგილი. ამის შედეგად, როცა სახეობები ერთმანეთს შემთხვევით ხვდებიან მათ შორის გენების მიმოცვლა აღარ ხდება. რასელ ლანდემ (1982) ჩამოაყალიბა თეორია, რომლის თანახმად ამგვარი პრეზიგოტური იზოლაცია დივერგენტული სქესობრივი გადარჩევის მეშვეობით შეიძლება გაჩნდეს.

პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა უჭველად მიმდინარეობს. ის შეიძლება ჩვეულებრივი მოვლენაც იყოს, მაგრამ ძალიან ძნელია იმის ჩვენება, რომ ის ალოპატრიულ სახეობათა წარმოშობაზე უკეთ სსნის რეალობას (Coyne and Orr 2004). რეპროდუქციული იზოლაციის პარაპატრიული წარმოშობის საუკეთესო მაგალითი ამ თეორიის არ ეხება. ის იზოლაციური გადარჩევის ანუ გაძლიერების მაგალითია. *Anthoxanthum odoratum* ერთ-ერთი ბალახია, რომელიც უკანასკნელი რამდენიმე საუკუნის განმავლობაში საბადოების სიახლოვეს იზრდება. ის მძიმე ლითონების მიმართ რეზისტენტული გახდა (იხ. მე-13 თავი). რამდენიმე პოპულაციაში მოხდა ძლიერი გადარჩევა შეგუებულობაში მძიმე ლითონების მიმართ. აღმოჩნდა, რომ ადაპტირებული პოპულაცია, მის ახლოს მობინადრე, მძიმე ლითონების მიმართ არაადაპტირებული პოპულაციებისგან არა მარტო ადაპტაციით, არამედ ყვავილობის დროითაც განსხვავდება. უფრო მეტიც, ამ მცენარეებში უფრო ხშირად ხდება თვითდამტვერვა. აქედან გამომდინარე, ისინი უფრო თვითშეთავსებადები ხდებიან (სურ. 16.15). ორივე ნიშან-თვისება განაპირობებს მეზობელი, შეგუების არ მქონე გენოტიპებისგან რეპროდუქციულ იზოლაციას. ამ შემთხვევაში ნათელია, რომ სახეობების განცალკევება ახლო წარსულში მოხდა და პარაპატრიულ დივერგენციას უდავოდ ჰქონდა ადგილი.

**სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა**

**წინააღმდეგობაში.** სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა ძალიან წინააღმდეგობრივი თემაა. სახეობათა წარმოშობა სიმპატრიული იქნება, თუ გენების მიმოცვლა თავდაპირველად შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციაში, სადაც ადგილი არ ჰქონდა *საწყისი სახეობების სივრცით იზოლაციას*, მოხდა. ანუ, თუ გენების მიმოცვლის მაღალი სიჩქარის მიუხედავად სახეობათა წარმოშობა მაინც მიმდინარეობდა. სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის ნებისმიერი მოდელის მთავარი პრობლემა შუალედური გენოტიპების სიხშირის შემცირებაა, რადგან ასეთი გენოტიპები ხელს უწყობს საწყის სახეობებს შორის გენების გაცვლას.

ერნსტ მაიერი (1942, 1963) სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის ჰიპოთეზის ყველაზე მკაცრი და გავლენი-



**სურ. 16.15.** *Anthoxanthum odoratum* ბალახის სახეობების რეპროდუქციული იზოლაციის პარაპატრიული ევოლუცია. ადგილები, რომელზეც ბალახი იზრდება მოკლე მანძილთა არის დაცილებული. (ა) სპილენძით და თეთრით (ლურჯი) გაჯერებული ნიადაგის კუნძულების ირგვლივ სალი ნიადაგია. სურათზე მოცემულია ადგილები, რომელზეც კვლევა ჩატარდა და მანძილები ტრანსსექტების გასწვრივ. (ბ) ტრანსსექტის გასწვრივ სხვადასხვა ადგილებიდან აღებული მცენარეების ყვავილობის დრო. (გ) დახრილი ყვავილების მქონე მცენარეების თესლი. ყვავილების დახრილობის გამოც არ ხდება ჯვარედინი დამტვერვა. დაბინძურებულ და არადაბინძურებულ ნიადაგზე მობინადრე მცენარეებს ყვავილობის სდასხვა დრო აქვს. თვითდამტვერვის უნარში არსებული სხვაობა გენების მიმოცვლას ამცირებს (After McNeilly and Antonovics 1968; Antonovics 1968).

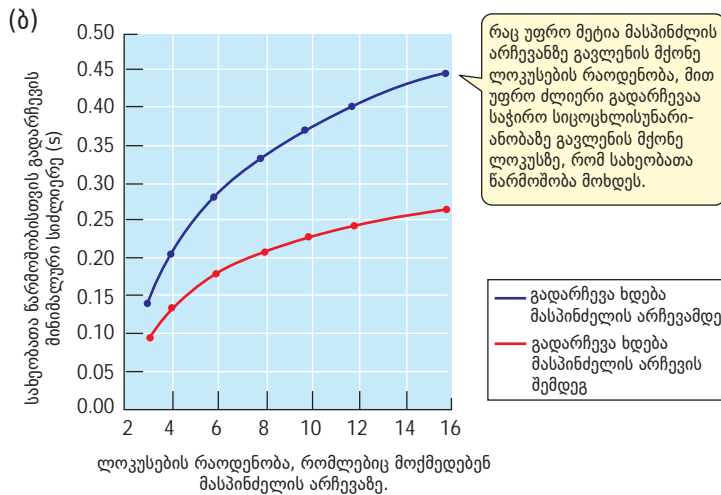
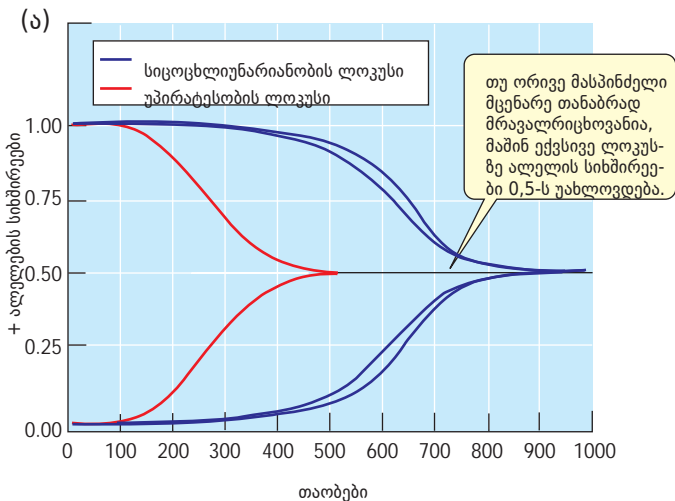
ანი კრიტიკოსია. მისი აზრით, ამ ჰიპოთეზის დადასტურებისთვის გამოყენებული შემთხვევებიდან ბევრი არაა დამაჯერებელი. ჰიპოთეზამ რამდენიმე თეორიული პრობლემა უნდა გადალახოს. გარკვეულ პირობებში ამ პრობლემების დაძლევა შესაძლებელია (Diehl and Bush 1989; dieckmann and Doebeli 1999; see Turelli et al. 2001).

**სიმატრიული სახეობათა წარმოშობის მოდელები.** სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის მოდელების უმეტესობაში დიზრუპტიული (მაღივრისფერი/ფერები) გადარჩევა მიღებული (იხ. მე-12 თავი). ამ შემთხვევაში გარკვეულ ჰომოზიგოტურ გენოტიპებს მაღალი წარმატება ორიდან ერთ-ერთ რესურსზე (ან ორი მიკროჰაბიტატიდან ერთ ერთზე) აქვს, ხოლო შუალედური (ჰეტეროზიგოტური) ფენოტიპების წარმატება დაბალია. ამის მიზეზი შეიძლება ორივე რესურსის მიმართ უარესი ადაპტაცია იყოს. რესურსის მიმართ დივერგენტული ადაპტაცია შეიძლება ერთ ან რამდენიმე ლოკუსზე იყოს დაფუძნებული. გადარჩევა ამ შემთხვევაში შეიძლება უპირატესობა მიანიჭოს ერთ ან რამდენიმე სხვა ლოკუსზე მდებარე ალელებს, რომლებიც კანონზომიერ დაწყვილებას იწვევს. ეს კი უვარგისი ჰეტეროზიგოტური შთამომავლობის სიხშირეს ამცირებს. მაშასადამე, საწყისი სახეობები უნდა განსხვავდებოდნენ რამდენიმე ლოკუსით. ეს ლოკუსები დაწყვილებას და სხვადასხვა რესურსების მიმართ ადაპტაციას განკარგავს. ჯომეფ ფელმენშტეინის აზრით (1981), პრობლემა ის არის, რომ ამ ადაპტაციურ გენეტიკურ წყობას რეკომბინაცია დაშლის.

განვიხილოთ ბალახით მკვებავი მწერის A („ადაპტაციის“) და B („ქცევის“) ლოკუსები.  $A_1A_1$  და  $A_2A_2$  გენოტიპები შესაბამისად მცენარის პირველ და მეორე სახეობაზე უკეთ გადარჩევა, მაგრამ ჰეტეროზიგოტას წარმატება ორივე მცენარეს შემთხვევაში უფრო დაბალია, ვიდრე უკეთ ადაპტირებული ჰომოზიგოტას წარმატება. სხვა ლოკუსი (B) მეწყვილის არჩევას აკონტროლებს (მოგვიანებით ვნახავთ რა ხდება, როცა ის მასპინძელი მცენარის არჩევას აკონტროლებს). წინაპარი  $B_1B_1$  გენოტიპის ორივე სქესს დაწყვილება ერთმანეთთან, და არა  $B_2B_2$  ინდივიდებთან ურჩევნია.  $B_2B_2$  ინდივიდები თავდაპირველად იშვიათია და მათაც ერთმანეთთან დაწყვილება ურჩევნიათ.  $B_2$  ალელის სიხშირე იზრდება. ნაწილობრივი ასორტაციული დაწყვილება (სქესობრივი იზოლაცია) იმ შემთხვევაში განვითარდება, თუ  $B_2$  ალელი ასოცირებულია  $A_2$  ალელთან (არანონასწორულ კავშირით), ვინაიდან  $B_2$ -ის მატარებლები ნაკლებად წარუმატებელ  $A_1A_1$  შთამომავლობას ტოვებენ, ვიდრე  $B_1$ -ის მატარებელი ინდივიდები. მიუხედავად ამისა,  $A_2$ -ის და  $B_2$ -ის ასოციაციას რეკომბინაცია შლის. აქედან გამომდინარე ის ამცირებს  $B_2$ -ის სიხშირის გაზრდისთვის საჭირო სელექციურ უპირატესობას. რეკომბინაციას შეუძლია ხელი შეუშალოს ჰიბრიდულ ზონაში სქესობრივი იზოლაციის გაძლიერებას (როგორც ადრე ამ თავში ვნახეთ). მისი წყალობით ასორტაციული დაწყვილების სიმპატრიული ევოლუციის ალბათობაც იქამდე ნაკლებია, სანამ ჰეტეროზიგოტების სანაწილმდეგ სელექცია ძალიან ძლიერი რჩება (Felsenstein 1981). შემდგომში, იგივე მექანიზმების საშუალებით, ალელების სიხშირე, რომლებიც სხვა ლოკუსებზე ასორტაციული დაწყვილების სიხშირეს ზრდიან, მცირე ალბათობით გაიზრდება. საგარაუდოდ, რამდენიმე მოდელებში ადგილი ჰქონდა სიმპატრიულ სახეობათა წარმოშობას. მაგალითად, წარმოიდგინეთ, რომ მწერების  $A_1A_1$  და  $A_2A_2$  გენოტიპები სხვადასხვა მასპინძელ მცენარეებზე არიან ადაპტირებული. B ლოკუსი მწერის მიერ მასპინძელი მცენარის არჩევაზე მოქმედებს. დავუშვათ, მწერები არჩეულ მცენარეზე წყვილდებიან. მრავალი ბალახით მკვებავი მწერი სწორედ ასე იქცევა. გვი ბუშმა (1990) ეს მოდელი დროზოფილების (Tephritidae) კვლევის შედეგად მიიღო. ასეთი მწერების ორივე სქესში არსებობს მასპინძელი მცენარის, ან ჰაბიტატის არჩევაში გენეტიკური სხვაობა, რომელიც ავტომატურად იწვევს ასორტაციულ დაწყვილებას. ამ შემთხვევაში სახეობათა წარმოშობა არა სქესობრივი იზოლაციის მოქმედების, არამედ ეკოლოგიური იზოლაციის სიმპატრიული ევოლუციის შედეგად (იხ. ცხრილი 15.2) მიმდინარეობს.

აღწერილ მოდელებში  $B_2$  ალელის მატარებელი ინდივიდები პირველ მასპინძელ მცენარეს ირჩევენ, ხოლო  $B_1$  ალელის მატარებელი ინდივიდებს მეორე მასპინძელი ურჩევნიათ. გენების ოპტიმალური კომბინაციებია  $A_1A_1B_1B_1$  (პირველ მასპინძელ მცენარეზე ადაპტირებული მწერი) და  $A_2A_2B_2B_2$  (მეორე მასპინძელ მცენარეზე ადაპტირებული და მის მიერ მიზილული მწერი). გენების სხვა კომბინაციების მქონე ინდივიდებს (მაგალითად,  $A_2A_2B_1B_1$ ) ისეთი მასპინძელი მცენარეები იზიდავს, სადაც მათი შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობა დაბალია. ასე რომ, გადარჩევა გენების დივერგენტულ კომბინაციებს ანიჭებს უპირატესობას და არ იწვევს ნონასწორულ კავშირს, რაც გადარჩევისა და რეკომბინაციას შორის ანტაგონიზმს ამცირებს (წინა მოდელებთან შედარებით). ჯიმს ფრაიმ (2003) კომპიუტერული მოდელირების დახმარებით დაადგინა, რომ  $A_2$ -ის და  $B_2$ -ის მსგავსი ალელების სიხშირე (რომლებიც ახალი მასპინძელი მცენარის მიმართ მიდრეკილებას და ადაპტაციას მართავენ) შეიძლება სწრაფად გაიზარდოს (სურ. 16.16ა). გენების მიმოცვლა შეიძლება მკვეთრად შემცირდეს. პოპულაცია იყოფა ორ მასპინძელ მცენარესთან ასოცირებულ, ეკოლოგიურად იზოლირებულ, ჩანასახოვან სახეობად. თუ მასპინძელისკენ მიდრეკილება უწყვეტი, პოლიგენური ნიშან-თვისებაა, რეპროდუქციული იზოლაცია იქამდე არ განვითარდება, სანამ გადარჩევა სუსტი იქნება (სურ. 16.16ბ). მსგავსი მოდელები აღწერს სიმპატრიულ სახეობათა წარმოქმნას, რომელსაც იწვევს უწყვეტად განაწილებულ რესურსზე, მაგალითად მსხვერპლის ზომამზე, ადაპტაცია (Dieckmann and Doebelin 1999; Kondrashov and Kondrashov 1999). ზოგიერთი ავტორი ამ მოდელების რეალურობას ეჭვქვეშ აყენებს (Gavrilets 2004; Coyne and Orr 2004).





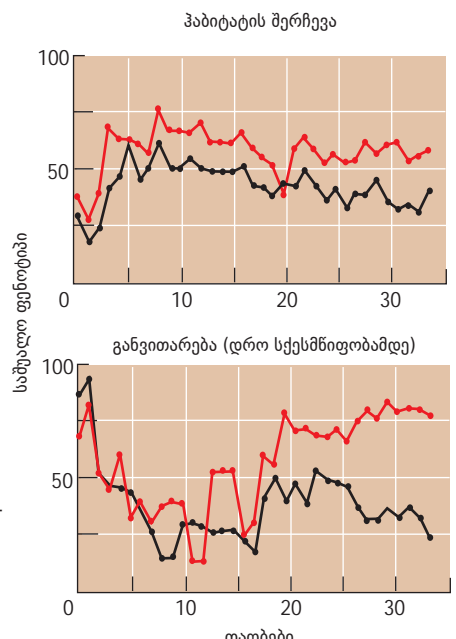
**სურ. 16.16.** მასპინძელ მცენარეზე დაწყებული მწერის სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის კომპიუტერული მოდელირების რამდენიმე შედეგი. (ა) ალელები, რომლებიც გადარჩენის ალბათობას ან ერთ-ერთი მასპინძელი მცენარის სახეობის მიმართ უპირატესობას აძლევენ, აღნიშნულია როგორც "+ალელები". დამატებითი ეფექტის მქონე ალელები „-ალელები“. მოდელირება აჩვენებს +ალელების სიხშირის ცვლილებას გადარჩენაზე მოქმედებულ ორ ლოკუსზე (სიცოცხლიუნარიანობის ლოკუსი), და მასპინძლის არჩევანზე მოქმედებულ ორ ლოკუსზე (უპირატესობის მიმნიჭებელი ლოკუსები), რომლებიც მოქმედებენ მასპინძელ მცენარეზე, როცა ყოველი ლოკუსის +ალელების თავდაპირველი სიხშირე ნულოვანია, ან ნოლთან ახლოსაა. საბოლოო ჯამში პოპულაციის ნახევარი ერთ მასპინძელ მცენარეს, ხოლო მეორე ნახევარი მეორე მასპინძელ მცენარეზე ირჩევს, რაც რეპროდუქციული იმოლაციის გაძლიერების მაჩვენებელია. (ბ) ეს მრუდები აჩვენებს სიცოცხლიუნარიანობის ლოკუსზე მიმდინარე გადარჩენის მოქმედების ხარისხს სახეობათა წარმოშობაზე, როცა უპირატესობის მინიჭების თვისებას რამდენიმე ლოკუსი აკონტროლებს. სიცოცხლიუნარიანობის თითოეულ ლოკუსზე მიმდინარე გადარჩენის ძალა არის  $s$  (გადარჩენის კოეფიციენტი; იხ. მე-12 თავი). ზედა და ქვედა მრუდები სასიცოცხლო ციკლის მოდელირება. მათზე ასახულია მასპინძელი მცენარის არჩევანზე და არჩევის შემდეგ არსებული გადარჩევა (After Fry 2003).

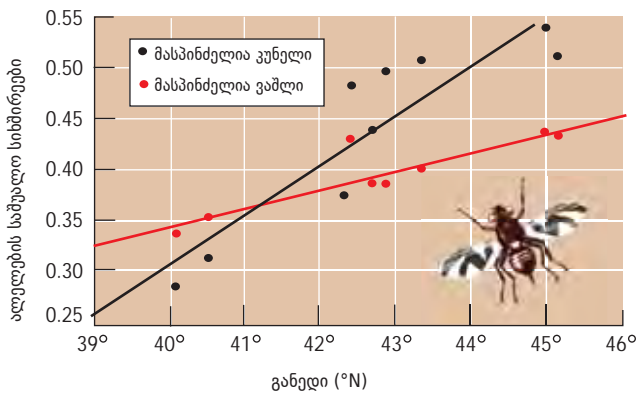
**სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის ფაქტორები.** თეორიულად, სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობისთვის საჭირო პირობები უფრო შეზღუდულია, ვიდრე ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობისთვის საჭირო პირობები. გარდა ამისა, ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის ფაქტორები მრავალია. სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის დამტკიცება კი ორგანიზმთა მრავალი ჯგუფისთვის საჭიროა, რაც საკმაოდ რთული პროცესია. მიუხედავად ამისა, სახეობათა წარმოშობის ამ ტიპის მრავალი მაგალითი არსებობს, მაგრამ მათი სანდოობის ხარისხი სხვადასხვაა.

მეცნიერებმა *Drosophila*-ს ლაბორატორიულ პოპულაციებში მრავალი ექსპერიმენტი ჩაატარეს, პოპულაციები დიზრუპტიული გადარჩევის პირობებში ჩააყენეს და შემდეგ პრემიოტურ იმოლაციაზე შეამოწმეს (Rice and Hostert 1993). უმეტეს შემთხვევაში სქესობრივი იმოლაცია არ განვითარდა. გამონაკლისი იყო ექსპერიმენტები, სადაც დიზრუპტიულად გადარჩეული ნიშან-თვისება კორელაციური ეფექტის სახით ავტომატურად იწვევდა ასოტარციულ დაწყვილებას. მაგალითად, ერთ-ერთ ექსპერიმენტში ბუშები დიზრუპტიულად შეარჩიეს ჰაბიტატის არჩევანისა და განვითარების ხანგრძლივობის მიხედვით. დაახლოებით 30 თაობის შემდეგ ჩამოყალიბდა ბუშების ორი ქვეპოპულაცია. ეს პოპულაციები განვითარების დროით მკაცრად იყვნენ იზოლირებულნი. ჰაბიტატის მიმართ უპირატესობის გამოვლენა სუსტად იყო გამოხატული (სურ. 16.17).

სპეციალიზირებული, მცენარეებით მკვებავი მწერების "ქოქა-ი", — ნაწილობრივ იზოლირებული ქვეპოპულაციები, რომლებიც სხვადასხვა მასპინძელ მცენარეზე იკვებებიან — ხშირად ავლენენ პროგრესულ სიმპატრიულ სახეობათა წარმოშობას. მეცნიერები ვაშლის ჭრელფრთიანი ბუშის (*Rhagoletis pomonella*) დიდი ხანია იკვლევდნენ (Bush 1969; Feder 1998). ამ სახეობის მრდასრული ბუშები ჭურბებიდან

**სურ. 16.17.** *Drosophila melanogaster*-ის ექსპერიმენტულ პოპულაციებში არსებული სიმპატრიული დივერგენცია, რომელსაც დიზრუპტიული გადარჩევა იწვევს. ექსპერიმენტული პოპულაცია დიზრუპტიულად იყო გადარჩეული ჰაბიტატებსა და განვითარების დროის სამი არჩევანის მიხედვით. თითოეულ თაობაში წყვილებოდნენ მსგავსი ფენოტიპების მქონე ბუშები. 30 თაობის შემდეგ ჩამოყალიბდა ორი ქვეპოპულაცია (წითელი და შავი). მათ შორის ნაწილობრივი რეპროდუქციული იმოლაცია განჩნდა. სურათზე გამოსახული ხაზები თითოეული ქვეპოპულაციის მდებარეობის შთამომავლების საშუალო ფენოტიპებს გვიჩვენებს (After Rice and Salt 1990).





სურ. 16.18. გენეტიკური დიფერენციაცია *Rhagoletis pomonella* ბუზებს შორის, რომლებიც დადგენილია განედური ტრანსექტს გარშემო რამდენიმე ადგილას გავრცელებული კუნელის და ვაშლის მეხედან. გრაფიკზე ნაჩვენებია რამდენიმე ალოპათრიული ლოკუსის ალელების საშუალო სიმრავლეები. ამ ფორმებს შორის გასული საუკუნის განმავლობაში არსებული სხვაობა ასოცირებულია მასპინძლის გამოყენების სიმპატრიულ დიფერენციასთან (After Feder et al. 1990.)

ივლისში და აგვისტოში გამოდიან და მასპინძელ მცენარეზე წყვილდებიან. მატლი მომწიფებულ ნაყოფში ვითარდება, შემოდგომაზე მიწაზე ეცემა და ზამთარს ჭუპრის სახით ატარებს. ადრე, ამ სახეობის ბუზის მასპინძელი ჩრდილოეთი ამერიკის აღმოსავლეთში გავრცელებული მცენარე კუნელი (*Crataegus*) იყო. დაახლოებით 150 წლის წინ *R. pomonella* აშშ-ს ჩრდილო-აღმოსავლეთში გავრცელდა და კუნელის მონათესავე ვაშლის ხეების (*Malus*) პარაზიტი გახდა. მოგვიანებით დაავადნენ დასავლეთშიც და სამხრეთშიც გავრცელებული ვაშლის ხეები. ვაშლის ხეებზე და კუნელზე მობინადრე ბუზები რამდენიმე ლოკუსის ალელების სიმრავლეებით მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან, რაც იმის მაჩვენებელია, რომ მათ შორის გენების მიმოცვლა შემზღვეულია (სურ. 16.18). გენების მიმოცვლას (2 პროცენტამდე) რამდენიმე ფაქტორი ამცირებს. მათ შორის არის ვაშლის ან კუნელის არჩევის თვისება და განსხვავებული დაწყვილების დრო (განსხვავება დაახლოებით 3 კვირას შეადგენს). შესაბამისად, ვაშლზე და კუნელზე ბუზები სხვადასხვა დროს წყვილდებიან. ვაშლის ხეებზე დაწყვილება უფრო ადრე ხდება. ეს თვისება ჭუპრიდან ბუზის უფრო ადრე გამოსვლასთან არის დაკავშირებული. ვაშლი უფრო ადრე მწიფდება და მატლს მასზე უფრო ადრე შეუძლია განვითარება, ვიდრე კუნელის ნაყოფზე. სავარაუდოდ, განვითარების დროში არსებული განსხვავების გენეტიკური საფუძველი, კუნელით მკვებად მექსიკაში მობინადრე პოპულაციებში განვითარდა. ვაშლზე განვითარება შემთხვევით გახდა უფრო სასარგებლო (Feder et al. 2003). როგორც ჩანს, მასპინძლის არჩევანის დიფერენცია სიმპატრიულ მდგომარეობაში არსებობდა.

ზოგიერთი მეცნიერი თვლის, რომ აფრიკულ დიდ ტბებში გავრცელებული ციხილიდების დიდი მრავალფეროვნება (იხ. სურ. 3.24) სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის შედეგია. მიუხედავად ამისა, თითოეულ ტბაში ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის შესაძლებლობაც არსებობს, რადგან ამ სახეობების უმეტესობა ნაკლებად გაადაადგილდება და ერთ ან რამდენიმე ჰაბიტატს (კლდინი ნაპირი, ტბის ფსკერი და ა.შ.) უპირატესობას ანიჭებს. ეს ჰაბიტატები კი ტბების პერიფერიული ნაწილის გასწვრივ წყვეტილად არის განლაგებული. მართლაც, ციხილიდების იგივე სახეობის, მაგრამ ერთმანეთისგან მცირე მანძილითაც კი გამოყოფილი პოპულაციები გენეტიკურად განსხვავდება (Rico et al. 2003). გვეჩვენება, რომ ასეთი „მიკროალაოპატრიული“ სახეობათა წარმოშობის ალბათობა ორი კრატერის ორ მცირე ტბაში მობინადრე ციხილიდების სახეობის ორი ჯგუფისთვის საკმაოდ მცირეა (Schliewen et al. 1994). მიტოქონდრიული დნმ-ის თანმიმდევრობებიდან მიღებული მონაცემები ადასტურებს, რომ თითოეულ ტბაში მობინადრე ციხილიდები მონოფილეტურებია, ანუ სახეობათა წარმოშობა კრატერის ტბებში მოხდა. ასეთი ტბები კონუსური ფორმის ბასეინში მდებარეობს. იქ ერთგვაროვანი ჰაბიტატია და სივრცითი იზოლაცია არ არსებობს. ეს სახეობა და ისლანდიის გამყინვარების პერიოდის ტბაში მობინადრე არქტიკული თევზის (*Salvelinus alpinus*) ნამდვილი სახეობების წყვილი იმის ყველაზე თვალსაჩინო მაგალითებია, როგორც შეიძლება მოხდეს სახეობათა წარმოშობა სივრცით დაცილების გარეშე.

## პოლიპლოიდი და რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა

### პოლიპლოიდი

პოლიპლოიდი ქრომოსომების ორზე მეტი ნაკრების მქონე ორგანიზმია (იხ. მე-8 თავი). მაგალითად, ტეტრაპლოიდს სომატურ უჯრედებში ქრომოსომების ოთხი ნაკრები აქვს. პოლიპლოიდური პოპულაციები რეპროდუქციულად იზოლირებულებია მათი დიპლოიდური (ან სხვა პლოიდიის მქონე) წინაპრებისგან პოსტმიტოტური დაბრკოლებებით. ამიტომ ისინი ცალკე ბიოლოგიური სახეობებია. პოლიპლოიდიის გზით სახეობათა წარმოშობა ერთი გენეტიკური მოვლენის შედეგად სახეობათა მყისიერი წარმოშობის ერთადერთი მაგალითია.

სქესობრივი გზით გამრავლებულ ცხოველებში პოლიპლოიდური სახეობები იშვიათია. ამ მოვლენის მიზეზები ცნობილი არ არის, თუმცა აღწერილია პარტენოგენეტიკური, პოლიპლოიდური ცხოველის მრავალი მაგალითი. პოლიპლოიდი მცენარეებში ძალიან გავრცელებულია. ქრომოსომების რაოდენობა ყვავილოვანი მცენარეების სახეობების დაახლოებით 35%-ში, იმავე გვარის მცენარის ქრომოსომების უმცირესი რაოდენობის ჯერადია (Goldblatt 1979). მცენარეების მრავალ ჯგუფში, მათ შორის ჭურჭლოვანი მცენარეების სახეობების

75%-ში, ქრომოსომების დიდი რაოდენობა პოლიპლოიდური წინაპრისგან მემკვიდრეობით არის მიღებული (Grant 1981).

ბუნებრივი პოლიპლოიდები ორ უკიდურესობას შორის ხვდებიან. ეს უკიდურესობებია: აუტოპოლიპლოიდია და ალოპოლიპლოიდია. აუტოპოლიპლოიდი წარმოიქმნება არარეგულაციური გამეტების შერწყმის შედეგად, რომლებიც გენეტიკურად და ქრომოსომების ნაკრების მიხედვით თავსებად ინდივიდებს მიეკუთვნება. შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ეს ინდივიდები ერთ და იმავე სახეობას ეკუთვნის. მაგალითად, მოშინაურებული კარტოფილი (*Solanum tuberosum*) სამხრეთამერიკული დიპლოიდური სახეობების აუტოტეტრაპლოიდია. ალოპოლიპლოიდი ორი სახეობის დიპლოიდური ჰიბრიდის პოლიპლოიდური შთამომავალია. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ორი წინაპრის მიერ შექმნილი ნაწილობრივ სტერილური ჰიბრიდების შთამომავალია, რომელთა სტერილობა გენეტიკური ან ქრომოსომული შეუთავსებლობით იყო გამოწვეული. იდეალური აუტოპოლიპლოიდების და ალოპოლიპლოიდების გარჩევა მეიოზის მსვლელობის დროს ქრომოსომების ქცევამ დაკვირვებთაა შესაძლებელი (იხ. სურ. 8.20). მაგალითად, აუტოტეტრაპლოიდს ოთხი ჰომოლოგიური ქრომოსომა აქვს. ხანდახან ქრომოსომები ორი ორზე არ ცალკევედება, ამიტომ აუტოპოლიპლოიდები ხშირად ბევრ ანეუპლოიდურ გამეტებს ქმნის და შემცირებული ნაყოფიერება აქვს. პირიქით, ალოპოლიპლოიდები მეიოზის მსვლელობისას ქრომოსომების ბივალენტურ (სინაპსიდურ წყვილებს) ქმნის. ამის შედეგად წარმოიქმნება დაბალანსებული, სიცოცხლისუნარიანი გამეტები. მისი ნაყოფიერება ნორმალურთან მიახლოებულია. აუტო და ალოპოლიპლოიდებს შორის მრავალი შუალედური შემთხვევა არსებობს. უფრო მეტიც, აუტოპოლიპლოიდების ქრომოსომებში შეიძლება ბივალენტები წარმოქმნან, ვინაიდან იმ გენების ბუნებრივი გადარჩევა მიმდინარეობს, რომლებიც ხელს უწყობენ ქრომოსომების ნორმალურ დაწყვილებას. მაგალითად, სიმინდის (*Zea mays*) ტეტრაპლოიდურმა ხაზმა, რომელშიც დასაწყისში მულტივალენტები დომინირებდა, ათი თაობის განმავლობაში განავითარა ბივალენტური კონსტრუქციის მაღალი დონე (Gilles and Randolph 1951).

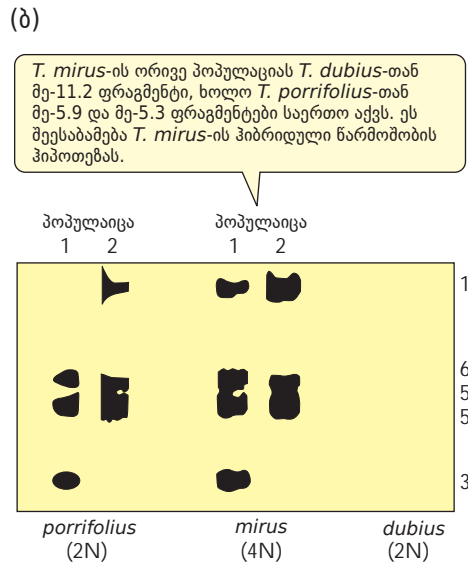
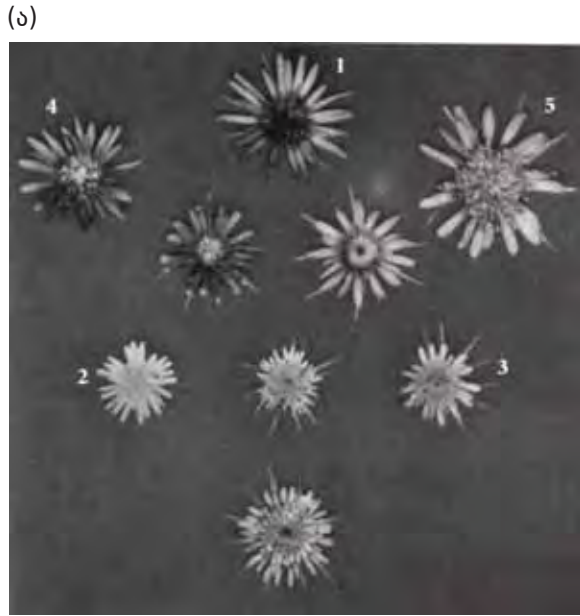
**სახეობათა წარმოშობა პოლიპლოიდის შედეგად.** პოლიპლოიდია ჩვეულებრივად მეიოზის მსვლელობისას რედუქციული დაყოფის დარღვევის შედეგად ხდება (Ramsey and Schemske 1998). მაგალითად, დიპლოიდური (2n) გამეტას ჰაპლოიდურ (n) გამეტასთან შერწყმის შედეგად ტრიპლოიდური (3n) ინდივიდი წარმოიქმნება. ტრიპლოიდური 3n გამეტას რედუქციურულ (n) გამეტასთან შერწყმის შედეგად ტეტრაპლოიდური ინდივიდი მიიღება. კენტრიცხვიანი პლოიდის მქონე მცენარეები (მაგალითად, ტრიპლოიდები ან პენტაპლოიდები) თითქმის უნაყოფოა. ტეტრაპლოიდსა და მის წინაპარ დიპლოიდთან შერწყმის შედეგად დიდწილად უნაყოფო, ტრიპლოიდ ჰიბრიდს ვიღებთ. ამიტომ ტეტრაპლოიდი რეპროდუქციულად იზოლირებულია და განსხვავებულ ბიოლოგიურ სახეობას წარმოადგენს (იგივე შეეხება პლოიდის უფრო მაღალ დონეებს).

სახეობათა წარმოშობის კვლევაში დიდი მნიშვნელობა აქვს არნე მიუნციანგის მიერ 1930 წელს ჩატარებულ ექსპერიმენტს. მან ბუნებრივი პოლიპლოიდური სახეობა ექსპერიმენტის შედეგად მიიღო. მიუნციანგი თვლიდა, რომ  $2n=32$  ქრომოსომის მქონე პიტნა *Galeopsis tetrahit* დიპლოიდური ( $2n=16$ ) *G. pubescens* და *G. speciosa* წინაპრების ალოტეტრაპლოიდური შთამომავალია. მეცნიერმა ორი დიპლოიდური სახეობა შეაჯვარა და დიპლოიდური  $F_1$  ჰიბრიდისგან ერთი ტრიპლოიდური შთამომავლობა მიიღო. შემდეგ მიუნციანგმა ტრიპლოიდი კვლავ *G. pubescens*-სთან შეაჯვარა და ერთი ტეტრაპლოიდური შთამომავალი მიიღო. ტეტრაპლოიდები მორფოლოგიურად *G. tetrahit*-ს გავსდნენ, ძალიან ნაყოფიერი და დიპლოიდური სახეობებისგან რეპროდუქციულად იზოლირებულნი იყვნენ, თუმცა ველურ *G. tetrahit*-თან შეჯვარებისას ნაყოფიერ შთამომავლობას იძლეოდნენ.

ალოპოლიპლოიდების ამ და სხვა ექსპერიმენტულ კვლევებში სახეობების დიპლოიდური ჰიბრიდები უმეტესად უნაყოფო არიან და მეიოზისას რამდენიმე ბივალენტს ქმნიან. ამ ჰიბრიდების ტეტრაპლოიდური შთამომავლობა კი ნაყოფიერი და ქრომოსომების ნორმალური, ბივალენტური დაწყვილება ახასიათებს. ამ შემთხვევაში დიპლოიდური ჰიბრიდის უნაყოფობა ორი წინაპარი სახეობის გენების ფუნქციონალური ურთიერთქმედებით განპირობებული არ არის. ის უფრო იმ მექანიზმების მოქმედების შედეგია, რომლებიც ქრომოსომების ნორმალურ დაწყვილებას ხელს უშლიან. დიპლოიდურ და ტეტრაპლოიდურ ჰიბრიდებს იგივე გენები, ერთი და იგივე შეფარდებით აქვს. ამიტომ გენებს შორის განსხვავება მათი უნაყოფობის მიზეზი ვერ იქნება (Dawrlington 1939; Stebbing 1950).

მოლეკულურმა კვლევებმა პოლიპლოიდური სახეობების წარმოშობა უფრო გასაგები გახადა. მაგალითად, თხისწვერას სამი ევროპული, დიპლოიდური სახეობა (*Tragopogon dubius*, *T. porrifolius* და *T. pratensis*) ჩრდილოეთ ამერიკაში ფართოდ გავრცელდა. მათი  $F_1$  ჰიბრიდების ნაყოფიერება მცირეა. 1950 წელს ოგნბიმ ორი ნაყოფიერი, ტეტრაპლოიდური სახეობა *T. mirus* და *T. micellus* აღწერა და ჩათვალა, რომ *T. mirus* სახეობა *T. dubius* და *T. porrifolius* სახეობების ტეტრაპლოიდური ჰიბრიდია, ხოლო *T. micellus* სახეობა *T. dubius* და *T. pratensis* სახეობების შეჯვარების შედეგად წარმოიშვა (სურ. 16.19ა) ორმოცი წლის შემდეგ პამელ და დუგლას სოლტისებმა (1991) აღმოჩინეს, რომ ტეტრაპლოიდურ სახეობებს დიპლოიდური სახეობების დნმ-ის მარკერების ზუსტად ისეთი კომბინაციები აქვს, რაც ოგნბის ჰიპოთეზიდან გამომდინარეო. დნმ-ის კვლევებმა აგ-





*T. mirus*-ის ორი პოპულაცია 6.2 და 3.8 ფრაგმენტების ყოფნა არ ყოფნით განსხვავდება, რაც *T. porrifolius*-ის პირველ და მეორე პოპულაციებს შორის განსხვავებას შეესაბამება. *T. mirus* სულ მცირე ორჯერ წარმოიშვა.

**სურ. 16.19.** თხისწვერას (*Thagopogon*) ახლად წარმოშობილი ალოპოლიპლოიდური სახეობები. (ა) დიპლოიდური სახეობების (1) *T. porrifolius*, (2) *T. dubius*, (3) *T. pratensis* და ნაყოფიერი ტეტრაპლოიდური სახეობების *T. mirus* (4, 1×2) და *T. micellus* (5, 2×3) ყვავილის თავები. ყვავილის უნომრო თავები რამდენიმე დიპლოიდური ჰიბრიდია, რომლებიც დიდიწილად უნაყოფონია. O(ბ) *T. dubius* (ორი პოპულაცია) და *T. porrifolius* (ორი პოპულაცია) სახეობებიდან ჰიბრიდული *T. mirus* სახეობის მრავალჯერადი წარმოშობის მოლეკულური მტკიცებულება. რიბოსომული რნმ-ის ფრაგმენტები, რომელიც დნმ-ის თანმიმდევრობებს აკოდირებს, დაყოფის შედეგია. დაყოფაზე რესტრიქციის ფერმენტი მოქმედებს. რიბოსომული რნმ-ის ფრაგმენტები ზომის მიხედვით ელექტროფორეზულ გელშია დალაგებული (ა from Ownbey 1950; ბ after Soltis and Soltis 1991).

რეთვე აჩვენა, რომ თითოეული ალოპოლიპლოიდური სახეობა დიპლოიდური მშობლების ჰიბრიდიზაციის შედეგად რამდენჯერმე დამოუკიდებლად წარმოიშვა (სურ. 16.19ბ). მაშასადამე, ალოპოლიპლოიდები „სახეობათა პარალელური წარმოშობის“ მაგალითია.

**პოლიპლოიდური პოპულაციების ჩამოყალიბება და გედი.** პოლიპლოიდური სახეობების ჩამოყალიბების გზები გარკვეული არ არის. თუ ტეტრაპლოიდი, რომელიც ახლახანს წარმოიქმნა დიპლოიდურ პოპულაციაში, შემთხვევით ჯვარდება, მისი რეპროდუქციული წარმატება დიპლოიდური ინდივიდების წარმატებაზე მცირე იქნება, რადგან მისი შთამომავლების დიდი ნაწილი სიცოცხლისუნარიან ან უნაყოფო ტრიპლოიდი იქნება. ის ტეტრაპლოიდის გარშემო მობინადრე დიპლოიდებთან უკუშეჯვარების შედეგად წარმოიქმნება. დიპლოიდური და ტეტრაპლოიდური (*Chamerion angustifolium*) მცენარეს შერეული პოპულაციების კვლევამ აჩვენა, რომ რაც უფრო მცირეა ტეტრაპლოიდების სიხშირე პოპულაციაში, მით უფრო მცირეა მათი თესლის რაოდენობა, რადგან ხშირია მათი დამტვერვა დიპლოიდი ინდივიდების მიერ (Husband 2000).

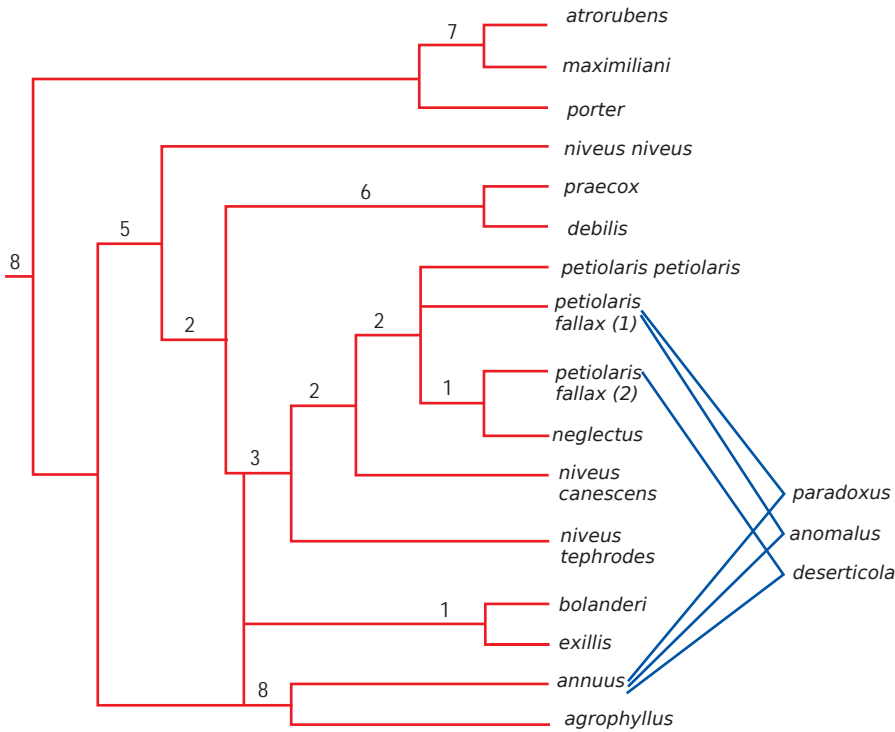
ახალი პოლიპლოიდის სიხშირის გაზრდას და სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის წარმოქმნას რამდენიმე პირობა სჭირდება: თვითგანაყოფიერება, ვეგეტაციური გამრავლება, დიპლოიდზე მაღალი წარმატება და დიპლოიდისგან განცალკევებული ნიშა (Fowler and Levin 1984; Rodrigues 1996). მრავალი პოლიპლოიდური ტაქსონი მართლაც თვითდამტვერვით ან ვეგეტაციურად მრავლდება და დიპლოიდური წინაპრებისგან ჰაბიტატითა და გავრცელებით განსხვავდება. პოლიდის მრდა უკრედის მომას, წყლის შემცველობას, განვითარების სიჩქარესა და ბევრ სხვა ფიზიოლოგიურ ნიშან-თვისებას ცვლის (Levin 1983). ასე რომ მრავალმა პოლიპლოიდმა წარმოშობისთანავე უნდა მოახერხოს ახალი ეკოლოგიური ნიშების დაკავება.

თუმცა პოლიპლოიდიამ შეიძლება ახალი ფიზიოლოგიური და ეკოლოგიური უნარები წარმოქმნას, მაგრამ ის არ იწვევს ახალი მორფოლოგიური თვისებების განვითარებას, მაგალითად ყვავილის ან ნაყოფის განსხვავებულ აგებულებას. მაშასადამე, პოლიპლოიდი ახალი გვარების ან სხვა მაღალი რანგის ტაქსონების ევოლუციას არ განაპირობებს (Stebbins 1950).

**რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა**

ჰიბრიდიზაციის შედეგად არა მხოლოდ პოლიპლოიდური სახეობები, არამედ მოგჯერ მშობლების მსგავსი პოლიდის მქონე, მაგრამ მათგან განსხვავებული სახეობებიც წარმოიქმნება. ორი სახეობის F<sub>1</sub> ჰიბრიდი ძალიან მრავალფეროვან რეკომბინანტულ შთამომავლობას ტოვებს. შთამომავლობის გარკვეული გენოტიპები ნაყოფიერია, მაგრამ მშობელი სახეობებისგან რეპროდუქციულად იზოლირებულია. ამგვარი გენოტიპების სიხშირე შეიძლება გაიზარდოს და ცალკე პოპულაცია ჩამოყალიბდეს (Rieseberg 1997). ამ პროცესს **რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა** ან ჰიბრიდული სახეობათა წარმოშობა ეწოდება (Grant 1981).

ცხოველებში რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა იშვიათი მოვლენაა. მცენარეებში ის უფრო გავრცელებულია (Rieseberg and Wendel 1993; Rieseberg 1997). ჰიბრიდული წარმოშობის მქონე დიპლოიდური სახეობების ამოცნობა მორფოლოგიური, ქრომოსომული და მოლეკულური თვისებების მიხედვით ხდება.

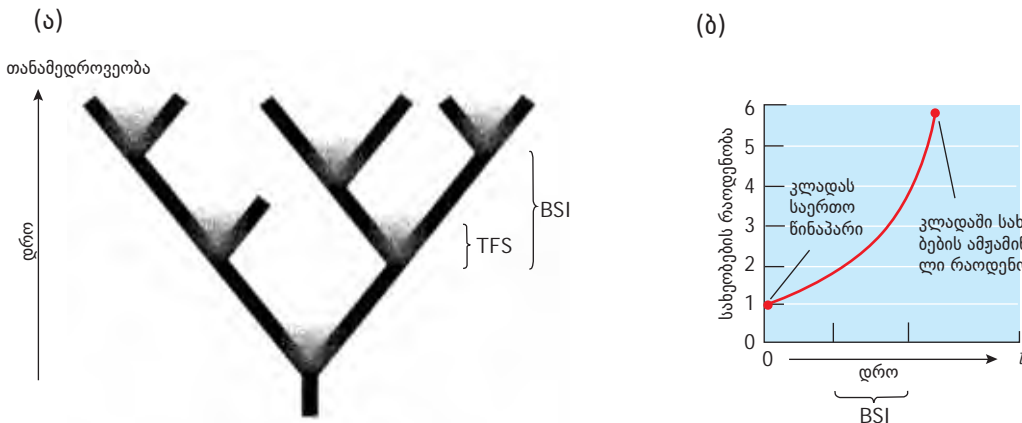


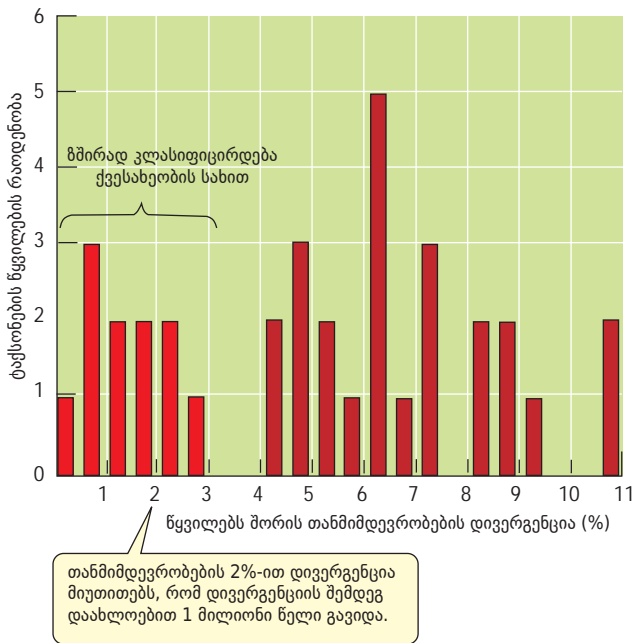
სურ. 16.20. მზესუმზირების დიპლოიდური სახეობების ჰიბრიდული წარმოშობა. ფილოგენეზი, რომელიც ქროლოპლასტული დნმ-ის და ბირთვული რიბოსომული დნმ-ის თანმიმდევრობებს ეფუძნება გვიჩვენებს, რომ *Helianthus anomalus*, *H. paradoxus* და *H. deserticola* სახეობები *H. annuus* და *H. petiolaris fallax* სახეობების ჰიბრიდებისგან წარმოიშვნენ. სინაპომორფული ფუძე წყვილების ჩანაცვლებების რაოდენობა ნაჩვენებია ფილოგენეტიკური ხის განშტოებების გასწვრივ. ჰიბრიდიზაცია ფილოგენეტიკური ხის ჩვეულებრივი დატოტისგან განსხვავებულ, ბადისებურ დატოტას იწვევს (Rieseberg and Wendel 1993.)

მაგალითად, ლორენ რიზებერგმა და მისმა თანამშრომლებმა მზესუმზირის გვარის *Helianthus* ნაწილის მოლეკულურ-ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად აღმოაჩინეს, რომ *Helianthus annuus*-ის და *H. petiolaris*-ის ჰიბრიდიზაციის შემდეგ სამი განცალკევებული სახეობა (*H. anomalus*, *H. paradoxus*, *H. deserticola*) წარმოიქმნა (სურ. 16.20). მშობელი სახეობების  $F_2$  ჰიბრიდების ნაყოფიერება მცირეა, მაგრამ ჰიბრიდიზაციის შედეგად მიღებული სახეობები სრულიად ნაყოფიერნი არის. პოსტმიგოტური შეუთავსებლობის გამო, ისინი მშობელი სახეობებისგან გენეტიკურად იზოლირებულნი ხდებიან. რეკომბინაცია შლის საწყისს კავშირს ორი მშობელი სახეობისგან მიღებულ გენეტიკურ მარკერებს შორის, ამიტომ თითოეული მშობელიდან მიღებული ქრომოსომული ბლოკების მომების დახმარებით შესაძლებელია სახეობათა წარმოშობის დროის განსაზღვრა. ამ მეთოდით დადგინდა, რომ ერთ-ერთი ჰიბრიდული *H. anomalus*-ის წარმოშობის დრო დაახლოებით 60 თაობას შეადგენს (Ungerer et al. 1998).

რეკომბინანტი სახეობები მშობელი სახეობებისგან განსხვავებულ (უფრო მშრალ ან მარილიან) ჰაბიტატში იზრდება, გვიან ყვავილობს და უნიკალური მორფოლოგიური და ქიმიური თვისებები აქვს. მაგალითად, *H. anomalus*-ს უფრო სქელი, ხორციანი ფოთლები და პატარა ზომის ყვავილები აქვს (იხ. თავის დასაწყისში მოყვანილი ფოტოსურათი). ასეთი „ექსტრემალური“ თვისებები ორი მშობელი სახეობის ცვალებადობის სამღვრებს სცილდება. რიზებერგმა და მისმა თანამშრომლებმა (2003) მშობელი *H. annuus* და *H. petiolaris* სახეობები შეაჯვარეს და უკუშეჯვარების შედეგად მიღებული შთამომავლობა რამდენიმე თაობის განმავლობაში სათბურში გამოზარდეს. მეცნიერებმა ყველა ქრომოსომა გენეტიკური მარკერებით მონიშნეს. ამ მეთოდის დახმარებით დადგინდა, რომ ექსპერიმენტულ ჰიბრიდებს *annuus*-ის და *petiolaris*-ის ქრომოსომული სეგმენტების ისეთი

სურ. 16.21. „სახეობათა წარმოშობის სიჩქარის“ ორი მნიშვნელობა. (ა) სახეობათა წარმოშობისთვის საჭირო დრო (TFS) არის რეპროდუქციული იზოლაციის დასაწყისსა და დასასრულს შორის გასული დრო. ბიოლოგიური სახეობათა წარმოშობის ინტერვალი (BSI) არის ფილოგენეზის ორ განშტოებას შორის გასული საშუალო დრო. (ბ) BSI-ის გამოთვლა კლადას საერთო წინაპრსა და თანამედროვე სახეობებს შორის გასული დროის მემგობით ხდება, თუ დაუშვებთ, რომ სახეობების რაოდენობა ექსპონენციალურად გაიზარდა და გადაშენება არ მომხდარა. გადაშენება BSI-ის არასწორ მნიშვნელობას მოგვცემს.

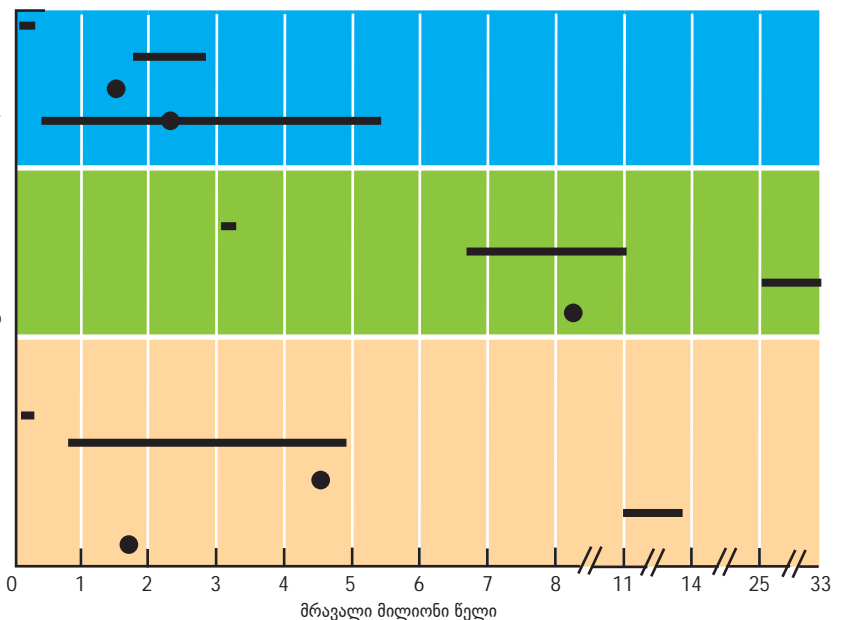




**სურ. 16.22.** მითოქონდრიული დნმ-ის თანმიმდევრობების დივერგენცია ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ჩრდილოეთამერიკული მომღერალი ფრინველების წვილებში. ზოგიერთი ავტორი ქვესახეობებად ისეთ წვილებს თვლის, რომელთა თანმიმდევრობების დივერგენცია 4%-ზე ნაკლებია. სხვები მათ სახეობებს უწოდებენ. სახეობების წვილების უმეტესობა 2 მილიონ წელზე მეტი ასაკისაა, TFS დრო სულ მცირე იგივე რიცხვია (After Klicka and Zink 1997).

**სურ. 16.23.** ორგანიზმთა სხვადასხვა ჯგუფებში სახეობათა წარმოშობისთვის საჭირო დრო. ზოგიერთი ჯგუფისთვის საშუალო დროა მოცემული, ხოლო სხვებისთვის სიდიდეების თანმიმდევრობებია გამოსახული. I კატეგორიაში TFS დროის დადგენა ეფუძნება რეპროდუქციული იზოლაციის ხარისხსა და დროის აღმნიშვნელ გენეტიკურ მანძილს შორის დამოკიდებულებას. II კატეგორიაში ბიოლოგიური სახეობათა წარმოშობის ინტერვალი (BSI) დივერსიფიკაციის და გადაშენების შესახებ ნამარხებიდან მიღებულ მონაცემებს ეფუძნება. III კატეგორიაში BSI დივერსიფიკაცია ჯამურ სიჩქარეს ეფუძნება და გადაშენება გათვალისწინებული არ არის. ნამარხებიდან მიღებული მონაცემების თანახმად, BSI სხვადასხვა კლადებში ძალიან ცვალებადია (Data from Coyne and Orr 2004)

- 1. TFS**  
*Drosophila* (სიმპატრიული)  
*Drosophila* (ალოპატრიული)  
ბაყაყები  
ჩ. ამერიკის მომღერალი ფრინველები
- 2. BSI (დივერდიფიკაცია და გადაშენება)**  
ცხენები  
ორსაგდულიანი მოლუსკები  
წიწვოვანები და საგოვანები  
ფარულთესლოვანი მცენარეები
- 3. BSI (მხოლოდ დივერდიფიკაცია)**  
მაღავის ციხილები  
ჰავაის *Drosophila*  
ქუქუშოვრები  
ჰავაის ვერცხლის მცენარეები  
ფარულთესლოვანები



კონბინაცია აქვს, რომელიც სამი ჰიბრიდული სახეობის კომბინაციის ანალოგიურია. ეს სახეობები მართლაც ჰიბრიდიზაციის შედეგად წარმოიშვნენ. *H. anomalus*-ის და სხვა ორი ჰიბრიდული სახეობის ყველა ექსტრემალური ნიშან-თვისება, მაგალითად, მცირე ზომის ყვავილი, ექსპერიმენტულად წარმოქმნილი ჰიბრიდებშიც გვხვდება. ამ შემთხვევაში ჰიბრიდიზაციაზე ჩატარებული ექსპერიმენტი გარკვეულწილად სახეობების წარმოშობის პროცესის იმიტაციაა. ჰიბრიდიზაცია ქმნის გენების განსხვავებულ კომბინაციებს, რომელზეც გადაარჩევას შეუძლია მოქმედება. ეს პროცესი შეიძლება ახალი მორფოლოგიული და ეკოლოგიური თვისებების მქონე ახალი სახეობების წარმოშობის წყარო გახდეს.

**რამდენად სწრაფია სახეობათა წარმოშობა?**

ფრამას „სახეობათა წარმოშობის სიჩქარე“ რამდენიმე მნიშვნელობა აქვს (Coyne and Orr 2004). ერთი მათგანია ტრანზიციის ანუ სახეობათა წარმოშობის დრო (Time For Speciation). ეს ის დროა, რომელიც საჭიროა პროცესის დაწყებიდან სრული რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბებამდე (სურ. 16.21ა). ბიოლოგიური სახეობათა წარმოშობის ინტერვალი (BSI), არის ახალი სახეობის წარმოშობასა და ამ სახეობის მიერ ახალი განშტოების შექმნას შორის გასული საშუალო დრო. BSI მოიცავს როგორც TFS-ის, ასევე „ლოდინის დროს“ სახეობათა წარმოშობის პროცესის დაწყებამდე. მაგალითად, კლადში, რომელშიც სახეობათა წარმოშობა პოლიპლოიდის

შედეგად ხდება, იშვიათად ჩნდება ახალი პოლიპლოიდური სახეობა (ანუ ლოდინის დრო დიდია), მაგრამ ასეთი სახეობის წარმოშობის შემდეგ რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბებას მხოლოდ ერთი ან ორი თაობა სჭირდება.

TFS-ის ზედა ზღვარის დადგენა მაშინაა შესაძლებელი, როცა გეოლოგიური ფაქტები ან დნმ-ის თანმიმდევრობის დადგენილი დივერგენცია დობილი სახეობების წვილების წარმოშობის დროზე მსჯელობის საშუალებას იძლევა. მაგალითად, ჰავაის «დიდ კუნძულზე» *Drosophila*-ს ენდემური სახეობა წარმოიშვა. ეს კუნძული 800000 წელზე ნაკლები ასაკის არის. მკვლევრებმა თანმიმდევრობების დივერგენციის სიჩქარის საფუძველზე გამოთვალეს, რომ ჩრდილოეთამერიკული მომღერალი ფრინველების დობილი სახეობები 0,35-5 მილიონი წლის წინ წარმოიშვნენ, ანუ მათი საშუალო ასაკი 2,6 მილიონ წელს შეადგენს (Klicka and Zink 1997; სურ. 16.22). კონიმა და ორმა (1997) პრეზიგოტური ან პოსტიგოტური რეპროდუქციული იზოლაციის და დივერგენციის დროის შედარების (იხ. სურ. 15.11 და 15.12) საშუალებით დაადგინეს, რომ *Drosophila*-ს ალოპატრიული სახეობებში რეპროდუქციული იზოლაციის ჩამოყალიბებას 1,1-2,7 მილიონი წელი დასჭირდა, ხოლო სიმპატრიული სახეობებისთვის ეს დრო მხოლოდ 0,08-0,2 მილიონ წელს შეადგენს (მეცნიერები თვლიან, რომ ამ სხვაობის



მიზეზია სიმპატრიული ფორმებში პრეზიგოტური იზოლაციის გაძლიერება). მსგავსი მეთოდების დახმარებით გაირკვა, რომ ბაყაყების სახეობათა წარმოშობის საშუალო დრო 1,5 მილიონ წელს შეადგენს (Sasa et al. 1998; სურ. 16.23, I კატეგორია).

დივერსიფიკაციის R სიჩქარე ანუ დროის ერთეულში სახეობების რაოდენობის ზრდა, სახეობათა წარმოშობის სიჩქარესა (S) და გადაშენების სიჩქარის (E) შორის სხვაობაა. R შეიძლება მონოფილეტური ჯგუფისთვის დადგინდეს, თუ ჯგუფის ასაკის (t) დადგენა შესაძლებელი და თუ დავეშვებით, რომ სახეობების რაოდენობა (N) შემდეგი განტოლების მიხედვით ექსპონენციალურად გაიზრდება:

$$N_t = e^{Rt}$$

(იგივე მეთოდი მე-7 თავში გამოვიყენეთ, როცა ნამარხებში ხანგრძლივი დივერსიფიკაციის სიჩქარე გამოვთვალეთ; იხ. 141-ე გვერდი). ფილოგენეზში დატოვის მოვლენებს შორის საშუალო დროა 1/R ანუ დივერსიფიკაციის სიჩქარის შებრუნებული სიდიდე (სურ. 16.21ბ). თუ დავეშვებით, რომ გადაშენება არ ხდება (E=0), ეს რიცხვი სახეობათა წარმოშობის მოვლენებს შორის საშუალო დროს ანუ BSI-ის გვაძლევს. ამ მეთოდით დადგენილია, რომ ცხოველებში BSI დრო 0,3 მილიონი წლიდან (აფრიკის დიდ ტბებში ციხლიდა თევზების ფენომენალური ადაპტაციური რადიაცია), 10 მილიონ წლამდე და მეტიც მერყეობს (მოლუსკების სხვადასხვა ჯგუფებში). თუ ნამარხებიდან გამოთვლილ E-ს გავითვალისწინებთ, მაშინ ცხენებისთვის BSI დაახლოებით 3 მილიონი წელია, ხოლო ორსაგდულიანი მოლუსკებისთვის ძალიან დიდ ნიშნულს აღწევს (6-11 მილიონი წელი; სურ. 16.23, II კატეგორია). მცენარეებისთვის BSI საშუალოდ კიდევ უფრო მეტია. განსაკუთრებით დიდია წიწვოვანი მცენარეების (25 მილიონი წელი) და საგოგანების (33 მილიონი წელი) სახეობების შემთხვევაში.

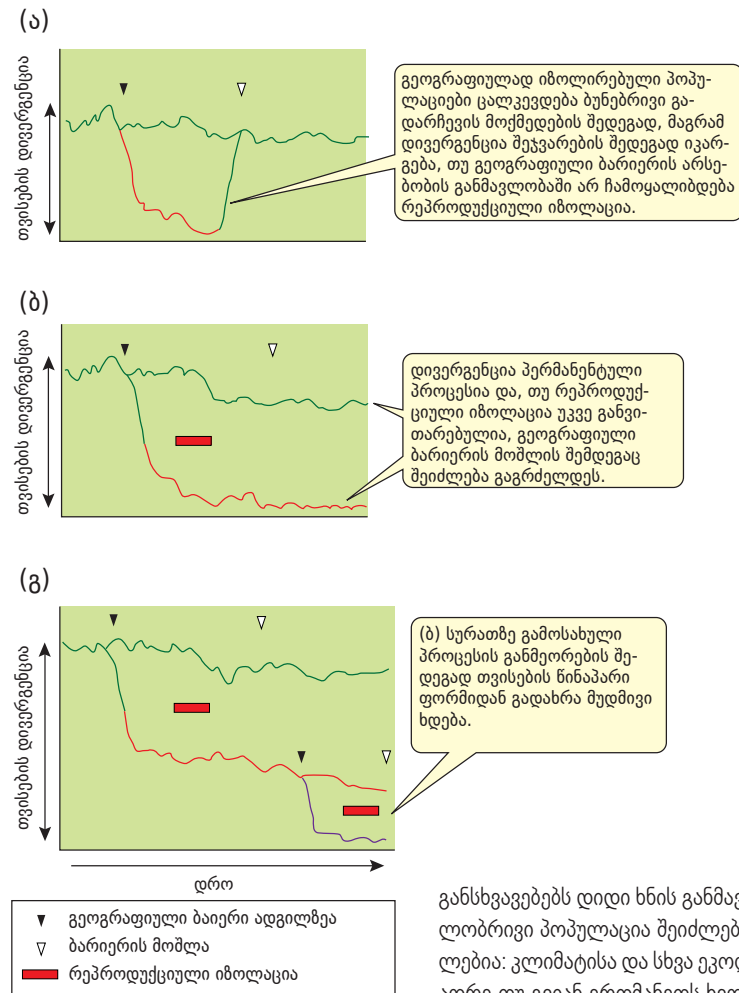
რა მეთოდით არ უნდა გამოვიყენოთ, სახეობათა წარმოშობის სიჩქარე ძალიან ცვალებადია. იგივე დასკვნა გამომდინარეობს სახეობათა წარმოშობის თეორიებიდან. სახეობათა წარმოშობა ძალიან წელა მიმდინარეობს, თუ მისი მიზეზი მუტაცია და ნეიტრალური ალელის დრეიფია. სახეობათა წარმოშობა უფრო სწრაფად მიმდინარეობს, როცა მისი წარმართველი ძალა ეკოლოგიური ან სქესობრივი გადარჩევა და კიდევ ძლიერდება, როცა მასზე დამატებითი ძალები მოქმედებს. სახეობათა წარმოშობის ზოგიერთი რეჟიმი, მაგალითად პოლიპლოიდია, რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა, სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა და სახეობათა წარმოშობა პიკის გადადგილებით (შეცვლით), ძალიან სწრაფად ხდება, მაგრამ ასეთი შემთხვევები იშვიათია და კომპენსირდება სახეობათა წარმოშობის მოვლენებს შორის ხანგრძლივი ინტერვალით (BSI). როგორც უკვე ვიხილეთ, ვაშლის ბუბში *Rhagoletis pomonella*-ში და მშესუმზირის ჰიბრიდ *Heliathus anomalous* სახეობაში არსებითი რეპროდუქციული იზოლაცია ნაწილობრივ, დაახლოებით ერთი საუკუნის განმავლობაში, განვითარდა; მეორე მხრივ, პანამის ყურის მოპირდაპირე სანაპიროებთან მობინადრე ტაკაცუნა კიბობის (*Alpheus*) ზოგიერთ დობილ ტაქსონში დღემდე არ არსებობს სრული რეპროდუქციული შეუთავსებლობა (პანამის ყურის წარმოქმნიდან 3,5 მილიონი წელი გავიდა) (Knowlton et al. 1993).

რა თვისებები განაპირობებს სახეობათა წარმოშობის მაღალ სიჩქარეს? იმ გავლენის განსაზღვრის საუკეთესო მეთოდი, რომელიც ნიშან-თვისებას დივერსიფიკაციის სიჩქარეზე აქვს, იმ რეპლიკაციური დობილი ჯგუფების სახეობების მრავალფეროვნების შედარებაა, რომლებიც ჩვენთვის საინტერესო თვისებით განსხვავდებიან (იხ. სურ. 7.8 და 16.9). მრავალი ნიშან-თვისება დაკავშირებულია ორგანიზმთა სხვადასხვა ჯგუფებში მიმდინარე დივერსიფიკაციასთან, მაგრამ ხშირად ძნელია ამ თვისების მოქმედების გარჩევა: — ის სახეობათა წარმოშობის სიჩქარეს ზრდის, თუ გადაშენების სიჩქარეს ამცირებს. დღემდე შესწავლილი თვისებებიდან, როგორც ჩანს, სახეობათა წარმოშობის სიჩქარეს ის თვისებები ზრდის, რომლებიც მცენარეების ცხოველებით (და არა ქარით) დამტვერვას განაპირობებენ და ცხოველებში ასახავენ ძლიერ სქესობრივ გადარჩევას (Coyne and Orr 2004). ასეთი კვლევების შედეგად იბადება ვარაუდი, რომ ცხოველების ზოგიერთი ჯგუფის დივერსიფიკაციის მიზეზი უბრალოდ რეპროდუქციული იზოლაციის ევოლუციაა (სქესობრივი გადარჩევის შედეგად) და არა ეკოლოგიური დივერსიფიკაცია. ეს დასკვნა ეჭვქვეშ აყენებს შეხედულებას, რომლის თანახმად ეკოლოგიური დივერსიფიკაცია ევოლუციური რადიაციის მთავარი ძალაა (Schluter 2000).

## სახეობათა წარმოშობის შედეგები

სახეობათა წარმოშობა მრავალფეროვნების არსებობის აუცილებელი პირობაა. სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებისთვის სიცოცხლის გენეტიკური ხის თითოეული განშტოება სახეობათა წარმოშობის მოვლენას ასახავს. ამ დროს პოპულაცია რეპროდუქციულად იზოლირებული და დამოუკიდებელია, შეუძლია დივერსიფიკაციის ევოლუცია, რაც საბოლოო ჯამში გვარისთვის, ოჯახისთვის ან უფრო მაღალი რანგის ტაქსონისთვის დამახასიათებელი განსხვავებების შექმნას იწვევს. სახეობათა წარმოშობა მიკროევილუციის ანუ პოპულაციებში და პოპულაციებს შორის გენეტიკური ცვლილებებისა და მაკროევილუციის ანუ მაღალი რანგის ტაქსონების ევოლუციის დამაკავშირებელი რგოლია.

ელდრიჯი და გული (1972) (see also Stanley 1979; Gould and Eldredge 1993) პერიოდულად დარღვეული ნო-ნასწრობის ჰიპოთეზაში ამტკიცებენ, რომ სახეობათა წარმოშობა შესაძლოა მორფოლოგიური ევოლუციის-



**სურ. 16.24.** სახეობათა წარმოშობა ხელს უწყობს მორფოლოგიურ და სხვა ფენოტიპურ თვისებებს, რომ მათ ხანგრძლივი ევოლუციური ცვლილებები განიცადონ. გეოგრაფიული გავრცელების არეალის ცვლილება ერთმანეთს განცალკევებულ პოპულაციებს ახვედრებს. (ა) შეჯვარების შედეგად მათი განმარტებული თვისებები იკარგება, (ბ,გ) სანამ ალოპატრიული პოპულაციებში არ ჩამოყალიბდება რეპროდუქციული იზოლაცია.

თვის აუცილებელი პირობაა. მეცნიერებმა გამოიკვლიეს ნამარხი ევოლუციური შტოები და ნახეს, რომ უმნიშვნელო ევოლუციური ცვლილებისთვის მილიონობით წელია საჭირო (იხ. მე-7 თავი). ამის საფუძველზე ივარაუდეს, რომ ფართოდ გავრცელებულ სახეობებში ადაპტაციურ ევოლუციას შინაგანი შემუღვებები უშლის. ისინი მაიერის (1954) მოსაზრებას დაეყრდნენ, რომლის თანახმად დამფუძნებლის მოვლენები ერთი გენეტიკური წონასწორობიდან მეორეზე სწრაფი ევოლუციის საფუძველია და, რომ მორფოლოგიის ევოლუციური ცვლილებების უმეტესობა პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობის შედეგია.

პოპულაციური გენეტიკოსები ამ ჰიპოთეზას უარყოფენ, რადგან მორფოლოგიური თვისებები ისევე ცვალებადია სახეობების პოპულაციებს შორის, როგორც რეპროდუქციულად იზოლირებულ სახეობებს შორის (Charlesworth et al. 1982). მაშასადამე, როგორც თვითონ გულდმა მოგვიანებით დაასკვნა (2002), არ არსებობს იმის საფუძველი, რომ სახეობათა წარმოშობა (რეპროდუქციული იზოლაციის შექმნა) მორფოლოგიურ ევოლუციას იწვევს. მიუხედავად ამისა, მორფოლოგიური ცვლილება ნამარხებში შეიძლება ასოცირებული იყოს სახეობათა წარმოშობასთან, ვინაიდან რეპროდუქციული იზოლაცია პოპულაციებში არსებულ მორფოლოგიურ

განსხვავებებს დიდი ხნის განმავლობაში ინარჩუნებს (Futuyma 1987). გადარჩევის შედეგად ზოგიერთი ადგილობრივი პოპულაცია შეიძლება სწრაფად განცალკევდეს, მაგრამ ადგილობრივი პოპულაციები ეფემერულეები: კლიმატისა და სხვა ეკოლოგიური პირობების ცვლილების შედეგად განცალკევებული პოპულაციები აღრე თუ გვიან ერთმანეთს ხვდება. შეჯვარების შედეგად უკვე წარმოქმნილი დივერგენციის დიდი ნაწილი ქრება. ასე მოხდება, სანამ რეპროდუქციული იზოლაცია არ ჩამოყალიბდება (სურ. 16.24). სახეობათა წარმოშობის წარმოშობის ყოველი მოვლენის დროს თვისების შემდეგი ცვლილების „დატყვევება“ ხდება. ის შეიძლება აისახოს გრძელვადიან ტენდენციაში.

ამ ჰიპოთეზიდან გამომდინარე, ინტუიციის საპირისპიროდ, მიმართული ევოლუციური ცვლილება უფრო შესამჩნევი გარემოს სტაბილური მდგომარეობის დროს უნდა იყოს (როცა პოპულაციების გეოგრაფიული იზოლაცია იმდენ დროს გრძელდება, სანამ რეპროდუქციული იზოლაცია ჩამოყალიბდება), და არა გარემოს ცვლილების პერიოდებში (როცა ჰაბიტატების და პოპულაციების გავრცელება იცვლება, რაც გენების მიმოცვლას წარმოქმნის). პალეონტოლოგები სწორედ ასეთ მოდელს აღწერენ (Jansson and Dynesius 2002). პლეისტოცენის პერიოდის გამყინვარებისას გარემოს მკვეთრი ცვლილების მიუხედავად, პლეისტოცენის პერიოდის ხოჭოების ნამარხები თანამედროვე სახეობებისგან თითქმის არ განსხვავდება. სამაგიეროდ, რადიკალურად შეიცვალა მათი გეოგრაფიული გავრცელება, რის შედეგადაც დაიწყო გენების მიმოცვლა. კუპეს (1979) ამრით, ზუსტად ეს არის მათი მორფოლოგიური სტაბილურობის მიზეზი. პირიქით, ტრილობიტებში, სტაბილურ გარემოში მიმდინარე გრადუალური მორფოლოგიური ევოლუცია უფრო შესამჩნეველია, ვიდრე არასტაბილური გარემოში (Sheldon 1990). ერნსტ მაიერი (1963, გვ. 621) ამბობს: „სახეობათა წარმოშობის საშუალებით ევოლუცია წინ მიდის. სახეობათა წარმოშობის გარეშე ორგანული სამყაროს დივერსიფიკაცია, ადაპტაციური რადიაცია და ევოლუციური პროგრესი არ მოხდება. სახეობა ევოლუციის ქვაკუთხედი“.

**რეზიუმე**

1. სახეობათა წარმოშობის ყველაზე გავრცელებული მეთოდი ალბათ ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობაა. ამ დროს პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლა შემცირებულია გეოგრაფიული ან ჰაბიტატის ბარიერებით. ასეთ პირობებში ბუნებრივი გადარჩევის და/ან გენეტიკური დრეფის შედეგად გენეტიკური დივერგენცია ხდება შესაძლებელი.
2. ვიკარიანტული ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის დროს ფართოდ გავრცელებულ სახეობებს

- აცალკევებენ გეოგრაფიული ბაიერები. ერთი ან ორივე პოპულაცია წინაპარი ფორმისგან განსხვავებული ხდება.
3. რეპროდუქციული იზოლაციით გამოწვეული ევოლუციის მარტივ მოდელში ალელების კომპლემენტარული ჩანაცვლებები, რომლებიც არ ამცირებს ჰეტეროზიგოტების წარმატებას, ერთი ან ორივე პოპულაციის რამდენიმე ლოკუსზე ხდება. ორ პოპულაციაში ფიქსირებულ ალელებს შორის ეპისტატიური ურთიერთქმედებები ამცირებს ჰიბრიდების წარმასტებას (პოსტზიგოტური იზოლაცია). ამის მსგავსად, გენეტიკურმა დივერგენციამ შეიძლება პრეზიგოტური იზოლაცია გამოიწვიოს.
  4. გენეტიკური ცვლილებები, რომლებიც ალოპატრიულ პოპულაციებში რეპროდუქციული იზოლაციის ევოლუციას იწვევს, შეიძლება გამოწვეული იყოს გენეტიკური დრეიფით, დივერგენტული ევოლოგიური გადარჩევით, ან სქესობრივი გადარჩევით. ევოლოგიური გადარჩევის გავლენა კარგად აღწერილია მხოლოდ რამდენიმე შემთხვევისთვის. სქესობრივი გადარჩევა ალბათ ცხოველებში პრეზიგოტური იზოლაციის მნიშვნელოვანი მიზეზია.
  5. პრეზიგოტური იზოლაცია უმეტესად იქამდე ვითარდება, სანამ პოპულაციები ალოპატრიულებია, მაგრამ ის შეიძლება გაძლიერდეს, როცა პოპულაციები პარაპატრიულები ან სიმპატრიულები ხდება. გაძლიერების შემთხვევა დამოკიდებულია პრეზიგოტური დაბრკოლების ბუნებაზე და მის გენეტიკურ საფუძველზე. სქესობრივი გადარჩევა გაძლიერების ალბათობას ზრდის, ხოლო რეკომბინაციამ ის შეიძლება შეამციროს.
  6. პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა ანუ დამფუძნებლის ეფექტის შედეგად სახეობათა წარმოშობა, ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობის ჰიპოთეტური ფორმაა, რომლის დროსაც მცირე ზომის, პერიფერიულ პოპულაციაში მიმდინარე გენეტიკური დრეიფი სწრაფ ევოლუციას იწვევს. ამ დროს რეპროდუქციული იზოლაცია ქვეპროდუქტის სახით წარმოიქმნება. სახეობათა წარმოშობის ამ ფორმის ალბათობა გამოყენებულ მათემატიკურ მოდელზეა დამოკიდებული. ამ ჰიპოთეზით პროგნოზირებული სახეობათა წარმოშობის გეოგრაფიული მოდელის არსებობა ხშირია, მაგრამ დრეიფით გამოწვეული სახეობათა წარმოშობის მტკიცებულება თითქმის არ არსებობს.
  7. ისევე, როგორც თავდაპირველად შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციებში რეპროდუქციული იზოლაციის წარმოშობა, სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობაც შეიძლება დიზრუპტიული გადარჩევის გამო მოხდეს. მიუხედავად ამისა, სქესობრივი იზოლაციის სიმპატრიული ევოლუცია ნაკლებად სავარაუდოა, რადგან არსებობს იმ ლოკუსებს შორის რეკომბინაცია, რომლებიც დაწყვილებზე მოქმედებს, და იმ ლოკუსებს შორის, რომლებიც დიზრუპტიულად გადარჩევად ნიშანზე მოქმედებს. თუმცა სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა შეიძლება მოხდეს, თუ რეკომბინაცია არ ეწინააღმდეგება გადარჩევას. მაგალითად, თუ დიზრუპტიული გადარჩევა უპირატესობას ანიჭებს სხვადასხვა ჰაბიტატის არჩევას, და დაწყვილება ამ ჰაბიტატებში ხდება, მივიღებთ პრეზიგოტურ იზოლაციას. ამ მოვლენის სიხშირეზე მეცნიერები დღემდე დავობენ.
  8. მცენარეებში, პოლიპლოიდის შედეგად, გავრცელებულია სახეობების სწრაფი წარმოშობა. ალოპოლიპლოიდური სახეობები გენეტიკურად დივერგენტული პოპულაციების ჰიბრიდებიდან წარმოიშვება. პოლიპლოიდური პოპულაციის ჩამოყალიბებისთვის საჭიროა დიპლოიდური წინაპარი პოპულაციისგან ევოლოგიური ან სივრცითი დაცილება, რადგან უკუშეჭვარების შედეგად მიღებული შთამომავლობის რეპროდუქციული წარმატება დაბალია. პოლიპლოიდურ სახეობს სხვადასხვა წარმოშობა ახასიათებს.
  9. რამდენიმე შემთხვევაა ცნობილი (მცენარეებში) როცა დიპლოიდური ჰიბრიდის ზოგიერთი გენოტიპი ნაყოფიერია და წინაპარი სახეობისგან რეპროდუქციულად იზოლირებულია. ეს ახალი სახეობის წარმოშობას (რეკომბინაციულ სახეობათა წარმოშობას) განაპირობებს.
  10. დრო, რომელიც სჭირდება ახალი სახეობის წარმოშობას, ძალიან ცვალებადია. სახეობათა წარმოშობის ზოგიერთი შემთხვევისთვის (პოლიპლოიდია, რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა) ეს დრო უფრო მცირეა, ვიდრე სხვა შემთხვევებისთვის (განსაკუთრებით მუტაციის გზით და შეუთავსებლობის გამომწვევი ნეიტრალური ალელების დრეიფით გამოწვეული სახეობათა წარმოშობის შემთხვევაში). ორგანიზმა ზოგიერთი ჯგუფისთვის სახეობათა წარმოშობის პროცესი შეიძლება საშუალოდ 2-3 მილიონი წელი გაგრძელდეს. ახალი სახეობების წარმოშობის სიჩქარეს ადგენენ ფილოგენეტიკური და პალეონტოლოგიური მონაცემების საფუძველზე. ის ძალიან ცვალებადია. ცხოველებში და მცენარეების დამტვერავ ორგანიზმებში მიმდინარე სქესობრივი გადარჩევა სახეობების წარმოშობის სიჩქარეს ზრდის.
  11. სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმებში სახეობათა წარმოშობა მრავალფეროვნების საფუძველს წარმოადგენს. ამ ორგანიზმების ფილოგენეზის თითოეულ განშტოებას ზუსტად ეს თვისება განაპირობებს. სახეობათა წარმოშობა ალბათ არ აძლიერებს მორფოლოგიური თვისებების ევოლუციურ ცვლილებას (როგორც ამას პერიოდულად დარღვევადი წონასწორობის ჰიპოთეზა ამტკიცებს), მაგრამ განაპირობებს ხანგრძლივადიან მზარდ დივერგენციას. ის ეწინააღმდეგება პოპულაციების ურთიერთშეჭვარებას და იმ ცვლილებების განადგურებას, რომელთა ჩამოყალიბებას ბუნებრივმა გადარჩევამ ხელი შეუწყო.



### ტირმიწი და ცწიწიწი

|  |                                    |
|--|------------------------------------|
| ალოპატრიული სახეობათა წარმოშობა          | პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა   |
| ნიშან — თვისების შეცვლა (გადაადგილება)   | რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობა |
| სახეობათა წარმოშობა დამფუძნებლის ეფექტით | გაძლიერება                         |
| პარაპატრიული სახეობათა წარმოშობა         | სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობა    |
|  | ვიკარიანტულობა                     |

### ღამატიკითი საკითხავი

როგორც მე-15 თავში აღვნიშნეთ, ყველაზე თანამედროვე და სრულყოფილი ნაშრომი წახეობათა წარმოშობის საკითხზე არის: *Speciation*, by J. A. Coyne and H. A. Orr. მათემატიკის მოყვარული მკითხველი დიდ სიამოვნებას მიიღებს წიგნის კითხვისას, რომელშიც აღწერილია სახეობათა წარმოშობის მოდელები. ეს ნაშრომია: Sergei Gavrilets. *Fitness landscapes and the origin of species* (Princeton University Press, Princeton, NJ 2004).

### ამოცანები და სადისკუსიო თემატიკა

1. რატომ აღვილია სახეობათა წარმოშობის პარაპატრიული და სიმპატრიული გზების გარკვევა?
2. კოინმა და ორმა (1997) აღმოაჩინეს, რომ სქესობრივი იზოლაცია სიმპატრიულ პოპულაციებს შორის უფრო აშკარად არის გამოხატული, ვიდრე იგივე ასაკის ალოპატრიულ პოპულაციებს შორის. მეცნიერებმა ეს ფაქტი სქესობრივი იზოლაციის გაძლიერების მტკიცებულებად ჩათვალეს. შეიძლება კითხვის ნიშნის ქვეშ დავაყენოთ ძლიერი სქესობრივი იზოლაციის არმქონე სიმპატრიული პოპულაციების ნებისმიერი წყვილის შერწყმა, რის შედეგად მათი კვლევა შეუძლებელი გახდება. მაშასადამე, სიმპატრიულ პოპულაციებში მიმდინარე სქესობრივი იზოლაციის ხარისხი შეიძლება გადაიხაროს ალოპატრიული პოპულაციის იგივე ხარისხიდან. როგორ უნდა გამოირიცხოს ამგვარი გადახრა? (როცა უპასუხებთ წაკითხვით კოინის და ორის ნაშრომი).
3. დავუშვათ, ორ პოპულაციას შორის სრული რეპროდუქციული იზოლაცია განვითარდა. შესაძლებელია თუ არა სახეობათა წარმოშობის პროცესი უკუმიმართულებით წავიდეს, ანუ ორი ფორმა კვლავ ერთ სახეობად გაერთიანდეს? რა პირობებშია შესაძლებელი ან შეუძლებელი ეს მოვლენა?
4. (*Gasterosteus*) თევზის სახეობების პარალელური წარმოშობიდან გამომდინარე, შესაძლებელია თუ არა ერთი ბიოლოგიური სახეობა რამდენჯერმე (ანუ პოლიფილეტურად) წარმოიქმნას? რამდენად დამოკიდებულია ამ მოვლენის ალბათობა ასეთ სახეობასა და მის უახლოეს ნათესავს შორის არსებული რეპროდუქციული ბარიერების ბუნებაზე?
5. ცხოველის სხვადასხვა ჰაბიტატის ან მასპინძელი მცენარის უპირატესი არჩევის შემკვიდრებობითობა შეიძლება იყოს მცირე ან დიდი. რა გავლენას ახდენს შემკვიდრებობითობა (დიფერენციის შედეგად ჰაბიტატის ან მასპინძელი მცენარის უპირატეს არჩევანში) სიმპატრიული სახეობათა წარმოშობის ალბათობაზე?
6. სქესობრივი გამრავლების მქონე ორგანიზმების ბიოლოგიური სახეობების მორფოლოგიური და სხვა ფენოტიპური ნიშნები განსხვავდება. იგივე ეხება უსქესო გამრავლების მქონე ორგანიზმების ტაქსონომიურ სახეობებს, როგორებიცაა ბაქტერიები და აპომიქტური (უსქესო გამრავლების მქონე) მცენარეები. რა ფაქტორები იწვევს ორგანიზმების დისკრეტულ ფენოტიპურ „ჭკუფებს“ თითოეულ შემთხვევაში?
7. მცენარეების მრავალ ჯგუფში ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს საკმაოდ ხშირად ჰიბრიდიზაციის დაბალი დონე ახასიათებს. რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობის შედეგად „ჰიბრიდი სახეობების“ წარმოშობის მხოლოდ რამდენიმე მაგალითია დოკუმენტირებული. რა ფაქტორები განაპირობებს რეკომბინაციული სახეობათა წარმოშობის ალბათობას?
8. მოცემულ თავში აირჩიეთ რომელიმე საკითხი და იმსჯელეთ როგორ შეიცვლება მსჯელობის პროცესი, თუ ბიოლოგიური სახეობის ცნების ნაცვლად ფილოგენეტიკური სახეობის ცნებას გამოვიყენებთ.

# როგორ უნდა იყო წარმატებული: რეპროდუქციული წარმატება

# 17

სხვადასხვა სახეობები ერთმანეთისგან ანატომიურად, ფიზიოლოგიურად და სასიცოცხლო ციკლის მრავალი სხვა ასპექტით განსხვავდებიან. მაგალითად, ზღვის ანემონების და მარტნების სიცოცხლის ხანგრძლივობა ერთ საუკუნემდეა, ფიჭვისა (*Pinus aristata*) დაახლოებით 4600 წელი, ხოლო ვეგეტატიურად გამრავლებული ვერხვის (*Populus tremuloides*) კლონებისა — 10000 წელზე მეტი. ერთწლოვანი მცენარეები აყვავების შემდეგ კვდებიან, ბევრი მცირე ზომის ცხოველი კი, მაგალითად, ზოგიერთი როტიფერა, მხოლოდ რამდენიმე კვირა ცოცხლობს.

სხვადასხვა სახეობები შთამომავალთა რაოდენობითაც ძლიერ განსხვავდებიან. ზღვის უხერხემლოები, მაგალითად ორსაგდულიანები, ათასობით ან მილიონობით პანაწინა კვერცხს დებენ. ლურჯი ვეშაპი კი (*Balaenoptera musculus*) სიცოცხლის განმავლობაში ერთადერთ ნაშიერს შობს, რომლის წონა ზრდასრული სპილოს წონის ტოლია. კივი (*Apteryx*) ერთ კვერცხს დებს, რომლის წონა დედის წონის დაახლოებით 25%-ია (სურ. 17.1).



სიცოცხლის ხანგრძლივობა. ერთ-ერთი ყველაზე ხანდაზმული ორგანიზმია სურათზე გამოსახული ნეგადის მშრალი ზონის მთის მწვერვალზე გაზრდილი ფიჭვი (*Pinus aristata*), რომელიც დაახლოებით 4600 წლისაა. (Photo © D. Cavagnaro/Visuals Unlimited.)



სურ. 17.1. სურათზე ნაჩვენებ კივის (Apteryx) რენტგენოგრაფიამზე მოჩანს კვერცხი, რომელიც მდედრის სხეულის წონის დაახლოებით 25%-ს შეადგენს (Photo courtesy Otorohanga Zoological Society.)

განსხვავებულია სახეობათა განვითარებაც. ზოგიერთი მწერი ვითარდება ძალიან სწრაფად: *Drosophila melanogaster*-ის კვერცხი 10 დღეში ზრდასრულ ბუზად ყალიბდება, ხოლო პართენოგენეზული ბუგრის სხეულში ემბრიონი უკვე მის დაბადებამდე განვითარებული. ციკადა (*Magicada*) 13-17 წელი მიწის ქვეშ იკვებება, შემდეგ ზედაპირზე ამოდის, სქესობრივ სიმწიფეს აღწევს, მრავლდება და ერთ თვეში კვდება (სურ. 17.2). ზოგი სახეობა, მაგალითად ადამიანი, სიცოცხლის განმავლობაში ნაშიერს მრავალჯერ შობს, ხოლო ზოგი, მაგალითად ასნლოვანი მცენარე აგავა (*Agave*) და ორაგულის რამდენიმე სახეობა, მხოლოდ ერთხელ მრავლდება და გამრავლების შემდეგ კვდება.

განსხვავებულია ორგანიზმების გამრავლების ხერხიც. სახეობათა მნიშვნელოვანი ნაწილი ორსქესიანია, მაგრამ არსებობენ ჰერმაფროდიტი ორგანიზმებიც. ჭიაყელები და ზოგი სხვა ორგანიზმი ერთდროული ჰერმაფროდიტებია. ისინი ერთდროულად ასრულებენ მდედრისა და მამრის ფუნქციას, ხოლო ქორჭილები და ზოგი სხვა ორგანიზმი თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტებია. სიცოცხლის გარკვეულ ეტაპზე ეს ორგანიზმები სქესს იცვლიან. მცენარეებში ხშირად გვხვდება ამ ვარიანტების სხვადასხვა კომბინაცია. მაგალითად, სახეობის ინდივიდები შეიძლება იყვნენ: ერთდროული და თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტები, ან ჰერმაფროდიტი და მდედრი, ან ჰერმაფროდიტი და მამრი, ან ორივე მდედრი და მამრი. განსხვავებულია ჰერმაფროდიტ მცენარეთა გამრავლების ტიპიც. მათი გამრავლება შესაძლებელია როგორც აუტროსინგით (სხვადასხვა ხაზის ინდივიდების შეჯვარება), ისე თვითდამტვერვით, რითიც გამოწვეულია ინბრიდინგის განსხვავებული ხარისხი. სქესობრივ გამრავლების დროს ხდება რეკომბინაცია, მაგრამ მრავალ ორგანიზმს აქვს უსქესო ანუ პართენოგენეზული გამრავლების უნარი. ასეთი ორგანიზმები ვითარდებიან გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჭურვიდან.

რა იწვევს სახეობების სიცოცხლისუნარიანობისა და გამრავლების მრავალფეროვნებას – თვისებებისა, რომლებიც განაპირობებენ სახეობის წარმატებას? რეპროდუქციული ან ზოგადი წარმატების მისაღწევად მრავალი გზა არსებობს. ამ მრავალფეროვნების ასახსნელად ევოლუციური ეკოლოგები და გენეტიკოსები გამრავლების სისტემისა და ორგანიზმების ბიოლოგიის ევოლუციის თეორიებს ქმნიან.

### ინდივიდუალური და ჯგუფური გადარჩევა

ვირთეგმას მდედრი ათასობით ქვირითს ყრის, რატომ? არის თუ არა მრავალრიცხოვანი შთამომავლობა მაღალი სიკვდილიანობის კომპენსაცია? უზრუნველყოფს თუ არა ეს სახეობის გადარჩენას? რატომ კვდება ხანდაზმული ადამიანი? არის თუ არა ეს საჭირო ძლიერი ახალი თაობის გასამრავლებლად? მრავალი სახეობა სქესობრივი გზით მრავლდება, რატომ? იქნებ იმიტომ, რომ სქესი და რეკომბინაცია ხელს უწყობს გენეტიკურ ცვალებადობას და სახეობას უადვილებს გარემოს ცვლილებებთან ადაპტაციას?

ზოგიერთ ბიოლოგს, როგორც ჩანს, ბუნებრივი გადარჩევის არის კარგად გააზრებული არა აქვს და ამ შეკითხვებზე დადებითად პასუხობენ. ალბათ ისინი არ თვლიან, რომ ეს თვისებები დარჩინის ბუნებრივი გადარჩევის (ინდივიდებს შორის სელექციის) შედეგად ყალიბდება, ან არ ესმით, რომ სახეობის კეთილდღეობა



სურ. 17.2. ორი მწერი, რომლებიც სხვადასხვა პერიოდში აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს, განსხვავდებიან გენერაციის პერიოდითა და ზრდის სიჩქარით. (ა) ზრდასრული ციკადა (*Magicada septendecim*) და მისი ლარვა. მწერის ჭურვი 17 წელს მიწის ქვეშ ატარებს, სადაც მცენარის ფესვებში დაგროვილი წვენი იკვებება. სურათზე გამოსახულია ზრდასრული, სქესობრივად მომწიფებული ციკადა. მწერებს შორის ციკადებს გენერაციის ყველაზე ხანგრძლივი პერიოდი აქვთ. (ბ) ბუგრების (*Aphis nerii*) ჭკუფი წარმოშობილია ერთი მდედრის პართენოგენეზული გამრავლებით. ჭკუფში რამდენიმე თაობა გაერთიანებული. ბუგრის ზოგიერთ სახეობაში ემბრიონი მდედრის სხეულში ამ მდედრის დაბადებამდე ვითარდება. (ა © Jimm Zipp/Photo Researchers, Inc.; ბ © photolibrary.com.)



არ მოქმედებს ინდივიდებს შორის გადარჩევაზე.

ნაყოფიერება და სიცოცხლის ხანგრძლივობა წარმატების კომპონენტებია და ისინი გარკვეულწილად ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი უნდა ყოფილიყო. პოპულაციებს შორის გადარჩევა ერთადერთი გზაა, რომელიც განაპირობებს ინდივიდისთვის საზიანო, მარამ პოპულაციის ან სახეობისთვის სასარგებლო თვისებების ევოლუციას. ეს გადარჩევა, როგორც წესი, უფრო სუსტია, ვიდრე ინდივიდებს შორის გადარჩევა, რაც მე-11 თავში უკვე განვიხილეთ. იგივე ეხება ორგანიზმის სასიცოცხლო თვისებებს, რომლებიც ინდივიდის წარმატების კომპონენტები არიან.

მომავალი გადაშენების ალბათობა, რომელიც დამოკიდებულია პოპულაციის ჭარბ ზრდაზე ან არაადექვატურ რეპროდუქციაზე, ვერ იმოქმედებს ინდივიდებს შორის ბუნებრივი გადარჩევის მიმდინარეობაზე. მუტაციამ, რომელიც ზრდის ადამიანის (ან ნებისმიერი სხვა სახეობის) ნაყოფიერებას, უნდა გაზარდოს ინდივიდუალური წარმატებაც (თუ მას სხვა მოქმედება არა აქვს) და ამის გამო უნდა შენარჩუნდეს — მაშინაც კი, თუ ეს გამოიწვევს პოპულაციის ჭარბ რიცხოვნობას და აქედან გამომდინარე მასობრივ შიმშილს. არ უნდა ვივარაუდოთ, რომ მაღალი ნაყოფიერება ვითარდება სიკვლიანობის დასაბალანსებლად. უნდა გავითვალისწინოთ, რომ სიკვლიანობის ხარისხი არის ნაყოფიერების ხარისხის ეკოლოგიური შედეგი, ვინაიდან პოპულაციათა უმეტესობის რიცხოვნობა რეგულირდება სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორებით (შემლუდული საკვები და სხვა რესურსები) (Williams, 1966).

ერთი შეხედვით ნებისმიერი სახეობა ნაყოფიერებისა და სიცოცხლის ხანგრძლივობის მატების გზით უნდა ვითარდებოდეს. რთულია გავიანოთ რა სარგებელი შეიძლება ჰქონდეს მცირე ნაყოფიერებას ან სიცოცხლის ნაკლებ ხანგრძლივობას (ან ამ თვისებათა განმსაზღვრელ გენებს) ინდივიდისთვის. თუმცა, იგივე თვისებები შეიძლება სასარგებლო იყოს პოპულაციის ან სახეობისთვის. მიუხედავად იმისა, რომ სქესობრივი გამრავლება სახეობას გარემოს ცვლილებებთან ადაპტაციის საშუალებას აძლევს და მისთვის სარგებელი მოაქვს, როგორც ჩანს, მხოლოდ ამ მიზნით არ არის ჩამოყალიბებული.

### სასიცოცხლო ციკლის ეპოლუცია

თავდაპირველად ვისაუბრებთ სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებათა ევოლუციაზე, განსაკუთრებით სიცოცხლის შესაძლებელ ხანგრძლივობაზე, რეპროდუქციის უნარის მიღწევისა და დასრულების ასაკზე და მდედრის მიერ რეპროდუქციის ყოველ ჯერზე დატოვებული შთამომავლობის რაოდენობაზე (Stearns, 1992; Charlesworth, 1994b; Rolf, 2002). ეს ნიშნები მეგავლენას ახდენს პოპულაციის ზრდის სიჩქარეზე.

### სასიცოცხლო ციკლის ნიშნები — წარმატების კომპონენტები

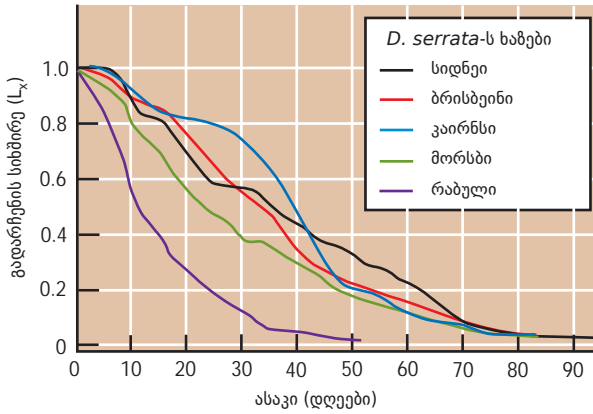
მე-12 თავში გენოტიპის წარმატება განვიხილეთ მარტივი შემთხვევისთვის — მდედრი ერთხელ მრავლდება, რის შემდეგაც კვდება (სემელპარიტული სასიცოცხლო ციკლი). ასეთ შემთხვევაში რეპროდუქციული წარმატება ანუ საშუალოდ მდედრის მიერ ერთი თაობის შემდეგ დატოვებული შთამომავლობა არის R. ეს სიდიდე რეპროდუქციულ ასაკამდე მდედრის მიღწევის ალბათობისა (L) და თითოეული გადარჩენილი მდედრის მიერ დატოვებული შთამომავლობის საშუალო რაოდენობის (M) ნამრავლია:

$$R=LM$$

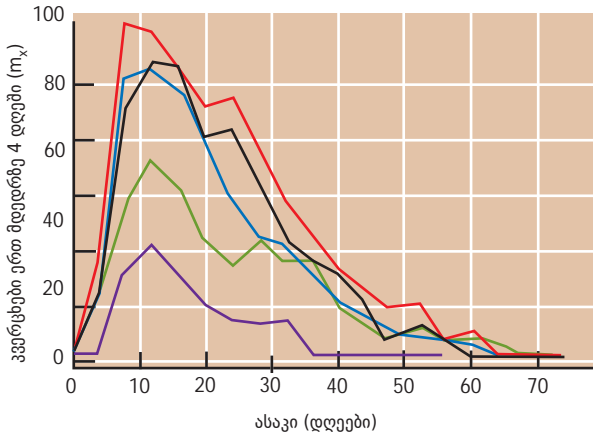
თუ სახეობა იტერპარიტულია მდედრი ერთზე მეტჯერ მრავლდება და წარმატების გამოთვლა უფრო რთულია. თითოეული მდედრის მიერ დატოვებული შთამომავლობის საშუალო რაოდენობა არის საშუალოდ მდედრის მიერ თითოეულ ჯერზე დატოვებული შთამომავლობისა ჯამი ანონილი მოცემულ ასაკამდე მდედრის გადარჩენის ალბათობით. x სიმბოლოთი აღვნიშნავთ ასაკს,  $l_x$  —ით x ასაკამდე გადარჩენის ალბათობას (x ასაკამდე მიღწეული კვერცხების ან ახლშობილთა რაოდენობა), ხოლო  $m_x$  —ით აღვნიშნავთ საშუალო ნაყოფიერებას x ასაკში (კვერცხების ან ახლშობილების რაოდენობას) (17.3 სურათზე ნაჩვენებია  $l_x$  და  $m_x$  სიდიდეები *Drosophila*-ს სახეობების რამდენიმე პოპულაციისთვის). დავუშვათ, 1, 2, 3 და 4 წლის ასაკში მდედრები შესაბამისად 0, 4, 8 და 0 კვერცხს დებენ. ამ ასაკამდე მდედრების გადარჩენის ალბათობა შესაბამისად არის 75%, 50%, 25% და 10%. ამ შემთხვევაში შევადგინთ სასიცოცხლო ციკლის მარტივ ცხრილს:

| x            | $l_x$ | $m_x$ | $l_x m_x$ |
|--------------|-------|-------|-----------|
| 0            | 1,00  | 0     | 0         |
| 1            | 0,75  | 0     | 0         |
| 2            | 0,50  | 4     | 2         |
| 3            | 0,25  | 8     | 2         |
| 4            | 0,10  | 0     | 0         |
| 5            | 0,00  | 0     | 0         |
| $\Sigma = R$ |       |       | 4         |

(ა) გადარჩენის მრუდი



(ბ) ნაყოფიერება



**სურ. 17.3.** სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებათა გენეტიკური ცვალებადობა. გრაფიკებზე გამოსახულია (ა) ასაკზე დამოკიდებული გადარჩენის  $l_x$  ალბათობა და (ბ)  $m_x$  ნაყოფიერება. მონაცემები მოცემულია აგსტრალიური დროზოფილა *Drosophila serrata*-ის ხუთი ადგილმდებარეობიდან აღებული ხაზებისთვის, რომლებსაც ამრავლებდნენ ლაბორატორიულ პირობებში. გადარჩენის მრუდები აჩვენებენ ყოველ ასაკამდე გადარჩენილი ახალშობილების ფრაქციას. ნაყოფიერების მრუდები აჩვენებენ ყოველი ასაკის მდებარეობის საშუალო კვერცხების რაოდენობას. კვერცხების რაოდენობა პიკს აღწევს რამდენიმე დღეში იმის შემდეგ, რაც ბუბი სქესობრივ სიმწიფეს აღწევს. გრაფიკებზე გამოსახულია მხოლოდ ზრდასრული ბუბების სასიცოცხლო ციკლი (After Birch et al. 1963.)

R გამოთვლება შემდეგი ფორმულით:

$$R = \sum l_x m_x$$

მაშასადამე, თითოეულ მდებარე საშუალოდ  $R=4$  შთამომავალი ცვლის (ამ ანალიზში ეკოლოგები ითვლიან მხოლოდ მდებარე შთამომავლებს იმის დაშვებით, რომ მამრები იგივე რაოდენობით ჩნდებიან). ეს ჯამი ამავე დროს არის გენოტიპის ზრდის სიჩქარე ერთი თაობის განმავლობაში: თუ პოპულაციაში თავდაპირველად  $N_0$  ინდივიდი შედის,  $t$  თაობის შემდეგ მისი ზომა იქნება:

$$N = N_0 R^t$$

მეტი R-ის მქონე გენოტიპის რაოდენობა უფრო სწრაფად გაიზრდება და მისი წარმატებაც მეტი იქნება.

თუ გენოტიპები განსხვავდებიან თაობის სიცოცხლის ხანგრძლივობით, მათი წარმატების შედარება მხოლოდ დროის მონაკვეთში მათი რაოდენობის ზრდის მიხედვით არის შესაძლებელი, და არა ერთი თაობის მანძილზე. დროის მონაკვეთში ერთ სულზე პოპულაციის ზრდის სიჩქარე არის  $r$ , რომელიც დაკავშირებულია R-თან შემდეგი განტოლებით  $R = e^r$ . თუ პოპულაციაში მისი დაარსებისას  $N_0$  ინდივიდი,  $t$  დროის შემდეგ მისი ზომა იქნება:

$$N = N_0 e^{rt}$$

R-ის ანალოგიურად,  $r$  დამოკიდებულია ნაყოფიერებაზე თითოეულ ასაკში და ამ ასაკამდე გადარჩენის ალბათობაზე. უმეტეს შემთხვევაში  $r$  გენოტიპის წარმატების სათანადო საზომია.

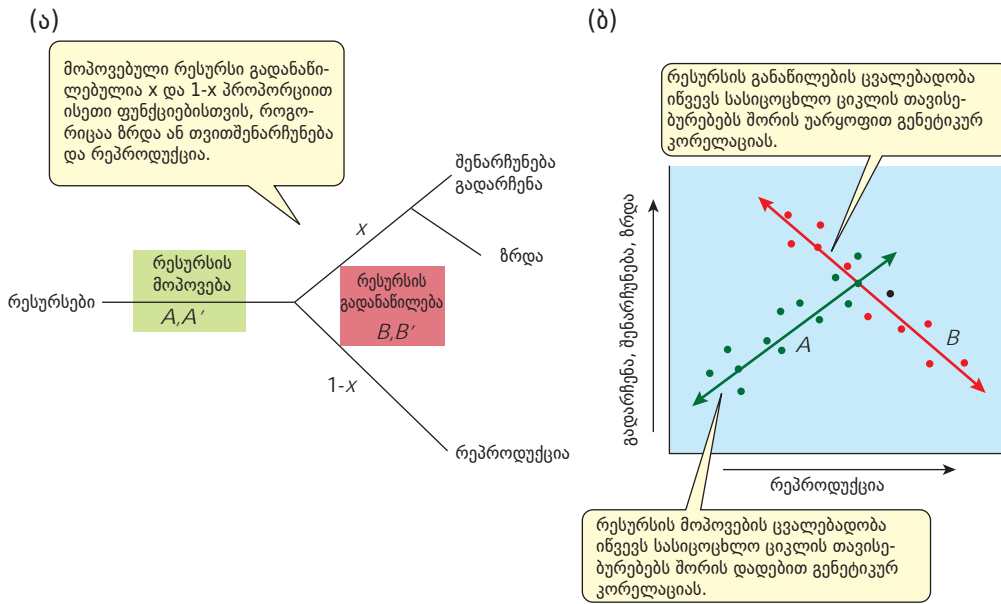
თუ ყველა სხვა სიდიდე ტოლია, მაშინ ნებისმიერ  $x$  ასაკამდე გადარჩენის  $l_x$  ალბათობის ზრდა იწვევს R-ს (ან  $r$ -ს) ზრდას და შესაბამისად მატულობს წარმატებას. თუ (მაგალითად, მდებარე ადამიანის შემთხვევაში ან სასიცოცხლო ციკლის ჰიპოთეტურ ცხრილში) რეპროდუქციის უნარის დაკარგვის შემდეგ ორგანიზმი აგრძელებს არსებობას ანუ ( $m_x=0$ ), გარკვეულ პოსტრეპროდუქციულ ასაკამდე გადარჩენის ალბათობის ცვლილება R-ს არ ცვლის. თუ რეპროდუქციული პერიოდი უფრო ხანგრძლივია, მეტ ასაკამდე გადარჩენის ალბათობის ზრდა R-საც ზრდის. თუ ყველა დანარჩენი სიდიდე ტოლია, მაშინ  $m_x$ -ის ( $x$  ასაკში არსებული ნაყოფიერების) ზრდა წარმატებას ზრდის.

თუ გამრავლება ადრეულ ასაკში იწყება წარმატება იზრდება, ვინაიდან პოპულაციის რაოდენობის ზრდაში შთამომავლობას მეტი წვლილი შეაქვს. თუ გამრავლება უფრო გვიან იწყება, შთამომავლობა ნაკლებად მონაწილეობს პოპულაციის წარმატებაში. აქედან გამომდინარე, ადრეულ ასაკში დატოვებული შთამომავლობის წარმატების „მნიშვნელობა“ მეტია. მაგალითად, თუ მდებარე იწყებს გამრავლებას 2 წლის ასაკში ის პოპულაციის მომავალ ზომამდე მეტად მოქმედებს, ვიდრე მდებარე, რომელიც გამრავლებას 3 წლის ასაკში იწყებს, თუნდაც მათი ნაყოფიერება ტოლია. 3 წლის ასაკამდე გადარჩენის ალბათობა ნაკლებია, ვიდრე 2 წლამდე, ამიტომ 2 წლის მდებარეები ერთობლივად მეტ შთამომავლობას ტოვებენ. თქვენი საბანკო ანგარიში უფრო სწრაფად იზრდება, როცა დროზე შეგაქვთ ფული, ასევე, თუ მდებარე 2 წლის ასაკში იწყებს გამრავლებას, მისი შთამომავლობაც უფრო ადრე მრავლდება (მოგების ინტერენსი), ვიდრე 3 წლის მდებარის შთამომავლობა. მაშასადამე, ის გენოტიპი, რომელიც გამრავლებას ადრეულ ასაკში იწყებს ახალ თაობას უფრო მცირე დროში იძლევა და შესაბამისად მისი წარმატებაც უფრო მეტია (რაც  $r$  — ით იზომება).

**კომპარონისი**

ვინაიდან ნიშან-თვისებების ევოლუცია მიმდინარეობს წარმატების მაქსიმუმის მიღწევის მიმართულებით, შეიძლება გულუბრყვილოდ ვიფიქროთ, რომ ევოლუციის შედეგად ორგანიზმების ნაყოფიერება და სიცოცხლის ხანგრძლივობა საგრძნობლად გაიზრდება, გამრავლება კი უფრო ადრეულ ასაკში დაიწყება. მაგრამ ამ მხვირვ ყველა ორგანიზმი ლიმიტირებულია, რაც შეიძლება გარკვეულ შემლუდებებზე იყოს დამოკიდებული.

ფილოგენეტიკური შემლუდებები ევოლუციის შედეგად ყალიბდება. ყოველ ევოლუციურ შტოს გარკვეული ნიშნები უჩნდება, რომლებიც მლუდავენ სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებს და სხვა ნიშან-თვისებებს. მაგალითად, მრავალი მწერი ზრდასრულობის ასაკის მიღწევის შემდეგ იკვებება და ენერჯიას და ცილას კვერცხების დასადებად იყენებს, მაგრამ ზრდასრულ აბრეშუმის ჭიას და ზოგიერთი სხვა ჭკუფის მწერს ფუნქციონალური პირის აპარატი არა აქვს. მათი ნაყოფიერება შემლუდულია რესურსებით, რომლებიც ლარვას სტადიაზე დააგროვებს. ასეთი მწერების უმეტესობა ერთხელ დებს კვერცხებს და შემდეგ კვდება. ფრინველების უმეტეს ჭკუფებში ერთ ჭერზე დადებული კვერცხების რაოდენობა სახეობის შიგნით და სახეობებს შორის ცვალებად



სურ. 17.4. ფაქტორები, რომლებიც სასიცოცხლო ციკლის ნიშან-თვისებებს შორის (როგორცაა გადარჩენა და რეპროდუქცია ან ზრდა) დადებით ან უარყოფით კორელაციას იწვევს. (ა) A ლოკუსზე მიმდინარე ცვალებადობა მოქმედებს ინდივიდის მიერ გარემოდან მიღებული ენერჯის ან სხვა რესურსის რაოდენობაზე. B ლოკუსზე მიმდინარე ცვალებადობა მოქმედებს ისეთი ფუნქციებისთვის საჭირო რესურსების გადანაწილებაზე, როგორცაა ზრდა და გამრავლება ან თვითშენარჩუნება და რეპროდუქცია,  $x$  –სა და  $1-x$  თან შეფარდებით. (ბ) A ლოკუსით განსხვავებული გენოტიპები აღნიშნულია შვანგ წრეებით, ხოლო B ლოკუსით განსხვავებული გენოტიპები წითელი წრეებით. გადარჩენასა და გამრავლების უნარს შორის ჯამური გენეტიკური კორელაცია დამოკიდებულია ცვალებადობის ფარდობით სიდიდებზე. ცვალებადობის ფარდობით სიდიდეს განსაზღვრავს რესურსის მიღებისა და რესურსის გადანაწილების თანაფარდობა.

დია, მაგრამ Procellariiformes გვარის ყველა სახეობა (ალბატროსი, ქარიშხალა და ნათესავები) მხოლოდ ერთ კვერცხს დებს.

სხვა შემდეგები ფიზიოლოგიური ან გენეტიკური ხასიათისაა. ისინი ნაკლებად შესწავლილია, მაგრამ მათი დაფიქსირება შესაძლებელია სხვადასხვა გენოტიპების ან ფენოტიპების შედარებით. ზოგიერთი ასეთი შემდეგა კომპენსაციას (trade-off) აყალიბებს, როცა ნიშან-თვისების ცვლილებით მიღებული სარგებელი კორელირებს ამავე პროცესით გამოწვეულ ზიანთან. მაგალითად, ცხოველების რეპროდუქციული აქტიურობა ხშირად ზრდის მტაცებლობის რისკს ანუ გამრავლების უნარსა და გადარჩენას შორის კომპენსაცია არსებობს: მამრი ტუნგარა ბაყაყის (*Physalaemus pustulosus*) საარშიყო ყვირილი მდედრ ბაყაყებსა და მტაცებელ ღამურებს ერთდროულად იზიდავს (იხ. მე-14 თავი).

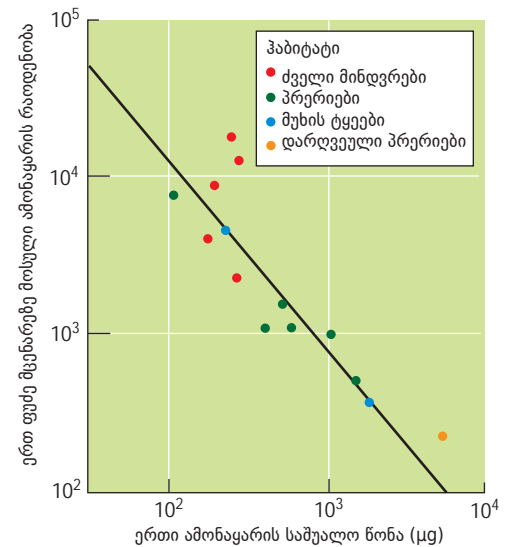
ზოგიერთი ფიზიოლოგიური კომპენსაცია ანტაგონისტურ პლეოტროპიას იწვევს. ამ შემთხვევაში გენოტიპი იწვევს საპირისპირო დამოკიდებულებას წარმატების სხვადასხვა კომპონენტებს შორის. მაგალითად, თუ გენოტიპები განსხვავდება ენერჯის ან რეპროდუქციისთვის დაგროვილი საკვების მარაგის თვითშენარჩუნებასთან ან ზრდასთან შეფარდების სიდიდით, მაშინ შესაძლოა, რომ გამრდილი ნაყოფიერება კორელირებდეს გენოტიპის შემდგომში შემცირებულ გადარჩენასთან ან ზრდასთან. რეპროდუქციისთვის საჭირო საკვების მარაგის დაგროვებას ხშირად რეპროდუქციულ ძალისხმევას უწოდებენ. გადანაწილების კომპენსაცია შეიძლება განსაზღვროთ, როგორც უარყოფითი გენეტიკური კორელაცია გამრავლების უნარსა და სიცოცხლისუნარიანობას შორის. თუ ინდივიდების მიერ გარემოდან მიღებული რესურსების რაოდენობა გენეტიკურად ცვალებადია, მაშინ გამრავლების უნარსა და სიცოცხლისუნარიანობას შორის დადებითი კორელაცია ყალიბდება (სურ. 17.4) (van Noordwijk and deJong 1986; Bell and Koufopanou 1986). გადანაწილების კომპენსაცია ევოლუციას კვლავ ზღუდავს, მაგრამ ამ შემთხვევაში მისი გამოვლენა საკმაოდ რთულია.

კომპენსაციის აღმოჩენის რამდენიმე გზა არსებობს (Reznick 1985);

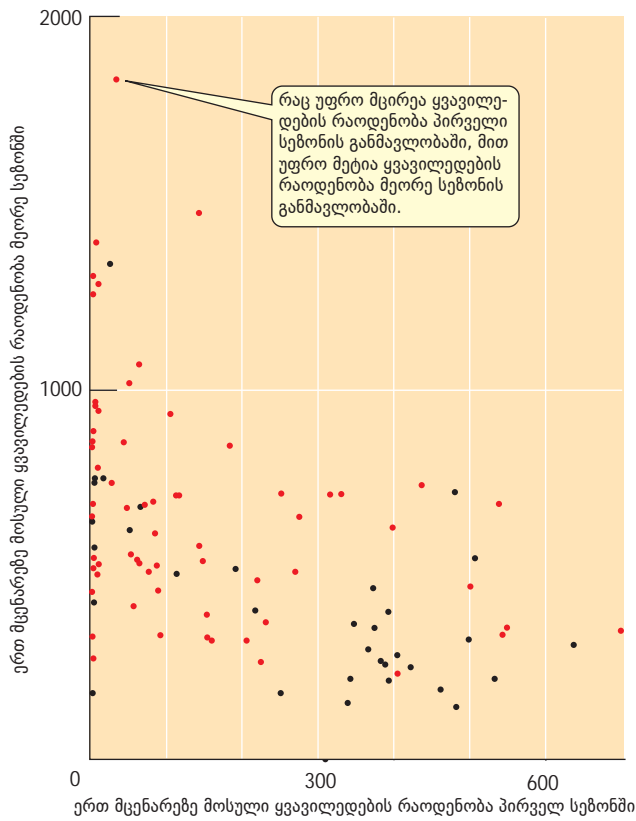
1. სხვადასხვა პოპულაციის ან სახეობის ორი ან მეტი ნიშან-თვისების საშუალო მნიშვნელობათა კორელაცია კომპენსაციას ადასტურებს. ასეთი კორელაცია პოპულაციათა სხვა, უცნობი განსხვავებების შედეგად შეიძლება იყოს. მაგალითად, იმ შემთხვევაში, როცა შემზღუდული რესურსი მშობლებმა უნდა გადანაწილონ, მოსალოდნელია, რომ მივიღებთ კომპენსაციას შემდეგი სქემით: გადანაწილება მრავალ მცირე ზომის შთამომავალსა და მცირე რაოდენობის დიდი ზომის შთამომავალს შორის. ეს ხშირად ფაქტებით დასტურდება (სურ. 17.5).

2. პოპულაციებს შორის ნიშან-თვისებების ფენოტიპური ან გენეტიკური კორელაცია იმ ლიმიტის კარგი მაჩვენებელია, რომელმაც წარმატების ერთი კომპონენტის გაძლიერებას დაუყოვნებლივ

სურ. 17.5. (*Solidago*) მცენარის სახეობებს შორის ამონაყარის (თესლების) წონისა და რაოდენობის შეფარდება განაწილებების კომპენსაციის არსებობაზე მიუთითებს. ძველი მინდვრების ჰაბიტატში მზარდი კოლონიზატორი სახეობები უფრო მცირე ზომის თესლს ქმნიან, ვიდრე უფრო სტაბილურ პირობებში — პრერიებში მცხოვრები სახეობები, სადაც კონკურენცია ძლიერდება და დიდი ზომის შთამომავლობას ანიჭებს უპირატესობას (After Werner and Platt 1976.)







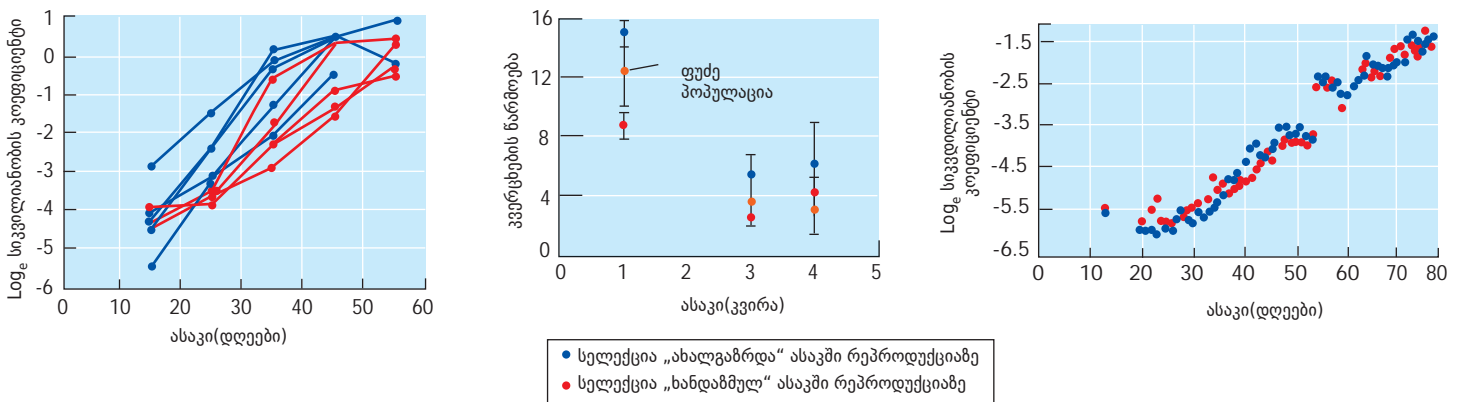
სურ. 17.6. *Poa annua* ბალახის შემთხვევაში ერთ მცენარეზე მოსული ყვავილეების რაოდენობა სიცოცხლის პირველი და მეორე სეზონის განმავლობაში. თითოეული წერტილი ერთ ოჯახში შემავალი ინდივიდების საშუალო რაოდენობას ასახავს. ორი სხვადასხვა პაბიტატის მცენარეები, რომლებიც სხვადასხვა ფერებით არის აღნიშნული, ერთად, ერთ ტერიტორიაზე იზრდება (After law 1979.)

მოპყვება მეორე კომპონენტის რედუქცია (იხ. მე-13 თავი). მაგალითად, ექსპერიმენტის მსვლელობისას მინდვრის თივაქასრას (*Poa annua*) მრავალი ოჯახის ინდივიდი შეზღუდულ არეალში გამოზარდეს (Law at al. 1979). მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ ოჯახები, რომლებსაც პირველ სეზონზე მეტი ყვავილედი უვითარდება, მეორე სეზონზე ნაკლებ ყვავილედებს წარმოქმნის (სურ. 17.6), ასევე ნაკლებია მათი გეგეტაცია. ექსპერიმენტმა გამოავლინა რეპროდუქციის საფასურის გენეტიკური საფუძველი.

3. ხელოვნურ ან ბუნებრივ გადარჩევაზე კორელაციური პასუხი კომპენსაციის ერთ-ერთი ყველაზე მდგრად მტკიცებულებას იძლევა (Reznick 1985; Stearns 1992). ლინდა პერტირეზა და მისმა კოლეგებმა (1999) *Drosophila melanogaster*-ის ერთი ფუძე პოპულაციიდან 10 სელექციური ხაზი გამოიყვანეს. მეცნიერებმა ხუთი „ახალგაზრდა“ პოპულაციის სელექცია აწარმოეს ერთ კვირამდე ასაკის მდედრების მიერ დადებული კვერცხებიდან, ხოლო 3-4 კვირის ასაკის მდედრების მიერ დადებული კვერცხებიდან ხუთი „ხანდაზმული“ პოპულაციის სელექცია აწარმოეს. 19 თაობის შემდეგ „ახალგაზრდა“ პოპულაციის სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლიობა ფუძე პოპულაციის იგივე მაჩვენებლისგან არ განსხვავდებოდა, ხოლო „ხანდაზმული“ პოპულაციის სიცოცხლის ხანგრძლიობა გაიზარდა, რადგან მომდენო თაობისთვის გენების გადაცემა მხოლოდ 3 კვირის, და მეტი ასაკის ბუბებს შეეძლოთ (სურ. 17.7ა). „ხანდაზმულ“ პოპულაციებში 1 კვირის ასაკის მდედრების შთამომავლობის წილი ფუძე და „ახალგაზრდა“ პოპულაციებთან შედარებით შემცირებული იყო (სურ.

17.7ბ). მაშასადამე, უფრო დიდ ასაკამდე პოპულაციის არსებობა სიცოცხლის ადრეულ ეტაპზე გამრავლების შესაძლებლობის ხარჯზე ხდება. როგორც მოგვიანებით გნახავთ, ეს საკმაოდ მნიშვნელოვანი შედეგია.

4. ერთი თვისებით ექსპერიმენტული მანიპულაციის შედეგად მეორე თვისებაზე ეფექტის დაკვირვება ხშირად კომპენსაციას ავლენს. მაგალითად, მეცნიერებმა *Drosophila*-ს სიცოცხლის ხანგრძლივობის გაზრდის ექსპერიმენტი გააგრძელეს (Sgró and Partridge 1999). მათ ექსპერიმენტულ პირობებში „ახალგაზრდა“ და „ხანდაზმული“ პოპულაციების მდედრებში გამა გამოხსივებით ან უნაყოფობის გამომწვევი დომინანტი ალელის მემკვიდრეობით უნაყოფობა გამოიწვიეს. ორივე ექსპერიმენტის შედეგად „ახალგაზრდა“ და „ხანდაზმული“ პოპულაციების სიცოცხლის ხანგრძლივობა გათანაბრდა, რაც ამტკიცებს, რომ სიცოცხლის



სურ. 17.7. *Drosophila*-ის ლაბორატორიული პოპულაციებში გამრავლების ასაკზე ჩატარებული გადარჩევის შედეგები. (ა) სიკვდილიანობის სიხშირე 10 დღიან ინტერვალში უფროს ასაკში იმ პოპულაციებისთვის ნაკლებია, რომელთა სელექცია მიმდინარეობდა „ხანდაზმულ“ ასაკში გამრავლებაზე, ვიდრე პოპულაციებში, რომელთა სელექცია მიმდინარეობდა „ახალგაზრდა“ ასაკში რეპროდუქციაზე (ბ) „ახალგაზრდა“ და ფუძე პოპულაციებთან შედარებით, „ხანდაზმულ“ პოპულაციებს კვერცხების ნაკლები რაოდენობის წარმოქმნა ახასიათებს. (გ) სიკვდილიანობის კოეფიციენტის სხვაობა „ხანდაზმულ“ და „ახალგაზრდა“ პოპულაციებს შორის ქრება, როცა მდედრის სტერილურობას გამომწვევი გენი შეჭვარების შედეგად პოპულაციებს შორის ვრცელდება. ეს ნიშნავს, რომ რეპროდუქციის საფასური მრდის სიკვდილიანობას (After Partridge et al. 1999 and Sgró and Partridge 1999).

ხანგრძლივობაზე გამრავლების ფიზიოლოგიური საფასური მოქმედებს (სურ. 17.7გ). ეს შედეგი თანაფარდობაშია *Drosophila*-ზე და ბევრ სხვა მწერზე მიღებულ შედეგებთან, რომლებიდანაც გამომდინარეობს, რომ აქტიური დაწყვილება და კვრის ცხების წარმოქმნა ამცირებს ორივე სქესის სიცოცხლის ხანგრძლივობას, და რომ ქალწულები უფრო დიდიხანს ცხოვრობენ (Fowler and Partridge 1989; Bell and Koufopanou 1986).

**სასიცოცხლო ციკლის ეპოლუციის თეორია**

ვინაიდან რეპროდუქციას სიცოცხლის ადრეულ ეტაპზე მეტი შენატანი აქვს პოპულაციის ზრდის სიჩქარეში, ვიდრე იგივე რაოდენობის შთამომავლობის დატოვებას სიცოცხლის მოგვიანებით ეტაპზე, წარმატების მგრძობიარობა სასიცოცხლო ციკლის ნიშანდთვისებების მცირე ცვლილებების მიმართ (ნაყოფიერების ან გადარჩენის მოცემული სიდიდის ცვლილების გავლენა წარმატებაზე (r)), დამოკიდებულია ასაკზე, რომელშიც ეს ცვლილება ვლინდება (Charlesworth 1994). 17.1 ცხრილში მოყვანილი ჰიპოთეტური მონაცემებიდან გამომდინარე, პირველ ასაკობრივ კლასამდე ( $l_x$ ) გადარჩენის ალბათობის გაზრდა ნამდვილად ზრდის წარმატებას. მეორე მხრივ, გადარჩენის ალბათობის გაზრდა 5-დან 6 წლამდე ( $l_x$ ) წარმატებაზე საერთოდ არ აისახება, ვინაიდან ეს სახეობა 5 წლის შემდეგ საერთოდ არ მრავლდება ( $m_6=0$ ). მაშასადამე, *ბუნებრივი გადარჩევა, ჩვეულებრივ, პოსტრეპროდუქციულ გადარჩენას უპირატესობას არ ანიჭებს* (პოსტრეპროდუქციული გადარჩენა სასარგებლო შეიძლება იყოს, თუ ასაკოვანი მშობლები შთამომავლობაზე ზრუნავენ, როგორც ეს ადამიანის შემთხვევაშია).

მეტიც, გარკვეულ ასაკში გადარჩენის ან ნაყოფიერების ოდნავი გაზრდის სელექციური უპირატესობა, ნაკლებად ზრდის წარმატებას (r), ვიდრე იგივე გაზრდა უფრო ადრეულ ასაკში, რადგან ამ შთამომავლობის შენატანი პოპულაციის ზრდაში ასაკის მატებასთან ერთად მცირდება (ყურადღება მიაქციეთ 17.1 ცხრილში ასაკთან ერთად „მგრძობელობის საფასურის“  $S_m(x)$  და  $S_m(x)$  შემცირებას). ამ მოვლენის მარტივი მიზეზი ის არის, რომ მდებარეობს უფროს ასაკამდე გადარჩენისა და შესაბამისად გამრავლების ალბათობა ნაკლებია. მეორე მიზეზია, როგორც ვნახეთ, რომ ხანდაზმული მდებარეობის შთამომავლობა პოპულაციის ზრდაში ნაკლებ მონაწილეობას იღებს, ვიდრე ახალგაზრდა მდებარეობის შთამომავლობა.

**სიცოცხლის ხანგრძლივობა და დაბერება**

ორგანიზმების უმეტესობა, რომელთა ემბრიონული უჯრედები სომატური ქსოვილებისგან განსხვავდება, ასაკთან ერთად ფიზიოლოგიურ გადაგვარებას განიცდის. ამ პროცესს **დაბერება** ეწოდება. რატომ ხდება ასე? დაბერებისა და სიცოცხლის შეზღუდული ხანგრძლივობის შესახებ ორი ჰიპოთეზა არსებობს (Rose 1991). ორივე ჰიპოთეზა ეფუძნება წესს, რომლის თანახმად გადარჩენის ალბათობის ზრდის სელექციური უპირატესობა ასაკთან ერთად მცირდება.

პიტერ მედავარის (1952) აზრით, საზიანო მუტაციები, რომლებიც მოქმედებენ გვიან ასაკობრივ კლასებზე

**ცხრილი 17.1. ჰიპოთეტური მაგალითი სასიცოცხლო ციკლისა და წარმატების მგრძობელობასა (r), და ასაკთან დაკავშირებულ გადარჩენასა და ნაყოფიერების ცვლილებებს შორის<sup>a</sup>**

| ასაკი   | გადარჩენილების რაოდენობა | გადარჩენილების ფრაქცია | საშუალო ნაყოფიერება | გადარჩენა * ნაყოფიერება | r-ის მგრძობიარობა mx-ისადმი | r-ის მგრძობიარობა lx-ისადმი |
|---------|--------------------------|------------------------|---------------------|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| x       |                          | $l_x$                  | $m_x$               | $l_x m_x$               | $e^{-rx}$                   | $e^{rx} l_x m_x$            |
| 0       | 1000                     | 1.000                  | 0.00                | 0.00                    | 1.000                       | 0.000                       |
| 1       | 750                      | 0.750                  | 0.00                | 0.000                   | 0.796                       | 0.000                       |
| 2       | 600                      | 0.600                  | 1.20                | 0.720                   | 0.634                       | 0.456                       |
| 3       | 480                      | 0.480                  | 1.40                | 0.672                   | 0.505                       | 0.339                       |
| 4       | 360                      | 0.360                  | 1.03                | 0.396                   | 0.402                       | 0.159                       |
| 5       | 180                      | 0.180                  | 0.96                | 0.144                   | 0.320                       | 0.046                       |
| 6       | 100                      | 0.100                  | 0.00                | 0.000                   | 0.255                       | 0.000                       |
| ჯამები: |                          |                        |                     |                         | 1.932=R                     | 1.000                       |

Source: after Stearns 1992.

<sup>a</sup> მყისიერი ზრდის სიჩქარე r, „ცდისა და შეცდომის“ მეთოდის საფუძველზე  $1 = \sum_{x=a}^{x=z} e^{-x} l_x m_x$  ფორმულით გამოთვლილია და 0,228-ს შეადგენს. მგრძობელობის  $S_m(x)$  და  $S_s(x)$  კოეფიციენტები ასახავს x ასაკში შესაბამისად ნაყოფიერებისა ( $m_x$ ) ან გადარჩენის ( $l_x$ ) მცირე ცვლილებების r-ზე გავლენას. ისინი შესაბამისად შემდეგი ფორმულებით გამოითვლება:  $S_m(x) = \frac{e^{-x} l_m}{T}$  და  $S_s(x) = \frac{\sum_{y=x}^{y=z} e^{-y} l_y m_y}{T}$

უფრო მაღალი სიხშირით გროვდება პოპულაციებში, ვიდრე ადრეულ ასაკზე მოქმედი საზიანო მუტაციები, ვინაიდან პირველ შემთხვევაში ამ მუტაციების სანინააღმდეგოდ მოქმედი გადარჩევა უსუსტია. თუ ბევრი ასეთი ლოკუსი არსებობს, მაშინ დაბერების მიზეზები ინდივიდებში განსხვავებული უნდა იყოს. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, წარმატებასთან დაკავშირებული ნიშან-თვისებების გენეტიკური ცვალებადობა (ისეთის, რომლებიც გადარჩევაზე მოქმედებს) გვიან ასაკობრივ კლასებში მეტი უნდა იყოს, ვიდრე ადრეულ ასაკობრივ კლასებში. მეორე ჰიპოთეზა ჯორჯ უილიამსის (1957) ეკუთვნის. ის ანტაგონისტურ პლეიოტროპიას ანუ გენეტიკური კომპენსაციის პრინციპს ეფუძნება. ადრეული ასაკობრივი კლასების წილი წარმატებაში მეტია, ამიტომ ალელს, რომელსაც სასარგებლო სელექციური უპირატესობა სიცოცხლის ადრეულ ეტაპზე აქვს, (მაგალითად, ალელს, რომელიც ზრდის რეპროდუქციულ ძალისხმევას), მაშინაც აქვს სელექციური უპირატესობა, თუ სიცოცხლის მოგვიანებით ეტაპზე ის საზიანო ხდება (შეიძლება იმის გამო, რომ ის ამცირებს შენარჩუნებისთვის, ალდგენისთვის და დაცვისთვის საჭირო ენერჯის და მასალის რაოდენობას).

მუტაციის დაგროვების მედავარის ჰიპოთეზის მტკიცებულებები არაერთმართლიანია. ამ ჰიპოთეზის პროგნოზით წარმატების კომპონენტების ადიტიური გენეტიკური ცვალებადობა მეტი უნდა იყოს უფროს ასაკობრივ კლასებში. *Drosophila*-ში პროგნოზირებული შეფარდება იპოვეს სიკვდილიანობის კოეფიციენტსა და მამრის წარმატებულ დაწყვილებას შორის, მაგრამ არა მდებარის ნაყოფიერებასთან (Charlesworth 1994). მეორე მხვრივ, უილიამსის ანტაგონისტური პლეიოტროპიის ჰიპოთეზას ადასტურებს ლინდა პეტრიტის ჯგუფის მიერ ჩატარებული სელექციური ექსპერიმენტები (იხ. სურ. 17.7). ეს ექსპერიმენტები აჩვენებს უარყოფითი კავშირის სურათს ადრეულ ასაკში რეპროდუქციისა და ორივე ფაქტორის: სიცოცხლის ხანგრძლივობასა და გვიან ასაკში რეპროდუქციას შორის. პეტრიტის ექსპერიმენტები ევოლუციური ჰიპოთეზის საკმაოდ მყარი დასტურია.

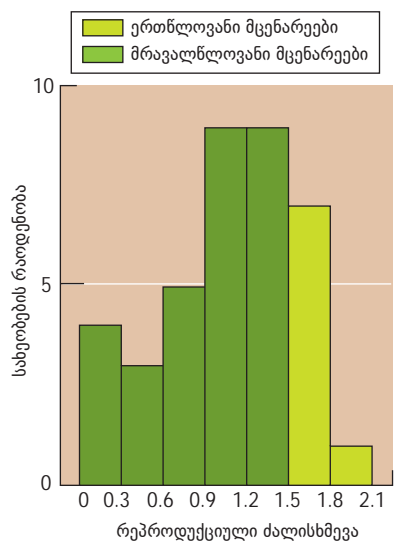
### რეპროდუქციის ასაკობრივი განხილვა

თუ გადარჩენა წარმატებას მხოლოდ გამრავლების პერიოდში ზრდის, რატომ არ მრავლდებიან ორგანიზმები უსასრულოდ? ამ შეკითხვაზე პასუხი მდგომარეობს იმაში, რომ თუ სხვა პირობები უცვლელია, მაშინ გამრავლება სიცოცხლის ადრეულ ეტაპზე ყოველთვის სასარგებლოა, ვინაიდან ადრეულ ასაკში გამრავლების დაწყება კორელირებს უფროს ასაკში შემცირებულ გამრავლებასთან (იხ. 17.6 სურათი). ანუ უნდა ველოდოთ, რომ ორგანიზმები ცხოვრებაში ერთხელ გამრავლდებიან. ისინი ყველა რესურსს გამრავლების ერთ, ადრეულ აქტზე გადაანაწილებენ და არა საკუთარი თავის შენახვაზე. ჩნდება შეკითხვა, ამის მიუხედავად, ამდენი სახეობა რატომ მრავლდება მრავალჯერ?

ადრეულ ასაკში გამრავლებამ შეიძლება სიკვდილის რისკი გაზარდოს, შეამციროს ორგანიზმის ზრდა ან მომავალი ნაყოფიერება იმ სიდიდემდე, რომ  $r$  ნაკლებ მნიშვნელობას შეიძენს, ვიდრე შეყოვნებული რეპროდუქციის შემთხვევაში ექნებოდა. მაგალითად, ნაყოფიერება შეიძლება დაკავშირებული იყოს სხეულის მასასთან, რომელიც მთელი სიცოცხლის განმავლობაში იზრდება. ამის მაგალითია მრავალი მცენარე და თევზი. ასეთ სახეობებში მეტი რესურსის გადანაწილება ზრდაზე, თვით-შენარჩუნებაზე და თავდაცვაზე, ვიდრე ადრეულ რეპროდუქციაზე, არის სიცოცხლის შემდგომ ეტაპზე ბევრად მეტი ნაყოფიერების მისაღწევად საჭირო ინვესტიცია. შესაბამისად, მათემატიკური მოდელები აჩვენებს, რომ *განმეორებითი გამრავლების განვითარების ალბათობა მეტია, თუ ზრდასრულ ორგანიზმებს სხვადასხვა ასაკობრივ კლასში გადასვლისას გადარჩენის მაღალი კოეფიციენტი აქვს, და თუ პოპულაციის ზრდის სიჩქარე დაბალია*. ეს ფაქტორები მრავალჯერადი გამრავლების მქონე სახეობებში უპირატესობას გვიან სქესობრივ მომწიფებას ანიჭებს. რესურსის გარკვეული ნაწილი იხარჯება ზრდაზე, თვითშენარჩუნებაზე და თავდაცვაზე, ამიტომ მრავალჯერადი გამრავლების მქონე სახეობების მიერ გამრავლებაზე დახარჯული ძალისხმევა რეპროდუქციის თითოეულ ჯერზე ნაკლებია, ვიდრე ერთხელ გამრავლებული სახეობის მიერ ერთადერთ, “ $\cdot$ ” აფეთქებისო მსგავს, გამრავლებაზე დახარჯული ძალისხმევა. ინდივიდების ასაკის ზრდასთან ერთად რეპროდუქციისგან დამოკიდებული ენერჯისგან მიღებული სარგებელი მცირდება, ვინაიდან სიცოცხლის გვიან ეტაპზე გამრავლების შედეგად წარმოქმნილი შინაგანი წარუმატებლობა იზრდება და ბოლოს წარმატებაზე მეტი ხდება. მაშასადამე, უნდა ველოდოთ, რომ სიცოცხლის გარკვეული მომენტიდან *მრავალჯერადი გამრავლებული სახეობის მიერ გამრავლებაზე დახარჯული ენერჯის ან რესურსის რაოდენობა ასაკთან ერთად უნდა გაიზარდოს* (Williams 1966; Charlesworth 1994).

ასეთ თეორიულ პროგნოზებს მრავალი კვლევა ადასტურებს. რამდენიმე ტაქსონის სახეობების შედარება ადასტურებს, რომ მრავალჯერადი გამრავლების უნარის მქონე ორგანიზმების მიერ გამრავლებაზე დახარჯული ძალისხმევა ნაკლებია ერთჯერადი გამრავლების უნარის მქონე ორგანიზმების ძალისხმევაზე (Roff 2002). მაგალითად, ბალახების მრავალწლოვანი სახეობებში ყვავილედ მცენარის წონის უფრო მცირე ნაწილს შეადგენს, ვიდრე ერთწლოვანი სახეობებში (სურ. 17.8; Wilson and Thompson 1989). ამის მსგავსად, პროგნოზს, რომ ზრდასრული ორგანიზმების გადარჩენის მაღალი კოეფიციენტი უპირატესობას სიცოცხლის უფრო გვიან ეტაპზე დაყოფილ მომწიფებასა და მოგვიანებით გამრავლებას ანიჭებს, ადასტურებს ძუძუმწოვრების, თევზების, ხვლიკების, გველების და სხვა ჯგუფების კვლევა: სიცოცხლის დიდი ხანგრძლივობის მქონე სახეობები უფრო

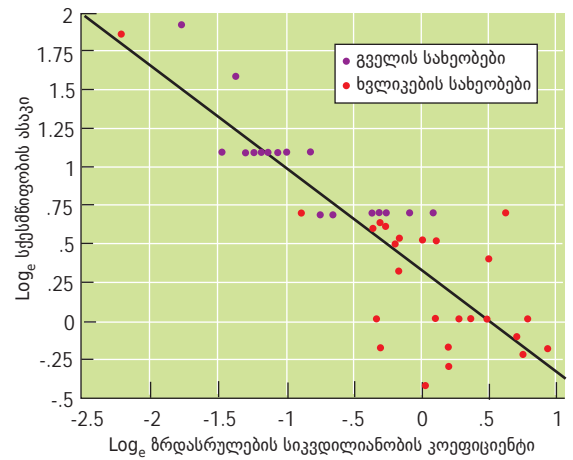
**სურ. 17.8.** რეპროდუქციული ძალისხმევა — ყვავილობისთვის გადანაწილებული ბიომასის შეფარდების ინდექსი — ბრიტანული ბალახის ერთწლოვანი (ერთი გამრავლების მქონე) და მრავალწლოვანი (მრავალი გამრავლების მქონე) სახეობებში. გამრავლებაზე რესურსების გადანაწილება ერთწლოვანი ერთი გამრავლების მქონე სახეობებში მეტია (After Wilson and Thompson 1989.)





გვიან აღწევნ სქესობრივ სიმწიფეს (Peomislow and Harvey 1991; Shine and Charnov 1992).

დევიდ რეზნიკმა და მისმა კოლეგებმა ტრინიდადის ტერიტორიაზე მოზინადრე გუპიები (*Poecilia reticulata*) გამოიკვლიეს (e.g., Reznick et al. 1990; Reznick and Travis 2002). ზოგიერთ მდინარეში ციხლიდა თევზი *Crenicichlia alta* დიდი ზომის (სქესმწიფე) გუპიებზე ნადირობს (იხ. მე-11 თავი). სხვა მდინარეებში ან ჩანჩქერებთან ახლოს *Crenicichlia* არ გვხვდება და მტაცებლობა გაცილებით ნაკლებია. მტაცებელი *Crenicichlia*-ს გამო მომწიფებისა და გამრავლების განვითარებას უპირატესობა სიცოცხლის ადრეულ ეტაპზე ენიჭება და ასეთ მდინარეებში მოზინადრე გუპიები მართლაც სქესობრივ სიმწიფეს სწრაფად და მცირე ზომის აღწევნ, უფრო ხშირად მრავლდებიან, მათი რეპროდუქციული ძალისხმევა მაღალია (იზომება როგორც ემბიონების წონის შეფარდება დედის წონასთან) და შთამომავლობა უფრო მცირე ზომის და მეტია, ვიდრე დაბალი მტაცებლობის მდინარეების გუპიებში. რეზნიკმა და მისმა კოლეგებმა გუპიები *Crenicichlia*-ით მდიდარი ადგილებიდან ჩანჩქერის მალა გადაიყვანეს, სადაც არც გუპიები და არც ციხლიდები აქამდე არ ბინადრობდნენ. რამდენიმე თაობის შემდეგ მეცნიერებმა ორივე ადგილიდან: ბუნებრივიდან და ინტროდუციებულიდან, გუპიების ლიფსიტები აიღეს და ლაბორატორიულ პირობებში გამოზარდეს. როგორც სასიცოცხლო ციკლის თეორიის პროგნოზიდან გამომდინარეობს, მტაცებლისგან თავისუფალი პოპულაციების ინდივიდები გვიან და უფრო დიდი ზომის მომწიფდნენ, მათი შთამომავლობა უფრო დიდი ზომის იყო, მაგრამ მისი რაოდენობა უფრო მცირე აღმოჩნდა. რეპროდუქციული ძალისხმევაც ნაკლები იყო (სურ. 17.10).

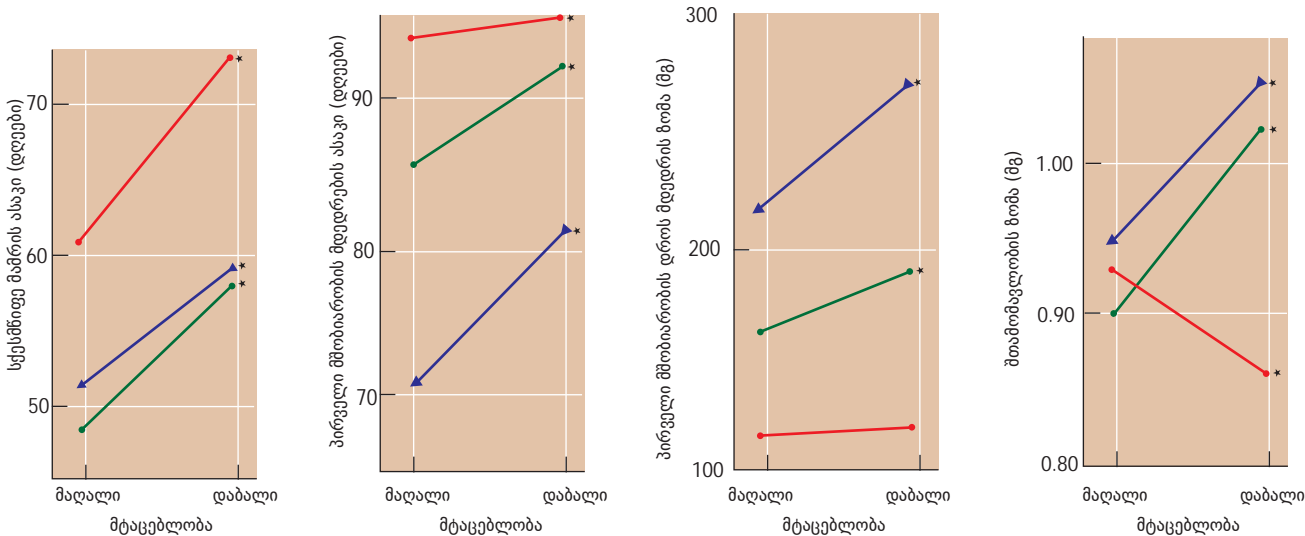


სურ. 17.9. ხვლიკების და გველების 16 სახეობაში, რაც უფრო ნაკლებია ზრდასრულების ყოველწლიური სიკვდილიანობის კოეფიციენტი, მით უფრო გვიან იწყება გამრავლება. მონაცემები ადასტურებს ჰიპოთეზას, რომ დაყოვნებული გამრავლება მეტი ალბათობით ვითარდება ზრდასრულების გადარჩენის მაღალი კოეფიციენტის მქონე სახეობებში (After Shine and Charnov 1992.)

**შთამომავლობის რაოდენობა და ზომა**

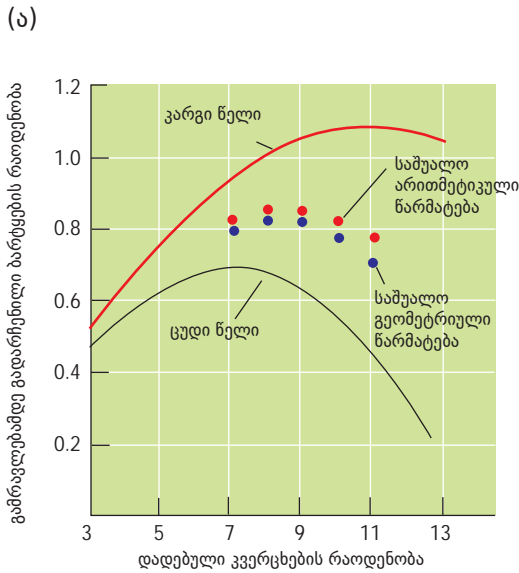
თუ სხვა მაჩვენებლები ერთნაირია, მაღალი ნყოფიერების მქონე გენოტიპს მეტი წარმატება ექნება, ვიდრე დაბალი ნყოფიერების. მაგრამ, ზოგ სახეობას, მაგალითად ადამიანს, ალბატროსს და კივის მცირე რაოდენობის შთამომავლობა ახასიათებს, რატომ?

ბრიტანელი ეკოლოგი დევიდ ლეკის (1954) აზრით, ფრინველის შთამომავლობის ოპტიმალური რაოდენობა არის დადებული კვრცხებიდან გადარჩენილი შთამომავლობის მაქსიმალური რაოდენობა. დიდი რაოდენობის კვრცხებიდან გადარჩება უფრო მცირე რაოდენობის შთამომავლობა, ვიდრე საშუალო რაოდენობის კვრცხებიდან. ვინაიდან მშობლებს უჭირთ ბევრი ნაშვირის გამოკვება. ფრინველებში შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობის შემცირება დიდი რაოდენობის კვრცხების ერთ-ერთი საფასურია (Stearns 1992). წინკანას (*Parus major*) რეპროდუქციული წარმატების ხანგრძლივმა კვლევამ აჩვენა, რომ “კარგ წლებში, როცა ბევრი მუხლუხა და

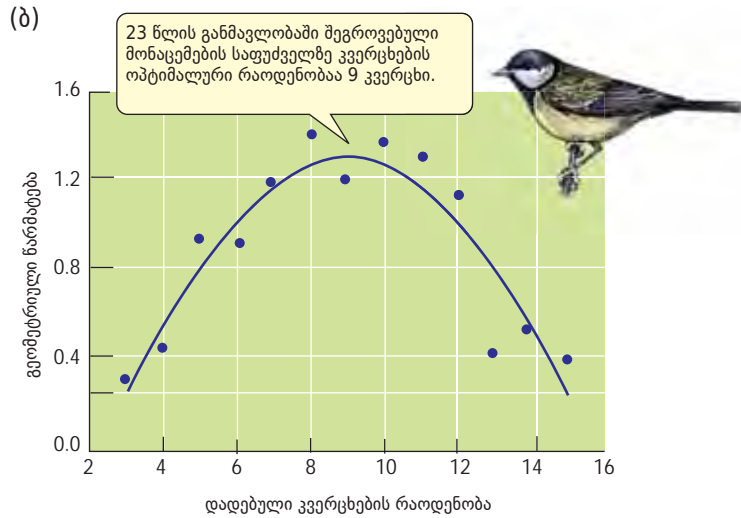


- ▲ ანსხვავებს საშუალებებს ორი ბუნებრივი პოპულაციის მაღალი მტაცებლობის მდინარეებში და ორის დაბალი მტაცებლობის მდინარეებში.
- ანსხვავებს ექსპერიმენტულ პოპულაციას, რომელიც იზოლირებულია მტაცებლებისგან 7 თაობის განმავლობაში, ქვედა საკონტროლო პოპულაციისგან, სადაც მაღალი მტაცებლობაა.
- ანსხვავებს ექსპერიმენტულ პოპულაციას, რომელიც იზოლირებულია დაახლოებით 18 თაობის განმავლობაში, მაღალი მტაცებლობის ქვედა საკონტროლო პოპულაციისგან.

სურ. 17.10. მტაცებლებით გაჭერულ და მტაცებლებისგან თავისუფალ გარემოში მოზინადრე გუპიების პოპულაციების განსხვავება. ველური მდედრების მეორე თაობის შთამომავლება შეადარეს. ისინი ბუნებიდან აიღეს და ლაბორატორიულ პირობებში გამოზარდეს. ვარსკვლავებით ნაჩვენებია სტატისტიკურად მნიშვნელოვანი განსხვავება. მტაცებლებისგან თავისუფალი პოპულაციების (ა) მამრები და (ბ) მდედრები გვიან მწიფდებიან. (გ) მდედრები მომწიფებისას უფრო დიდი ზომისა და (დ) დიდი ზომის შთამომავლობას ტოვებენ (from Reznick and Travis 2002.)



**სურ. 17.11.** წინკანას მიერ დადებული კვერცხების ოპტიმალური რაოდენობა. (ა) მრუდები ასახავს თეორიულ დამოკიდებულებას (დაფუძნებულს საველე კვლევებზე) კარგ წლებსა (ოპტიმალური რაოდენობაა 11 კვერცხი) და ცუდ წლებს შორის, როცა საკვები ცოტაა და ოპტიმალური რაოდენობაა 7 კვერცხი. სურათზე ასევე ნაჩვენებია მოცემული რაოდენობის კვერცხისმდებელი ფრინველების არითმეტიკული და გეომეტრიული საშუალო წარმატება, იმ პირობებში, თუ ცუდი და კარგი წლები თანაბარი სიხშირით მეორდება. საშუალო გეომეტრიულს (წარმატებულ სიდიდეების ნამრავლიდან კვადრატული ფესვი) იყენებენ, თუ ფენოტიპის წარმატება იცვლება თაობათა განმავლობაში. (ბ) სხვადასხვა რაოდენობის კვერცხისთვის წარმატების საშუალო გეომეტრიულს გამოთვლა, დაფუძნებული გადარჩენილი შთამომავლობის მონაცემებზე. მონაცემები მოპოვებულია წინკანას პოპულაციის 23 წლიანი კვლევის შედეგად. წერტილების გასწვრივ გავლებული მრუდი კვერცხების ოპტიმალურ რაოდენობას (9 კვერცხს) ასახავს. რეალური საშუალო რაოდენობა ამ პოპულაციისთვის არის 8,5 (After Boyce and Perrine 1987.)

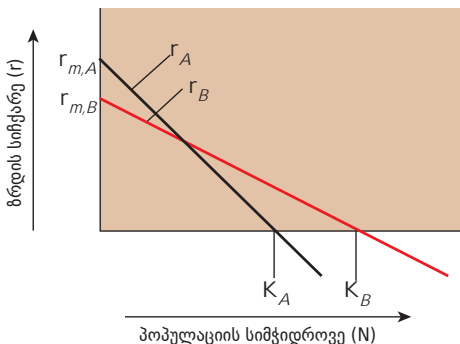


შთამომავლობა კარგად იკვებება, ფრინველისთვის სასარგებლოა რაც შეიძლება მეტი კვერცხის დადება. მაგრამ, შედარებით ცუდ წლებში ბევრი დადებული კვერცხიდან ნაკლები რაოდენობის შთამომავლობა რჩება, ვიდრე მცირე რაოდენობის კვერცხიდან (სურ. 17.11ა). მრავალწლიანი დაკვირვების შედეგად დადგინდა, რომ ერთი წყვილის მიერ დადებული კვერცხების საშუალო ოპტიმალური რაოდენობაა 9 კვერცხი (სურ. 17.11ბ).

მრავალი კვერცხიდან გამოჩევილი წინკანას შთამომავლობა ნაკლებს იწონის, ვიდრე იმ მშობლების შთამომავლობა, რომლებმაც ცოტა კვერცხი დადეს. მშობლების მიერ ყვითრის, ენდოსპერმის, გამოკვების ან რაიმე სხვა ფორმის მშობლიური მზრუნველობის (მშობლების **ინვესტიციის**) უზრუნველყოფა შემლედულია, ამიტომ შთამომავლობის რაოდენობასა და ზომას შორის შეიძლება უარყოფითი კორელაცია არსებობდეს. როგორც წესი, უფრო დიდი საწყისი ზომა ზრდის გადარჩენის ალბათობას და ინდივიდის ზრდის სიჩქარეს (მაგალითად, ადამიანის ტყუპების საწყისი წონა ნაკლებია, ვიდრე ერთი შვილის წონა. ოთხი ან ხუთი ტყუპის გადარჩენის ალბათობა კი ძალიან მცირეა). ბარი სინერგომ (1990) *Sceloporus occidentalis* ხვლიკის კვერცხებს კვერცხის გული შპრიცით გამოუღო, რითაც ლარავის ზომა ექსპერიმენტულად შეცვალა. მცირე ზომის ლარავები უფრო ნელა ღარბოდნენ, რაც ბუნებაში მათი გადარჩენის ალბათობას ამცირებს. ასეთ შემთხვევებში მდელრის რეპროდუქციული წარმატება — **გადარჩენილი** შთამომავლობის რაოდენობა — შეიძლება გაიზარდოს ზომიერი რაოდენობის შთამომავლობის დატოვების საშუალებით. ისინი უფრო დიდი ზომისა და გადარჩენისთვის უკეთ აღჭურვილი არიან. ამით აიხსნება ზოგიერთი სახეობის, მაგალითად ადამიანის, შედარებით მცირე ნაყოფიერება.

**ზრდის სიჩქარის ეპოლუცია**

ვინაიდან გენოტიპის წარმატების სამომი ერთ სულზე გენოტიპის ზრდის სიჩქარე (r), შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ სახეობებმა ყოველთვის უნდა განავითარონ ზრდის უფრო დიდი სიჩქარე. თუმცა ვნახეთ, რომ ცალ-ცალკე აღებული ხანმოკლე სიცოცხლე, მცირე ნაყოფიერება და შეყოვნებული სქესმნიფობა, რომლებიც r-ს ამცირებს, შეიძლება სასარგებლო იყოს. მაშასადამე, მრავალ სახეობაში პოპულაციის ზრდის პოტენციური სიჩქარე შეიძლება განვითარდეს – და ნამდვილად განვითარდა – დაბალ მაჩვენებლებამდე. ამ მოვლენის ერთ-ერთი მარტივი მიზეზია ის, რომ ევოლუციის დიდი ნაწილი მაშინ მიმდინარეობს, როცა პოპულაციის ზრდის რეალური r სიჩქარე უფრო დაბალია, ვიდრე **ზრდის შინაგანი (პოტენციური) სიჩქარე** ( $r_m$ ), ვინაიდან სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები, როგორცაა შემლედული რესურსი ან მტაცებლობა, ამცირებს შობადობას ან ზრდის სიკვდილიანობას. 17.12 სურათზე ნაჩვენებია, რომ პოპულაციის მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში სხვადასხვა გენოტიპებს სხვადასხვა r აქვს, როცა სიმჭიდროვე დაბალია (როცა  $r_m$  რეალიზირებულია), განსხვავება ნაკლებია. როცა პოპულაციის სიმჭიდროვე წონასწორობას (K) უახლოვდება,



**სურ. 17.12.** ზრდის სიჩქარის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული გადარჩენის მოდელი. A და B გენოტიპებისთვის ერთ სულზე ზრდის მყისიერი r სიჩქარე მცირდება, ზრდის შინაგანი  $r_m$  სიჩქარე, პოპულაციის ზრდის სიჩქარე, ძალიან დაბალ სიმჭიდროვეზე (N) B გენოტიპისთვის მცირეა, მაგრამ მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში ამ გენოტიპს სელექციური უპირატესობა აქვს (After Roughgarden 1971.)

უფრო კონკურენტუნარიანმა გენოტიპმა შეიძლება პოპულაციის ზრდა მაშინ შეინარჩუნოს, როცა ნაკლებად კონკურენტუნარიანი გენოტიპების სიმჭიდროვე მცირდება (მათი რ უარყოფითია).

პოპულაციებში, რომლებსაც არეგულირებს სიმჭიდროვე და მოკიდებული ფაქტორები (იხ. მე-7 თავი) და რომლებიც შედარებით სტაბილურ გარემოში ბინადრობენ, მტაცებლობა და რესურსისთვის კონკურენცია ხშირად მტკიცე კონკლიზიანობას ახალგაზრდებში იწვევს, ვიდრე ზრდასრულებში. მაგალითად, ზრდასრულ ტყეში ამონაყარის სიველიანობა ძალიან მაღალია, მაგრამ თუ ხე გადაარჩა და ახალგაზრდა ხედ გადაიქცა – შეიძლება იმის გამო, რომ ძველი ხის ნაქცევამ ადგილი გაანთავისუფლა – დიდი ალბათობით ის დიდ ხანს იცოცხლებს. მეტიც, კონკურენციის პირობებში ახალგაზრდების გადარჩენის ალბათობა შეიძლება მათი დიდი ზომის გამო გაიზარდოს, ასე რომ დიდი ზომის კვერცხების ან შთამომავლობის წარმოება შეიძლება შთამომავლობისთვის წარმატების საწინდარი იყოს. აქედან გამომდინარე, ბევრი მეცნიერი თვლის, რომ ნიშან-თვისებები, რომლებიც ასოცირებულია ზრდის დაბალ შინაგან სიჩქარესთან, მაგალითად სქესმწიფობის შეყოვნებასთან, ნაკლები რაოდენობის და უფრო დიდი ზომის შთამომავლობასთან და ხანგრძლივი სიცოცხლესთან, მეტი ალბათობით განვითარდება სახეობებში, რომლებიც სტაბილურ, კონკურენტულ, ან მწირი რესურსების მქონე გარემოში ბინადრობენ. მაგალითად, ხოჭოების, თევზებისა და სხვა ცხოველების სახეობები, რომლებიც გამოქვაბულებში ბინადრობენ, ძალიან ნელა ვითარდებიან და ძალიან მცირე რაოდენობის დიდი ზომის კვერცხებს დებენ (Culver 1982).

**მამრის რეპროდუქციული წარმატება**

მდედრებისთვის შექმნილი სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის თეორიების უმეტესობა მამრებსაც მიესადაგება. მაგალითად, შეიძლება მოხდეს შეყოვნებული სქესმწიფობისა და მრავალჯერადი გამნარვლების გადარჩევა. კონკურენცია მეწყვილეებისთვის — სქესობრივი გადარჩევის საფუძველი (იხ. მე-14 თავი) — ხშირად საკმაოდ მაღალ საფასურის მოითხოვს (Andersson 1994). დიდი ზომის მამრები, ან მამრები, რომლებიც მდედრისთვის კონკურენციაზე მეტ ენერჯიას ხარჯავენ, ხშირად უფრო წარმატებული როგორც სხვა მამრებთან შეჭიბვში, ასევე მდედრების მიზიდვაში არიან (სურ. 17.13). სწორედ ამიტომ, მრავალი სახეობის მამრი მდედრზე დიდი ზომისაა და გამრავლებას უფრო გვიან იწყებს.

გამრავლების საფასური მამრის სასიცოცხლო ციკლის ზოგ საინტერესო ცვლილებას იწვევს. ერთ-ერთი ასეთი ცვლილებაა დაწყვილების ალტერნატიული სტრატეგია. ზოგიერთ სახეობაში დიდი ზომის მამრი მდედრების მისაზიდად ტერიტორიებს იცავს ან საარშიყო ქცევას ავლენს, მცირე ზომის მამრები ამასობაში კი მდედრებს „ეპარებიან“ და ეჭვარებიან. ზოგჯერ „მატყუარა“ მამრებს ნაკლები რეპროდუქციული წარმატება აქვს, ამიტომ, როგორც ჩანს, მათი ქცევა არ არის ადაპტაცია. ისინი ალბათ ცუდ სიტუაციაში მაქსიმუმს აკეთებენ, რადგან პირდაპირ კონკურენციაში წარმატებას ვერ მიაღწევენ. ზოგიერთ შემთხვევაში მოტყუების სტრატეგია ალტერნატიული ადაპტაციაა, რადგანაც იგივე წარმატება აქვს, როგორც ძლიერი მამრების სტრატეგიას. მაგალითად, წყნარი ოკეანის ორაგულის (*Oncorhynchus kisutch*) დიდი ზომის, წითელი მოკაუჭებული ღინგის მქონე მამრებს მოკაუჭებული ყბები და მოზრდილი კბილები აქვს. ისინი მდედრებისთვის იბრძვიან, მაშინ როცა მცირე ზომის სხვა მამრები, რომლებიც გარეგნულად მდედრს გვანან, არ იბრძვიან და მდედრებთან ჯვარდებიან, როცა ძლიერ მამრებზე სამჯერ ახალგაზრდები არიან. გამრავლების ასაკამდე გადარჩენის ალბათობის მონაცემებზე დაყრდნობით და შეჭვარების სიხშირის მონაცემებზე დაყრდნობით გამოდის, რომ ამ ორი ტიპის მამრის წარმატება თითქმის ერთნაირია (Gross 1984).

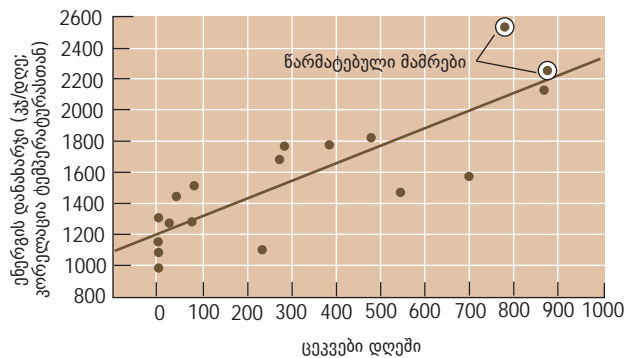
ზოგიერთი მცენარე, რგოლოვანი ჭიები, თევზები და სხვა ორგანიზმები სქესს იცვლიან (თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტიზმი). სახეობებისთვის, რომელთა სხეულის ზომა მთელი სიცოცხლის განმავლობაში იზრდება, სქესის შეცვლა სასარგებლოა, თუ ერთი სქესის რეპროდუქციული წარმატება ზომის ზრდასთან ერთად იზრდება (სურ. 17.14). მაგალითად, თევზის (*Thalassoma bifasciatum*) ზოგიერთი ინდივიდი თავდაპირველად

სურ. 17.13. მდედრებისთვის კონკურენცია ენერჯიის დიდ დახარჯვას მოითხოვს. (ა) მამრი როჭო (მარცხნივ) არენაზე საარშიყო ქცევას – ცეკვას ასრულებს. ყველა მდედრი, რომელიც არენას სტუმრობს, მეწყვილედ ერთ ან რამდენიმე დომინანტ მამრს ირჩევს. ყურადღება მიაქციეთ, რომ ამ სახეობის მამრები მდედრებზე დიდი ზომის არიან. (ბ) მამრის მიერ საარშიყო ცეკვაზე დახარჯული ენერჯია ცეკვების რაოდენობასთან ერთად იზრდება. შესწავლილ ჯგუფში წარმატებით მხოლოდ ორი ყველაზე აქტიური მამრი დაწყვილდა (ა © Peter Arnold, Inc./Alamy Images; ბ after Vehrencamp et al. 1989.)

(ა)

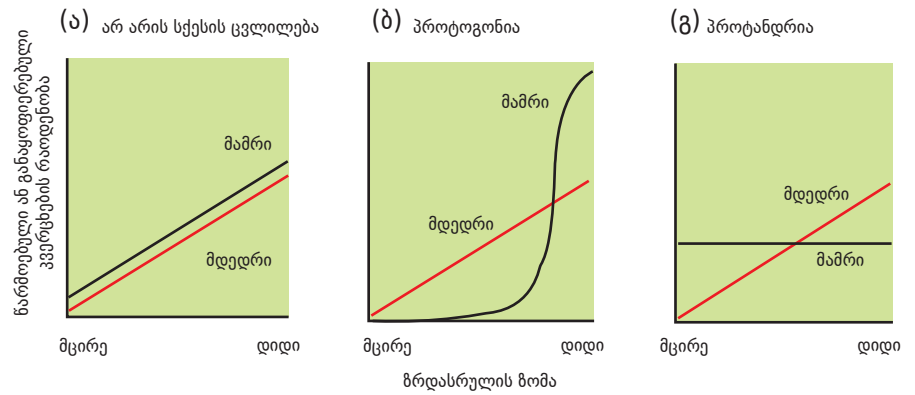


(ბ)





სურ. 17.14. თანმიმდევრული ჰერმაფროდიტიზმის შემთხვევაში სქესის შეცვლის ევოლუციის მოდელი. (ა) როცა რეპროდუქციული წარმატება სხეულის ზომასთან ერთად ორივე სქესში ერთნაირად იზრდება, გადარჩევა სქესის შეცვლისთვის არ ხდება. (ბ) მდედრიდან მამრზე გადასვლა (პროტოგონია) ოპტიმალურია, თუ მამრის რეპროდუქციული წარმატება ზომასთან ერთად უფრო მკვეთრად იზრდება, ვიდრე მდედრის. (გ) სანინალმდეგო შეფარდება უპირატესობას ანიჭებს პროტანდრიის ევოლუციას, როცა მამრი გადაიქცევა მდედრად, როცა დიდ ზომას აღწევს (After Warner 1984.)



მდედრია, ხოლო საბოლოო ფაზაში მკვეთრი შეფერილობის, ტერიტორიების დამცველ მამრად გადაიქცევა. ზოგიერთი ინდივიდი თავდაპირველად მამრია, მდედრს მოგვაგონებს და ერთად იჩეკება (სურ. 17.15). როგორც წესი მდედრი არ ყრის იმდენ კვერცხს, რამდენის განაყოფიერებას შეუძლია სიცოცხლის მოგვინებით ეტაპზე მამრად გადაიქცეულ თევზს. როგორც საწყისი მდედრები, ასევე საწყისი მამრები საბოლოოდ მამრებად გადაიქცევა, როცა აღწევს ზომას, რომელზეც რეპროდუქციულ წარმატება მაქსიმალურია (Warner 1984).

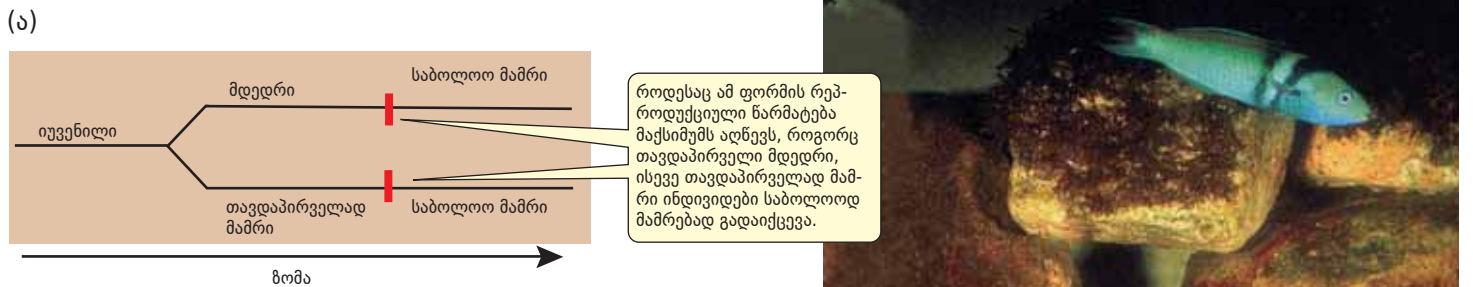
### გამრავლების მეთოდები

ორგანიზმები ძალიან განსხვავდებიან გენეტიკური სისტემის მიხედვით; მიუხედავად იმისა, ისინი სქესობრივი ან უსქესო გზით, თვითდამტევრვით ან არანათესაური შეჯვარებით მრავლდებიან, არიან ჰერმაფროდიტები ან განცალკევებული სქესი აქვთ. თითოეული ასეთი თვისების ევოლუციის მიზეზების და გზების დადგენა ევოლუციური ბიოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე რთული პრობლემაა და თანამედროვე კვლევების ერთ-ერთი ყველაზე შემოქმედებითი მიმართულებაა.

გენეტიკური სისტემა გენეტიკურ ცვალებადობაზე აისახება, რომელიც რა თქმა უნდა, აუცილებელია სახეობის ხანგრძლივი არსებობისთვის. საუკუნეზე მეტია, რაც ეს ფაქტი რეკომბინაციის და სქესობრივი გამრავლების არსებობის მიზეზად ითვლება, მაგრამ, როგორც ვნახეთ სახეობისთვის სარგებლის მოტანის არგუმენტი საეჭვოა, ვინაიდან ის ჯგუფურ გადარჩევას ეფუძნება. ჯგუფური გადარჩევა კი ევოლუციის სუსტი საშუალებაა. საკითხავია, პასუხისმგებელია თუ არა პოპულაციის შიგნით მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევა გენეტიკური სისტემის თვისებებზე.

### მუტაციის სიხშირის ეპოლუცია

ამ კითხვაზე პასუხს მიგვახლოვდებით, თუ თავდაპირველად მუტაციის სიხშირის ევოლუციაზე დავფიქრდებით. ამ თემაზე არსებობს ორი ჰიპოთეზა: მუტაციის სიხშირე გარკვეულ ოპტიმალურ დონეს აღწევს, ან შესაძლო მინიმალურ დონემდე ვითარდება. ცვალებადობა იწვევს სხვადასხვა ფაქტორების, როგორცაა დნმ-ის რეპარაციის ეფექტურობა, გენომის მუტაციის სიხშირის პოტენციურ გენეტიკურ ცვალებადობას. ოპტიმალური



სურ. 17.15. (ა) ორი მიმართულების დიაგრამა, რომლითაც (*Thalassoma bifasciatum*) — ის საბოლოო მამრები ვითარდება. (ბ) საბოლოო მამრი (ზედა) და მდედრი (ქვედა) ინდივიდები. თავდაპირველი მამრი ინდივიდები მდედრებს გვანან. (ბ © Gregory G. Dimijian/Photo Researchers, Inc.)

მეტაციის სიხშირის ჰიპოთეზის თანახმად, გადარჩევა უპირატესობას გარკვეულწილად უფარვის რეპარაციის (ალმდგენით) ფერმენტებს ანიჭებს. მეტაციის მინიმალური სიხშირის ჰიპოთეზის თანახმად, მეტაცია არსებობს მხოლოდ იმიტომ, რომ რეპარაციის სისტემა ეფექტურია შესაძლებელ ზღვრამდე, ან ვინაიდან გადარჩევა არასაკმარისად ძლიერია იმისთვის, რომ უპირატესობა ენერჯის ინვესტიციას უფრო ეფექტიან რეპარაციის სისტემაში მიანიჭოს. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, მეტაციის პროცესი ადაპტაცია არ არის.

ჯგუფური გადარჩევა მეტაციის ოპტიმალურ (ნულზე მეტ) სიხშირეს ანიჭებს უპირატესობას, ვინაიდან გენეტიკურად უცვლელი სახეობები გადაშენდება და რჩება მხოლოდ მეტაციის მქონე სახეობები. არ ვიცით, რამდენად სწრაფად მიმდინარეობს ეს პროცესი, ვინაიდან გადაშენების ასაცილებლად მეტაციის სიხშირე გარემოს ცვლილების შესაბამისი უნდა იყოს (Lynch and Lande 1993).

საპირისპიროდ, შეიძლება ვიკითხოთ: როგორ მოქმედებს მეტაციის სიხშირეზე პოპულაციის შიგნით მიმდინარე ევოლუცია. ეს შეიძლება გაკეთდეს "□•□•□" ლოკუსის დაშვებით, რომელიც სხვა გენების მეტაციის სიხშირეზე მოქმედებს. დავეუვათ, რომ მეტატორი ალელი, რომელიც ზრდის მეტაციის სიხშირეს, მოქმედებს წარმატებაზე ან მის მატარებლებზე მხოლოდ არაპირდაპირი გზით მის მიერ გამოწვეული მეტაციების "□□—, '- =". როგორც ჩანს, მეტატორი ალელის ბედი რეკომბინაციის დონეზე დამოკიდებულია. უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციაში მეტატორი ალელის სიხშირე მცირდება, ვინაიდან ალელის ასლები მათ მიერ გამოწვეულ მეტაციებთან პერმანენტულ კავშირშია. ამის შედეგად გაცილებით მეტი მეტაცია წარმატებას ამცირებს, ვიდრე ზრდის. მაგრამ ხანდახან შემთხვევით, ალელი მეტატორი სასარგებლო მეტაციას იძლევა. მაშინ მისი სიხშირე გაიზრდება მის მიერ გამოწვეული მეტაციის ავტოსტოპთან ერთად.

სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციაში რეკომბინაცია მეტატორ ალელს მის მიერ გამოწვეული სასარგებლო მეტაციისგან მალე განაცაკლებს და ის ავტოსტოპის საშუალებით მაღალ სიხშირეს ვერ მიადგენს. საზიანო მეტაციები მრავალ ლოკუსზე ხდება, ამიტომ მეტატორი ალელი, როგორც წესი, ერთ ან რამდენიმე ასეთ ლოკუსთან არის დაკავშირებული და მისი სიხშირე მცირდება. მაშასადამე, *სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციებში მიმდინარე ბუნებრივ გადარჩევას ტენდენცია აქვს მეტაციის სიხშირის გამზრდელი ნებისმიერი ალელის ელიმინაციის. მეტაციის სიხშირე უნდა განვითარდეს მინიმალურ შესაძლებელ დონემდე* – მაშინაც, თუ მეტაცია უზრუნველყოფს სახეობის ხანგრძლივ არსებობას. ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა თვლის, რომ მეტაციის არსებობა ორგანიზმების უმეტესობაში ადაპტაცია არ არის და უფრო ღნმ-ის რეკლუკაციის ფიზიკური და ქიმიური შედეგია, რომლის აცილება შეუძლებელია (Leigh 1973; Sniegowski et al. 2000).

მეტატორი ალელები ბაქტერია *Escheria coli*-ის ბუნებრივ პოპულაციებში შესაბამისი სიხშირით არსებს. *E. coli* უმეტესად უსქესოდ მრავლდება, ამიტომ მეტატორი ალელები ზოგჯერ ექსპერიმენტულ პოპულაციებში ფიქსირდება (სურ. 17.16). დამტკიცებულია, რომ ალელების სიხშირის ზრდას განაპირობებს ავტოსტოპი ახალ, სასარგებლო მეტაციებთან ერთად (Shaver et al. 2002).

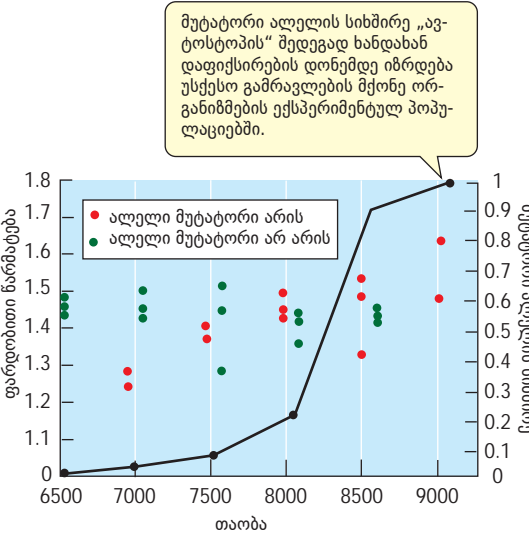
**სქესობრივი და უსქესო გამრავლება**

**სქესი** ორი გენომის გაერთიანებას (სინგამიას) ნიშნავს, რომელთა მატარებლები, როგორც წესი, გამეტები არიან. მეიოზის და გამეტოგენეზის შედეგად ხდება **რედუქცია**. სქესობრივი გამრავლების დროს ხშირად, მაგრამ არა ყოველთვის, ორი ინდივიდის შეჯვარება ხდება, მაგრამ ზოგიერთი ორგანიზმი თვითგანაყოფიერებით მრავლდება. სქესობრივი გამრავლების დროს თითქმის ყოველთვის ხდება ალელების სეგრეგაცია და ლოკუსებს შორის რეკომბინაცია, თუმცა რეკომბინაციის ხარისხი ცვალებადია. სქესობრივი გზით გამრავლებული სახეობების უმეტესობაში მდებარეობითი და მამრობითი სქესი განსხვავებულია, განსხვავებულია გამეტების ზომა (ანიომოგამია). იზოგამურ ორგანიზმებში, როგორცაა *Chlamydomonas* და მრავალი სხვა წყალმცენარე, დანყვილებული უჯრედები ერთნაირი ზომისაა. ასეთ სახეობებს დანყვილების ტიპები და არა განსხვავებული სქესი ახასიათებს. სახეობას, რომლის ინდივიდი მდებარეობს მამრია, **ორსახლიანი** ანუ გონოქორისტიული ეწოდება. სახეობები, სადაც ერთი ინდივიდი ორივე სახეობის გამეტას წარმოქმის, **ჰერმაფროდიტულია** ან კოქსესუალური.

უსქესო გამრავლება შეიძლება **გეგეტაციური** იყოს. ამ დროს შთამომავლობა უჯრედების ჯგუფისგან წარმოიშობება. ასე ხდება მაგალითად მცენარეებში, რომლებიც ამონაყარით ან სტოლონებით მრავლდება. უსქესო გამრავლების ერთ-ერთი ტიპია **პართენოგენეზი**, როცა შთამომავლობა ერთი უჯრედიდან ვითარდება. პართენოგენეზის ყველაზე ხშირი ფორმაა **აპომიქსისი**. ამ დროს მეიოზი დათრგუნულია და ნაშიერი გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედიდან ვითარდება. ასეთი შთამომავალი გენეტიკურად დედის იდენტურია, თუ არ ჩავთვლით იმ უჯრედის ევოლუციურ შტოში მომხდარ მეტაციას, საიდანაც კვერცხუჯრედი ვითარდება. უსქესო გამრავლების მქონე და გენეტიკურად თითქმის იდენტური ინდივიდების ევოლუციურ შტოს შეიძლება კლონი ვწოდოთ.

ზოგიერთ ტაქსონში რეკომბინაციისა და გამრავლების მეთოდის ევოლუცია შეიძლება სწრაფი იყოს. მკვლევრებმა *Drosophila*-ს ლაბორატორიული პოპულაციების ხელოვნური გადარჩევის შედეგად ლოკუსების გარკვეული წყვილების კროსინგოვერის სიხშირე შეცვალეს და სქესობ-

**სურ. 17.16.** *Escherichia coli*-ის ექსპერიმენტული პოპულაციის გენომში მეტაციის სიხშირის გამზრდელი მეტატორი ალელის სიხშირე იზრდება (წარფე) და საბოლოოდ ფიქსირდება ერთ ან რამდენიმე სასარგებლო მეტაციასთან ერთად ავტოსტოპის შედეგად. მეტატორი ალელის მატარებელი კლონების ნიმუშები (წითელი წრეები) აჩვენებს დროთა განმავლობაში წარმატების ზრდას. კლონების, რომლებიც ამ ალელის მატარებლები არ არიან (მწვანე წრეები) წარმატება ამ დროს არ იცვლება. მეტატორი ალელის სიხშირე სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციაში არ გაიზრდება (After Shaver et al. 2002.)



რივი გზით გამრავლებული წინაპრებისგან პართენოგენეზული ხაზებიც კი მიიღეს (Carson 1967; Broks 1988). უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციები მცენარეების და ცხოველების მრავალ სქესობრივ გამრავლების მქონე სახეობაში გვხვდება, მაგალითად, მწერებში და კიბოსნაირებში. თუმცა სქესობრივი გამრავლებისთვის საჭირო მრავალი თვისება უფრო სწრაფად დეგრადირებს პოპულაციებში, სადაც განვითარდა უსქესო გამრავლება. უსქესოდან სქესობრივ გამრავლებაზე გადასვლა ნაკლებად საგარაულო ხდება (Normark et al. 2003).

**სქესთან დაკავშირებული პრობლემები**

სქესისა და რეკომბინაციის არსებობის ტრადიციული ახსნაა ის, რომ ეს თვისებები როგორც მუდმივ, ასევე ცვალებად გარემოში ზრდის სახეობების ადაპტაციური ევოლუციის სიჩქარეს და ამგვარად გადაშენების რისკს ამცირებს. ის რომ ეს გრძელვადიანი სარგებელია, დაფიქსირდა ფილოგენეტიკური მასალებით: უსქესო გამრავლების მქონე ეუკარიოტების ევოლუციური ხაზების უმეტესობა შედარებით ახლახანს განვითარდა სხესობრივი გამრავლების მქონე წინაპრებისგან და ამ ევოლუციურ ხაზებში ხშირად რჩება სტრუქტურები, რომლებიც სქესობრივი ფუნქციის მატარებლები იყო. ამ შემთხვევის ტიპური მაგალითია ბაბუაწვერა *Taraxacum officinale*. ეს სახეობა სრულად აპომიქტურია, მაგრამ სქესობრივი გზით გამრავლებულ *Taraxacum* სახეობას ძალიან გავს. მასში შენარჩუნებულია უფუნქციო მტვრიანები და მკვეთრი შეფერილობის ყვავილის ფოთლის მსგავსი სტრუქტურები, რომლებიც სქესობრივი გამრავლების მქონე წინაპარში დამტკვრავ მწერებს იმიდავდნენ. (სურ. 17.17ა). თუ პართენოგენეზული ევოლუციური შტო მილიონობით წლის განმავლობაში გადარჩება, მაშინ ის სქესობრივი გამრავლების მქონე ნათესავისგან ძალიან განსხვავებული გახდება და მორფოლოგიურად თუ ეკოლოგიურად განსხვავებულ კლასს მოგვცემს. მსგავსი მრავალფეროვნება იწყება უსქესო გამრავლების არსებობის მომენტიდან და ეუკარიოტების მხოლოდ რამდენიმე ჯგუფში არსებობს. მაგალითად, Bdelloida რიგის როტიფერებში (სურ. 17.17ბ; Normark et al. 2003). დღეისთვის, დიდი ხნის წინ განვითარებული უსქესო გამრავლების მქონე ევოლუციური შტოების უმეტესობა გადაშენდა.

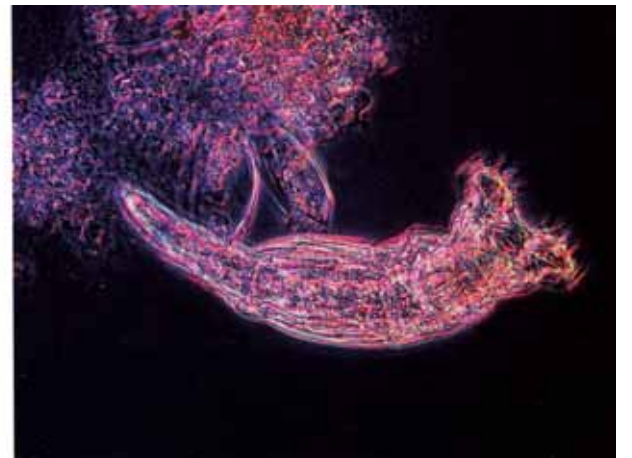
ის, რომ პართენოგენეზული გამრავლების მქონე ევოლუციური შტოების უმეტესობა შედარებით ახალი წარმოშობისაა ნიშნავს, რომ სქესობრივი გამრავლება ამცირებს გადაშენების რისკს. თუ ეს არის მისი უპირატესობის მიზეზი, სქესი შეიძლება იყოს ორგანიზმის ნიშან-თვისებებიდან ერთ-ერთი, რომელიც ჯგუფური გადარჩევის შედეგად განვითარდა. მაგრამ რეკომბინაციას და სქესობრივ გამრავლებას სერიოზული ზიანიც მოაქვს. რეკომბინაცია გენების ადაპტაციურ კომბინაციებს ანადგურებს. მაგალითად, პრიმულას *Primula vulgaris* სახეობაში მოკლე ბუტკოსა და გრძელი მტვრიანების მქონე მცენარეები GA გენების კომბინაციის მქონე ქრომოსომის მატარებლებია, ხოლო გრძელი ბუტკოსა და მოკლე მტვრიანების მქონე კომბიგოტურებია ga კომბინაციის მიხედვით. ეს კომბინაციები ადაპტაციურია, ვინაიდან მათი მატარებელი მცენარეები ადვილად ჯვარდებიან, მაგრამ რეკომბინაციის შედეგად წარმოიქმნება Ga-ს მაგვარი კომბინაცია. მას ახასიათებს მოკლე მტვრიანები და მოკლე ბუტკო და ნაკლებად წარმატებული დამტვრვა. როგორც წესი უსქესო გამრავლება გენების ადაპტაციურ კომბინაციებს ინარჩუნებს, როცა სქესობრივი გამრავლება მათ შლის და მათ შორის არანონასწორულ კავშირსაც ამცირებს. ალელის სიხშირე, რომელიც განაპირობებს რეკომბინაციას, შეიძლება შემცირდეს კროსინგოვერის სიხშირის გაზრდით თუ ის ასოცირებულია გენების იმ კომბინაციასთან, რომელიც წარმატებას ამცირებს (სურ. 17.18).

სქესობრივ გამრავლებას სხვა ზიანის მოტანაც შეუძლია. ეს ზიანი იმდენად დიდია, რომ მისი არსებობა ბიოლოგიის ერთ-ერთი რთული გამოცანა გახდა. ეს არის სქესის საფასური. წარმოიდგინეთ, რომ არსებობს მდედრების ორი გენოტიპი, ერთი სქესობრივად მრავლდება, მეორე კი უსქესოდ. მრავალ სქესობრივი გამრავლების მქონე სახეობაში, შთამომავლობის მხოლოდ ნახევარი მდედრია. თუმცა უსქესო გამრავლების

(ა)



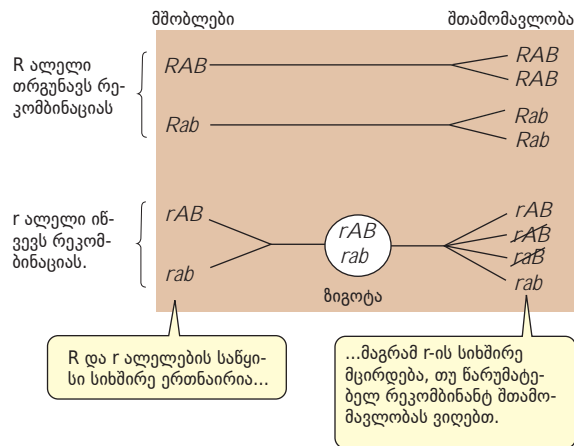
(ბ)



**სურ. 17.17.** (ა) ბაბუაწვერა *Taraxacum officinale* უსქესოდ, აპომიქსისისით მრავლდება. მკვეთრი ფერის ყვავილი, რომელიც განვითარდა დამტვრეავი მწერების მოსაზიდად, მიუთითებს, რომ ამ სახეობაში უსქესო გამრავლება ახლახანს განვითარდა. ამ გვარის ზოგიერთი სახეობა მართლაც სქესობრივად მრავლდება. (ბ) Bdelloida გვარის როტიფერა. როტიფერების ეს ჯგუფი სხვა მრავალუჯრედიანებისგან განსხვავდება, ვინაიდან შედარებით დიდი ხნის განმავლობაში ინარჩუნებს პართენოგენეზს (a photo © Painet, Inc.; ბ © Eric V. Gravé.)



მქონე სახეობებში მდედრის ყველა შთამომავალი მდედრია (ვინაიდან ისინი მემკვიდრეობით იღებენ დედის სქესის განმარტებულ გენებს). თუ სქესობრივად გამრავლებულ და უსქესოდ გამრავლებულ მდედრებს ერთნაირი ნაყოფიერება აქვს, მაშინ სქესობრივად გამრავლებულ მდედრებს ეყოლებათ უსქესოდ გამრავლებული მდედრების შვილიშვილების მხოლოდ ნახევარი (სურ. 17.19). მაშასადამე, უსქესო გენოტიპის რაოდენობის ზრდის სიჩქარე სქესობრივი გენოტიპის ზრდის სიჩქარეს დაახლოებით ორჯერ აღემატება (სხვა მაჩვენებლები ტოლია). ასე რომ, უსქესო გამრავლების განმარტებელი მუტანტი ალელი ძალიან სწრაფად უნდა დაფიქსირდეს, თუ ის სქესობრივად გამრავლებულ პოპულაციაში გაჩნდა. გრძელვადიან პერსპექტივაში უსქესო გამრავლების განვითარებამ შეიძლება პოპულაცია გადაშენებამდე მიიყვანოს, მაგრამ, თუ გავითვალისწინებთ უსქესო გამრავლების ორმაგ მოგებას, საეჭვოა, რომ გადაშენება იმდენად ხშირია, რომ ხელი შეუშალოს სქესობრივი გამრავლებისას პოპულაციის შიგნით აპომიქტური გენოტიპების ჩანაცვლებას. იმის დადგენა, არსებობს თუ არა სქესობრივი გამრავლების მოკლევადიანი სარგებელი, რომელიც აღემატება მის მიერ გამოწვეულ მოკლევადიანი ზიანს, საკმაოდ რთულია (Maynard Smith 1978; Charlesworth 1989; Kondrashov 1993).



**სურ. 17.18.** რეკომინაციის სიხშირის გამზრდელი ალელის (r) სანინალმდელო გადარჩევა იმ შემთხვევაში, თუ ალელების Ab და aB კომბინაციების წარმატება AB და ab კომბინაციების წარმატებამე ნაკლებია. წინაპარ თაობას R-ის და r-ის ორ-ორი ასლი აქვს. R ალელის, რომელიც სქესობრივ გამრავლებასა და რეკომინაციას თრგუნავს, სიხშირე იზრდება, ვინაიდან ის დაკავშირებულია უპირატესობის მქონე AB და ab გენოტიპებთან. ქვედა დიაგრამამე ასახულია წყალმცენარის მსგავსი ორგანიზმი, რომლის დიპლოიდური ზიგოტა გადის მეიოზს. მისი სასიცოცხლო ციკლის ძირითადი ნაწილი ჰაპლოიდურია. იგივე პრინციპი მოქმედებს იმ ორგანიზმების შემთხვევაში, რომელთა სასიცოცხლო ციკლის ძირითადი ფაზა დიპლოიდურია.

**სქესობრივი გამრავლებისა და რეკომინაციის სარგებლის ჰიპოთეზები**

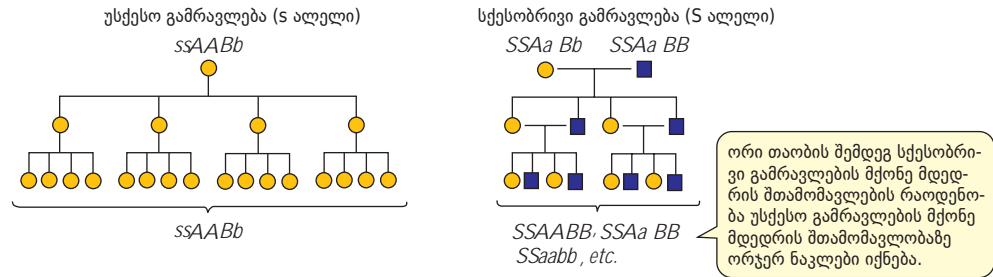
სქესის და რეკომინაციის უპირატესობის მრავალი განმარტება არსებობს (Kondrashov 1993), თუმცა მათი უმეტესობა შემდეგი რამდენიმე ძირითადი თემის ვარაიაცია არის.

**დაზიანებული დნმ-ის აღდგენა.** რეკომინაციის ერთ-ერთი უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ დაზიანებული ან განწყეტილი დნმ-ის მოლეკულის აღდგენა ჰომოლოგიური ქრომოსომის დაუზიანებელი თანმიმდევრობის გადმოწერით ხდება (Bernstein and Bernstein 1991). ამ ჰიპოთეზის თანახმად, გენების ახალი კომბინაციების შექმნა დნმ-ის აღდგენის მოლეკულური მექანიზმის გვერდითი პროდუქტია და არა სქესობრივი გამრავლების ან რეკომინაციის არსებობის გონივრული ახსნაა. თუმცა ეს ჰიპოთეზა ვერ ხსნის მეიოზის და სინგამიის სათუთ მექანიზმებს. ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობას სჯერა, რომ სახეობების უმეტესობაში სქესის შენარჩუნება სხვა მიზეზებით, მათ შორის ცვალებადობით და გადარჩევით, არის განპირობებული (Maynard Smith 1988; Barton and Charlesworth 1998).

**ტყუპების კონკურენცია.** დავეუბათ, გენოტიპები განსხვავდება ლიმიტირებული რესურსის გამოყენების გზებით. მაშინ მცირე ტერიტორია ან ჰაბიტატი სქესობრივი გამრავლების მქონე ოჯახის მეტ შთამომავლობას შეინახავს, ვიდრე უსქესო გამრავლების ოჯახის, ვინაიდან უსქესო გამრავლების მქონე ოჯახში გენეტიკურად იდენტური ტყუპებია, რომელთა შორის კონკურენცია მეტია. (Williams 1975; Bell 1982). თუმცა ტყუპების კონკურენცია არ არის რაღაც არაჩვეულებრივი მოვლენა და ეს ალბათ არ ხსნის სახეობებში სქესობრივი გამრავლების უპირატესობას (Barton and Charlesworth, 1998).

**მიულარის ერთი მიმართულებით მოძრაობი მქანნიშის თიორია (ratchet).** მუტაციის მიერ გამოწვეული დაზიანების პრევენცია. ჰერმან მიულერმა (1964) რადიაციის მუტაგენური ეფექტის აღმოჩენისთვის ნობელის პრემია მიიღო. მას ეკუთვნის ჰიპოთეზა, რომელსაც მიულერის ერთი მიმართულებით მოძრაობა ეწოდება (სურ. 17.20). უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციებში სხვადასხვა ლოკუსებზე არსებული საზიანო მუტაციები 0,1,2,...m მუტაციების მატარებელი გენოტიპების სპექტრს ქმნის. ინდივიდს შეიძლება მეტი მუტაცია ჰქონდეს, ვიდრე მის წინაპარს, მაგრამ არა ნაკლები. მაშასადამე, ნულოვანი მუტაციის მქონე კლასი დროთა განმავლობაში მცირდება, ვინაიდან მისი წარმომადგენლები ახალ საზიანო მუტაციებს იძენს. მეტიც, გენეტი-

**სურ. 17.19.** სქესობრივი გამრავლების საფასური. სქესობრივი გამრავლების მაკოდირებული S ალელის მიერ გამოწვეული ზიანის შედარება უსქესო გამრავლების მაკოდირებული s ალელის უპირატესობასთან. წრეებით გამოასახულია მდედრები, კვადრატებით — მამრები. ერთი პოპულაციის ორივე მდედრი ოთხ, თანაბრად წარმატებულ შთამომავალს ტოვებს, მაგრამ S ალელის სიხშირე პირველ თაობაში 2/3-დია, მესამე თაობაში კი 1/3-მდე მცირდება, რაც მამრების გაჩენით არის განპირობებული. S ალელის სიხშირე გაიზრდება, თუ გარემო შეიცვლება და aabb-ს მსგავსი რეკომინანტი გენოტიპის გადარჩენის სიხშირე სხვა გენოტიპებზე მეტი გახდება.



კური დრეიფის გამო სასრული ზომის პოპულაციებში ნელოვანი კლასი შემთხვევით შეიძლება დაიკარგოს მიუხედავად იმისა, რომ მისი წარმატება უმაღლესია (რაც უფრო მცირეა პოპულაცია, მით უფრო მეტი ალბათობით ეს შეიძლება მოხდეს). ასე რომ, ყველა გადარჩენილ გენოტიპს, მინიმუმ ერთი საზიანო მუტაცია ექნება. ადრე თუ გვიან, იგივე გენეტიკური დრეიფის შედეგად, დაიკარგება ერთი მუტაციის მატარებელი კლასი, და ყველა გადარჩენილი ინდივიდი, როგორც მინიმუმ, ორი მუტაციის მატარებელი იქნება. წარმატებული გენოტიპების შემთხვევითი დაკარგვა გრძელდება. ეს შეუქცევადი პროცესია. წარმატების შემცირება დიდი ალბათობით ამცირებს პოპულაციის ზომას, ეს კი თავის მხრივ, ზრდის სიხშირეს, რომლითაც მუტაციებით დატვირთული გენოტიპები იკარგება გენეტიკური დრეიფის შედეგად. შეიძლება მივიღოთ წარმატების აჩქარებელი დაკარგვა, ანუ „მუტაციური კატასტროფა“, რომელსაც გადაშენამდე მივყვართ (Lynch et al. 1993). საპირისპიროდ, რეკომბინაცია სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციებში ალაღვენს მუტაციური კატასტროფის ზღვარზე მყოფ ზოგ გენოტიპს, ვინაიდან წარმოიქმნება შთამომავლობა წარმატებული ალელების ახალი კომბინაციით.

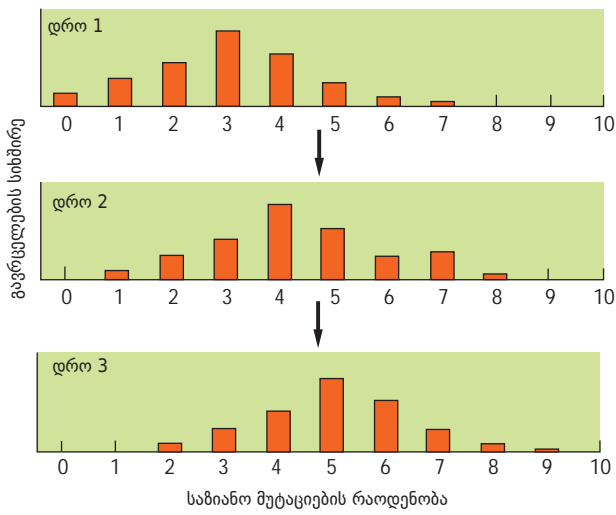
მიუღერის შეუქცევადი პროცესით გამოწვეული წარმატების შემცირება შეიძლება ნელი იყოს, ასე რომ ამ ჰიპოთეზით ახსნილი სქესობრივი გამრავლების უპირატესობა, როგორც ჩანს, ვერ დააბალანსებს სქესობრივი გამრავლების ორმაგ საფასურს. თუმცა ამ ჰიპოთეზამ შეიძლება ნაწილობრივ ახსნას სქესობრივი გამრავლების მქონე ევოლუციური ხაზების უფრო გრძელვადიანი არსებობა.

**დეტარმინისტული მუტაციური პროცესი.** დავეუბათ, სხვადასხვა ლოკუსზე არსებული საზიანო მუტაციები წარმატებას უფრო მეტად ამცირებს, როცა კომბინირებულია ერთ გენოტიპში, ვიდრე ცალ-ცალკე. ისინი ავლენენ „სინერგიული ეპისტაზისი“. ალექსეი კონდრაშოვი (1988) აღნიშნავს, რომ ასეთი მუტაციები სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციიდან უფრო სწრაფად გამოირიცხება, ვინაიდან სქესობრივად გამრავლებულ პოპულაციაში რეკომბინაციის შედეგად ისინი ერთად გროვდება. მაშასადამე, სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციებში საშუალო წარმატება ( $\bar{W}$ ) უფრო მაღალ დონეზე ნარჩუნდება. კონდრაშოვმა აჩვენა, რომ ამ ეფექტმა შეიძლება გადაფაროს სქესობრივი გამრავლების ორმაგი საფასური, თუ ერთი თაობის ერთ გენომზე მინიმუმ ერთი ახალი, საზიანო მუტაცია მოდის. არ არის ცნობილი საკმარისად მაღალია თუ არა საზიანო მუტაციის სიხშირე, რომ სქესობრივი გამრავლების საფასური დააბალანსდეს. მეტიც, *Escherichia coli*-ს ბაქტერიებში საზიანო მუტაციებს წარმატებაზე სინერგიული მეგავლენა არ აქვს (Elena and Lenski 1997).

**ცვალებად გარემოსთან ადაპტაცია.** დავეუბათ, პოლიგენური თვისება მასტაბილიზირებულ გადარჩევას განიცდის, მაგრამ ნიშან-თვისების ოპტიმალური ფორმა ცვალებადი გარემოს ზეგავლენით იცვლება (Maynard Smith 1980). დავეუბათ, რომ A,B,C,D... ალელები სხეულის ზომას ადითურად ზრდის, ხოლო a,b,c,d... ალელები ამცირებს. შუალედური ზომისთვის მიმდინარე მასტაბილიზირებელი გადარჩევა ამცირებს ცვალებადობას და ქმნის უარყოფით, არაწონასწორულ კავშირს ისე, რომ AbCd-ის და aBcD-ის მაგვარი კომბინაციები ჭარბად არის წარმოდგენილი (იხ. მე-13 თავი). თუ გადარჩევა იცვლება ისეთი მიმართულებით, რომ უპირატესობა სხეულის დიდ ზომას ენიჭება, მაშინ ABCD-ს მაგვარი კომბინაციები უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციებში არ გადარჩება, მაგრამ სწრაფად განადგურდება სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციებში. ეს თვისება სქესობრივ გამრავლებას არა მხოლოდ ხანგრძლივ (პოპულაციის ადაპტაციის მაღალი ხარისხი), არამედ მოკლევადიან სარგებელსაც ანიჭებს, ვინაიდან სქესობრივად გამრავლებული მშობლები მეტი ალბათობით ტოვებენ უკეთესი გადარჩენის უნარის მქონე შთამომავლობას, ვიდრე უსქესოდ გამრავლებული მშობელი. ეს ჰიპოთეზა სწორი რომ იყოს, გადარჩევის რეჟიმი საკმაოდ ხშირად უნდა შეიცვალოს და რაღაც ფაქტორებმა უნდა შეინარჩუნოს გენეტიკური ცვალებადობა, ვინაიდან მუდმივი, ოპტიმალური ფენოტიპის მასტაბილიზირებელი გადარჩევის გრძელვადიანი რეჟიმი დააფიქსირებს ჰომობიოტურ გენოტიპს (როგორიცაა AABBCcdd) (იხ. მე-13 თავი).

ერთი პოპულარული შესაძლებლობაა ის, რომ გენეტიკური ცვალებადობის და სქესობრივი გადარჩევის უპირატესობას პარამიტები ინარჩუნებს. თუ რემისტენტული მასპინძლის გენოტიპის (მაგალითად, ABCD-ის) სიხშირე იზრდება, პარამიტი შეიძლება ისე შეიცვალოს, რომ მას შეუტოს. პარამიტის გენოტიპები, რომელსაც შეუძლია ნაკლებად გავრცელებულ მასპინძელ გენოტიპებზე იერიშის მიტანა (მაგალითად, abCD-ზე), შეიძლება შემდგომში იშვიათი გახდეს, ასე რომ მასპინძლის იშვიათი გენოტიპები მეტ წარმატებას მიაღწევს და მათი სიხშირე გაიზრდება. მასპინძლისა და პარამიტის მუდმივი თანავოლუციის პირობებში გადარჩევა სქესობრივი გამრავლებისთვის მიმდინარეობს, რომელიც მუდმივად წარმოქმნის ალელების იშვიათ კომბინაციებს. პარამიტების როლი წითელი დედოფლის ჰიპოთეზის ერთ-ერთი მაგალითია (იხ. მე-7 თავი), რომლის თანახმად სახეობა მუდმივად უნდა განვითარდეს, რომ ბუნებრივი მტრების ან კონკურენტების ევოლუციურ

**სურ. 17.20.** მიუღერის შეუქცევადი პროცესი. ნაჩვენებია უსქესოდ გამრავლებული პოპულაციებისთვის სხვადასხვა რაოდენობის (0-10) საზიანო მუტაციის მქონე ინდივიდების რაოდენობა სამ წარმატებულ დროს. საზიანო მუტაციის მცირე რაოდენობის მქონე კლასი (0 მედა გრაფიკზე და 1 შუა გრაფიკზე) დროთა განმავლობაში ქრება. ამის მიზეზია როგორც გენეტიკური დრეიფი, ასევე ახალი მუტაციების შექმნა. სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციაში 0 კლასის რეკონსტრუქცია ხდება, ვინაიდან რეკომბინაცია პირველი კლასის გენომებს შორის ნელოვანი მუტაციის მქონე შთამომავლობასაც იძლევა (After Maynard Smith 1988.)



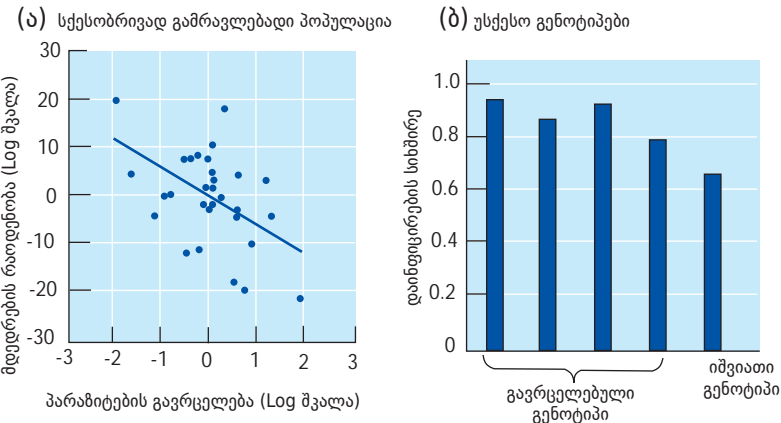
ცვლილებებთან გამკლავება შეძლოს.

სქესის უპირატესობის წითელი დედოფლის ჰიპოთეზა მხოლოდ გარკვეულ პირობებში სრულდება, მაგალითად პარაზიტების მიერ გამოწვეული ძალიან მძლავრი გადარჩევის პირობებში (Otto and Nuismer 2004). მაგრამ არსებობს მტკიცებულებები მის სასარგებლოდაც (Jokela and Lively 1995; Lyvely and Dybdahl 2000). მაგალითად, მტკნარი წყლის ლოკოკინას *Potamopyrgus antipodarum*-ის სქესობრივი გამრავლების მქონე ფორმა უფრო გავრცელებულია იმ ადგილებში, სადაც უხვად არის პარაზიტი ტრემატოდა (სურ. 17.21ა), ხოლო ჩვეულებრივი უსქესოდ გამრავლებული გენოტიპები მეტად ინფიცირდება სიმპატრიული ტრემატოდებით, ვიდრე იშვიათი კლონები — წითელი დედოფლის ჰიპოთეზის შესაბამისად (სურ. 17.21ბ). ასევე ნათელია, რომ პარაზიტისა და მასპინძლის კოევილუცია ხშირად ხდება დროის იმ მონაკვეთში, რომელსაც ჰიპოთეზაც მოითხოვს.

**გაქლიერებალი ადაპტაცია მიმართული გადარჩევის პირობებში.** სქესობრივი გამრავლების ყველაზე აშკარა სარგებელია ის, რომ ის ზრდის ახალ პირობებთან ადაპტაციის სიჩქარეს ახალი მუტაციების ან იშვიათი ალელების კომბინაციის შედეგად. უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციებში სასარგებლო A და B მუტაციები მხოლოდ მაშინ კომბინირებს, როცა მზარდ ევოლუციურ შტოში, სადაც A მუტაცია უკვე არსებობს, მეორე მუტაცია (B) ჩნდება (ან პირიქით). სქესობრივი გზით გამრავლებულ პოპულაციებში და სხვადასხვა ევოლუციურ შტოში წარმოქმნილი A და B მუტაციების კომბინაცია უფრო სწრაფად ხდება (სურ. 17.22). თუმცა, ევოლუციური სიჩქარის განსხვავება მხოლოდ დიდ პოპულაციებში არსებობს. მცირე ზომის პოპულაციებში მუტაციების რაოდენობა იმდენად მცირეა, რომ პირველი (A) მუტაცია გადარჩევის მიერ მეორე მუტაციის წარმოქმნამდე ფიქსირდება. ამ შემთხვევაში მნიშვნელობა არა აქვს პოპულაცია უსქესოდ თუ სქესობრივად მრავლდება. მაშასადამე, რეკომბინაცია ადაპტაციურ ევოლუციას ან აჩქარებს და ან არა.

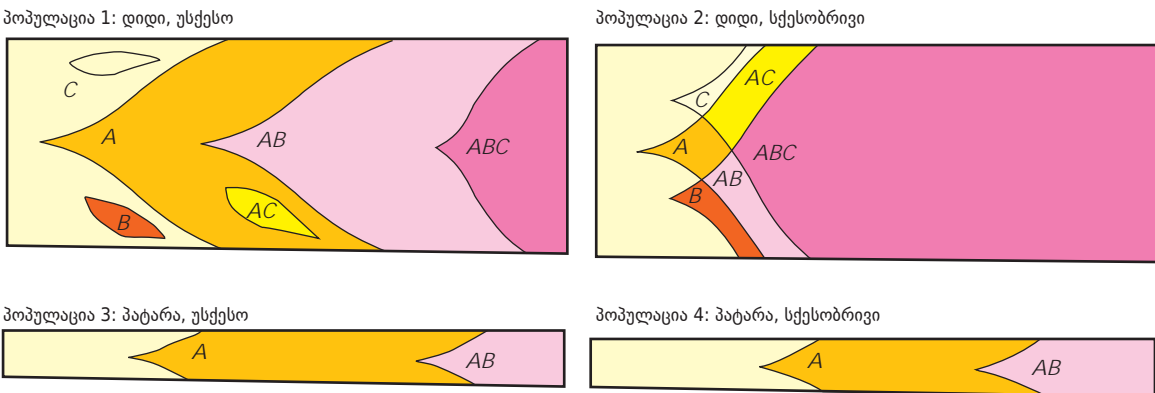
ეს ჰიპოთეზა ექსპერიმენტულად დადასტურებულია. მაგალითად, ლაბორატორიაში ერთუჯრედიანი მწვანე წყალმცენარე *Chlamydomonas reinhardtii*-ის სქესობრივად გამრავლებული პოპულაციები უფრო მაღალ წარმატებას უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციებზე სწრაფად ავითარებენ. მეტიც, ჰიპოთეზის ვარაუდის შესაბამისად, ეს ეფექტი შეამჩნიეს დიდი და არა მცირე ზომის პოპულაციებში (Colegrave 2002). უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციების უფრო ნელი ადაპტაცია შეიძლება მათი გადაშენების მაღალი სიხშირის მთავარი მიზეზია, რასაც ადასტურებს უსქესო გამრავლების მქონე თანამედროვე ეუკარიოტების შედარებით ახალი წარმოშობა. მაგრამ იმის ალბათობა, რომ მიმართული გადარჩევა საკმაოდ ხშირია მოკლევადიანი სარგებელის წარმოქმნისთვის, რომელიც საჭიროა სქესის საფასურის ასანაზღაურებლად, საკმაოდ დაბალია.

როგორც ხედავთ, რაიმე ერთი ჰიპოთეზით სქესობრივი გამრავლების უპირატესობის ახსნა რთულია, ალბათ აქ უფრო ფაქტორების კომბინაციასთან გვაქვს საქმე (see West et al. 1999). სქესობრივი გამრავლების არსებობის მიზეზზე საპასუხოდ ალბათ საჭიროა, როგორც მეტი გენეტიკური მონაცემები (მუტაციების სიხშირის), ასევე ბუნებრივ პოპულაციებში მიმდინარე გადარჩევის უკეთესი ცოდნა.



**სურ. 17.21.** პარაზიტი ტრემატოდით გამოწვეული გადარჩევა მტკნარი წყლის ლოკოკინებში სქესობრივ გამრავლებას ანიჭებს უპირატესობას, თუმცა ლოკოკინას უსქესო გამრავლების მქონე გენოტიპიც აქვს. (ა) სქესობრივი გამრავლების მქონე გენოტიპების რაოდენობა პარაზიტებით მდიდარ ადგილებში მოზინადრე ლოკალურ პოპულაციებში მეტია, რაც ნაჩვენებია ამ პოპულაციებში მდებარე რაოდენობის შემცირებით. (ბ) როცა უსქესო გამრავლების მქონე სხვადასხვა გენოტიპების ლოკოკინები დაუკველია ტრემატოდებისგან, უფრო იშვიათი გენოტიპის მატარებელი ლოკოკინები ნაკლებად ინფიცირდება, ვიდრე ოთხი გავრცელებული გენოტიპის მატარებლები (ა after Jokela and Lively 1995; ბ after Lively and Dybdahl 2000.)

**სურ. 17.22.** რეკომბინაციის გავლენა ევოლუციის სიჩქარეზე. A, B და C ერთად სასარგებლო ახალი მუტაციებია. უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციებში (1 და 3) AB (ან ABC) კომბინაცია იქამდე არ წარმოიქმნება, სანამ პირველი მუტაციის (A) მატარებელი ევოლუციურ შტოში მეორე მუტაცია (როგორცაა B) არ წარმოიქმნება. დიდი ზომის, სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციაში (2), დამოუკიდებელი მუტაციები ევოლუციურ შტოში რეკომბინაციის შედეგად უფრო სწრაფად შეიძლება შეგროვდეს, ასე რომ ადაპტაციაც უფრო სწრაფად მოხდება. მცირე ზომის, სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციებში (4) სასურველი მუტაციების წარმოქმნის ინტერვალები იმდენად დიდია, რომ სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაცია უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციაზე სწრაფად ვერ ადაპტირდება (Crow and Kimura 1965.)





## სქესთა შეფარდება, სქესის განაწილება და სქესის მდგრადობა

ორი სქესი დიდი ზომის (ვერცხუკრედები) და მცირე ზომის (სპერმა) გამეტების არსებობას გულისხმობს. რატომ არსებობს განსხვავებული სქესი? მოდელების თანახმად, ანიზოგამია ვითარდება, თუ ერთ გენოტიპს უპირატესობა აქვს, ვინაიდან მისი გამეტების დიდი ზომა შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობას ზრდის, ხოლო მეორე გენოტიპს უპირატესობა ენიჭება, ვინაიდან მას შეუძლია მრავალი გამეტის წარმოქმნა. შუალედური ზომის გამეტების მქონე ინდივიდებს არავითარი უპირატესობა არა აქვთ. მაშასადამე, უნდა განვითარებულიყო ძალიან განსხვავებული ზომისა და ორი ტიპის გამეტა (Charlesworth 1978).

გამეტების ორი სახეობა უკვე გვაქვს. ამჯერად უნდა გავიგოთ, რატომ არის ზოგიერთი სახეობა პერმაფროდიტი, ზოგი ორსახლიანი და რატომ (ზოგიერთ ორსახლიან სახეობაში) სქესთა შეფარდება 0,5-ს უახლოვდება (1:1). ამგვარ ცვალებადობას სქესის განაწილების თეორია ხსნის (Charnov 1982; Frank 1990).

### სქესთა შეფარდების ევოლუცია

**სქესთა შეფარდება** მამრების პროპორციაა. პოპულაციაში სქესთა შეფარდება (პოპულაციის სქესთა შეფარდების) ინდივიდუალური მდგრადობის შთამომავლობაში არსებული სქესთა შეფარდებისგან უნდა განსხვავდებოდეს (ინდივიდუალური სქესთა შეფარდება), რაც მე-12 თავში უკვე გავაკეთეთ. მე-12 თავიდან ვიცით, რომ დიდი ზომის, შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციაში მამრისკენ გადახრილი ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების მქონე გენოტიპს უპირატესობა აქვს, თუ პოპულაციის სქესთა შეფარდება მდგრადობისკენ არის გადახრილი და პირიქით, ვინაიდან უმცირესობაში მყოფი სქესის ყველა ინდივიდს მეტი შთამომავლობა აქვს, ვიდრე უმრავლესობაში მყოფი სქესის ყველა ინდივიდს. ინდივიდუალური სქესის 0,5 შეფარდების მქონე გენოტიპი ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა (ESS), ვინაიდან მას ერთ სულზე უდიდესი შვილიშვილების რაოდენობა აქვს (იხ. სურ. 12.18).

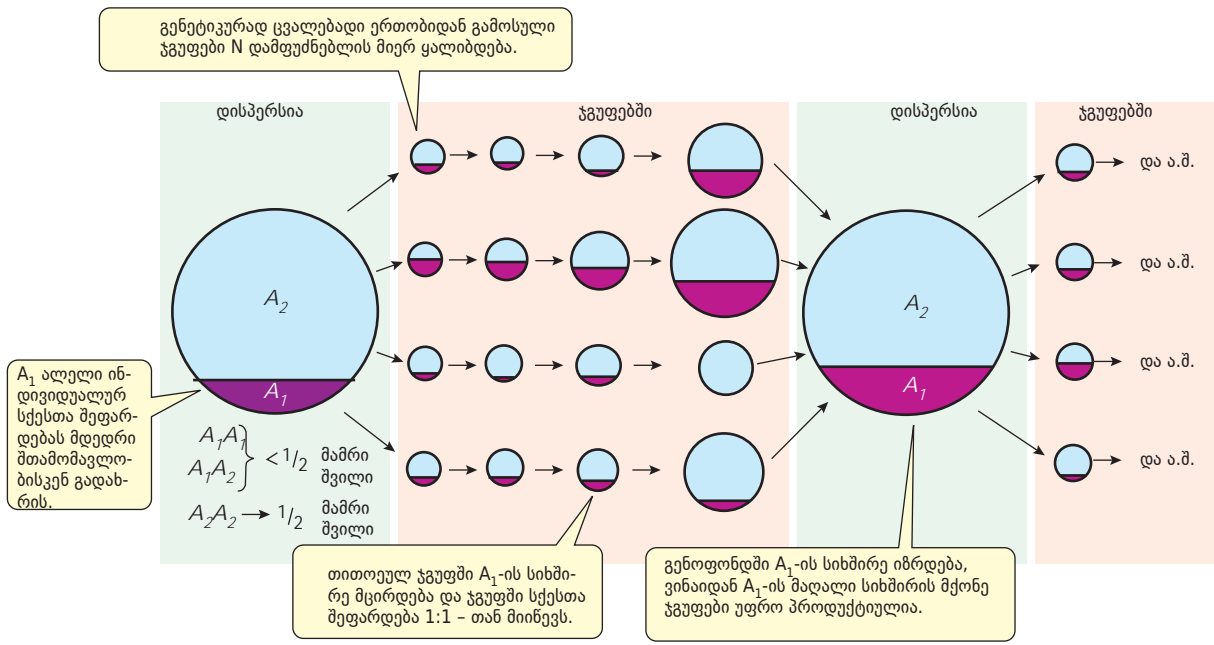
თუმცა მრავალი სახეობის დიდ პოპულაციაში დაწყვილება არ არის შემთხვევითი, ის შემთხვევითია ერთი ან რამდენიმე დამფუძნებლისგან გამრავლებულ მცირე ზომის ადგილობრივ ჯგუფებში. ერთი ან რამდენიმე თაობის შემდეგ მცირე ჯგუფის შთამომავლობა თვითონაც ქმნის დიდ პოპულაციას. ჰაბიტატის მონაკვეთებს იკავებს და ცივლი მეორდება. მაგალითად, პარაზიტი კრამანების მრავალ სახეობაში ერთი ან რამდენიმე მდგრადობის შთამომავლობა ერთ მასპინძელზე იჩეკება და ერთმანეთთან თითქმის მაშინვე წყვილდება; შემდეგ მდგრადობითი სქესის შთამომავლები ახალი მასპინძლების ძებნისას ვრცელდებიან გარკვეულ ტერიტორიაზე. ასეთ სახეობებში სქესთა შეფარდება ხშირად მდგრადობისკენ არის გადახრილი.

უილიამ ჰამილტონი (1967) „სქესთა არაჩვეულებრივ შეფარდებებს“ დაწყვილების ლოკალური კონკურენციით ხსნის. თუ დიდი ზომის პოპულაციაში მდგრადობის მამრი შთამომავლობა მენცილეებისთვის კონკურენციაში სხვა მრავალი მდგრადობის მამრი შვილებთან შედის, ლოკალურ ჯგუფში, რომელიც მათი დედის დაფუძნებულია, ისინი მხოლოდ ერთმანეთთან კონკურირებენ. მაშასადამე, დამფუძნებელი მდგრადობის გენები უკეთესად გამრავლდება, თუ ის ძირითადად მდგრადობის შობს. მის მიერ დატოვებული მამრების რაოდენობა ყველა მდგრადობის გასანაყოფიერებლად საკმარისი უნდა იყოს. დამატებითი მამრები ზედმეტია, რადგანაც ყველანი დედის გენების მატარებელი არიან. მდგომარეობა სხვა კუთხითაც შეგვიძლია გავიმართოთ, თუ მივხვდებით, რომ მდგრადობისკენ გადახრილი ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების მქონე გენოტიპებით დაარსებულ ჯგუფს პოპულაციაში მეტი ინდივიდი (გენი) შეაქვს, ვიდრე არაგადახრილი გენოტიპების მიერ დაარსებულ ჯგუფს. ლოკალურ ჯგუფებს შორის მდგრადობის წარმოებაში სხვაობა, მდგრადობისკენ გადახრილი ალელების სიხშირეს მთლიან პოპულაციაში ზრდის (სურ. 17.23; Wilson and Colwell 1981). რაც უფრო მეტია ჯგუფის დამფუძნებლების რაოდენობა, მით უფრო ახლოსაა თანაბართან სქესთა ოპტიმალური შეფარდება.

ამ თეორიის საუკეთესო დასტურია პარაზიტი კრამანებში, მაგალითად *Nasonia vitripennis*, სქესთა შეფარდების ადაპტაციური პლასტიურობა. ერთი ან რამდენიმე მდგრადობის შთამომავლობა, ბუმის მატლში ვითარდება და მატლიდან გამოსვლის შემდეგ ერთმანეთთან წყვილდება. თეორიის თანახმად, მდგრადობის მდგრადობითი სქესის შვილების რაოდენობა მამრებზე მეტი უნდა იყოს, მაგრამ უნდა ველოდოთ, რომ სქესთა შეფარდება მასპინძელში განვითარებული ოჯახების რაოდენობის ზრდასთან ერთად გაიზრდება. გარდა ამისა, თუ მეორე კრამანას, რომელიც იმავე მასპინძელზე დებს ვვერცხებს, შეუძლია წინა პარაზიტიზმის ნიშნების პოვნა, უნდა ველოდოთ, რომ მისი ინდივიდუალური სქესთა შეფარდება მეტი იქნება, ვიდრე წინა მდგრადობის. ჯონ ვერენმა (1980) მეორე მდგრადობის ოპტიმალური ინდივიდუალური სქესთა შეფარდება თეორიულად გამოთვალა და შემდეგ მეორე მდგრადობის რეალური, ინდივიდუალური სქესთა შეფარდება გამოა, რისთვისაც ბუმის მატლებში თვალის ფერის მუტაციით განსხვავებული *Nasonia*-ის შტოები შეიყვანა. ამ მონაცემებმა თეორიული პროგნოზები დაადასტურა (სურ. 17.24)

### სქესის განაწილება, ჰერმაფროდიტიზმი და ორსახლიანობა

პოტენციურად პერმაფროდიტი ინდივიდების მიერ გამრავლებაზე დახარჯული ენერჯია და რესურსები მდედ-

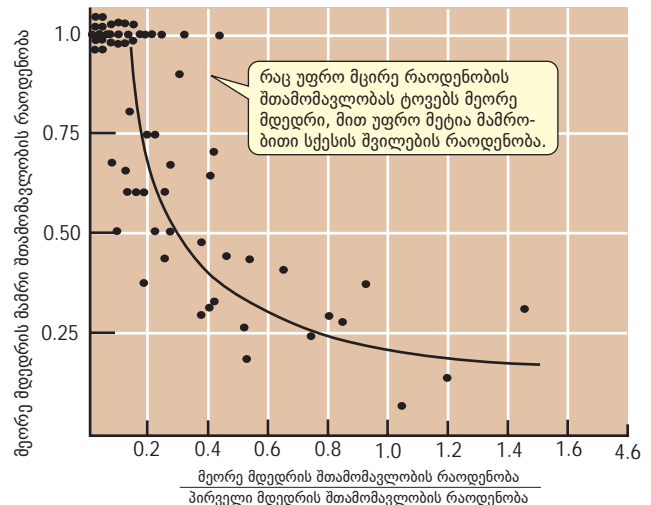


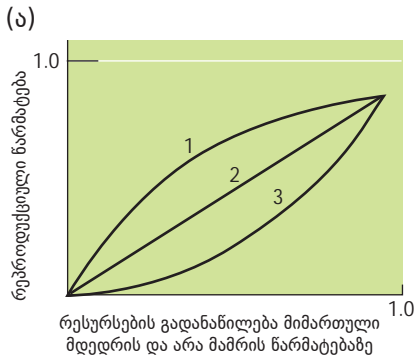
**სურ. 17.23.** მდებარეობს გადახრილი სქესთა შეფარდების ევოლუციის მოდელი პოპულაციაში, რომელიც ადგილობრივი ჯგუფებისგან შედგება, მაგრამ პერიოდულად ქმნის დისპერსიული ინდივიდების ერთობას.  $A_1$  ალელის სიხშირე, რომელიც ინდივიდუალურ სქესთა შეფარდებას მდებარეობს მთამომავლობის სკენ გადახრის, ყოველი წრის მეტი ნაწილით არის გამოსახული. ყოველი წრის ზომა ასახავს ჯგუფის ან პოპულაციის ზომას. გენეტიკურად მრავალფეროვანი ერთობიდან შექმნილი ჯგუფები ერთი ან რამდენიმე დამფუძნებლის მიერ ყალიბდება. ჯგუფებს შორის  $A_1$  ალელის სიხშირე შემთხვევითად იცვლება. რამდენიმე თაობის შემდეგ  $A_1$ -ის სიხშირე თითოეულ ჯგუფში მცირდება, მაგრამ ჯგუფი მით უფრო იზრდება, რაც უფრო მაღალია  $A_1$ -ის სიხშირე (ვინაიდან თუ პოპულაციაში მხოლოდ მდებარეები არიან, ისინი მეტ შთამომავლობას დატოვებენ, ვიდრე იმ შემთხვევაში, თუ პოპულაციაში მამრებიც არიან). როცა ინდივიდები ჯგუფებს გამოეყოფა, ისინი დისპერსიის ერთობას ქმნიან. მასში წარმოიქმნება განსახლებულების გენოფონდი და ამ გენოფონდში  $A_1$ -ის სიხშირე ნინა დისპერსიის შემდეგ იზრდება (After Wilson and Colwell 1981.)

რის ფუნქციებს (მაგალითად, კვრაცხები, თესლი) და მამრის ფუნქციებს (მაგალითად, სპერმა, მეწყვილის ძიება) შორის სხვადასხვა პროპორციით ნაწილდება. რაც ერთ სქესობრივ ფუნქციაზე ნაწილდება, მეორეზე ვერ განაწილდება, ამიტომ ორი სქესობრივი ფუნქციის მეშვეობით მიღწეულ რეპროდუქციულ წარმატებებს შორის კომპენსაცია უნდა არსებობდეს. ორსახლიან სახეობებში ინდივიდები რეპროდუქციულ ენერჯიას მთლიანად ერთ ან მეორე სქესობრივ ფუნქციაზე ანაწილდებიან.

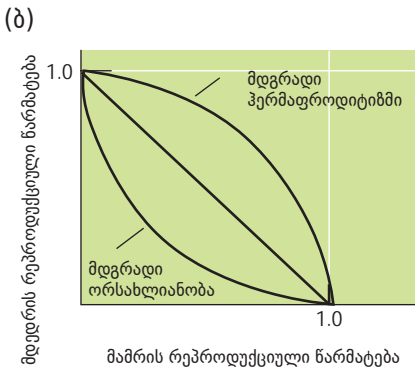
ინდივიდის რეპროდუქციული წარმატება შეიძლება მამრის ან მდედრის ფუნქციაზე რესურსის პროპორციული განაწილების წრფივი ფუნქცია (მეორე გრაფიკი 17.25ა სურათზე), ან პროგრესიული (მესამე გრაფიკი) ან რეგრესიული (პირველი გრაფიკი) ფუნქცია იყოს. უკანასკნელ შემთხვევაში თეორიულად ოპტიმალური სტრატეგია პერმანენტულია (სურ. 17.25ბ), თუმცა ოპტიმალურია ერთი ან მეორე სქესის არსებობა, თუ რესურსის განაწილებასთან ერთად რეპროდუქციული წარმატება წრფივზე უფრო სწრაფად იზრდება. 17.25ს სურათზე.

**სურ. 17.24.** პარამიტოიდ კრანანებში ინდივიდუალური სქესთა შეფარდების ადაპტაციური რეგულაცია. მდედრები, ჩვეულებრივ, იგივე მასპინძლიდან გამოსულ მამრებთან წყვილდებიან. წერტილები აჩვენებს ურთიერთკავშირს „მეორე“ მდედრის (ანუ მდედრის, რომელმაც ბუმის ჭურჭში დადო კვრაცხები, სადაც სხვა მდედრს უკვე ჰქონდა საკუთარი კვრაცხები დადებული) შთამომავლობაში მამრების რაოდენობასა და მასპინძელში მისი შთამომავლობის რაოდენობას. მეორე მდედრის შთამომავლობის თეორიულად პროგნოზირებული ინდივიდუალურთა სქესთა შეფარდება, როგორც პირველი მდედრის შთამომავლობის სქესთა შეფარდებისა და ორი მდედრის შთამომავლობის ფარდობითი რაოდენობის ფუნქციის მრუდი. თუ მეორე მდედრის შთამომავლობა მთლიანად რაოდენობის მცირე ნაწილია, მაშინ ამ მდედრის ოპტიმალური „სტრატეგია“ მამრობითი სქესის კრანანების გაჩენაა, რომლებიც პირველი მდედრის შთამომავალ მრავალ მდედრს გაანაყოფიერებენ. რაც უფრო მცირე რაოდენობის შთამომავლობას ტოვებს მეორე მდედრი, მით უფრო მეტია მამრობითი სქესის შვილების რაოდენობა (After Werren 1980.)





**სურ. 17.25.** სქესზე გადანაწილებული რესურსების თეორია. (ა) ინდივიდის რეპროდუქციული წარმატება, როგორც ერთ-ერთ სქესზე მიმართული რესურსების ფუნქცია. ამ სქესის ფუნქციაზე მიმართული რესურსების გადანაწილების ზრდამ შეიძლება გამოიწვიოს რეპროდუქციული წარმატების (1) შეყოვნება (2) წრფივი ზრდა (3) პროგრესული ზრდა. (ბ) მამრის რეპროდუქციული წარმატებისა და მდღერის რეპროდუქციული წარმატების კავშირი. რადგანაც რესურსები ნაწილდება ამ ორ ფუნქციას შორის, არსებობს ინდივიდის რეპროდუქციული წარმატების კომპენსაცია, რომელიც მიიღწევა ერთ-ერთის სქესობრივი ფუნქციის მეშვეობით. ეს უდიდობა იყოს წრფივი დამოკიდებულება და მამრისა და მდღერის რეპროდუქციული წარმატების ჯამი კომპენსაციის მრუდის ნებისმიერ წერტილში 1-ის ტოლი იყოს. თუ რეპროდუქციული წარმატების მოგება ერთი-ერთი სქესისთვის გადანაწილების შენელებული ფუნქციაა (მრუდი 1 სურ. ა), მაშინ ჰერმაფროდიტის წარმატება აღემატება ცალსქესიანი ინდივიდების წარმატებას (რეპროდუქციული წარმატება = 1.0 ერთი სქესობრივი ფუნქციისთვის და 0 მეორესთვის). თუ რეპროდუქციული წარმატება არის გადანაწილების მზარდი ფუნქცია (მრუდი 3 ა სურათზე), მაშინ კომპენსაციის მრუდი არის ჩაზნექილი, და ორსახლიანობა სტაბილურია ანუ ჰერმაფროდიტის წარმატება ორსახლიანებზე ნაკლებია (After Thomson and Brunet 1990.)



რათმე გამოსახული კომპენსაციის მრუდის ფორმა შეიძლება შეცვალოს იმ სტრუქტურების განვითარების სფასურმა, რომელიც საჭიროა ორივე სქესის ფუნქციონირებისთვის. თუ სტრუქტურების უმეტესობა, რომლებიც ასოცირებულია გამრავლებასთან, მამრისა და მდღერის ფუნქციებს ერთდროულად აძლიერებს, მაშინ ჰერმაფროდიტიზმი წარმატებული იქნება, რადგან ინდივიდს ორივე სქესობრივი ფუნქციის დახმარებით და ზედმეტი ძალისხმევის გარეშე შთამომავლობის დატოვება შეუძლია. თუ მდღერისა და მამრის ფუნქციები სხვადასხვა სტრუქტურებს საჭიროებს, მაშინ ინდივიდი სასურველია მდღერი ან მამრი იყოს. ჰერმაფროდიტს ორივე სქესობრივი ფუნქციის სტრუქტურების ჩამოყალიბების საფასურის გაღება უწევს და მისი წარმატება დაბალია.

**ინბრინგი და არანათესაური შეჯვარება**

თვითგანაყოფიერება, რომელის შედეგია ინბრინგი, ზოგ ჰერმაფროდიტ ცხოველში (როგორცაა ლოკოკინა) და მრავალ მცენარეში გვხვდება. მრავალ მცენარეში კი ორივე: თვითგანაყოფიერება და სხვა მცენარეების მტვრიანებში მტვრის გადატანა (არანათესაური შეჯვარება) არსებობს. არანათესაური შეჯვარების გამომწვევი თვისებებია ორსახლიანობა (განცალკევებული სქესი), მამრისა და მდღერის ასინქრონული ფუნქციები (მომწიფება და მტვრის გაბნევა იქამდე, სანამ იგივე ყვავილის ბუტკო მზადაა მის მისაღებად, ან ამის შემდეგ) და თვითშეუთავსებლობის რამდენიმე ტიპი (Matton et. al 1994). თვითშეუთავსებლობის ყველაზე გავრცელებულ შემთხვევაში ჰაპლოიდური მტვრის მარცვლის ზრდა ყოვნდება, თუ თვითშეუთავსებლობის ლოკუსზე მდებარე მისი ალელი დიპლოიდური დინგის, რომელზეც ეს მტვრიანა ხვდება, ნებისმიერ ალელს მიესადაგება. თვითშეუთავსებლობის ალელების დნმ-ის თანმიმდევრობა ადასტურებს, რომ ეს პოლიმორფიზმები ძალიან ძველი და სტაბილურია. მაგალითად, ძალყურძენასებრთა გვარში (კარტოფილი, თამბაქო, პეტუნია და სხვები) სახეობების შიგნით თვითშეუთავსებლობის ალელების ამინომჟავური თანმიმდევრობების 40% განსხვავებულია (რაც მიუთითებს, რომ ამ ალელების დათიშვა დიდი ხნის წინ მოხდა) და სახეობებს შიგნით ზოგი ალელი ერთმანეთთან უფრო შორეულ ნათესაურ კავშირშია, ვიდრე სხვა გვარის სახეობის ალელებთან, რომელთაგან ეს სახეობა 36 მილიონი წლის წინ განცალკევდა (იხ. სურ. 12.23ა). იმ მიზეზის, რომ პოლიმორფიზმი ასე დიდ ხანს შენარჩუნდა, ერთადერთი ახსნა დამაბალანსებელი სელექციაა (Clark 1993; იხ. მე-12 თავი). საპირისპიროდ, ზოგიერთმა მცენარემ, მაგალითად ხორბალმა, ყვავილების თვითდამტვრის ძლიერი ტენდენცია განავითარა. ასეთი სახეობები უმეტესად ცოტა მტვრს აწარმოებენ და მცირე ზომის, შეუმჩნეველი, უსუნო ყვავილები აქვს ანუ დამტვრევის მოზიდვაზე არ ზრუნავენ. ზოგჯერ ასეთი სახეობის ყვავილები კვირტებს ჰგავს და საერთოდ არ იშლება.

ცხოველებში ინბრინგის თავიდან აცილების ადაპტაციები შედარებით რთული ასახსნელია. ინბრინგის, სავარაუდოდ, გამრავლებამდე განსახლება და ინცესტის არიდება უშლის ხელს. ინცესტის არიდება ნათესავებთან დაწყვილებებზე უარის თქმა (Thornhill 1993). ინცესტის არიდება აღწერილია ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების რამდენიმე სახეობაში, მაგალითად შიმპანზეში. მღრღნელების სახეობებში ნათესავების დაწყვილების ალბათობა მცირეა, ხოლო სახლის თავი ირჩევს შეწყვილებას ინდივიდებთან, რომლებიც მისგან განსხვავდებიან ჰისტოშეუთავსებლობის (MHC) ძირითადი ლოკუსის მიხედვით. ეს ლოკუსი მნიშვნელოვან როლს თამაშობს იმუნურ რეაქციებში (Potts et al. 1991).

ნათესაური შეჯვარების თავიდან აცილება აუცილებლად გაგვახსენებს ადამიანთა საზოგადოებების რელიგიურ და სამოქალაქო კანონებში ჩადებულ „ინცესტის ტაბუს“. ინბრინგის და სოციალური ტაბუს ინტერპრეტაციის საკითხები საკმაოდ წინააღმდეგობრივია. ზოგიერთ საზოგადოებაში მისაღება ნათესავების ქორწინება (Ralls et al. 1986). ინცესტი უფრო ხშირი მოვლენაა, ვიდრე ამას საზოგადოება აღიარებს. განსაკუთრებით ხშირია ახალგაზრდა გოგონებზე მამებისა და ბიძების ძალადობა. ასეთი ფაქტები ეჭვქვეშ



აყენებს შეხედულებას, რომ ჩვენს სახეობაში ჩამოყალიბებულია ინცესტის მიმართ ძლიერი, გენეტიკური საფუძვლის მქონე ანტიპათია (განსაკუთრებით კაცებში). ზოგიერთი ანტროპოლოგის აზრით, არანათესავეების დაწყობა სოციალური მოვლენაა (და არა გენეტიკური თვისება), რომელიც ჩამოყალიბდა ოჯახებსა ან უფრო მოზრდილ ჯგუფებს შორის თანამშრომლობის მისაღწევად, რომ ადამიანმა ეკონომიკური და სხვა სახის სარგებელი მიიღოს.

ინბრიდინგი ზრდის ჰომოზიგოტურობას და ხშირად იწვევს ინბრიდინგის დეპრესიას (იხ. მე-9 თავი). ინბრიდინგის დეპრესიას, ჩვეულებრივ, საზიანო, რეცესიული ალელების ჰომოზიგოტურობა იწვევს, მაგრამ ზოგჯერ ჭარბად დომინანტი ლოკუსის ჰომოზიგოტურობითაა გამოწვეული, რომლის მიხედვით ჰეტეროზიგოტების წარმატება უდიდესია (Syenoyama et al. 1993). თუ ჰომოზიგოტური, რეცესიული ალელები იწვევს ინბრიდინგის დეპრესიას, მაგრამ ინბრიდინგი ხანგრძლივად მიმდინარეობს, გადარჩევა წმინდავს პოპულაციას ასეთი ალელებისგან და გენეტიკური ცვალებადობა თეორიულად მცირდება, მაგრამ საშუალო წარმატება იზრდება. ამის შედეგად, ხანგრძლივი ინბრიდინგის მქონე პოპულაციის საშუალო წარმატება შეიძლება ტოლი გახდეს, ან გადააჭარბოს კიდევაც სანყისი, არანათესაური შეჯვარების მქონე პოპულაციის წარმატებას (Lande and Schemske 1985).

სპენსერ ბარეტმა და დებორა ჩარლზვორტმა (1991) ეს ჰიპოთეზა ნაწილობრივად დაადასტურეს. მათ გამოიყენეს წყალმცენარე *Eichhornia paniculata*-ის გენეტიკურად შერეული ბრაზილიური პოპულაცია და თვითგანაყოფიერების მქონე იამაიკური პოპულაცია. მცენიერებმა ხუთი თაობის განმავლობაში ყველა პოპულაცია ჯერ თვითდამტვერვის საშუალებით გაამრავლეს, შემდეგ ინბრიდინგის ხაზები ჯვარედინად დაამტვერეს. გენეტიკურად შერეულ ბრაზილიურ გენეალოგიურ შტოებში ყვავილების რაოდენობა ინბრიდინგის პირობებში შემცირდა (სურ. 17.26ა), მაგრამ მკვეთრად გაიზარდა ინბრედული ხაზების ჯვარედინი დამტვერვის შედეგად. საპირისპიროდ, ბუნებრივი თვითგანაყოფიერების მქონე იამაიკური პოპულაციები შესაბამისობაში იყვნენ განმდნის თეორიასთან: როცა ისინი ერთმანეთს შეაჯვარეს მათ არ გამოავლინეს არც ინბრიდინგის დეპრესია, არც ჰეტეროზისი (სურ. 17.26ბ).

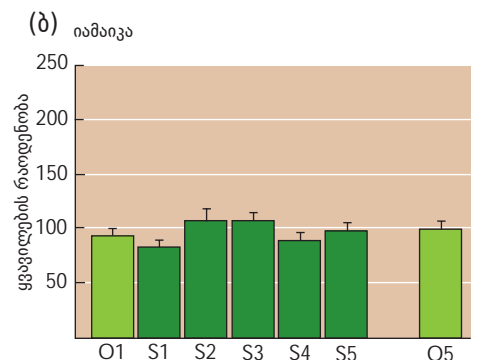
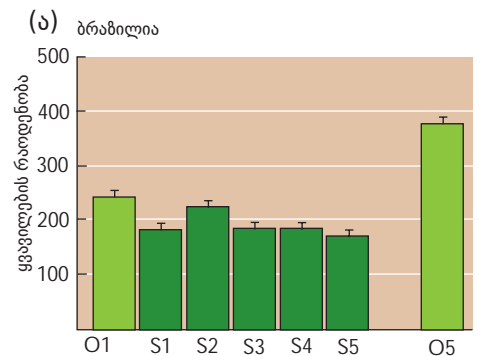
### ინბრიდინგისა და არანათესაური შეჯვარების სარგებელი

რ.ა. ფიშერმა (1941) პირველმა აღნიშნა, რომ მცენარის გენოტიპი, რომელიც თვითგანაყოფიერებით და მტვერის გაბნევით ერთდროულად მრავლდება (ნაწილობრივი თვითდამტვერვა), გადარჩევის მხვრივ გაცილებით უფრო მომგებიანია, ვიდრე მხოლოდ არანათესაური შეჯვარების მქონე ან მხოლოდ თვითდამტვერვის მქონე გენოტიპი. ნაწილობრივი თვითდამტვერვის მქონე ყოველი ინდივიდი შემდეგ თაობას გენებს სამი გზით გადასცემს: კვერცხუჯრედების (ოვულების), თვითდამტვერვის შედეგად მტვერით და მტვერით არანათესაური შეჯვარების მაშეგობით. მარტო არანათესაური შეჯვარების მქონე გენოტიპი გენებს მხოლოდ კვერცხუჯრედებისა და არანათესაური მტვერის საშუალებით გადასცემს. ნაწილობრივი თვითდამტვერვის მქონე და არანათესაური შეჯვარების მქონე ინდივიდების მიერ გადაცემული გენების შეფარდებაა 3:2, და ნაწილობრივი თვითდამტვერვის მქონე ინდივიდებს 50%-ით მეტი მოგება აქვს. თვითდამტვერვის მქონე ინდივიდები არ მრავლდებიან არანათესაური მტვერით, ისინი ნაწილობრივი თვითდამტვერვის მქონე ინდივიდებთან შედარებით 50%-იან წაგებაში არიან. ასე, რომ მხოლოდ არანათესაური შეჯვარების მქონე ინდივიდების განვითარებისთვის, მათი მოგება უნდა იყოს 50%-იან წაგებაზე მეტი, როგორც ეს ფიშერმა აღწერა.

თვითშეუთავსებლობის მსგავსი თვისებების ყველაზე მნიშვნელოვანი სარგებელი ინბრიდინგით გამოწვეული დეპრესიის აცილებაა (lloyd 1992; Charlesworth and Charlesworth 1978). ობლიგატური ან ჩვეულებრივი თვითდამტვერის ევოლუციამ ორი დაბრკოლება უნდა გადაილახოს. ესენია ინბრიდინგის დეპრესია და რეპროდუქციული წარმატების დაკარგვა არანათესაური მტვერის გზით. თვითდამტვერის რამდენიმე შესაძლო სარგებელი ზოგჯერ ამგვარ მიანს გადაწონის. პირველი: მხოლოდ თვითდამტვერვით გამრავლებული ინდივიდები ენერჯიასა და რესურსს ზოგავენ, ვინაიდან მცირე ზომის

სურ. 17.26. *Eichhornia paniculata* მცენარის (ა) გენეტიკურად შერეული ბუნებრივი ბრაზილიური პოპულაციისა და (ბ) ინბრიდინგით გამრავლებული ბუნებრივი იამაიკური პოპულაციის ყვავილების საშუალო რაოდენობა არანათესაური შეჯვარების შედეგად მიღებულ პირველ თაობაში (O1), თვითდამტვერვის მქონე ხუთი თაობაში (S1-S5) და თვითდამტვერვით გამრავლებული მცენარეების ერთმანეთთან შეჯვარების ხუთი თაობის შემდეგ (O5). ბუნებრივი არანათესაური შეჯვარების (აუტროსინგის) მქონე ბრაზილიურ პოპულაციაში ვლინდება ინბრიდინგის დეპრესია (შეადარეთ O1 — S5, და არანათესავეების შეჯვარების შემთხვევაში ჰეტეროზისის — O5), მაგრამ ინბრიდინგის მქონე ბუნებრივი იაკაიკური პოპულაციაში ის არ არის (After Barrett and Charlesworth 1991; photo courtesy of S.C. H.Barret).

არანათესაური შეჯვარება      თვითდამტვერვა



ყვავილები აქვს და ცოტა მტვერი. მაგრამ ყვავილის ზომის საწყისი მცირე შემცირება თვითდამტვერისგან მოტანილ ზიანს ვერ გადაწონის (Jarne and Charlesworth 1993).

მეორე, მაშინაც, თუ თვითდამტვერვა საშუალოდ საზიანოა, მან შეიძლება ზოგჯერ წარმოქმნას ძალიან წარმატებული ჰომოზიგოტური გენოტიპი, რომელიც შემდგომში ფიქსირდება. ასეთი გენოტიპები თვითდამტვერვის სიხშირის გამზრდელი ალელების მატარებელია (Holsinger 1991). ერთ-ერთი შესაძლებლობაა, რომ თვითდამტვერვამ ადგილობრივად ადაპტირებული გენოტიპები შეიძლება გენების მიმოცვლითა და რეკომბინაციით გამოწვეული „არანათესაური შეჯვარების დეპრესიისგან“ დაიცვას. მაგალითად, ნიკოლას ვასერმა და მერი პრაისმა (1989) სხვადასხვა გეოგრაფიული მანძილით დაშორებული *Ipomopsis aggregata* მცენარეები შეაჯვარეს, მათი თესლი ერთნაირ პირობებში დარგეს და შთამომავლობაში წარმატებასთან დაკავშირებული თვისებები გამოემს. აღმოჩნდა, რომ საშუალო მანძილით დაშორებული მცენარეების შთამომავლობის წარმატება უდიდესია, ხოლო შორეული და ახლო მდებარე მცენარეების წარმატება ნაკლებია, რაც ერთ შემთხვევაში ინბრიდინგის დეპრესიის მიზეზით ხდება, ხოლო მეორე შემთხვევაში (დაშორებული მცენარეების შთამომავლობაში) არანათესაური დეპრესიის გამო. მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ შორეულ პოპულაციებს სხვადასხვანაირად კოადაპტირებული გენების კომბინაციები აქვს, რომლებიც შესაძლებელია სხვადასხვა პირობებზე ადაპტირებული. რეკომბინაცია გენების ასეთ კომბინაციებს შორის თვითდამტვერვით უნდა არიდებული იყოს.

მესამე, და ალბათ ყველაზე მნიშვნელოვანია — რეპროდუქციული გარანტია: მცენარე თვითდამტვერვის შედეგად გარკვეული რაოდენობის თესლს ყველა შემთხვევაში ქმნის. დამტვერვის მცირე რაოდენობა, პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვე, ან რაიმე სხვა პირობა ამას ხელს არ უშლის. ამ პიპოთემას მრავალი ფაქტი ადასტურებს (Jarne and Charlesworth 1993; Wyatt 1988). მაგალითად, თვითდამტვერვის ადაპტაცია ძალიან გავრცელებულია მკაცრ გარემოში მზარდ მცენარეებში, სადაც მწერები იშვიათია ან კანონზომიერების გარეშე ჩნდება. იგივე ხდება კუნძულებზე, სადაც კოლონიზაციის შემდეგ გარკვეული დროის განმავლობაში პოპულაციები იშვიათად გვხვდება.

## რეზიუმე

1. წარმატების კომპონენტები (ერთ სულზე გენოტიპის ზრდის სიხშირე,  $r$ ) გადარჩენისა და ნაყოფიერების ასაკთან დაკავშირებული სიდიდეებია. მორფოლოგიური და სხვა ფენოტიპური თვისებების ბუნებრივი გადარჩევა აისახება სასიცოცხლო ციკლის ამ თვისებებზე. სასიცოცხლო ციკლის თვისებები ინდივიდუალური, და არა ჯგუფური გადარჩევის პროდუქტია.
2. შეზღუდვები, განსაკუთრებით კომპენსაციები (trade-offs) გადარჩენასა და რეპროდუქციას შორის, ასევე შთამომავლობის ზომასა და რაოდენობას შორის, იცავს ორგანიზმს უსასრულოდ გრძელი სიცოცხლის ხანგრძლივობისა და უსასრულო ნაყოფიერების განვითარებისგან.
3. გადარჩენისა ( $I_x$ ) ან ნაყოფიერების ( $m_x$ ) ცვლილებების გავლენა წარმატებაზე დამოკიდებულია ასაკზე, რომელშიც ეს ცვლილებები ვლინდება და ასაკთან ერთად მცირდება. აქედან გამომდინარე, ხანდაზმულ ასაკში გადარჩენისა და გამრავლების უნარისთვის მიმდინარე გადარჩევა სუსტია.
4. ამის შედეგად ვითარდება დაბერება (ფიზიოლოგიური). დაბერების ნაწილობრივი მიზეზია ადრეულ ასაკში სასარგებლო გენების უფროს ასაკში უარყოფითი პლეიტროპიული გავლენა.
5. თუ გამრავლება ძალიან დიდი საფასურის გადახდას მოითხოვს (ზრდისა ან გადარჩენის მხვრივ), მაშინ შეიძლება განვითარდეს განმეორებითი და/ან დაყოფილებული გამრავლება. ამის შედეგად უფროს ასაკში რეპროდუქციული წარმატება უნდა ანამლაურედეს ადრეულ ასაკში გამრავლების არ ქონის შედეგად წარმოქმნილ წარმატების დანაკარგს. სხვა შემთხვევაში ოპტიმალურია ერთი გამრავლების მქონე სასიცოცხლო ციკლი, როცა ორგანიზმის მთელი რესურსი ერთჯერად გამრავლებას ხმარდება. მრავალჯერადი გამრავლების უნარი ყალიბდება, თუ იუვენული სიკვდილიანობა ზრდასრულების სიკვდილიანობასთან შედარებით მაღალია და პოპულაციის სიმჭიდროვე სტაბილურია.
6. ნაშიერების ოპტიმალური რაოდენობა ხშირად მაქსიმალურ პოტენციურ რაოდენობაზე იმიტომ ნაკლებია, რომ შთამომავლობის რაოდენობას აკომპენსირებს მისი ზომა ან გადარჩევა.
7. მამრების რეპროდუქციული ძალისხმევის ევოლუციას იგივე კანონები მართავს, რაც მდედრების. გვიანი მომწიფება შეიძლება განვითარდეს, თუ დიდი ზომის მამრები მენჯილეებს უფრო წარმატებით იზიდავენ. იგივე პრინციპით აიხსნება თანმიმდევრობითი ჰერმაფროდიტიზმი (სქესის შეცვლა ასაკთან ერთად) და დანჯილეების ალტერნატიული სტრატეგიები.
8. გენეტიკური სისტემების თვისებების ევოლუცია (მუტაციის და რეკომბინაციის სიხშირე, სქესობრივი და უსქესო გამრავლება და ინბრიდინგის სიხშირე), ინდივიდუალური ორგანიზმისა და გენების დონეზე მიმდინარე გადარჩევის შედეგია, და არა ჯგუფური გადარჩევის.
9. როგორც წესი, გადარჩევა მიმდინარეობს მუტაციის სიხშირის გამზრდელი ალელების საწინააღმდე-

გოდ, ვინაიდან ისინი დაკავშირებულია საზიანო მუტაციებთან. აქედან გამომდინარე, უნდა ველუდოთ, რომ მუტაციის სიხშირე მიუახლოვდება მინიმალურ დონეს იმ შემთხვევაშიც კი, თუ ეს შეამცირებს გენეტიკურ ცვალებადობას და გაზრდის სახეობის გადაშენების ალბათობას.

10. უსქესოდ გამრავლებული პოპულაციების გადაშენების სიხშირე მაღალია, ამიტომ სქესობრივ გამრავლებას გრძელვადიან პერსპექტივაში ჯგუფურ დონეზე სარგებელი აქვს. ეს ფაქტი უსქესო გამრავლების მოკლევადიან სარგებელს არ აბათილებს.
11. მუდმივ გარემოში რეკომბინაციის სიხშირის შემამცირებელი ალელები სასარგებლოა, ვინაიდან ისინი უვარგისი რეკომბინანტი გენოტიპების მქონე შთამომავლობის რაოდენობას ამცირებს. გარდა ამისა, უსქესო გამრავლებას სქესობრივ გამრავლებაზე ორჯერ მეტი სარგებელი აქვს, ვინაიდან სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციაში შთამომავლობის მხოლოდ ნახევარი მონაწილეებს პოპულაციის ზრდაში, ხოლო უსქესო გამრავლების შედეგად მიღებული შთამომავლობა მთლიანად არის ამ პროცესში ჩართული. სწორედ ამიტომ, რეკომბინაციისა და სქესობრივი გამრავლების უპირატესობა გარკვეულ განმარტებას საჭიროებს.
12. სქესის მოკლევადიანი სარგებელის შესახებ რამდენიმე ჰიპოთეზა არსებობს: (ა) რეკომბინაცია დაზიანებული დნმ-ის აღდგენის საშუალებას იძლევა; (ბ) სქესის მქონე მშობლის გენეტიკურად განსხვავებული შთამომავლობა რესურსებს უფრო ეფექტურად ანაწილებს, ვიდრე უსქესო მშობლის შთამომავლობა; (გ) მცირე ზომის უსქესო გამრავლების მქონე პოპულაციებში წარმატება მცირდება, რადგან გენეტიკური დრეიფის შედეგად მცირე რაოდენობის საზიანო მუტაციების მქონე გენოტიპების დაკარგვა შეუქცევადი პროცესია, რეკომბინაციის მქონე პოპულაციებში კი არა; (დ) წარმატების შემცირებაში მონაწილე საზიანო მუტაციები სქესობრივი გზით გამრავლებულ პოპულაციებში ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად უკეთესად ინმინდება და მაღალი საშუალო წარმატება ნარჩუნდება; (ე) ცვალებად გარემოში რეკომბინაციის საშუალებით პოლიგენური თვისების საშუალო მნიშვნელობა ახალ, ცვალებად, ოპტიმუმს აღწევს; (ვ) ადაპტაციის სიხშირე, სასარგებლო მუტაციების კომბინაციების ფიქსირების საშუალებით, სქესობრივი გამრავლების მქონე პოპულაციებში უფრო მაღალია, თუ პოპულაცია დიდი ზომისაა.
13. დიდი ზომის, შემთხვევითი დაწყვილების მქონე პოპულაციაში სქესთა 1:1 შეფარდება ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა, ვინაიდან, თუ პოპულაციის სქესთა შეფარდება 1:1-სგან გადაიხრება, უმცირესობაში მყოფი სქესის გენოტიპის წარმატება მეტი იქნება. თუ ნიშან-თვისებების მიხედვით პოპულაციები მცირე ზომის ადგილობრივ ჯგუფებადაა დაყოფილი, რომელთა შთამომავლობა ჰაბიტატის მონაკვეთებს ხელმეორედ იკავებს, მაშინ ვითარდება მდებარეობისკენ გადახრილი სქესთა შეფარდება, რადგან ასეთი ჯგუფები მთლიანი პოპულაციის შთამომავლობის უფრო დიდ წილს უზრუნველყოფს.
14. ჰერმაფროდიტიზმის ან ორსახლიანობის (განცალკევებული სქესების) ევოლუცია დამოკიდებულია რეპროდუქციული წარმატების კავშირზე მდებარის ან მამრის მიერ ენერჯის ან რესურსების გადანაწილების ხარისხთან. ორსახლიანობა სასარგებლოა, თუ ერთი ან მეორე სქესობრივი ფუნქციის რეპროდუქციული „საფასური“ ამ ფუნქციაზე რესურსის გადანაწილების მიმართ დისპროპორციულად იზრდება.
15. თუ ყველა დანარჩენი პირობა ერთნაირია, ერთდროულად თვითგანაყოფიერებისა და არანათესაური შეჯვარების საშუალებით გამრავლებულ გენოტიპს მხოლოდ თვითგანაყოფიერებით ან არანათესაური შეჯვარებით გამრავლებულ გენოტიპზე 50%-ით მეტი წარმატება აქვს. არანათესაური შეჯვარება იმიტომ არსებობს, რომ ინდივიდის შთამომავლობაში ინბრიდინგის დეპრესიას თრგუნავს. პირიქით, თვითგანაყოფიერება შეიძლება განვითარდეს: თუ გამრავლებაზე ნაკლები რესურსის დახარჯვაა საჭირო, თუ თვითდამტვერვისთვის საჭირო ალელი სასარგებლო ჰომოზიგოტურ გენოტიპთან არის დაკავშირებული ან, თუ თვითდამტვერვა უზრუნველყოფს გამრავლებას პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვის ან დამტვერავი ორგანიზმების სიმწირის მიუხედავად.

**ტერმინები და ცნებები**

ანტაგონისტური პლეიტროპია

აპომიქსისი

ორსახლიანობა

ჰერმაფროდიტული

ზრდის შინაგანი სიჩქარე

მრავალჯერადი გამრავლების მქონე

არანათესაური შეჯვარება (outcrossing)

მშობლების წვლილი

პარტენოგენეზი

რეპროდუქციული ძალისხმევა

ერთჯერადი გამრავლების მქონე

დაბერება

სქესი

სქესთა შეფარდება

Trade-offs (კომპენსაცია)

გვეტაციური გამრავლება



## ღამატიპიოტი საკითხავი

ფართო აუდიტორიისთვის განკუთვნილი და საკმაოდ ბევრი ინფორმაციის შემცველი წიგნი: J. Roughgarden's *Evolution's rainbow: Diversity, gender, and sexuality in nature and people* (University of California Press, Berkeley, 2004) იგივე საკითხებს ეხება: *The evolution of life history* S. C. Stearns (Oxford University Press, Oxford, 1992) და *Life history evolution*, by D.A. Roff (Sinauer Associates, Sunderland, MA 2002). გენეტიკური სისტემების ევოლუციამა ნაშრომი: *The evolution of sex*, edited by R.E. Michold and B. R. Levin (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1988) და შემდეგი სტატიები: Kondrashov (1993), Barton and Charlesworth (1998), Jarne and Charlesworth (1993), Uenoyama et al. (1993).

## ამოცანები და სადისკუსიო თემატი

1. მდებრი პარამიტი კრამანა მასპინძელ მცენარეებს ეძებს, მათზე კვერცხებს დებს და ხშირად თავისი შთამომავლობისთვის სასარგებლო მასპინძლებსაც არჩევს. ცხოველების ქცევის შემსწავლელი ევოლოგები ცდილობენ გაარკვევას, ანიჭებენ თუ არა სხვადასხვა ასაკის კრამანები უპირატესობას ნაკლებად შესაფერის მასპინძელს. სასიცოცხლო ციკლის თეორიიდან გამომდინარე, რა ცვლილებები მოსალოდნელი? შეიძლება თუ არა სასიცოცხლო ციკლის თეორის საშუალებით მწერის ქცევის შესახებ რაიმე სხვა პროგნოზის გაკეთება?
2. დავუშვათ, მუტაცია, რომელიც ერთწლოვანი მცენარის რომელიმე სახეობაში მოხდა, მრდის რესურსის მობილიზაციას ბალახით მკვებავი ორგანიზმისგან ქიმიური დაცვისთვის, მაგრამ ყვავილებისა და თესლის რაოდენობა მცირდება (გადანაწილების კომპენსაცია). რა უნდა გამოვსინჯოთ მკვლევარმა საველე სამუშაოების ჩატარებისას, რომ დაადგინოს გაიზრდება თუ არა მუტაციის სიხშირე?
3. ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების მრავალ სახეობაში ნაშიერების რაოდენობა ჩრდილოეთში მობინადრე პოპულაციებში მეტია, ვიდრე სამხრეთში. ჩრდილოეთში მობინადრე ხვლიკებსა და გველებს ხშირად მცირე რაოდენობის ნაშიერები აქვს და უფრო ხშირად ცოცხალმშობიარენი არიან (see references in Stearns 1992). გადარჩევის რა ფაქტორები განაპირობებს ასეთ თვისებას?
4. სასიცოცხლო ციკლის მნიშვნელოვანი თვისებაა კვერცხიდან გამოჩვევის შემდეგ რეპროდუქციული ასაკის მიღწევამდე ინდივიდების განსახლება, რაც ამ თავში არ განვიხილეთ. სხვადასხვა ორგანიზმში განსხვავდება განსახლების ხარისხით. რა სარგებელი და ზიანი მოაქვს განსახლებას? რა გავლენას ახდენს განსახლების ევოლუციამა ჯგუფური და ინდივიდუალური გადარჩევა? (See Olivieri et al. 1995).
5. თევზების, მწერებისა და კიბოსნაირების ზოგიერთი სახეობის პოპულაციები ერთდროულად სქესობრივი და უსქესო გამრავლების მქონე ინდივიდებისგან შედგება. დროის განმავლობაში გადავლენ თუ არა ასეთი პოპულაციები გამრავლების ერთ-ერთ ხერხზე? რა ინარჩუნებს გამრავლების ორივე გზას? როგორ დავადგინოთ ფაქტორები, რომლებიც ინარჩუნებს სქესობრივ გამრავლებას?
6. ზოგიერთ ტკიპას, მწერს და გალების ქინქლებს „მამის გენომს დაკარგვა“ ახასიათებს (*pseudoarrhenotoky* — სიტყვა, რომელსაც იყენებენ ოთახის თამაშებისთვის). მამრები დიპლოიდური (განყოფიერებული) კვერცხებიდან იჩეკება, მაგრამ მამისგან მიღებული ქრომოსომები განვითარების ადრეულ ეტაპზე ჰეტეროქრომატინირებული და უფუნქციო ხდება. ფუნქციონალურად მამრები ჰაპლოიდურებია. როგორ მოხდა ასეთი გენეტიკური სისტემის ევოლუცია?
7. მცენარეებისა და ცხოველების მრავალი პარტენოგენეზური სახეობა გენეტიკურად ძალიან ცვალებადია. ლიტერატურის დახმარებით განსაზღვრეთ, გამოწვეულია ასეთი გენეტიკური ცვალებადობა უსქესო გამრავლების მქონე ევოლუციურ შტოებში მიმდინარე მუტაციით, თუ სქესობრივად გამრავლებული წინაპრისგან უსქესო გენოტიპების მრავალჯერადი წარმოშობით.
8. გენომში ქრომოსომების წყვილების რაოდენობა ერთიდან (ჭიანჭველების სახეობებში) რამდენიმე ათასამდე (პეპლებში და ბაბუანვერებში) მერყეობს. პეპლის ერთ გვარში (*Lysandra*) ჰაპლოიდების რაოდენობა 24-დან 220-მდეა (Wite 1978). ვითარდება თუ არა ქროსომების რაოდენობა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად? არსებობს თუ არა ამ ჰიპოთეზის საწინააღმდეგო ან დამადასტურებელი ფაქტები?

# კოეკოლუცია განავითარებს სახეობათა ურთიერთკავშირს

# 18

**მ**სოფლიოს ტროპიკულ და სუბტროპიკულ რეგიონებში ლელვის ანუ *Ficus* გვარის ხეებისა და მცოცავი მცენარეების დაახლოებით 750 სახეობა იზრდება. მათი უჩვეულო ყვავილედ რამდენიმე ათასი პანაწინა ყვავილისგან შედგება, რომლებიც ცარიელი სფეროს (სიკონიუმი) შიგნითა კედლის ზედაპირზეა განლაგებული. სიკონიუმი მდედრობით და მამრობით ყვავილებს ერთდროულად შეიცავს (სურ. 18.1). მრავალი სახეობის სიკონიუმი ხორციან ნაყოფად ყალიბდება. ლელვის ნაყოფი მრავალი ფრინველისა და ძუძუმწოვრის საკვებია, რომლებიც ლელვის თესლს აგრცელებენ. ლელვის თითქმის ყველა სახეობას



Agaonidae ოჯახის პატარა კრაზანას თითო სახეობა ამტკერებს. კრაზანას თითოეული სახეობა ლელვის ერთ სახეობაზეა დამოკიდებული. კრაზანას მრავალი სახეობის ფილოგენები ლელვის ფილოგენებს შეესაბამება, რაც მიუთითებს, რომ კრაზანასა და ლელვის სახეობათა წარმოქმნა პარალელურად მიმდინარეობდა. ეს ალბათ იმიტომ მოხდა, რომ ეს სახეობები აბსოლუტურად დამოკიდებულნი არიან ერთმანეთზე.

ურთიერთდამოკიდებულებით გამონ-  
გეული კავშირი. ლელვის თითქმის  
ყველა სახეობის დამტკერვა დამოკი-  
დებულია კრაზანას თითო სახეობაზე.  
კრაზანებზე მხოლოდ ლელვის ამ  
სახეობებში ვითარდება. ამ სურათზე  
ნაჩვენებია ლელვის სიკონიუმში მოზი-  
ნადრე კრაზანები. მცენარის თითოე-  
ული სტრუქტურა ლელვის ერთი ყვა-  
ვილია (Photo © Gregory Dimijian/Photo  
Researchers, Inc.)

**სურ. 18.1.** ლელვის სიკონიუმის კვეთი. სურათზე ნაჩვენებია სიკონიუმის მრავალი პატარა ყვავილი, რომლებიც განლაგებულია სიკონიუმის კამერის შიგნითა ზედაპირზე. სიკონიუმის გასასვლელთან მრავალი თანაყვავილეა, რომელთა გავლით მდედრი კრაზანა სიკონიუმში აღწევს (Photo © OSF /photolibrary.com)



კრაზანას ქცევა მხოლოდ იმ მცენარეზეა ადაპტირებული, რომელსაც ის ამტვერებს. ერთი ან რამდენიმე მდედრი კრაზანა საკუთარი სახეობის ლელვის სიკონიუმში ვიწრო ნახვრეტის საშუალებით ხვდება და კიდურების ან გულმკერდის სპეციალური ჯიბით მტვერი მიაქვს. მწერი მტვერს მტვრიანაზე ფრთხილად ათავსებს, თითოეული ყვავილის ნასკვში ერთ კვერცხს დებს და შემდეგ კვდება. ყოველი ლარვა ერთი ყვავილის შეგნით განვითარებადი თესლით იკვებება. მდედრი ყვავილების ნახევარი, თესლის მაგივრად კრაზანებს წარმოშობს. იმ დროისთვის, როცა კრაზანები სიკონიუმში განვითარდებიან და ერთმანეთთან დაწყვილდებიან, მწიფდება მამრი ყვავილები. ახალგაზრდა მდედრი კრაზანები მტვერს აგროვებენ, მამრი კრაზანების მიერ დახვრეტილი სიკონიუმის კედლიდან გარეთ გადიან და იგივე სახეობის სხვა მცენარეებზე გადადიან, რათა შემდეგ თაობას დაუდონ საფუძველი.

ეს შემთხვევა სახეობების რეციპროკული ადაპტაციის მკვეთრად გამოხატული მაგალითია, მაგრამ თითქმის ყველა სახეობას განუვითარდა სხვა სახეობებთან ურთიერთქმედების ადაპტაცია. მსგავსი ადაპტაციები, რომლებიც ხშირად საკმაოდ უჩვეულოა, სიცოცხლის მრავალფეროვნებას ზრდის და ეკოლოგიური საზოგადოებების სტრუქტურაზე შესამჩნევად მოქმედებს.

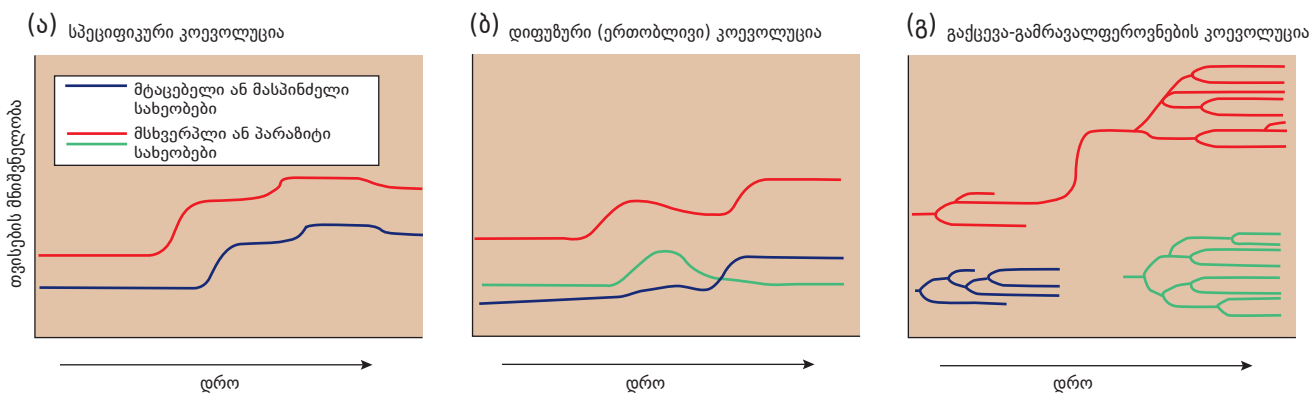
ამ თავში განვიხილავთ სახეობათა ურთიერთქმედების გავლენას ინდივიდუალური ორგანიზმის წარმატებაზე (და არა პოპულაციის ზრდაზე, როგორც ეს ზოგ ეკოლოგიურ თეორიაშია მოცემული). სახეობათა უმეტესობა, რომელთანაც ინდივიდს ურთიერთქმედება შეუძლია, შეგვიძლია დავყოთ რესურსად (საკვები ან ჰაბიტატი), კონკურენტებად (კვების, სივრცის ან ჰაბიტატის კონკურენტი), მტრებად (სახეობა, რომლისთვისაც ეს ინდივიდი რესურსია) ან სიმბიონტებად (სახეობა, რომელიც ამ ინდივიდისგან სარგებელს იღებს, მაგრამ მასზე გავლენას არა აქვს). მუტუალისტური ურთიერთქმედებისას (ურთიერთქმედება ლელვსა და კრაზანას შორის) სახეობები ერთმანეთს რესურსად იყენებენ. ზოგიერთი ურთიერთქმედება უფრო რთულია, ვინაიდან მისი მედიატორი ხშირად მესამე სახეობაა. მაგალითად, პეპლების სხვადასხვა უგემური სახეობა, რომლებიც ერთმანეთს ჰგავს, ამ მსგავსებისგან სარგებელს იღებს. მტაცებლები, რომლებმაც ერთი სახეობა გასინჯეს, სხვებს თავს არიდებენ (იხ. სურ. 12.19 და 18.24). ურთიერთქმედების ბუნება და ძალა შეიძლება ცვალებადი იყოს, რაც დამოკიდებულია გარემო პირობებზე, გენოტიპზე, ასაკზე და სხვა ფაქტორებზე. მაგალითად, პარაზიტების სახეობების ვირულენტობა და მასპინძელი სახეობების რემისტენტულობა გენეტიკურად ცვალებადია. ზოგიერთი მიკორიზული სოკო, რომელიც დაკავშირებულია მცენარის ფესვებთან, ღარიბ ნიადაგში მცენარის ზრდას ასტიმულირებს, მაგრამ მდიდარ ნიადაგში თრგუნავს. მაშასადამე, სახეობები ერთმანეთის გადარჩევას აწარმოებენ. ის შეიძლება ცვალებადი იყოს პოპულაციებში, რისი შედეგიცაა კოევილუციის „გეოგრაფიული მოზაიკა“, რომელიც სხვადასხვა ადგილებში განსხვავებულია (Thompson 1999).

**კოევილუციის არსი**

ალბათობა, რომ ერთი სახეობის ევოლუციური ცვლილების შედეგად სხვა სახეობა შეიცვლება, განასხვავებს სახეობების ურთიერთქმედების შედეგად წარმოქმნილ გადარჩევას, გარემო პირობებით გამოწვეული გადარჩევისგან. **კოევილუცია** არის ბუნებრივი გადარჩევით გამოწვეული ურთიერთმოქმედი სახეობების რეციპროკული გენეტიკური ცვალებადობა.

ტერმინი „კოევილუცია“ რამდენიმე კონცეფციას მოიცავს (Futuyma and Slatkin 1983; Thomson 1993). კოევილუციის უმარტივესი ფორმისას ორი სახეობა ერთმანეთის საპასუხოდ ვითარდება (სპეციფიკური **კოევილუცია**). მაგალითად, დარვინი განიხილავს მტაცებელ ძუძუმწოვარს — მგელს და მის მსხვერპლს — ირემს. ირემის მოძრაობის სიჩქარე იზრდება მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის მიმდინარე „გამალებული შეიარაღებისას“. რაიმე ტიპის გაუმჯობესება, რომელიც ერთი სახეობის შემთხვევაში ხდება მეორე სახეობაში საკომპენსაციო გაუმჯობესებისთვის გადარჩევას იწვევს (სურ. 18.2ა). **ერთობლივი კოევილუცია**, რასაც ზოგჯერ **დიფუზური კოევილუცია** ეწოდება (სურ. 18.2ბ) მიმდინარეობს, როცა კოევილუციაში რამდენიმე სახეობა მონაწილეობს და მათ ერთმანეთზე გავლენა აქვთ. ამ შემთხვევის კარგი მაგალითია მასპინძელის რემისტენტუ-





**სურ. 18.2.** კოევილუციის სამი ტიპი. თითოეული გრაფიკივე ჰორიზონტალური ლერძი ევოლუციურ დროს ასახავს, ხოლო ვერტიკალურ ლერძზე გამოსახულია მსხვერპლის ან მასპინძელი სახეობის და მტაცებლის ან პარაზიტის ერთი ან მეტი სახეობის თვისების ფორმა. (ა) სპეციფიკური კოევილუცია. (ბ) ერთობლივი ან დიფუზური კოევილუცია, რომლის დროსაც მსხვერპლი სახეობა ორ ან მეტ მტაცებელთან ურთიერთქმედებს. (გ) გაქცევა-გამრავალფეროვნების კოევილუცია. რამდენიმე მსხვერპლი ან მასპინძელი სახეობიდან ერთ-ერთი ახალ თავდაცვას იმუშავებს, მტაცებელთან ან პარაზიტთან შეხებას გაურბის და დივერსიფიცირდება. მოგვიანებით სხვა მტაცებელი ან პარაზიტი მასპინძელის კლადამე ადაპტირდება და თავადაც დივერსიფიცაციას განიცდის.

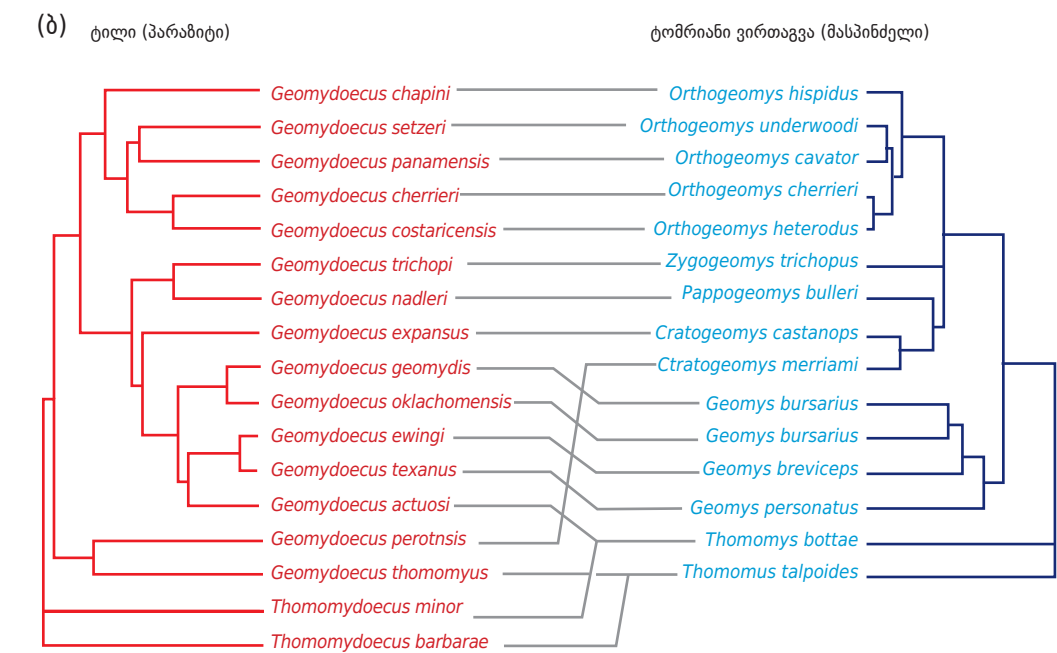
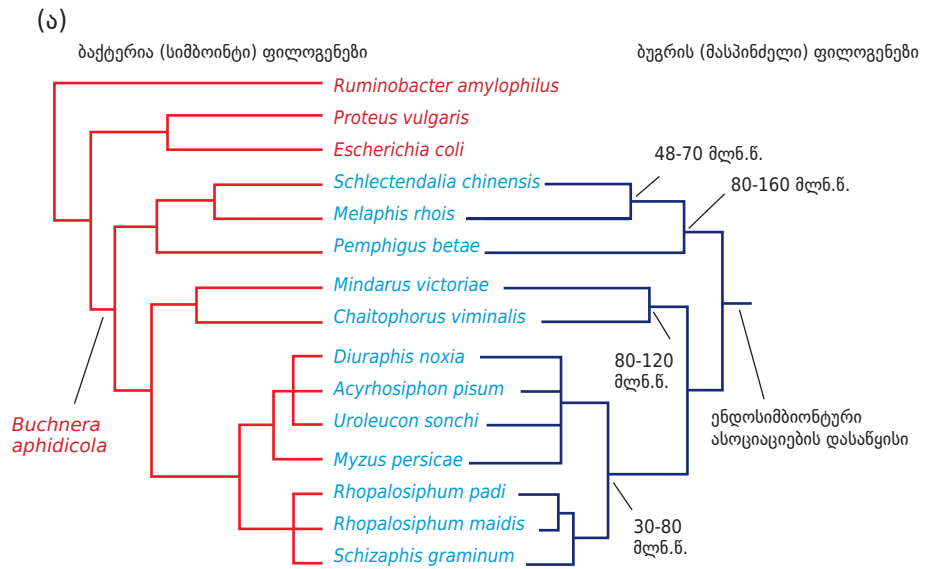
ლობის გენეტიკური ცვალებადობა პარაზიტის ორი სხვადასხვა სახეობის მიმართ (Hougen-Eitzam and Rausher 1994). **გაქცევა-და-გამრავალფეროვნების კოევილუციისას** (სურ. 18.2გ) სახეობა მტრების საწინააღმდეგოდ თავდაცვას იმუშავებს და ამის შედეგად მრავალფეროვან კლადას წარმოქმნის. მაგალითად, პოლ ერლიჩის და პიტერ რეივენის (1964) აზრით, მცენარეებმა, რომლებმაც განავითარეს ეფექტური ქიმიური თავდაცვა, განთავისუფლდნენ ბალახით მკვებავი მწერების უმეტესობისგან და გამრავალფეროვნდნენ — საკვების რესურსის ქიმიურად მრავალფეროვან მარაგად გადაიქცნენ. სხვადასხვა მწერებმა განიცადეს მათ მიმართ ადაპტაცია და თვითონაც გამრავალფეროვნდნენ.

### სახეობათა ასოციაციების ფილოგენეტიკური ასპექტები

ტერმინი „კოევილუცია“ პარალელური დივერსიფიკაციის ისტორიაშიც გამოიყენება. ამას ასახავს დაკავშირებული ორგანიზმების ურთიერთშესაბამისი ფილოგენეზი, როგორცაა მასპინძლები და მათი პარაზიტები ან ენდოსიმბიონტები. ლევსა და მის დამმტვერავ კრამანებს მკვეთრად ურთიერთშესაბამისი ფილოგენეზი ახასიათებს, იგივე ახასიათებს მცენარეების ბუგრებსა და ენდოსიმბიონტურ ბაქტერიებს (*Buchnera*). ეს ბაქტერიები სპეციფიკურ უჯრედებში ცხოვრობენ და მასპინძლებს ამინომჟავა ტრიპტოფანით ამარაგებენ (იხ. სურ. 14.24გ). ბაქტერიის ფილოგენეზი მთლიანად შესაბამისობაშია მისი მასპინძელი ბუგრების ფილოგენეზთან. (სურ. 18.3ა). უმარტივესი ახნა იმაში მდგომარეობს, რომ კავშირი *Buchnera*-სა და ბუგრებს შორის მწერების ამ ოჯახის წარმოშობიდანვე იწყება. ის სუსტი იყო, თუ ბუგრების ევოლუციურ შტოებს შორის ინფიცირება ხდებოდა. ბაქტერიის დივერგენცია მოხდა მასპინძელის სახეობათაწარმოშობასთან ერთად. თუმცა ფილოგენეზური შესაბამისობა იშვიათადაა ამდენად მკვეთრი. ტილბისა და ტომრიანი ვირთავების ფილოგენეზი, რომლებსაც ტილბი ინფიცირებენ, საკმაოდ კარგად ასახავს მასპინძელის ფილოგენეზს, მაგრამ გარკვეული შეუთავსებლობაც არსებობს. შეიძლება შეუთავსებლობა გამომწვეულია ჰორიზონტალური გადაცემით ან მასპინძელის შეცვლით — ტილი ტომრიანი ვირთავს (გოფერის) ერთი გენეალოგიური შტოდან მეორეზე გადადის (სურ. 18.3ბ; Hafner et al. 2003). ფილოგენეზების შეუთავსებლობა რამდენიმე სხვა მიზეზითაც შეიძლება იყოს განპირობებული, მაგალითად პარაზიტის ევოლუციური შტოების გადაშენებით (Page 2003).

თუ პარაზიტი ერთი მასპინძელიდან მეორეზე გარემოს საშუალებით გრცელდება (როგორც მცენარეებით მკვებავი მწერები), მაშინ ის მასპინძელ სახეობას დიდი ალბათობით ცვლის და ფილოგენეზები იშვიათად მკვეთრად შესაბამისია. ამის მიუხედავად, ფილოგენეზი ხშირად უძველეს კავშირებზე მიუთითებს. მაგალითად, ფოთლის ხოჭოების, გრძელრქიანი ხოჭოებისა და გრძელცხვირების ფილოგენეტიკურად საბამისო ევოლუციური შტოები უმეტესად საგოვანებით ან წიწვოვანებით იკვებებიან. მცენარეების ეს ევოლუციური შტოები ფარულთესლოვან მცენარეებამდე განვითარდნენ, ფარულთესლოვანებთან ფილოგენეტიკურ კავშირში კი „გაუმჯობესებული“ ხოჭოები არიან (Farrell 1998). როგორც ჩანს, ხოჭოების ამ ევოლუციურმა შტოებმა საგოვანებთან და წიწვოვანებთან კავშირი იურული პერიოდის შემდეგ შეინარჩუნეს. ნამარხებიც ადასტურებს

სურ. 18.3. მასპინძელის და მისი ენდოსიმბიონტის, ან პარაზიტის შესაბამისი და შეუთავსებელი ფილოგენები. პარაზიტის თითოეული ევოლუციური შტო სპეციალიზირებულია ერთ მასპინძელზე, რაც ასახულია დიაგრამაზე. (ა) *Buchnera aphidicola* ბაქტერიების ფილოგენები მასპინძელი მცენარის ბუგრების ფილოგენებთან მკვეთრად შესაბამისია. გარეჯგუფად რამდენიმე მონათესავე ბაქტერიაა გამოყენებული (სახელები წითლადაა მოცემული). *Buchnera*-ის ევოლუციური შტოების მასპინძელი ბუგრების სახელები ლურჯადაა მოცემული. მცენარის ბუგრების ევოლუციური შტოების ასაკი დადგენილია ნამარხების და/ან ბიოგეოგრაფიის მეშვეობით. (ბ) გოფერების და მათი ტილების ფილოგენები. ყურადღება მიაქციეთ შესაბამისობას (მაგალითად, ზედა ხუთი გოფერი და მათი ტილები), და შეუთავსებლობას (მაგალითად, *C. merriami* გოფერი და მისი *G. perotensis* ტილი) (ა after Moran and Bauman 1994; ბ after Hafner et al. 2003.)



კავშირის სიძველეს. მაგალითად, გვიანი ცარცის პერიოდის კოჭას ჯინჯერი ნამარხ მცენარეებს ზიანის იგივე ნიშნები აქვს, რაც თანამედროვე იმბირს აყენებს ქვეოჯახი Hispiinae –ს ზოგიერთი ხოჭო (Labandeira 2002).

**მტაცებლისა და მსხვერპლის კოევივოლუცია**

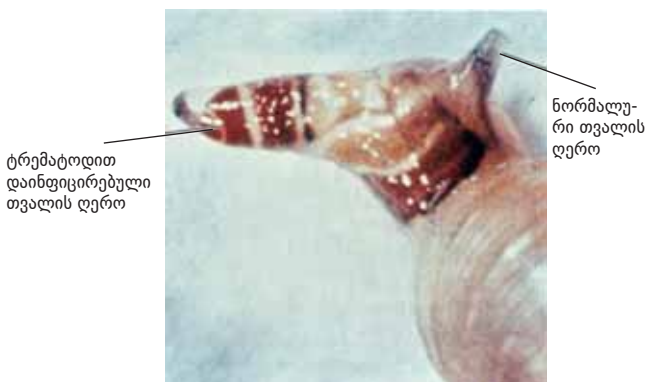
ურთიერთქმედი სახეობების ევოლუციური ცვლილების პროცესების განხილვას მტრისა და მსხვერპლის: — მტაცებლისა და მისი მსხვერპლის, პარაზიტებისა და მათი მასპინძლის, ბალახით მკვებავებისა და მათი მასპინძელი მცენარეების ურთიერთქმედებით ვიწყებთ. მტაცებლებმა და პარაზიტებმა განავითარეს ზოგი არაჩვეულებრივი ადაპტაცია — მსხვერპლის დატყვევების, დათრგუნვისა ან დაავადების მიზნით (სურ. 18.4). მტაცებლობისგან და პარაზიტისგან თავდაცვის ხერხებიც საკმაოდ შთამბეჭდავია: შენიღბვითი შეფერილობიდან დაწყებული (სურ. 18.5ა; იხ. აგრეთვე სურ. 12.5) მცენარეების და ცხოველების ქიმიური თავდაცვით დამთავრებული (სურ. 18.5ბ). ყველაზე მრავალფეროვანი თავდაცვა ხერხემლიანების იმუნურ სისტემას ახა-

**სურ. 18.4.** მტაცებლებმა და პარაზიტებმა მრავალი უჩვეულო ადაპტაცია განავითარეს, რომელთა მეშვეობით მსხვერპლს ატყვევებენ ან მასპინძლებს ინფიცირებენ. (ა) ზღვის სიღრმეში მობინადრე ჰიმანტოლოფუსის (*Himantolophus*) ზურგის ფარფლი პირის ზემოთ არის განლაგებული და მანათობელ საჭერ სატყუარად არის გადაქცეული. (ბ) პარაზიტი ტრემატოდას (*Leucochloridium*) ლარვა ზუაღედური მასპინძელის ანუ ხმელეთის ლოკოკინას თვალის ღეროში ხვდება და თვალს უფრო მკვეთრ შეფერილობას ანიჭებს. ამის შედეგად ლოკოკინა პარაზიტის შემდეგი მასპინძელისთვის, ლოკოკინებით მკვებავი ფრინველისთვის უფრო შესამჩნევი ხდება (ა © David Shale/naturepl.com; ბ, photo by P. Lewis, courtesy of J.Moore)

(ა)



(ბ)



სიათებს, რომელიც ათასობით უცხო შენაერთის წინააღმდეგ ანტისხეულებს ქმნის (იხ. სურ. 19.9). მრავალი ასეთი ადაპტაციები სხვადასხვა მტერი ან მტაცებელი სახეობის წინააღმდეგ არის მიმართული. მტაცებელი ან მსხვერპლი სახეობის ადაპტაციის შემჩნევა ადვილია, მაგრამ სახეობების თანავევოლუციის გამოვლენა საკმაოდ რთულია.

თეორიულად, მტაცებლისა და მსხვერპლის კოევოლუცია რამდენიმე მიმართულებით შეიძლება განვითარდეს (Abrams 2000): ევოლუციური შეიარაღება შეიძლება დაუსრულებლად გაგრძელდეს ესკალაციის მიმართულებით (Dawkins and Krebs 1979), ზოგჯერ სტაბილურ გენეტიკურ წონასწორობას აღწევს, შეიძლება გამოიწვიოს მუდმივი ციკლები (ან არარეგულარული ფლუქტუაციები) ორივე სახეობის გენეტიკურ შემადგენლობაში, ან შეიძლება გამოიწვიოს ერთი ან ორივე სახეობის გადაშენება.

დაუსრულებელი შეიარაღება ნაკლებად მოლოსადენელია, ვინაიდან ადაპტაციები, რომლებიც ზრდიან მტაცებლის აგრესიულ შესაძლებლობებს ან მსხვერპლის თავდაცვის შესაძლებლობებს ითხოვს ენერჯის დაგროვებასა და სხვა ძალისხმევას. ეს ძალისხმევა გარკვეულ მომენტში სარგებელს აჭარბებს. სტაბილური წონასწორობა ვითარდება, როცა საფასური და სარგებელი ტოლია. მაგალითად, ტოქსიკური მეორადი შენაერთები, რომელსაც მცენარეები ბალახით მკვებავების წინააღმდეგ იყენებენ, მაგალითად მუხის ტანინი და ფიჭვის ტერპენები, მცენარის ენერჯის 10%-ის დახარჯვას საჭიროებს. ქიმიური თავდაცვის მაღალი დონე ნელა მზარდ მცენარეებს ახასიათებს, რაც მიუთითებს, რომ ასეთი შენაერთების წარმოებას ფარული საფასურიც აქვს (Coley et al. 1985). ბუნებაში ცელური ძირითერას (*Pastinaca sativa*) ევოლუციური შტოები, რომლებიც ტოქსიკური ფურანოკოუმარინის მაღალ კონცენტრაციას შეიცავს, უკეთ დაცულია მუხლუხობებისგან და მეტ თესლს ტოვებს, ვიდრე ხაზები, რომლებშიც კონცენტრაცია დაბალია. სათბურში, სადაც მცენარეები მწერებისგან დაცულია, ფურანოკოუმარინის მაღალი დონის მქონე მცენარეები ნაკლებ თესლს აწარმოებს (Berenbaum and Zangerl 1988). ამ ტიპის საფასურმა შეიძლება ახსნას, თუ რატომ არ არის მცენარე უფრო ძლიერად დაცული, და დღემდე მწერების შემოტევის ობიექტი ხდება.

საფასურის მეორე ტიპია, როცა ერთი მტრისგან თავდაცვის შედეგად მხვერპლი სხვა მტრის მიმართ უფრო დაუცველი ხდება. მაგალითად, ტერპენოიდი შენაერთები – კუკურბიტაციინები, აძლიერებს კიტრის (*Cucumis sativus*) მცენარის გამძლეობას წითელი ტკიპის მიმართ, მაგრამ ეს ნივთიერება იზიდავს კიტრის ფოთლებით მკვებავ ზოგიერთ ხოჭოს (Dacosta and Jones 1971).

**სურ. 18.5.** მტაცებლებისგან თავდაცვის მაგალითები. (ა) მადაგასკარში მობინადრე შენიღბვითი შეფერილობის გეკონი (*Uroplatus phantasticus*) მშრალი ტყის ნიადაგის საფარის შეფერილობას იღებს. (ბ) *Dendrobatus azureus*-ის ბრჭყვილა ლურჯი კანის ტოქსიკურ ადამიანი ისრების მოსაწამლად იყენებს. ბაყაყის მკვეთრი შეფერილობა მტაცებლებს აფრთხილებს (ა © Nick Garbutt/naturepl.com; ბ © Barry Mansell/naturepl.com)

(ა)

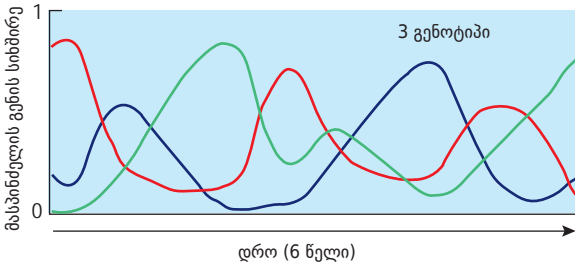


(ბ)

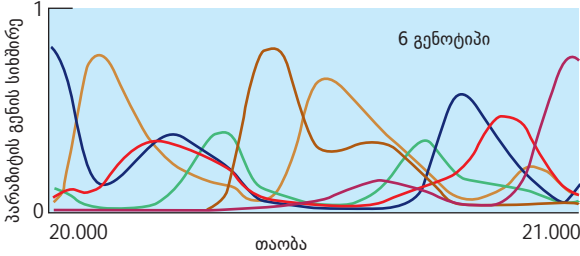




(ა) რემისტენტულობის ლოკუსი (მასპინძელი)



(ბ) ინფიცირების ლოკუსი (პარაზიტი)



სურ. 18.6. (ა) მასპინძლის რემისტენტულობის ლოკუსისა და (ბ) პარაზიტის მინფიცირებელი ლოკუსის გენეტიკური ცვლილების კომპიუტერული მოდელირება. მასპინძელი დიპლოიდურია და რემისტენტულობის სამი ალელი აქვს. პარაზიტი ჰაპლოიდურია და ექვსი მინფიცირებელი ალელი აქვს. პარაზიტის თითოეულ გენოტიპს მასპინძლის ექვსი გენოტიპიდან ერთ-ერთის დაავადება შეუძლია (ანუ  $P_1$  პარაზიტს  $H_1H_1$  მასპინძლის დაავადება შეუძლია). ორივე პოპულაცია პოლიმორფულია და მათი გენეტიკური შემადგენლობა არარეგულარულად იცვლება (After Seger 1992.)

პოპულაციებში ჟანგის სხვადასხვა გენოტიპების სიხშირე წლიდან წლამდე იცვლება (სურ. 18.7). ძალიან მაღალი ინფიცირების უნარის მქონე გენოტიპები, რომელთაც სელის გენოტიპების უდიდესი რაოდენობის დაავადება შეუძლიათ, სელის მაღალი რემისტენტულობის მქონე პოპულაციაში გვხვდება, ხოლო ნაკლებად საშია-ნო ჟანგი ნაკლებად რემისტენტულ პოპულაციებში უფრო ხშირია (Thrall and Burdon 2003).

**რაოდენობრივი თვისებები.** მსხვერპლ სახეობაში თავდაცვითი პოლიგენური თვისების ( $y$ ) და მტაცებელში შესაბამისი პოლიგენური თვისების ( $x$ ) კოევილუციის მათემატიკური მოდელები რთულია და შედეგზე გავლენის მქონე ბევრ ცვლადს შეიცავს (Abrams 2000). საკმაოდ მნიშვნელოვანია დადგინდეს, იზრდება მტაცებლის მიერ მსხვერპლის დატყვევების სიხშირე ( $x-y$ ) სხვაობის მრდასთან ერთად (ანუ მტაცებლის სიჩქარე მსხვერპლის სიჩქარეს აღემატება) ან მცირდება (ანუ ის დამოკიდებულია მსხვერპლის ზომის და მტაცებლის პირის ზომის შეფარდებაზე). პირველ შემთხვევაში მათემატიკური ანალიზი ადასტურებს, რომ ორივე სახეობა ხშირად ერთი მიმართულებით (მეტი სიჩქარისკენ) ვითარდება და ფიზიოლოგიური შემუდგებით ან ჭარბი საფასურით განპირობებულ წონასწორობას აღწევს. დავეუვათ, დატყვევების სიხშირე  $x$ -ის და  $y$ -ის შესაბამისობაზე დამოკიდებული, რაიმე მიმართულებით არსებული გადახრა  $x$ -ის (ან  $y$ -ის) საფასურს მრდის

ცხრილი 18.1. პარაზიტის და მასპინძლის გენების ურთიერთქმედება

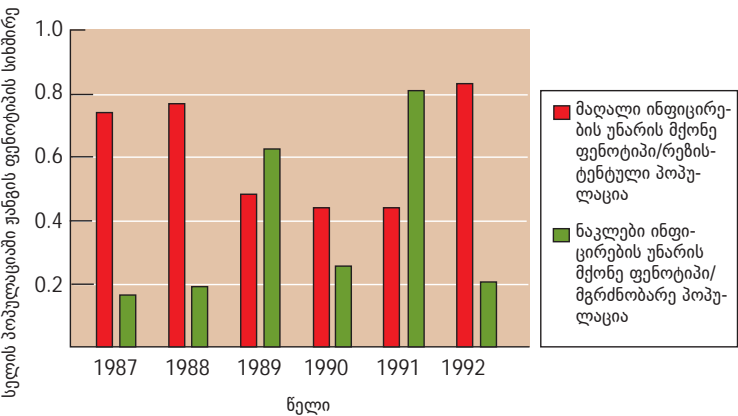
| პარაზიტის გენოტიპი | მასპინძლის გენოტიპი |              |              |                |
|--------------------|---------------------|--------------|--------------|----------------|
|                    | $R_1-R_2-$          | $R_1-r_1r_2$ | $r_1r_1R_2-$ | $r_1r_1r_2r_2$ |
| $V_1-V_2-$         | -                   | -            | -            | +              |
| $V_1-v_2v_2$       | -                   | -            | +            | +              |
| $v_1v_1V_2-$       | -                   | +            | -            | +              |
| $v_1v_1v_2v_2$     | +                   | +            | +            | +              |

Source: After Frank 1992.

შენიშვნა: თითოეულ სახეობაში ორი ლოკუსი (თითოეულზე დომინანტი და რეცესიული ალელებით) რემისტენტულობას (მასპინძლის) და ინფიცირების უნარს (პარაზიტის) აკონტროლებს. + ნიშანი მიუთითებს, რომ პარაზიტის გენოტიპს მოცემული გენოტიპის მქონე მასპინძელში გაზრდა შეუძლია (ანუ პარაზიტს დაავადების უნარი აქვს და მასპინძელი ავადდება). - ნიშანი მიუთითებს, რომ მასპინძლის გენოტიპი პარაზიტის გენოტიპის მიმართ რემისტენტულია.

**მტრისა და მსხვერპლის კოევილუციის მოდელები**

**მტრისა და მსხვერპლის გენების ურთიერთკავშირის მოდელები.** სხვადასხვა თვისებების მიხედვით მტრისა და მსხვერპლის კოევილუცია რამდენიმე მეთოდითაა მოდელირებული. მაგალითად, ერთ ან რამდენიმე ლოკუსზე მიმდინარე ევილუციის მოდელები გენურ ურთიერთქმედებებს მიესადაგება. მეცნიერებმა ასეთი ურთიერთქმედება პირველად სელისთვის (*Linum usitatissimum*) და სელის ჟანგისთვის (*Melampsora lini*) ანუ ბაზიდიალური სოკოსთვის აღწერეს. მსგავსი სისტემა მცენარეებისა და სოკოების უამრავ წევრს, აგრეთვე ხორბალს (*Triticum*) და ჰესენის ბუმს (*Mayetiola destructor*) ახასიათებს. ყველა ამ სისტემაში მასპინძელს რამდენიმე ლოკუსი აქვს, რომელზეც დომინანტი ალელი (R) პარაზიტის მიმართ რემისტენტულობას იწვევს. პარაზიტის რამდენიმე შესაბამის ლოკუსზე რეცესიული ალელი (v) არსებობს, რომელიც გარკვეული R ალელის მქონე მასპინძლის დაავადების უნარს განაპირობებს (ცხრილი 18.1). თუ რემისტენტულობას საფასური აქვს, მაშინ რემისტენტულობის ნებისმიერი R<sub>i</sub> ალელის სიხშირე მცირდება, როცა პარაზიტის შესაბამისი v<sub>i</sub> ალელის სიხშირე მაღალია, რადგან R<sub>i</sub> არაეფექტური ხდება. თუ მასპინძლის პოპულაციაში სხვა R ალელის (R<sub>j</sub>) სიხშირე იზრდება, მაშინ შესაბამისი v<sub>i</sub> ალელის სიხშირე პარაზიტის პოპულაციაში მატულობს. კომპიუტერული მოდელირების თანახმად, სიხშირეზე დამოკიდებულმა ასეთმა გადარჩევამ შეიძლება გამოიწვიოს ალელის სიხშირების არარეგულარული ფლუქტუაციის ციკლები (სურ. 18.6). აგსტრალიური სელის ბუნებრივ



სურ. 18.7. სელის ჟანგის ორი ფენოტიპის სიხშირის ცვლილება ბუნებრივი სელის აგსტრალიურ პოპულაციაში 6 წლის განმავლობაში. ჟანგის ფენოტიპს, რომელსაც სელის ყველაზე რემისტენტული ფენოტიპის დაავადება შეუძლია, მაღალი სიხშირე სელის იმ პოპულაციაში აქვს, რომელიც რემისტენტულია ჟანგის სხვა ფენოტიპების მიმართ. სელის ახლომდებარე პოპულაციაში, რომლის მცენარეების 80% მაღალი ინფიცირების უნარის მქონე ჟანგი იოლად ავადდება, შედარებით ნაკლებად საშია-ნო ჟანგის საკმაოდ მაღალი სიხშირეა (After Thrall and Burdon 2003.)

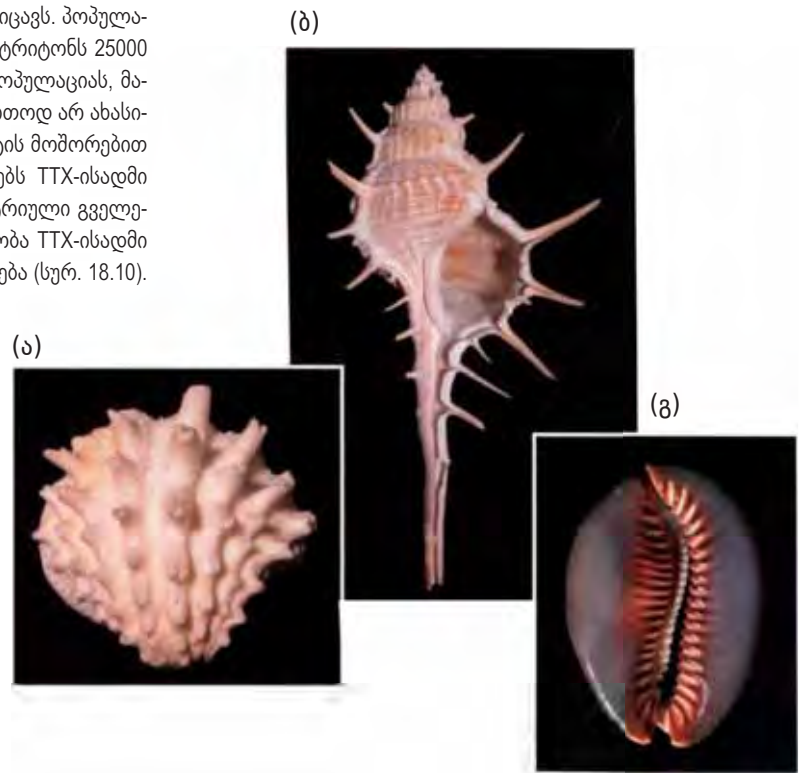
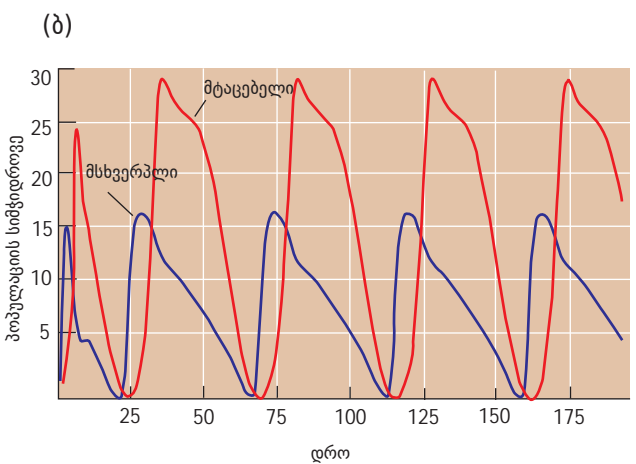
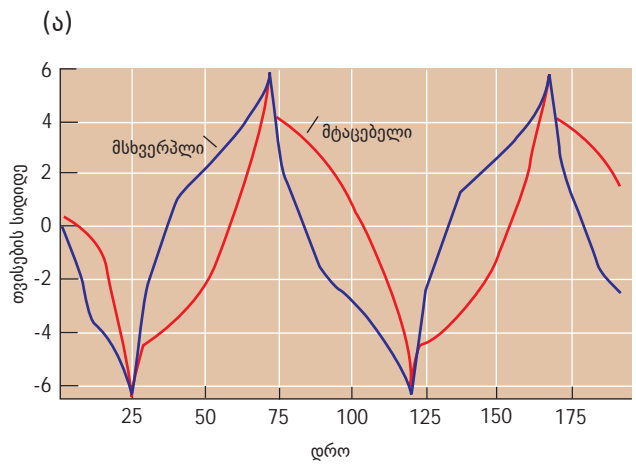
სურ. 18.8. მსხვერპლისა და მტაცებლის კოევილუციის კომპიუტერული მოდელირება, რომელშიც მტაცებლის ოპტიმალური ფენოტიპი (მაგალითად, პირის ზომა) მსხვერპლის ფენოტიპს (მაგალითად, ზომას) შეესაბამება. (ა) თვისების ფორმის საშუალო მნიშვნელობის ევოლუცია. ვინაიდან თვისების ფორმა ათვლის მნიშვნელობიდან დივერგირებს, მისი წარმატების საფასური იცავს მას რომელიმე მიმართულებით უსასრულო ევოლუციისგან. მტაცებლის თვისების ფორმის ევოლუცია მსხვერპლის თვისების ფორმის ევოლუციას უკან მისდევს. (ბ) თვისების ფორმის საშუალო მნიშვნელობის ცვლილებას პოპულაციის სიმჭიდროვის ციკლური ცვლილება თან სდევს, რაც ნაწილობრივ გამოწვეულია მტაცებლისა და მსხვერპლის თვისებების შეთავსებადობის ცვლილებით (After Abrams and Matsuda 1997).

და  $\bar{x} = \bar{y}$ . ამ შემთხვევაში  $y$ -ის გაზრდა ან შემცირება მსხვერპლის გადარჩენის ალბათობას გაზრდის. ამ შემთხვევაში  $y$  ერთი ან მეორე მიმართულებით განვითარდება და  $x$ -იც მას მიჰყვება. საბოლოო ჯამში როცა  $y$ -ის საფასური მეტისმეტად დიდი გახდება ის საპირისპირო მიმართულებით იწყებს განვითარებას, იგივეს აკეთებს  $x$  თვისება. შეიძლება მივიღოთ ორივე სახეობის თვისებების ცვლილების უწყვეტი ციკლი. ეს გენეტიკური ცვლილება პოპულაციის სიმჭიდროვის ციკლურ ცვლილებაში მონაწილეობს (სურ. 18.8)

**მტაცებლისა და მსხვერპლის კოევილუციის მაგალითები**

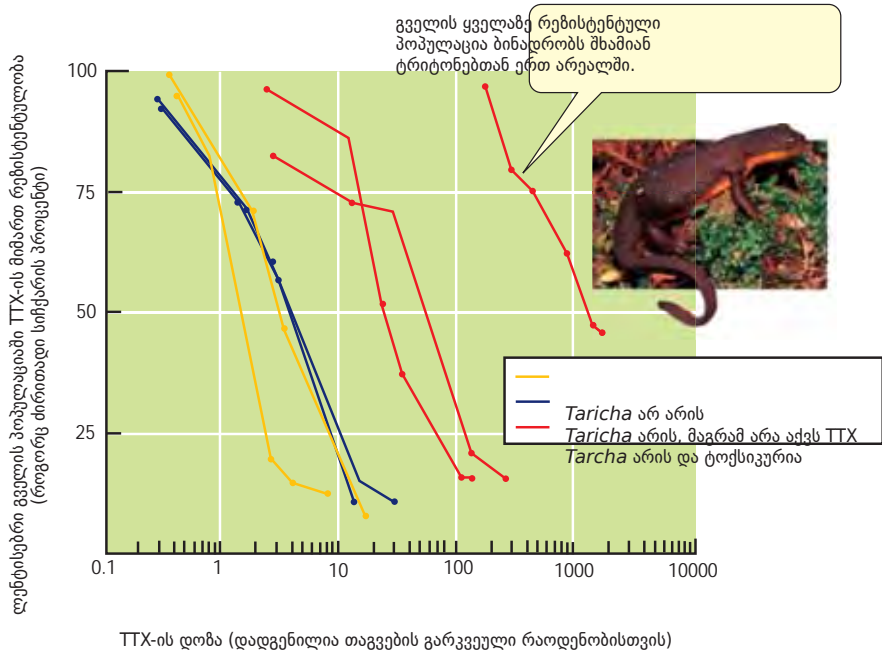
ბუნებრივ პოპულაციებში ხანგრძლივი თანავეოლუციის მონაცემების მიღება ჯერჯერობით შეუძლებელია. მაგრამ არსებობს მტრისა და მსხვერპლის მიერ ერთმანეთის ევოლუციაზე გავლენის არაპირდაპირი მტკიცებულებები. მაგალითად, მეზომორერაში მოლუსკებზე მონადირე ახალი, ძალიან ეფექტური მტაცებელი თევზებისა და კიბოსნაირების სახეობები განვითარდა. მათ შეეძლოთ მოლუსკების ნიჟარის გახვრეტა ან დამტვრევა. ორსაგულუიანებში და მუცელფეხიანებში ნიჟარის ფორმის მრავალფეროვნება გაიზარდა, ვინაიდან რამდენიმე ევოლუციურმა ხაზმა განავითარა უფრო სქელი ნიჟარა, ნიჟარის გახსნის ადგილას უფრო სქელი კედლები, ან ეკლები და სხვა წარმონაქმნები. მათი საშუალებით მოლუსკს ზოგი მტაცებლისგან თავდაცვა შეეძლო (სურ. 18.9; Vermeij 1987).

ჩრდილოეთი ამერიკის ჩრდილო-დასავლეთით გავრცელებულ ტრიტონს (*Taricha granulosa*) მტაცებლებისგან ნეიროტოქსინი ტეტროლოტოქსინი (TTX) იცავს. პოპულაციების უმეტესობას კანში TTX-ის მაღალი კონცენტრაცია აქვს (ერთ ტრიტონს 25000 ლაბორატორიული თავისი მოკვლა შეუძლია), მაგრამ რამდენიმე პოპულაციას, მაგალითად ვანკუვერის ვუნძულზე მობინადრეს, ასეთი თავდაცვა საერთოდ არ ახასიათებს (Brodie and Brodie 1999; Brodie et al. 2002). ტრიტონების პაბიტატის მოშორებით მცხოვრები ლენტიცებრი გველის *Thamnophis sirtalis*-ის პოპულაციებს TTX-ისადმი რეზისტენტულობა არა აქვს, მაგრამ ტოქსიკური ტრიტონების სიმპატრიული გველების პოპულაციები ტრიტონებით იკვებებიან და მათი რეზისტენტულობა TTX-ისადმი ალოპატრიული პოპულაციების რეზისტენტულობას ათასჯერ აღემატება (სურ. 18.10).



სურ. 18.9. თანამედროვე მოლუსკების ზოგიერთი თვისება, მეზომორერა პერიოდში განვითარებული თვისებების მსგავსად, მტაცებლებისგან თავის დაცვას უზრუნველყოფს. (ა) *Arcinella* გვარის ორსაგულუიანების და (ბ) ზოგ თევზს *Murex* გვარის მუცელფეხიანებზე ნადირობა არ შეუძლია, ვინაიდან მათ ნიჟარაზე განლაგებული ეკლები ნიჟარის დამსხვრევის შესაძლებლობას ამცირებს. (გ) *Cypraea mauritiana*-ს ვიწრო გასასხნელი მტაცებლებს მუცელფეხიანის სხეულამდე მიღწევის საშუალებას არ აძლევს (Photos by D. McIntyre.)

**სურ. 18.10.** TTX-ისადმი რეზისტენტულობის ცვალებადობა სხვადასხვა ადგილებზე გავრცელებულ ლენტივებზე გველებში. ცვალებადობა გამოიწვია შხამის შეყვანის შემდეგ მოძრაობის სიჩქარით. ნაკლებად რეზისტენტული პოპულაცია მაინეში ბინადრობს, სადაც შხამიანი ტრიტონი (*Taricha granulosa*) საერთოდ არ გვხვდება. არარეზისტენტული სხვა ორი პოპულაცია TTX-ის არმქონე ტრიტონებთან ერთ არეალში ბინადრობს. ყველაზე რეზისტენტული სამი პოპულაცია სიმპატრიულია შხამიანი ტრიტონის პოპულაციებთან (After Brodie and Brodie 1999; photo © Henk Wallays.)

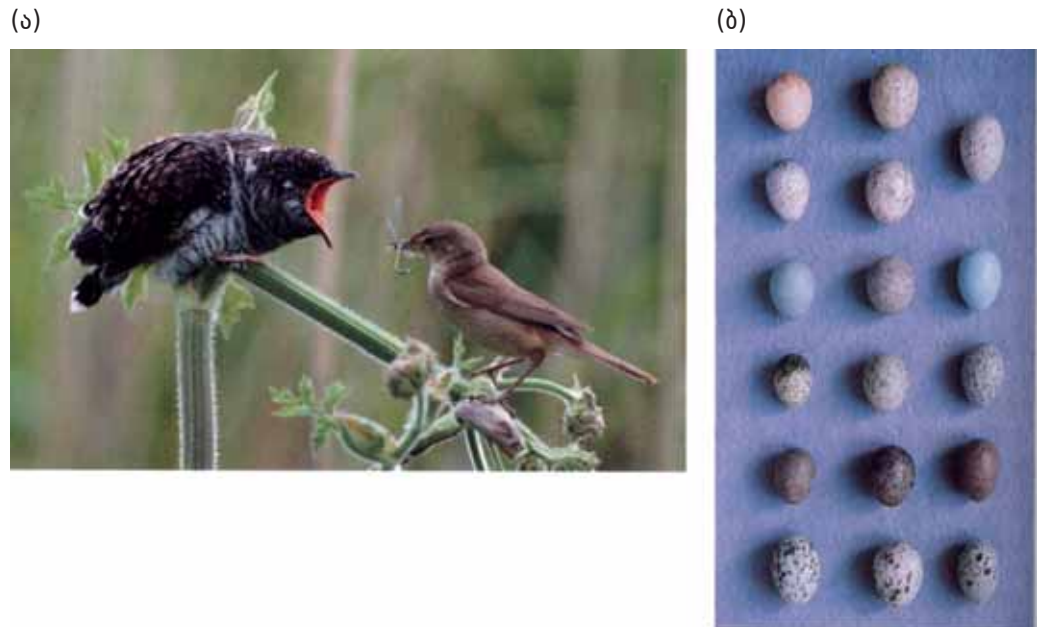


მწერების მრავალი სახეობა სხვადასხვა ქიმიური ტოქსინების შემცველი მცენარეებით იკვებება და ამ შხამების მიმართ რეზისტენტულობის მრავალი მექანიზმი განავითარა. მაგალითად, სტაფილოს ოჯახის მცენარეებს ტოქსიკური ფურანოკუმარინები აქვს, მაგრამ შავი პეპელას (*Papilio polyxenes*) მუხლუხოები მაღალაქტიური დეტოქსიკური ფერმენტის დახმარებით ასეთი მცენარეებით იკვებებიან (Berenbaum 1983).

ფრინველების სახეობები, რომლებიც სხვა ფრინველების ბუდეზე პარაზიტობენ, მაგალითად, გუგული და ხარის ფრინველები, კვერცხს მხოლოდ სხვა სახეობის ფრინველის ბუდეებში დებენ. გუგულის ბარტყები მასპინძელის კვერცხებს ბუდიდან ყრიან. მასპინძელს მხოლოდ პარაზიტის გამოზრდა უწევს (სურ. 18.11ა). მასპინძელი სახეობის ფრინველი პარაზიტის ბარტყებს საკუთარი შვილებივით ექცევა, მაგრამ ზოგიერთი მასპინძელი პარაზიტის კვერცხებს ცნობს და ბუდიდან ყრის, ან სხვაგან გადადის და იქ აგებს ბუდეს.

ბუდის პარაზიტი ფრინველების ადაპტაციის განსაცვიფრებელი მაგალითია კვერცხის მიმიკრია (Rotstein and Robinson 1998). ევროპული გუგულის (*Cuculus canorus*) ყველა პოპულაცია რამდენიმე სხვადასხვა გენოტიპისგან შედგება, ყოველი გენოტიპის მატარებელი ფრინველი სხვადასხვა მასპინძელს ირჩევს და მასპინძელის კვერცხის მსგავს კვერცხს დებს. (სურ. 18.11ბ). ზოგი ინდივიდი არამიმიკრიულ კვერცხს დებს. ზოგი მასპინძელი სახეობა გუგულის კვერცხებს უვლის, ზოგი ბუდიდან ყრის ან გუგულის კვერცხიან ბუდეს ტოვებს.

**სურ. 18.11.** (ა) ევროპულ გუგულს (*Cuculus canorus*) მასპინძელი ლერწამის მეჩალია (*Acrocephalus scirpaceus*) კვებავს. (ბ) მიმიკური კვერცხის პოლიმორფიზმი გუგულებში. მარცხენა სვეტში გუგულის მიერ გამოყენებული ექვსი სახეობის კვერცხებია ნაჩვენები (ზემოდან ქვემოთ: გულწითელა, ფერადი ბოლოქანქარა, ტყის ჭვინტაკა, ლერწამის მეჩალია, მწყერჩიტა გვარის წარმომადგენელი — *Anthus pratensis*, ლერწამის დიდი მეჩალია). მეორე სვეტში ნაჩვენებია გუგულის მიერ შესაბამისი მასპინძელის ბუდეში დადებული კვერცხები. კვერცხები საკმაოდ ჰგავს ერთმანეთს, თუ არ ჩავთვლით ტყის ჭვინტაკას კვერცხებს. მარცხენა სვეტში ნაჩვენებია მასპინძლების რეაქციების შესამოწმებლად მკვლევარების მიერ გამოყენებული ხელოვნური კვერცხები (ა © David Kjaer/naturepl.com; ბ photo by M. Brooke, courtesy of N. B. Davies.)





ნიკოლას დევისი და მაიკლ ბრუკე (1998) სხვადასხვა სახეობის ფრინველების ბუდეებში გუგულის ხელოვნური კვერცხები მოათავსეს და მათ ბედს დააკვირდნენ. მათ აღმოაჩინეს, რომ სახეობა, რომლის ბუდეებში გუგული კვერცხს არ დებს (რისი მიზეზიც ბუდის ან საკვები ადგილის უვარგისობაა) გუგულის კვერცხს არ ყრის, ხოლო მასპინძელი, რომლებსაც გუგული უპირატესობას ანიჭებს პარაზიტის კვერცხებს უფრო ხშირად ყრის, თუ ისინი მის საკუთარ კვერცხებს შვავს. მაშასადამე, ამ სახეობებმა პარაზიტიზმის საწინააღმდეგო ადაპტაცია გამოიმუშავეს. გარდა ამისა, ექსპერიმენტის განმავლობაში გამოვლინდა, რომ ისლანდიაში, სადაც გუგული არ გვხვდება, მობინადრე ორმა მასპინძელმა სახეობამ პარაზიტის კვერცხები მიიღო, ხოლო ბრიტანეთში, სადაც ეს სახეობები ძირითადი მასპინძლებია, მათ გუგულის კვერცხები სასწრაფოდ მოიშორეს. საოცარია, მაგრამ სახეობები, რომელთა ბუდეში გუგული ხშირად დებს კვერცხებს და ისინი, ვის ბუდეში გუგული იშვიათად დებს კვერცხებს თითქმის ერთნაირად მოქმედებენ. დევისმა და მისი კოლეგებმა ჩათვალეს, რომ სახეობები, რომლებზეც გუგული დღეს იშვიათად პარაზიტობს, ადრე უფრო ხშირად იყვნენ მისი მსხვერპლი. გუგულის კვერცხების უარყოფის თვისების გადაირჩევა ამ სახეობის პარაზიტი გუგულის გენოტიპის საწინააღმდეგოდ მოხდა.

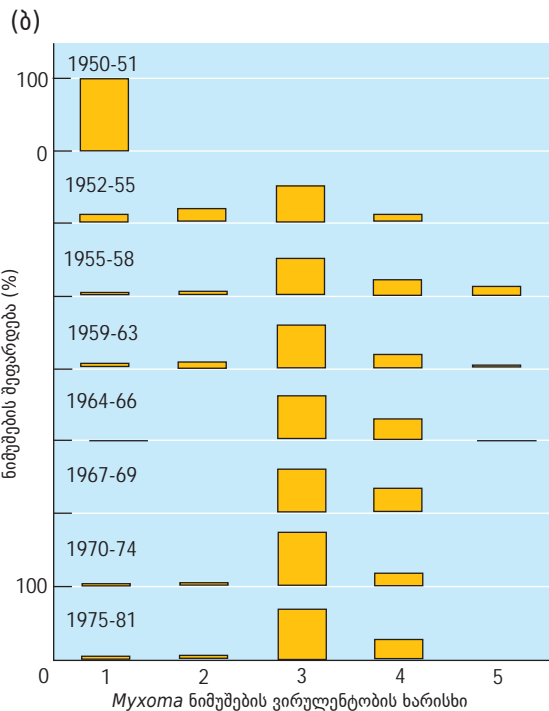
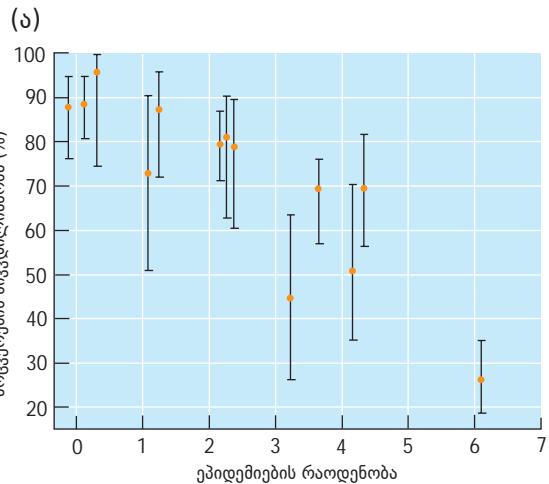
**გადამდები ავადმყოფობა და პარაზიტის ვირულენტობის ეპოლუსიცია**

პარაზიტმა ორი დიდი გამოცდა უნდა ჩააბაროს: საკუთარი თავი ან შთამომავლობა ერთი მასპინძელიდან მეორეზე გადაიტანოს, და მასპინძელის თავდაცვა დაძლიოს. ზოგიერთი პარაზიტი ვერტიკალურად ანუ მშობლიდან შთამომავლობაზე გადადის, მაგალითად, მწერების კვერცხებით გადატანილი *Walbachia* ბაქტერია (იხ. მე-15 თავი). სხვა პარაზიტები ჰორიზონტალურად ანუ მასპინძლების პოპულაციაში გარემოს მეშვეობით ვრცელდება (მაგალითად, გაციების გამომწვევი ადამიანის რინოვირუსები ცემინებით გადადის). ზოგი პარაზიტი მასპინძლების კონტაქტით (მაგალითად, ვენერული დაავადების გამომწვევი ბაქტერია გონორეა) და დაავადების მატარებლების მეშვეობით გადადის (მაგალითად, მალარიის გამომწვევი ერთუჯრედიანი ორგანიზმისა და ყვითელი ციებ-ცხელების ვირუსის გადამტანი კოლოებით).

პარაზიტის გავლენა მასპინძელზე ძალიან ცვალებადია. ისინი, ვინც ამცირებენ მასპინძლის გადარჩენის ან გამრავლების უნარს ვირულენტური პარაზიტები არიან. ჩვენ უნდა შევისწავლოთ ევოლუციური ფაქტორები, რომლებიც მოქმედებს ვირულენტობის ხარისხზე. ამ საკითხს მედიცინაში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს, რადგან ვირულენტობის ევოლუცია, ვირუსებისა და ბაქტერიების მაგვარ „მიკროპარაზიტებში“, ძალიან სწრაფად მიმდინარეობს (Ewald 1994; Bull 1994). ვირულენტობის დონე მასპინძელისა და პარაზიტის ევოლუციაზე დამოკიდებულია. მაგალითად (Fenner and Ratcliffe 1965), მას შემდეგ რაც ევროპული ბოცვერი (*Oryctolagus cuniculus*) ავსტრალიის საძოვრების მთავარი პარაზიტი გახდა, მისი რაოდენობის გასაკონტროლებად გამოიყენეს სამხრეთამერიკული ბოცვერის მიქსომას ვირუსი. პერიოდულად, ვირუსის ინტროდუქციის შემდეგ ბუნებაში გავრცელებულ ბოცვერებს ამონებდნენ რემისტენტულობაზე ვირუსის სტანდარტული ხამის მიმართ (სურ. 18.12ა), ხოლო ბუნებაში გავრცელებული ბოცვერებიდან აღებული ვირუსების ნიმუშების ვირულენტობას ამონებდნენ ლაბორატორიულ ბოცვერებზე (სურ. 12.18ბ). აღმოჩნდა, რომ დროთა განმავლობაში ბოცვერები ივითარებენ რემისტენტულობას ვირუსის მიმართ, ხოლო ვირუსის ვირულენტობის დონე მცირდება. დაფიქსირდა ვირუსის სრულად ავირულენტური ხამებიც, მაგრამ მთლიანობაში ვირუსის პოპულაცია უვნებელი არ გახდა.

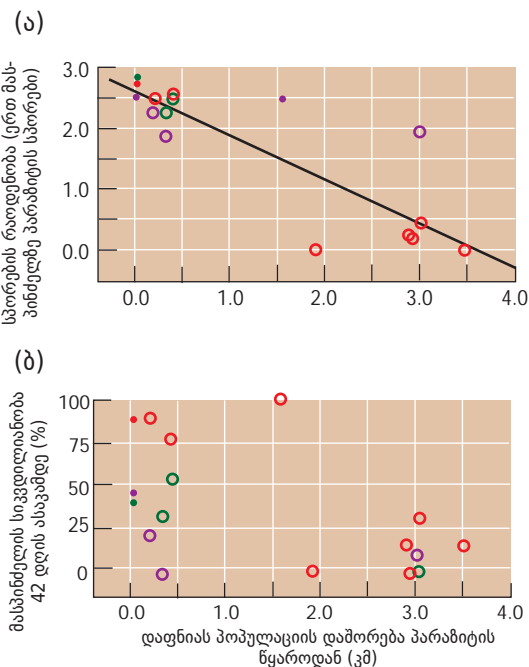
**ვირულენტობის ეპოლუსიის თეორია.** მრავალი ადამიანი თვლის, რომ პარაზიტები ევოლუციის შედეგად ავირულენტურები ხდება, ვინაიდან პარაზიტის გადარჩენა დამოკიდებულია მასპინძელის პოპულაციის გადარჩენაზე. მიუხედავად ამისა, პარაზიტი ზოგჯერ ვითარდება ისე, რომ უფრო საშიში ან ნაკლებად საშიში ხდება. ეს მოვლენა მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული (May and Anderson 1983; Bull 1994; Frank 1996).

პარაზიტის გენოტიპის წარმატება პროპორციულია მისი შთამომავლობის მიერ დაავადებული მასპინძლების რაოდენობისა და  $R_0$ -ით იზომება.  $R_0$  უკვე დაავადებული მასპინძელის



**სურ. 18.12.** ბოცვერებისა და მიქსომას ვირუსის კოეპოლუსიცია ბოცვერების ავსტრალიურ პოპულაციაში, ვირუსის შეტანის შემდეგ. (ა) ბუნებაში სტანდარტული ვირუსის წემოქმედებისას ბოცვერების სიკვდილიანობა დროთა განმავლობაში მცირდება. (ბ) ბუნებიდან აღებული ვირუსის ნიმუშები შეამოწმეს ლაბორატორიულ ბოცვერებზე. მათი ვირულენტობა სუსტიდან (1) ძლიერამდე (5) მერყეობდა. დროთა განმავლობაში საშუალო ვირულენტობა შემცირდა და შუალედურ დონეზე სტაბილური გახდა (ა after Fenner and Ratcliffe 1965; ბ after May and Anderson 1983.)

სურ. 18.13. მიკროსპორული პარაზიტის სამი ხაზის წარმატება და მისი გავლენა მასპინძელი სახეობის სხვადასხვა პოპულაციაზე. მასპინძელი სახეობა წყლის დაფნია *Daphnia magna*. თითოეული ხაზი აღნიშნულია განსხვავებული ფერით. მისი მოქმედება შემოწმდა ადგილობრივ (შეკრული სიმბოლოები) და მოშორებულ (ღია სიმბოლოები) მასპინძლებზე. (ა) ერთ მასპინძელზე მოსული პარაზიტის სპორების რაოდენობა უდიდესია, როცა პარაზიტი იმავე ტერიტორიაზე მოხინაღრე ინდივიდებს ინფიცირებს ანუ პარაზიტი საუკეთესოდ არის ადაპტირებული მასპინძელის ადგილობრივ პოპულაციაზე. (ბ) მასპინძლების სიკვდილიანობა უდიდესია მასპინძელის პოპულაციაში, რომელსაც პარაზიტი ინფიცირებს, ან მის ახლოს მობინადრე პოპულაციაში. პარაზიტი ყველაზე ვირულენტურია მასპინძელის იმ პოპულაციებისთვის, რომლებთან ერთად კოეგოლუციას განიცდიდა (After Ebert 1994.)



მიერ ახალი დაავადებული მასპინძლების რაოდენობაა:

$$R_0 = \frac{bN}{v + d + r}$$

სადაც N არის მასპინძლების რაოდენობა, რომელთა დაავადება პარაზიტის შთამომავლობას შეუძლია, b — ალბათობა, რომ პარაზიტის შთამომავლობა თითოეულ ასეთ მასპინძელს დაინფიცირებს, v — პარაზიტების შედეგად მასპინძლების სიკვდილიანობის სიხშირეა (ეს სიდიდე პარაზიტის ვირულენტობის ფუნქციაა), d — სხვა მიზეზებით გამონეული მასპინძლების სიკვდილიანობის სიხშირე და r — დაავადებული მასპინძლების გამოჯანმრთელებისა და იმუნიტეტის შექმნის სიჩქარეა. მაშასადამე, წილადის მნიშვნელი მასპინძლების დაავადებულთა კლასიდან გამოსვლის სიჩქარეა (მასპინძელი აღარ არის ახალი ინფიცირების რესურსი). ხშირ შემთხვევაში b სიდიდე დამოკიდებულია მასპინძელში პარაზიტის გამრავლების სიჩქარეზე, მაგრამ ეს ცვალებადობა ხშირად v სიდიდის პროპორციულია, ვინაიდან პარაზიტი გამრავლებისთვის მასპინძელის რესურსს (ენერჯიას, ცილას და ა.შ.) იყენებს. აქედან გამომდინარე, b და v ზოგჯერ კორელირებს. ამ შემთხვევაში, პარაზიტის ვირულენტობა იზრდება. თუ v სიდიდე ძალიან იზრდება, მაშინ მასპინძელი იქამდე კვდება, სანამ პარაზიტი ახალ მასპინძლებზე გადავა. ამიტომ გადარჩევა უკიდურესი ვირულენტობის საწინააღმდეგოდ მოქმედებს.

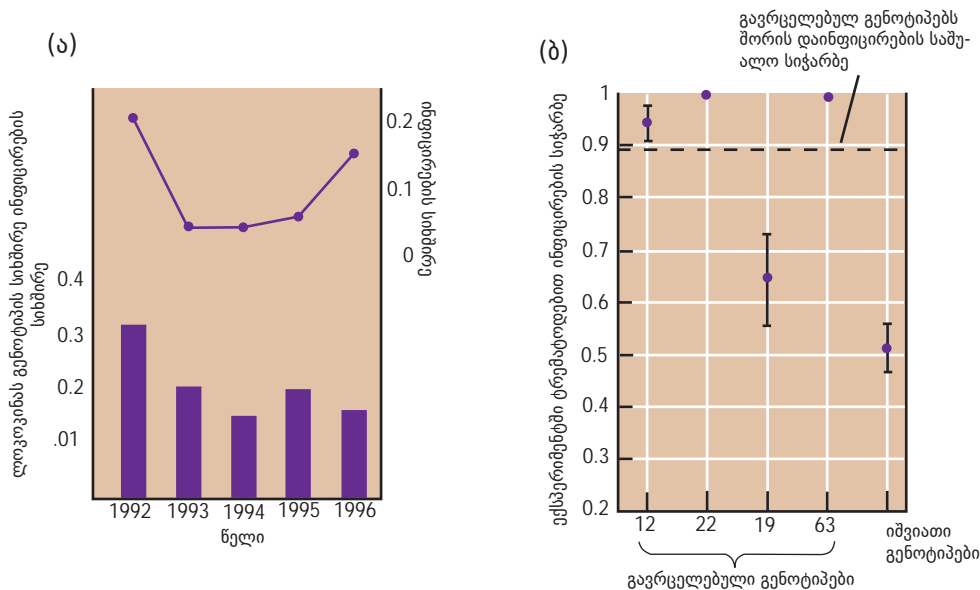
ვირულენტობის დონეზე გავლენის მქონე ფაქტორებიდან ყველაზე მნიშვნელოვანია სამი ფაქტორი. პირველი: თითოეული მასპინძელი შეიძლება ჩავთვალოთ პარაზიტების დროებითი პოპულაციის (დემის) შემცველად. დემი, რომელიც მასპინძელს მოკლავს იქამდე, სანამ სხვა მასპინძელზე გადავა, პარაზიტის პოპულაციის წარმატებაში ნაკლებად მონაწილეობს, ვიდრე უფრო ლმობიერი დემი. აქედან გამომდინარე დემთაშორისი გადარჩევა (ჯგუფური გადარჩევა) სუსტ ვირულენტობას ანიჭებს უპირატესობას. თუ მასპინძელს მხოლოდ ერთი ინდივიდუალური პარაზიტი, ან ახლო ნათესაური კავშირის მქონე პარაზიტები ავადებს, მაშინ დემები ნათესაური ჯგუფებია. ამიტომ დემთაშორისი გადარჩევა ნათესაური გადარჩევის ექვივალენტურია და შეიძლება სუსტი ვირულენტობა განვითარდეს. თუ ყოველ მასპინძელს პარაზიტების მრავალი, არანათესაური გენოტიპი დაავადებს, მაშინ დემებში მიმდინარე გადარჩევა უპირატესობას ანიჭებს სწრაფად გამრავლებად გენოტიპებს. ეს გენოტიპები უფრო სწრაფად გავრცელდება. მეტი ვირულენტობა იმ პარაზიტ სახეობებში განვითარდება, რომლებშიც მრავლობითი ინფიცირება საკმაოდ ხშირია (Frank 1996).

მეორე: თუ მასპინძელი პარაზიტის მიმართ იმუნიტეტს სწრაფად გამოიმუშავებს (ანუ ზემოთ მოყვანილ განტოლებაში r დიდია), გადარჩევა უპირატესობას პარაზიტის სწრაფად გამრავლებას ანუ მასპინძელის იმუნური სისტემისგან დაღწევას ანიჭებს. ეს მოვლენა ძლიერი ვირულენტობის წინაპირობაა და ამიტომ ეფექტური იმუნური სისტემა (ან წამალი, რომელიც სწრაფად კლავს პარაზიტს) ძლიერი ვირულენტობის ევოლუციას ინგვეს.

მესამე ფაქტორი, რომელიც მოქმედებს ვირულენტობის დონეზე არის პარაზიტების გადაცემის ვერტიკალური ან ჰორიზონტალური მეთოდი. ჰორიზონტალურად გადატანილი პარაზიტების გადაცემა (და წარმატება) არ არის დამოკიდებული მათი მასპინძელის გამრავლებაზე და გადარჩევაზე, დიდი დროის განმავლობაში. პირიქით, ვერტიკალურად გადაცემული პარაზიტების შთამომავლობას მასპინძელი პირდაპირ მემკვიდრეობით იღებს. ამიტომ b სიდიდე მასპინძელის რეპროდუქციულ წარმატებაზე დამოკიდებულია. ამ შემთხვევაში შეიძლება ველოდოდ, რომ ვერტიკალურად გადაცემულ პარაზიტებში ევოლუცია ნაკლები ვირულენტობის მიმართულებით მიმდინარეობს. ამ ჰიპოთეზას ბაქტერიოფაგზე ჩატარებული ექსპერიმენტი ადასტურებს. ფაგის გენოტიპის, რომელიც ამცირებს მასპინძელის შრდის სიჩქარეს, სიხშირე მცირდება, ხოლო შედარებით „უწყინარი“ გენოტიპის სიხშირე იზრდება (Bull et al. 1991).

ვირულენტობა და რეზისტენტობა ბუნებრივ პოპულაციაში. პლანქტონური კიბოსნაირის *Daphnia magna*-ზე პარაზიტირებს მიკროსპორული ერთუჯრედიანი (*Pleistophora intestinalis*). ის ნაწლავის ეპითელიუმში მრავლდება და მასპინძელის ფეკალიებში შვილობილ სპორებს ათავისუფლებს. დაავადებული და ჯანმრთელი *Daphnia*-ების ექსპერიმენტულ წყვილებში, რაც უფრო მეტია პარაზიტის რაოდენობა დაავადებულ ინდივიდში, მით უფრო მეტია მეორე ინდივიდის დაავადების ალბათობა. გარდა ამისა, პარაზიტი მეტ სპორას წარმოქმნის და უფრო მომავლინივებელია, თუ ის ინფიცირებს დაფნიას მისი ან ახლო მდებარე დაფნიების პოპულაციიდან, ვიდრე შორეული პოპულაციიდან (სურ. 18.13). პარაზიტი ყველაზე უკეთ ეგუება მასპინძელის საკუთარ პოპულაციას და მასპინძელის სიმპატრიულ პოპულაციებში უფრო ძლიერ ვლინდება. ეს სრულიად აბათილებს ჰიპოთეზას, რომ პარაზიტის ევოლუცია უვნებლობის მიმართულებით მიდის.

მარკ დიბდალმა და კურტის ლაივიმ (1998) ექსპერიმენტი ახალ ზელანდიაში მოხინაღრე მტკნარი წყლის ლოკოპირუსზე (*Potamopyrgus antipodarum*) და მის პარაზიტ ტრემატოდამე (*Microphallus*) ჩატარეს. ეს ექსპერიმენტი განსაკუთრებით საინტერესოა, ვინაიდან კოეგო-



**სურ. 18.14.** მტენარი წყლის ახალმელანდიურ ლოკოკინაში ტრემატოდას წინააღმდეგ სიხშირეზე დამოკიდებული რემისტენტულობის გადარჩევის მტკიცებულება. (ა) ამ სურათზე ლოკოკინას ყოველი უსქესო გენოტიპის სიხშირის ცვლილება მე-12 გენოტიპითაა წარმოდგენილი. სიხშირის ცვლილება გამოილია ინფიცირების სიხშირით. აღმოჩნდა, რომ გენოტიპის წარმატება დაბალია, როცა მისი სიხშირე დიდია. (ბ) ლოკოკინების გავრცელებული 4 კლონიდან 3 ტრემატოდის მიმართ უფრო მგრძობიარეა, ვიდრე 40 იშვიათი კლონების ჯგუფი (After Dybdahl and Lively 1998.)

ლუციის და სქესობრივი გამრავლების სარგებელის მტკიცებულებებს გვაძლევს (იხ. სურ. 17.21). ლოკოკინას პოპულაციაში არის როგორც სქესობრივი გზით გამრავლებული, ასევე პართენოგენური ინდივიდები. როცა ტრემატოდა ლოკოკინას ინფიცირებს, ის სწრაფად მრავლდება და ლოკოკინას სტერილობას იწვევს. *Daphnia*-ს მიკროსპორული პარაზიტების ანალოგიურად, ტრემატოდები საკუთარი პოპულაციის ლოკოკინებს უკეთ ინფიცირებენ, ვიდრე სხვა პოპულაციების ლოკოკინებს. მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ ტბაში, სადაც უმეტესად უსქესო გამრავლების მქონე ლოკოკინები ბინადრობენ, სხვადასხვა კლონური გენოტიპების (მათი გარჩევა შესაძლებელია ალოზიმის მარკერებით) სიხშირეები 5 წლის განმავლობაში შეიცვალა და უმეტესი გენოტიპის ინფიცირების სიხშირემ პიკს მიაღწია. მაგრამ ეს მოხდა ერთი წლის შემდეგ, რაც თვით ამ გენოტიპის სიხშირემ პიკს მიაღწია (სურ. 18.14ა). ეს ნიშნავს, რომ ლოკოკინას იშვიათ გენოტიპებს სელექციური უპირატესობა აქვს, რადგან ისინი რემისტენტულობა პარაზიტის ყველაზე გავრცელებული გენოტიპის მიმართ (იხ. სურ. 18.6). ეს პიპოთეზა 40 იშვიათი და 4 შედარებით გავრცელებული კლონის პარაზიტებით დაავადების კვლევის შედეგად დამტკიცდა. იშვიათი კლონები ნაკლებად ინფიცირდება (სურ. 18.14ბ) (როგორც მე-17 თავში აღვნიშნეთ, სქესობრივი გამრავლება შეიძლება სასარგებლო იყოს, ვინაიდან ახალ, იშვიათ, რემისტენტულ გენოტიპებს ქმნის).

## მუტუალიზმი

**მუტუალიზმი** ორი სახეობის ურთიერთქმედებაა, რომლისგანაც ორივე სახეობის ინდივიდი სარგებელს იღებს. **სიმბიონტური** მუტუალიზმის შემთხვევაში ინდივიდები სიცოცხლის უმეტესი ნაწილის განმავლობაში ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირშია. ზოგიერთი მუტუალიზმი მკვეთრი ადაპტაციების ევოლუციას იწვევს. ყვავილებს, რომელსაც ამტვერებს გრძელი ხორთუმის მქონე ღამის პეპლები, ჩვეულებრივ, გრძელი მილის ფორმის, თეთრი გვირგვინი აქვს და სურნელს სადამოლობით ან ღამე გამოსცემს. როცა დარვინმა ლონდონის ორანჟერეაში მადაგასკარის ორქილეა *Angraecum sesquipedale* და მისი 30სმ სიგრძის სანექტრე ნახა, მან გამოთქვა ვარაუდი, რომ მაგადასკარში იგივე სიგრძის ხორთუმის მქონე ღამის პეპელა უნდა ბინადრობდეს, რომელიც ამ მცენარეს ამტვერებს. დაახლოებით ერთი საუკუნის შემდეგ მეცნიერებმა 24სმ სიგრძის ხორთუმის მქონე ღამის პეპლები აღმოაჩინეს. ისინი მართლაც ამ ორქილეს და მის ნათესავებს ამტვერებენ (სურ. 18.15; Nilsson et al. 1985).

წიგნში „სახეობათა წარმოშობა“ დარვინი მკითხველებს ისეთი სახეობის მონახვას სთხოვს, რომელიც მხოლოდ იმიტომაა მოლოდინიერი, რომ სხვა სახეობას სარგებელი მოუტანოს — „ვინაიდან ასეთი სახეობა ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ვერ წარმოიქმნება“. ასეთი შემთხვევა დღემდე აღმოჩენილი არ არის. მუტუალიზმი ალტრუიზმს არ ნიშნავს. ის უფრო რეციპროკული ექსპლუატაციაა. მუტუალიზმის დროს თითოეული სახეობა მეორისგან გარკვეულ სარგებელს იღებს. ზოგი მუტუალიზმი პარაზიტის ან რაიმე სხვაგვარი ექსპლუატაციური კავშირის შედეგად წარმოიქმნა. მაგალითად, იუკას (*Yucca*) მხოლოდ იუკას მდებრი ღამის პეპლები (*Tageticula* და *Paratageticula*) ამტვერებს. მწერი ჯერ იუკას ყვავილს ამტვერებს, შემდეგ კი მასში კვერცხებს დებს (სურ. 18.16ა). მწერის მუხლუხო მცენარის თესლით იკვებება. *Tageticula*-ს ზოგიერთი ახლო ნათესა-



(ა)



ნექტარის მატარებელი გამონახარდი

(ბ)



სურ. 18.15. მუტუალიზმი ზოგჯერ მკვეთრ ადაპტაციებს იწვევს. (ა) ორქიდეა *Angraecum sesquipedale*-ის ნექტარი ძალიან გრძელ სანექტრეში ინახება. (ბ) გრძელი ხორთუმის მქონე ღამის პეპელა *Xanthopan morgani praedicta* ამ სახეობას ამტვერებს. დარვინმა ასეთი სახის დამტვერავის არსებობა ივარაუდა, როცა ლონდონის ორანჟერეაში ეს ორქიდეა დაინახა (ა © Gerald and Buff Corsi/California Academy of Sciences; ბ © The Natural History Museum, London.)

ვი უბრალოდ განვითარებადი თესლით იკვებება. ერთ-ერთი სახეობა კი ყვავილს შემთხვევით ამტვერებს. ამ მაგალითიდან შეიძლება მიგხვდეთ, რას წარმოადგენდა თესლით კვებიდან მუტუალიზმზე გადასვლის შუალედური საფეხური (სურ. 18.16ბ).

მუტუალიზმის შემთხვევაში ყოველთვის არსებობს კონფლიქტის შესაძლებლობა, რადგან „მატყუარა“ გენოტიპი, რომელიც პარტნიორის ექსპლუატაციას ეწევა, სანაცვლოდ არაფერს გასცემს. ამის შედეგად მას სელექციური უპირატესობა ექნება. მაშასადამე, ერთ ან ორივე სახეობაში გადაჭარბებული ექსპლუატაცია აიცილებებისთვის გადარჩევა ყოველთვის თავდაცვით მექანიზმებს ანიჭებს უპირატესობას (Bull and Rice 1991). გარდა ამისა, თუ ინდივიდის გენეტიკური ინტერესი დამოკიდებულია მასპინძლის ან პარტნიორის წარმატებაზე, გადარჩევა ყოველთვის „მართალ“ გენოტიპებს მიანიჭებს უპირატესობას (Herre et al. 1999). ფაქტორები, რომლებმაც მუტუალიზმის ევოლუციურ სტაბილურობას უპირატესობა უნდა მიანიჭონ, მოიცავს; ენდოსიმბიონტების ვერტიკალურ გადაცემას მშობლებიდან შთამომავლობაზე, ერთ და იგივე მასპინძელთან ან პარტნიორთან მთელი სიცოცხლის განმავლობაში კავშირსა და ამავდროულად სხვა პარტიორთან ურთიერთქმედების, ან სხვა რესურსის გამოყენების შემუდულ შესაძლებ-

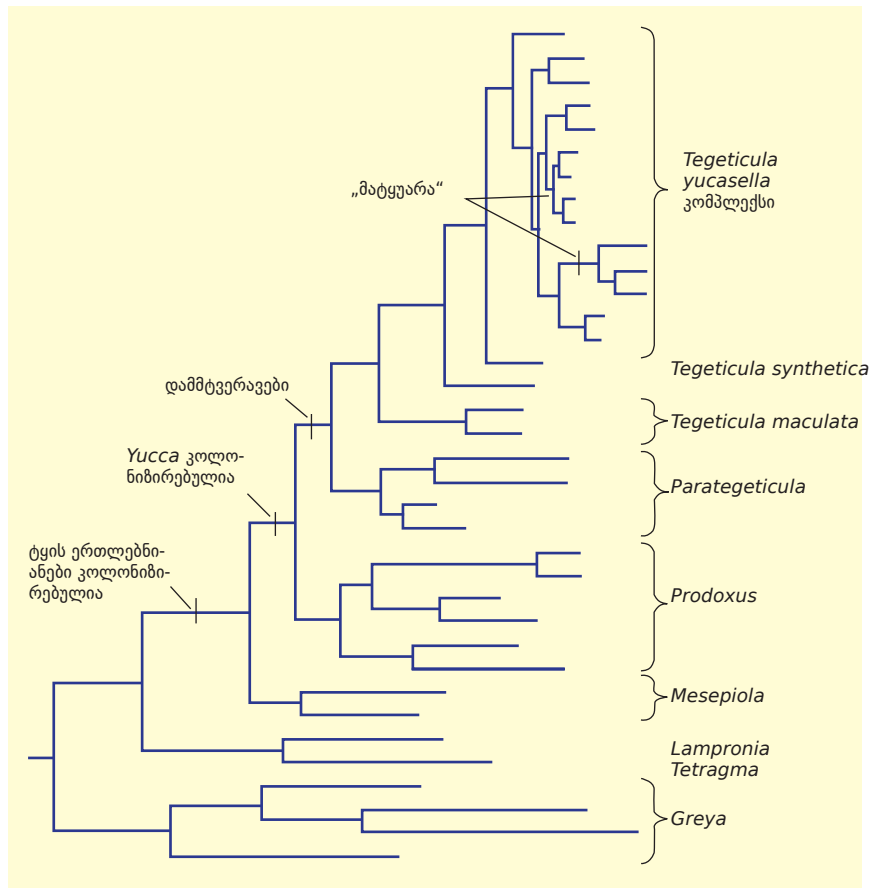
ვი უბრალოდ განვითარებადი თესლით იკვებება. ერთ-ერთი სახეობა კი ყვავილს შემთხვევით ამტვერებს. ამ მაგალითიდან შეიძლება მიგხვდეთ, რას წარმოადგენდა თესლით კვებიდან მუტუალიზმზე გადასვლის შუალედური საფეხური (სურ. 18.16ბ).

სურ. 18.16. იუკას ღამის პეპლები და მათი ევოლუციის ისტორია. (ა) *Tegeticula* გვარის იუკას ღამის პეპლები იუკას ყვავილებში კვერცხებს დებს და სპეციალიზირებული პირის აპარატის დახმარებით ყვავილებს დამტვერვასაც ახერხებს. (ბ) იუკას ღამის პეპლების ოჯახის ფილოგენეტიკური დიოტადა ევოლუციურ ცვლილებებს ასახავს. საბაზისო გვარის ზოგიერთი სახეობა, როგორცაა *Greya*, კვერცხის დადებისას ყვავილებს შემთხვევით ამტვერებს. *Tegeticula*-ს და *Parategeticula*-ს წინაპრებში მჭიდრო მუტუალიზმი განვითარდა, ხოლო მოგვიანებით *Tegeticula*-ში მოტყუების თვისება ორჯერ ჩამოყალიბდა (ა courtesy of O. Pellmyr; ბ after Pellmyr and Leebens-Mack 1999.)

(ა)



(ბ)



ლობას. ზოგიერთი მუტუალიზმი მართლაც ამ პრინციპებით ყალიბდება. მაგალითად, მცენარის ბუგრების უჭრედებში მოზინადრე *Buchnera* ბაქტერია, რომელიც ვერტიკალურად გადაეცემა (იხ. სურ. 18.3ა), ყველა მუტუალისტია. ეს წესი უცვლელი არ არის. ზოგიერთი ვერტიკალურად გადაეცემული სიმბიონტი მასპინძელისთვის შეიძლება საზიანო იყოს.

ევოლუციური სტაბილურობის მიღწევის მაგალითია, იუკას სახეობებისა და მათი ერთდაერთი დამმტვერავის, ღამის პეპლის, ურთიერთქმედება (Pellmyr and Huth 1994). ჩვეულებრივ, ღამის პეპელა თითოეულ ყვავილში მხოლოდ რამდენიმე კვერცხს დებს, ასე, რომ მუხლუხო განვითარებადი თესლის მხოლოდ მცირე ნაწილი იკვებება. ღამის პეპელას ერთ ყვავილში მრავალი კვერცხის დადება შეუძლია, მაგრამ ის დანარჩენ კვერცხებს სხვა ყვავილებზე ანაწილებს, რატომ აკეთებს ამას? ნაწილობრივ იმიტომ, რომ მცენარეს არა აქვს საკმარისი რესურსი, რომ უზრუნველყოს ყველა ყვავილის ნაყოფად გარდაქმნა (დაახლოებით 500-1500 ყვავილის). პელმირმა და ჰუთმა ზოგიერთი მცენარის ყველა ყვავილი ხელოვნურად დამტვერეს და აღმოაჩინეს, რომ ყვავილების მხოლოდ 15% იძლევა მწიფე, თესლის შემცველ ნაყოფს. დანარჩენი ნაყოფი არ ვითარდება და ცვივა. მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ იმ ნაყოფებში, რომელთა განვითარება შეწყდა, საშუალოდ პეპელას მეტი კვერცხი იყო, ვიდრე იმ ნაყოფებში, რომლებიც მომწიფდნენ. როგორც ჩანს მცენარე იცილებს იმ ნაყოფებს, სადაც პეპელამ ბევრი კვერცხი დადო. ნაყოფის განვითარების შეწყვეტა იწვევს იმ პეპლების მკაცრ გადარჩევას, რომლებიც ერთ ნაყოფში მრავალ კვერცხს დებს, ვინაიდან ლარვა ნაყოფთან ერთად იღუპება. მაშასადამე, შეზღუდვა ღამის პეპელაში ინდივიდუალური გადარჩევისა და საკუთარი ინტერესის გამო განვითარდა.

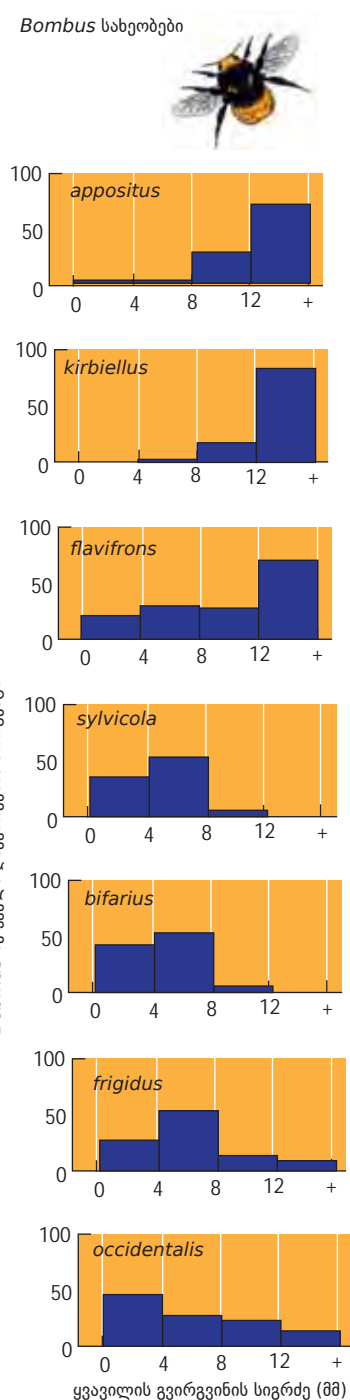
მუტუალიზმი ევოლუციური პერიოდის განმავლობაში ყოველთვის სტაბილური არ არის. მრავალი სახეობა უბრალოდ იტყუება. მაგალითად, მრავალი ორქიდეა დამმტვერავებისთვის ნექტარს არ აწარმოებს. ზოგი ორქიდეა ურცხვად იტყუება: მისი სურნელი მდებრივ პეპელას ფერომონის სუნს ჰგავს. ეს სუნი მამრს იზიდავს. ის ყვავილთან „კოპულაციისას“ დამტვერვას ახორციელებს (იხ. სურ. 11.2). მუტუალისტური წინაპრებისგან განვითარებული იუკას ღამის პეპლების ორი ევოლუციური შტო მცენარეს არ ამტვერებს, თანაც მდებრივ იმდენ კვერცხს დებს, რომ მუხლუხოები იუკას თესლის დიდ ნაწილს ანადგურებს (იხ. სურ. 18.16ბ). ასეთი „მატყუარები“ თავს არიდებენ მცენარის საპასუხო რეაქციას, რომელიც მას კვერცხების დიდ რაოდენობაზე აქვს. ისინი თავის კვერცხებს მცენარეში მაშინ დებენ როცა ზედმეტი ნაყოფის მოცილების პერიოდი გაივლის (Pellmyr and Leebens-Mac 1999).

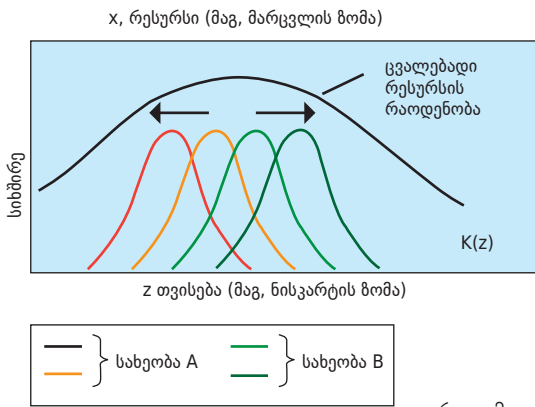
### კონკურენციით გამოწვეული ურთიერთკავშირის ეპოლუსცია

მრავალი სახეობის პოპულაციის სიმჭიდროვე, დროებით მაინც, ლიმიტირებულია რესურსებით. რესურსი შეიძლება იყოს საკვები, სივრცე, ან ბუდის ადგილი. ამის შედეგად რესურსებისთვის კონკურენცია მიმდინარეობს მრავალი სახეობის შიგნით (სახეობისშიდა კონკურენცია) და სახეობებს შორისაც (სახეობათაშორისი კონკურენცია). დარვინის თანახმად, ეს კონკურენცია რესურსის გამოყენების გამრავალფეროვნების გადარჩევას იწვევს, რაც სახეობების წარმოშობისა და დივერგენციის ძირითადი მიზეზია. დღეს არსებობს მრავალი მტკიცებულება, რომ კონკურენციის საპასუხო ევოლუცია ადაპტაციური რადიაციის ერთ-ერთი ძირითადი მიზეზია (Schluter 2000).

ევოლოგებმა დაამტკიცეს, რომ ცხოველების სიმპატრიული სახეობები განსხვავდება რესურსის გამოყენების გზით (სურ. 18.17). ამგვარი განსხვავება, ნაწილობრივ მაინც, კონკურენციის თავიდან ასაცილებლად ჩამოყალიბდა. დავუშვათ, რომ ფენოტიპური თვისებით (მაგალითად, ნისკარტის სიგანით) განსხვავებული ინდივიდები სხვადასხვა რესურსს (მაგალითად, სხვადასხვა ზომის თესლს) მოიხმარს, რომ ორივე სახეობა ამ თვისების მიხედვით განსხვავებულია, და რომ ორივე სახეობის სიხშირეების გავრცელება დიდწილად ისე გადაიფარება, რომ ამ სახეობების ინდივიდები კონკურენციაში საკუთარი სახეობისა და სხვა სახეობის წევრებთან შედის (სურ. 18.18). იქამდე, სანამ რესურსების სპექტრი ფართოა, ძალიან მკვეთრი ფენოტიპების (მაგალითად, ძალიან დიდი ან მცირე ზომის ნისკარტის) მქონე ინდივიდები ნაკლებად განიცდის შიდასახეობრივ კონკურენციას, ვიდრე შედარებით „შუალედური“ ფენოტიპების მქონე ინდივიდები, ვინაიდან მათი რიცხვი ნაკლებია. ამის

**სურ. 18.17.** კოლორადოში გავრცელებული ბაზების (*Bombus*) ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების მიერ რესურსების მოხმარებაში არსებული სხვაობა. ზოგი სახეობა გვირგვინის ფურცლების სხვადასხვა სიგრძის მქონე ყვავილებიდან იღებს ნექტარსა და მტვერს (როგორც წესი ეს სხვადასხვა სახეობებია). ეს სხვაობა დაკავშირებულია ბაზის ხორთუმის სიგრძესთან. სახეობები, რომლებიც მსგავსი სიგრძის გვირგვინის ყვავილს ამტვერებს სხვადასხვა განედებზე ბინადრობს. ამ შემთხვევის მაგალითებია *B. appositus* და *B. kirbyellus*, ასევე *B. frigidus*, *B. bifarius* და *B. sylvicola* სახეობები (After Pyke 1982.)





**სურ. 18.18.** კონკურენციის საპასუხო ევოლუციური დივერგენციის მოდელი. x ღერძი რაოდენობრივ ფენოტიპურ თვისებას (z), როგორცაა ნისკარტის ზომა, ასახავს. ის რაიმე რესურსის თვისებასთან, მაგალითად ფენოტიპის მიერ მოხმარებული საკვების საშუალო ზომასთან, არის დაკავშირებული.  $K(z)$  მრული ცვალებადი ზომის საკვების სიხშირეების განაწილებაა. ორი ცვალებადი სახეობა (ნარინჯისფერი და მწვანე) დასაწყისში z-ზე ერთმანეთს გადაფარავს. შესაბამისად გადაფარვა მოხმარებული საკვების მხვრივაც ხდება. თითოეული სახეობის ფენოტიპები, რომლებიც გადაფარება სხვა სახეობის მცირე რაოდენობის წევრებთან, ნაკლებ კონკურენციას განიცდის. ამიტომ მათი წარმატება მაღალია. ორი სახეობის დივერგენციული გადარჩევა მათი თვისების განაწილებას გადაადგილებს (წითელი, მუქი მწვანე) და სახეობები ნაკლებად გადაიფარება.

(ა) *Melanerpes striatus*



(ბ) *Melanerpes aurifrons*



**სურ. 18.19.** ეკოლოგიური განთავისუფლება. სქესებს შორის ნისკარტის ზომის განსხვავება *Melanerpes striatus*-ში (ა) ბევრად მეტია. ეს სახეობა ჰაიტის კუნძულზე კოდალების ერთადერთი წარმომადგენელია. *M. aurifrons* (ბ) სახეობის სქესებს შორის ნისკარტის განსხვავება შედარებით მცირეა. ეს სახეობა კოდალას სხვა სახეობებთან სიმპატრიულია. ნისკარტის ზომა დაკავშირებულია საკვებთან. მეტი სქესობრივი დიმორფიზმი უფრო ფართო რაციონს განაპირობებს (After Selander 1966).

გარდა, მკვეთრი ფენოტიპის მქონე ინდივიდები სახეობათაშორის მიმდინარე კონკურენციასაც ნაკლებად განიცდის, რადგან სხვა სახეობებისგან განსხვავებულ რესურსს მოიხმარს. აქედან გამომდინარე, მკვეთრ ფენოტიპებს მაღალი წარმატება აქვს. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ამგვარი მადივერსიფიკაციური გადარჩევის შედეგად ორი სახეობა ნაკლებად იყენებს ერთ და იმავე რესურსს, და მათი ფენოტიპების გავრცელება ერთმანეთს შორდება (Slatkin 1980; Taper and Case 1992). სახეობებს შორის მიმდინარე კონკურენციის საპასუხო დივერგენციას, ხშირად ეკოლოგიური თვისების გადანაცვლება ეწოდება (იხ. ქვემოთ).

ლოკუსებს შორის მიმდინარე რეკომბინაცია მზუდავს იმ პოლიგენური თვისების ცვალებადობას, რომელიც განსაზღვრავს რესურსის გამოყენებას (იხ. მე-13 თავი). ერთი ან ორი სახეობა რესურსების ფართო სპექტრს მთლიანად ვერ იყენებს. ამ შემთხვევაში სამოგადოებაში შეიძლება შეიჭრას ერთი ან ორი დამატებითი სახეობა, რომლებიც პირველი ორი სახეობისგან განსხვავდება. ახლად შემოჭრილი და ადრე დაფუძნებული სახეობები შემდგომში კვლავ იცვლიან მოხმარებულ რესურსს, რაც კონკურენციას ამცირებს. სახეობები კონკურენციის შესამცირებლად სხვა თვალსაზრისით დივერგირებს, ვთქვათ, ჰაბიტატის გამოყენების მხრივ. მაგალითად, თუმცა 18.17 სურათზე გამოსახული ბაზის ზოგიერთი სახეობა განსხვავდება ხორთუმის სიგრძისა და მათ მიერ გამოყენებული ყვავილების მიხედვით, სხვები ამ თვისებებით ერთმანეთს ჰგავს, მაგრამ ასეთი სახეობები სხვადასხვა ჰაბიტატში ბინადრობენ.

ბრაუნი და უილსონი (1956) ტერმინს — **თვისების გადანაცვლება** — იყენებენ გეოგრაფიული ცვალებადობის სტრუქტურის აღწერისთვის იმ შემთხვევაში, როცა ორი სახეობის სიმპატრიული პოპულაციების თვისებები უფრო განსხვავდება, ვიდრე ალოპატრიული პოპულაციების თვისებები. ასეთი სტრუქტურის ჩამოყალიბების ერთ-ერთი მიზეზია ის, რომ თვისება დაკავშირებულია საკვების ან სხვა რესურსის მოხმარებასთან და, რომ სახეობებმა განავითარეს რესურსის მოხმარების მხრივ განსხვავება, რაც მათ შორის კონკურენციას ამცირებს („თვისების გადანაცვლება“ ხშირად აღნიშნავს კონკურენციით გამოწვეულ დივერგენციის პროცესს). ბრაუნის და უილსონის მიერ აღწერილი გეოგრაფიული სტრუქტურის ტიპი კონკურენციის საპასუხოდ ევოლუციური დივერგენციის ერთ-ერთ საუკეთესო მტკიცებულებას იძლევა (Taper and Case 1992; Schluter 2000). მაგალითად, გალაპაგოსის კუნძულებზე მოხინდრე მინის სკვინჩები *Geospiza fortis* და *G. fuliginosa* ნისკარტის ზომით უფრო განსხვავდებიან მაშინ, როცა ერთად ცხოვრობენ (იხ. სურ. 9.27), ვიდრე მაშინ, თუ ცალ-ცალკე ბინადრობენ. განსხვავება ნისკარტის ზომაში დაკავშირებულია სხვადასხვა ზომისა და სიმყარის თესლის მოხმარებასთან. სკვინჩების პოპულაციების ზომას ხშირად ხელმისაწვდომი საკვების რაოდენობა მზუდავს, რაც კონკურენციას იწვევს (Grant 1986). იგივე მაგალითს გვაძლევს მახათასებრთა რიგის თევზი *Gasterosteus aculeatus*. ჩრდილოეთი ამერიკის ჩრდილო-დასავლეთით მდებარე ტბებში ამ თევზის ორი რეპროდუქციულად იზოლირებული სახეობა ბინადრობს. ერთი სახეობა ტბის ფსკერთან ცხოვრობს, ხოლო მეორე მდებარე პირზე (იხ. სურ. 16.8). ეს სახეობები სხეულის ფორმით, პირის მორფოლოგიით და ლაყუნის სავარცხლების რაოდენობითა და სიგრძით განსხვავდება. სხვა ტბებში ამ თევზის მხოლოდ ერთი სახეობა გვხვდება და მას შუალედური მორფოლოგია აქვს (Schluter and McPhail 1992).

**ეკოლოგიური განთავისუფლება** სხვა გეოგრაფიულ სტრუქტურა გვაქვს, როცა სახეობა ან პოპულაცია რესურსის მოხმარებისა და მასთან დაკავშირებული ფენოტიპური თვისებების მიხედვით უფრო ცვალებადია, თუ ის მარტო ბინადრობს და სხვა სახეობებთან კონკურენციაში არ შედის. ეკოლოგიური განთავისუფლება ყველაზე ხშირად კუნძულის პოპულაციებს ახასიათებს. მაგალითად, ქოქოსის კუნძულზე მოხინდრე სკვინჩის ერთადერთ სახეობას უფრო მრავალფეროვანი რაციონი და ნადირობის მეთოდები ახასიათებს, ვიდრე გალაპაგოსის კუნძულებზე მოხინდრე მის ნათესავებს (Werner and Sherry 1987). კარიბის კუნძულ ჰაიტებზე მოხინდრე კოდალას ერთადერთ სახეობას ნისკარტის და ენის სიგრძეში ბევრად ძლიერი სქესობრივი დიმორფიზმი ახასიათებს, ვიდრე კონტინენტის სახეობას, რომელიც კოდალების სხვა სახეობებთან თანაარსობს (სურ. 18.19; Selander 1966).



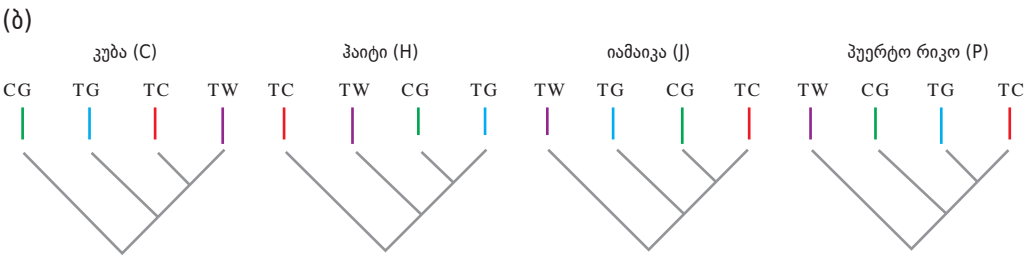
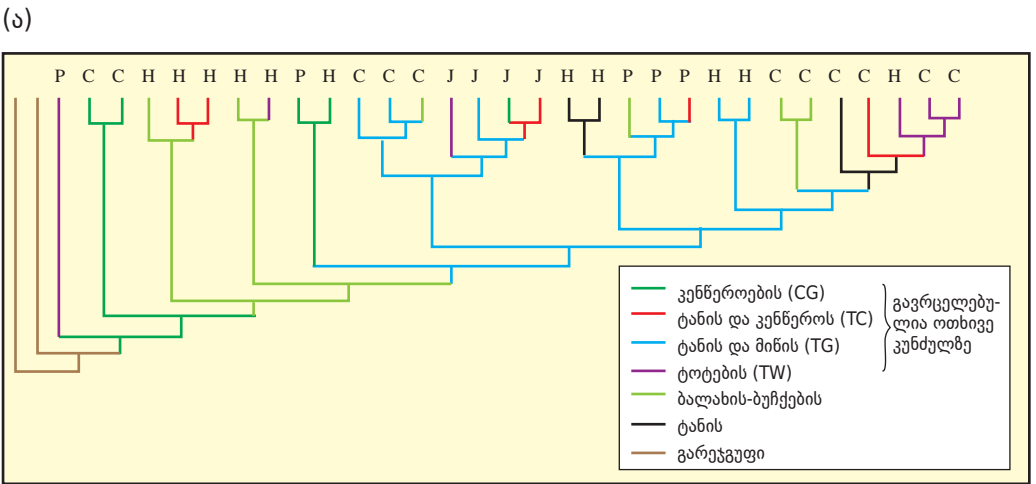
**საზოგადოების სტრუქტურები**

ყველა სახეობათაშორის ურთიერთქმედებებიდან ეკოლოგები ყველაზე ხშირად კონკურენციას იმისთვის იყენებენ, რომ აღმოაჩინონ და ახსნან საზოგადოების განმეორებადი თვისებების არსებობა. საგარაუდოდ, კონკურენცია ზღუდავს ერთიან ჯგუფებში სახეობათა მრავალფეროვნებას. ხანგრძლივად მიმდინარე ევოლუციის პირობებში ის აისახება სახეობათა მრავალფეროვნებაზე (იხ. მე-7 თავი).

ეკოლოგიური ურთიერთქმედება, ურთიერთქმედი სახეობების ევოლუციის პროგნოზირებადი მიმართულებით წარმართავს, რის შედეგად კონვერგენტული სტრუქტურები წარმოიქმნება. მაგრამ ყოველთვის ასე არ ხდება. მაგალითად, სისხლით მკვებავი ღამურები მხოლოდ ტროპიკულ ამერიკაში ბინადრობენ, მიუხედავად იმისა, რომ აფრიკის ჩლიქოსნები მათთვის შესანიშნავი საკვების წყარო იქნებოდა. ჩრდილოეთი და სამხრეთი ამერიკის უდაბნოებში მობინადრე ხვლიკების სახეობების მრავალფეროვნება უფრო მცირეა, ვიდრე ავსტრალიის უდაბნოებში მობინადრე ხვლიკების. ავსტრალიის ხვლიკების მრავალფეროვნება მეტია და ისინი დაჭაობებულ ადგილებშიც ბინადრობენ, ანუ ჰაბიტატში, რომელსაც ამერიკული ხვლიკები თითქმის არ იყენებენ (Schluter and Ricklefs 1993).

გასაოცარია, მაგრამ კონვერგენტული ევოლუციის შედეგად ზოგი მდგრადი სტრუქტურა წარმოიქმნება. მაგალითად, მე-6 თავში ჩვენ აღვწერეთ კარიბის სხვადასხვა კუნძულებზე მობინადრე *Anolis* ხვლიკების პარალელური ევოლუცია. ყოველ კუნძულზე ბინადრობენ მორფოლოგიურად და ეკოლოგიურად დაკავშირებული სახეობები, რომლებიც საკვებს სხვადასხვა მიკროარეალში პოულობენ (იხ. სურ. 6.21). კუბას, ჰაიტის, იამაიკასა და პუერტო რიკოს ტერიტორიაზე ოთხი ეკომორფის მქონე კლადები ბინადრობს და ისინი ტყის ოთხ სხვადასხვა მიკროარეალში იკვებება. ეს მიკროარეალებია ხის კენწეროები, ხის ტანის და კენწეროს რეგიონი, ტოტები, და მიწისა და ხის ტანის რეგიონი (სურ. 18.20). ასეთი სტრუქტურა შეიძლება იმით აიხსნას, რომ როცა კუნძულზე ახალი სახეობა ჩნდება, ის კონკურენციის აცილებას ცდილობს და იგივე ტიპის, მაგრამ მანამდე გამოუყენებელ მიკროარეალს ირჩევს.

ტყეებში მცხოვრები და ფრინველებზე მონადირე ქორების (*Accipiter*) სხეულის ზომა განსხვავებულია და ეს სხვაობა შეესაბამება მსხვერპლი სახეობის ზომას. *Accipiter*-ის სიმპატრიული სახეობების წყვილები სხეულის ზომით მდგრადად განსხვავდება, მთელ მსოფლიოში გავრცელებული 47 სახეობის შემთხვევითი წყვილებისგან განსხვავებით (სურ. 18.21; Schoener 1984). მსგავსი მაგალითები ადასტურებს, რომ ეკოლოგიური ორგანიზაციის წესები გვაძლევს ევოლუციური დივერსიფიკაციის მიმართულების გარკვეული პროგნოზირების საშუალებას.

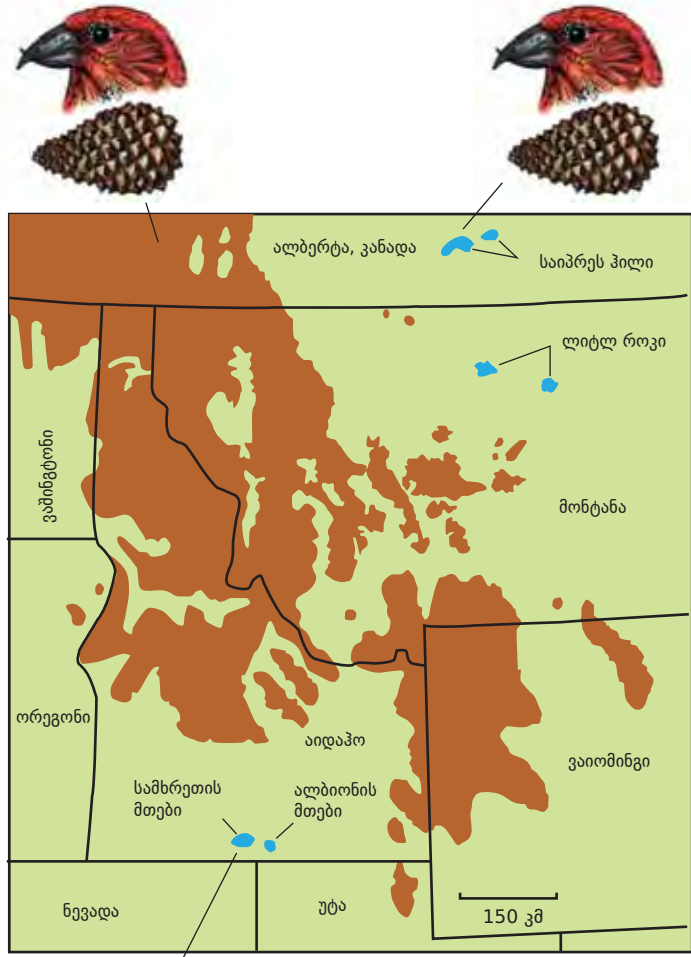
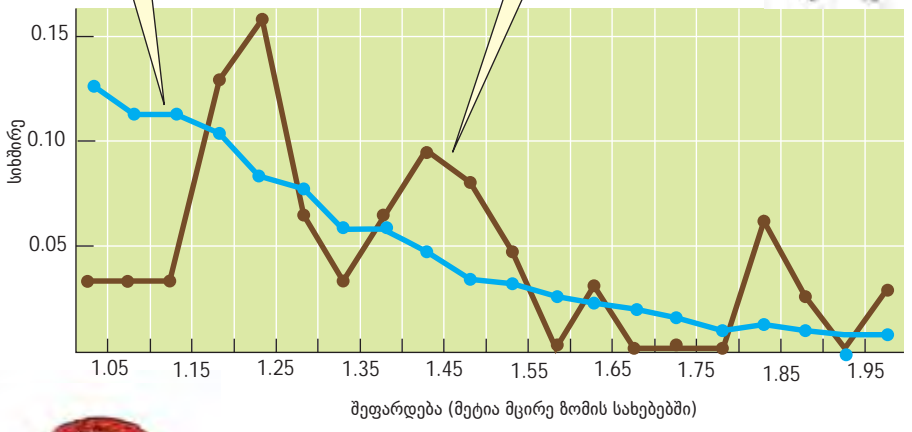


**სურ. 18.20** (ა) დიდი ანტილის კუნძულებზე მობინადრე *Anolis* სახეობის მოლეკულური ფილოგენეზი ეკომორფულ კლასებს შორის ხშირ გადასვლებს ადასტურებს. განტოვებების ზევით განლაგებული ასოები კუნძულს აღნიშნავს, რომელზეც სახეობა ბინადრობს (C, კუბა; H, ჰაიტი; J, იამაიკა; P, პუერტო რიკო) (ბ) ფილოგენეტიკური ხე ყველა კუნძულისთვის ოთხი ეკომორფისთვის. ეს ეკომორფები ამ კუნძულებზე ფართოდ გავრცელებულია. ფილოგენეტიკური ხეები ამოღებულია სრული ფილოგენეზიდან (After Losos et al. 1998.)

სურ. 18.21. მსოფლიოში გავრცელებული ფრინველებზე მონადირე ქორების (*Accipiter*) თანაარსებული სახეობების სხეულის ზომა უფრო განსხვავდება, ვიდრე მოსალოდნელია, თუ სახეობები შემთხვევითად შერჩეულია. სხვადასხვა ზომის ქორები სხვადასხვა სახეობის მსხვერპლით იკვებებიან. მიღებული მონაცემებიდან გამომდინარეობს, რომ თანაარსებობის პირობებში სახეობები სხვადასხვა მსხვერპლზე ნადირობას ან კონკურენციის შესამცირებლად ივითარებენ, ან იმიტომ, რომ თანაარსებობა მხოლოდ იმ სახეობებს შეუძლია, რომლებიც განსხვავებულ მსხვერპლზე ნადირობენ (After Schoener 1984.)

ეს წრფე ასახავს სხეულის ზომის მოცემული შეფარდების მქონე სახეობების წყვილების მოსალოდნელ რაოდენობას, თუ მსოფლიოში გავრცელებული *Accipiter*-ის 47 სახეობა შემთხვევითადაა დანწყვილებული.

თანაარსებული სახეობების რამდენიმე წყვილს აქვთ დაბალი შეფარდება (ანუ თითქმის ერთნაირი სიდიდეები) თუმცა მრავალი წყვილი შემთხვევითად შეარჩიეს.



**მრავალი სახეობის ურთიერთქმედება**

ეკოლოგიურ სამოგალოებაში შემავალი თითოეული სახეობა რამდენიმე ან მრავალ სხვა სახეობასთან ურთიერთქმედებს. ასეთი სახეობის ერთ სახეობასთან ურთიერთქმედების ეკოლოგიურ პასუხზე სხვა სახეობებიც მოქმედებს.

**სამი სახეობის გადარჩევის მოზაიკა.** ჯონ ტომპსონის (1999) დაკვირვებით, სახეობის გადარჩევა, რომელიც მისი ურთიერთქმედებით სხვა სახეობებთან გამოწვეულია, სხვადასხვანაირია სხვადასხვა გეოგრაფიულ პოპულაციებში და კოევილუციის გეოგრაფიულ მოზაიკაში აისახება. ზოგ ადგილას გადარჩევა უფრო ძლიერია, ვიდრე სახვა ადგილებში, ან სხვადასხვა თვისებებს ანიჭებს უპირატესობას და ასეთ პოპულაციებს შორის მიმდინარე გენების მიმოცვლა ლოკალურად შეუფერებელ ადაპტაციას იწვევს. კრიგ ბენკმანმა და მისმა თანამშრომლებმა (Benkman 1999; Benkman et al, 2003) ასეთი გეოგრაფიული მოზაიკა შეისწავლეს განიერწივიანი ფიჭვისა (*Pinus contorta*) და მისი თესლით ორი მკვებავის — წითელი ციყვისა (*Tamiasciurus hudsonicus*) და ნისკარტმარუნხას (*Loxia curvirostra*) შორის არსებული ურთიერთქმედებისთვის (სურ. 18.22).

ციყვები კლდოვანი მთების ჩრდილოეთით გავრცელებული ფიჭვის დიდ გირჩებს აგროვებენ და ინახავენ. ციყვი ფიჭვის თესლის მთავარი მომხმარებელია. ბენკმანმა და კოლეგებმა აღმოაჩინეს, რომ ციყვებს ვიწრო გირჩები ურჩევნია, რომლებშიც თესლის მარცვლების მასის შეფარდება გირჩის მასასთან მაღალია, ანუ მათში ბევრი თესლია. შესაბამისად ციყვი მცირე რაოდენობის თესლის შემცველი განიერი გირჩების გადარჩევას განაპირობებს. ნისკარტმარუნხა პრაქტიკულად მხოლოდ გირჩის თესლით იკვებება და გირჩიდან თესლს სპეციალიზირებული ნისკარტით იღებს. ის იმ ადგილებშია გავრცელებული, სადაც ციყვი არ გვხვდება. ნისკარტმარუნხას უჭირს

სურ. 18.22. კოევილუციის გეოგრაფიული მოზაიკა. ფერადი არეალებით აღნიშნულია ფიჭვის (*Pinus contorta*) გავრცელება კლდოვანი მთების ჩრდილოეთით. ამ არეალის (წითელი ფერი) უმეტეს ნაწილზე მრავლადაა წითელი ციყვი. სურათის ზედა მარცხენა ნაწილში ნაჩვენებია გირჩის ფორმა, რომლის შესაბამისად ნისკარტმარუნხას (*Loxia curvirostra*) შედარებით წვრილი ნისკარტი აქვს (ფრინველები და გირჩები შესაბამისი მასშტაბითაა გამოსახული). მთების პერიფერიებზე (ლურჯი ფერი) წითელი ციყვი არ გვხვდება. ამ ტერიტორიებზე გირჩების ფორმა და სისქე განსხვავებულია და ნისკარტმარუნხას უფრო ძლიერი ნისკარტი აქვს (After Benkman et al. 2003.)



**სურ. 18.23.** ბეიტისის მიმიკრია. გემრიელი, წითელლაქებიანი, მენამული პეპელა (*Limentis arthemis*; ზედა ფოტოსურათი) ჰგავს უგემურ აფროსანს (*Battus philenor*; ქვედა ფოტოსურათი). აფროსანი მუხლუხოს სტადიაზე მცენარეებზე კვებისას შხამიან ნივთიერებებს იმარაგებს. მტაცებლები მოდელისგან უსიამოვნო გამოცდილებას იღებს და მის მიმბაძველს აღარ იჭერს (*Limentis* © Michael Gadomski/Photo Researchers, Inc.; *Battus* © S. McKeever/Photo Researchers, Inc.)

დიდი ზომის, განიერი გირჩებიდან, რომელსაც უფრო სქელი ქერცლები აქვს, თესლის ამოღება. ზუსტად ასეთი გირჩები მრავლადაა ფიჭვნარში, რომელშიც მხოლოდ ნისკარტმარნუხა ცხოვრობს. შესაბამისად, ამ ადგილებში მობინადრე ნისკარტმარნუხამ განავითარა უფრო გრძელი და განიერი ნისკარტი, რათა დიდი ზომის გირჩების თესლს მიწვდეს. მაშასადამე, ფიჭვებისა და ნისკარტმარნუხების კოველოუსია ამ სახეობების ძლიერი ურთიერთქმედების ადგილებში მიმდინარეობს. მაგრამ იქ, სადაც თესლის ძირითადი მომხმარებელი ციყვია, ის განკარგავს გირჩის თვისებების ევოლუციას, ხოლო ნისკარტმარნუხას ამ პროცესთან ადაპტაციას უწევს.

**მიმიკრიის რგოლში.** დამცავი მიმიკრია, რომლის დროს ერთი ან რამდენიმე სახეობა მტაცებლებისგან თავს იცავს, რომ სხვა უგემურ ან სახიფათო სახეობას ემსგავსება, იძლევა მრავალი ევოლუციური მოვლენის შესწავლისთვის საჭირო მოდელების სისტემას (Mallet and Joron 1999; Joron and Mallet 1998; Turner 1977). ტრადიციულად, მიმიკრიის ორ ფორმას განასხვავებენ (იხ. მე-3 თავი). ბეიტისის მიმიკრიისას გემრიელი სახეობები უგემურ სახეობებს ემსგავსება (მოდელი; სურ. 18.23). მიუღერის მიმიკრიისას ორი ან მეტი უგემური სახეობა ერთმანეთს ჰგავს. ორივე შემთხვევაში მტაცებელი გამოცდილებას იძენს და უგემური სახეობების მსგავს მსხვერპლს აღარ ეკარება (ასეთი დასწავლის ფაქტები ექსპერიმენტულად განსაკუთრებით ფრინველების შემთხვევაშია დადგენილი, რომლებიც პეპლებითა და სხვა მწერებით იკვებებიან). მოდელები და მიმიკრია ხშირად შესამჩნევ აპოკრიფურ (გამაფრთხილებელ) თვისებებს ავლენს.

დამცავი მიმიკრიისგან სარგებლის მქონე სახეობების ჯგუფებს მიმიკრიის რგოლები ეწოდება. ხშირად მიმიკრიის რგოლებში ძალიან უგემური და ზომიერად უგემური სახეობები შედის. უკანასკნელნი ზოგჯერ უფრო უგემური სახეობის „კვამიბეიტისის“ მიმიკრიას ავლენს. ძალიან ხშირად ერთი და იგივე რეგიონში რამდენიმე მიმიკრიის რგოლი გვხვდება. თითოეული მიუღერის მიმიკრიისა და ბეიტისის მიმიკრიის მქონე სახეობებისგან შედგება (ხშირად „კვამი ბეიტისის“ მიმიკრიაც გვხვდება) (სურ. 18.24). ბეიტისის მიმიკრია აფროსანი პეპლების პოპულაციებში ხშირად პოლიმორფულია. თითოეული მორფა განსხვავებულ უგემურ მოდელებს (მაგალითად, აფრიკულ აფროსანს *Papilio dardanus*; იხ. სურ. 9.2ა) წააგავს. მიუღერის მიმიკრია პოპულაციაში თითქმის

(ა)



(ბ)



მდინარე ჰუალაგა მევითა ნაწილი

*H. melpomene*

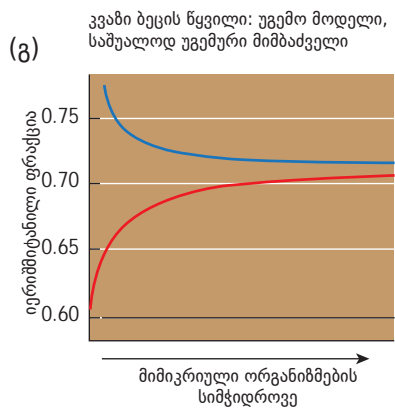
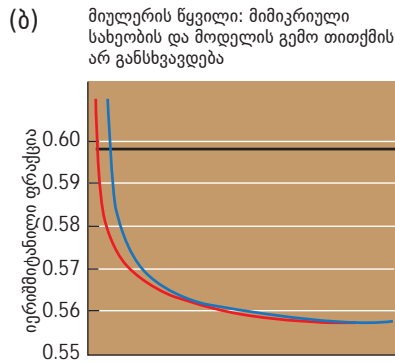
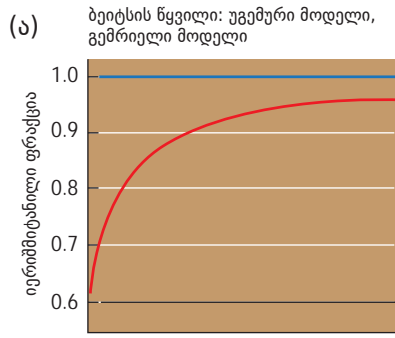
*H. erato*

ჰუალაგას მვეთა ნაწილი



**სურ. 18.24.** მიმიკრიის რგოლი. *Heliconius melpomene* და *H. erato* სახეობებს აღმოსავლეთ პერუში, მაიოსა მდინარესთან და ჰუალაგას მდინარეს ზედა ნაწილში სხვა შეფერილობა აქვს, ვიდრე ჰუალაგას ქვედა ნაწილში, სადაც ეს სახეობები მიმიკრიის რგოლში ერთიანდებიან. უგემური სახეობების რგოლი *Heliconius*-ის ოთხ სხვა სახეობას, პეპლების სამ სხვა გვარს (ცენტრალურ სვეტში მევითა მდინარეზე განლაგებული სამი სახეობა) და ღამის პეპელას მოიცავს (ცენტრალური სვეტის ქვევით) (Courtesy of J. Mallet.)





— მხოლოდ მიმიკრიული  
 — მოდელი და მიმიკრიული  
 — მხოლოდ მოდელი (მდგრადი ურთიერთობა)

**სურ. 18.25.** მტაცებლის თავდასხმის ალბათობის კომპიუტერული მოდელირება შესრულებული მოდელი და მიმბაძველი სახეობების წყვილზე. თითოეულ გრაფიკზე მოცემულია უგემურ მოდელზე (თუ ის მარტოა) თავდასხმის მუდმივი ალბათობა. სხვა თავდასხმების ალბათობა მოცემულია ამ სიდიდესთან შეფარდებით. (ა) გემრიელ მიმბაძველზე თავდასხმა ხშირია, როცა მისი მოდელი ამ გარემოში არ ბინადრობს („მხოლოდ მიმიკრია გვაქვს»), თავდასხმის ალბათობა კლებულობს, როცა მოდელი იშვიათია და კვლავ იზრდება, როცა მიმბაძველის რაოდენობა ჭარბობს მოდელის რაოდენობას. (ბ) მიულერის სახეობების წყვილი, სადაც ერთი სახეობა („მიმბაძველი“) მეორესთან („მოდელთან“) შედარებით ოდნავ უფრო გემრიელია. მიმბაძველის სიმჭიდროვის მრდისას მტაცებლების ანტიპათია იზრდება და მტაცებლობა ორივე სახეობაზე მცირდება. (გ) ზომიერად უგემური, კვამიბეცის მიმკრია. თუ მიმბაძველი მარტოა, მისი სიმჭიდროვის მრდისას მტაცებლობა კლებულობს, ვინაიდან მტაცებელი გამოცდილებას იღებს. მოგვიანებით მტაცებლებს მიღებული გამოცდილება ავიწყდება და ისევ ნადირობს მასზე, ვინაიდან უსიამოვნო გამოცდილება ძლიერი არ არის. მიმბაძველების მაღალი სიმჭიდროვე მოდელზე თავდასხმას აძლიერებს, რადგან მტაცებელი იშვიათად იღებს ძლიერ უსიამოვნო გამოცდილებას. ამ შემთხვევაში აპოსემატური შეფერილობის სარგებელი ნაკლებია (After Mallet and Joron 1999.)

არასდროსა არაა პოლიმორფული, მაგრამ ზოგიერთი სახეობის სხვადასხვა გეოგრაფიულ რასებს შეიძლება ჰქონდეს განსხვავებული აპოსემატური შეფერილობა და მიმიკრიის სხვადასხვა რგოლებს მიეკუთვნება (მაგალითად, *Heliconius erato*-ის და *H. melpomene*-ის გეოგრაფიული რასები; იხ. სურ. 12.19 და 18.24).

მიმიკრიის ფენოტიპის გადარჩევა შეიძლება დამოკიდებული იყოს მოდელ სახეობასთან შედარებით მისი სიმჭიდროვეზე და მოდელის უგემურობის ხარისხზე. თუ მტაცებელმა უსიამოვნო გამოცდილება მიიღო, ის უგემური მოდელის მსგავს პეპელას თავს არიდებს. თუ მტაცებელმა ამ ფენოტიპის მქონე გემრიელი პეპლა გასინჯა, მაშინ იგივე ფენოტიპის მქონე პეპლების დაჭერას კვლავ შეეცდება. მაშასადამე, რაც უფრო იშვიათია გემრელი ინდივიდები უგემურ მოდელთან შედარებით, მით უფრო აიგივებს მტაცებელი შეფერილობას უგემურობასთან. ამის შედეგად მოდელთან მისგავსების სარგებელიც იზრდება (სურ. 18.25ა) (მოდელის უგემურობის ხარისხი შედეგზე იმითომ აისახება, რომ რაც უფრო უსიამოვნო გამოცდილებას მიიღებს მტაცებელი, მით უფრო დიდხანს შეინარჩუნებს ამ შეფერილობის მიმართ ანტიპათიას). ბეიტის მიმიკრიის შემთხვევაში, როგორცაა *Papilio dardanus*-ის მიმიკრია, მიმიკრიის პოლიმორფიზმი შეიძლება სიხშირეზე დამოკიდებული გადარჩევის შედეგად განვითარდეს: ახალ, იშვიათ ფენოტიპს, რომელიც ემსგავსება სხვადასხვა მოდელ სახეობას მეტი წარმატება ექნება, ვიდრე ჩვეულებრივ მიმიკრიულ ფენოტიპს. ამის მიზეზია უბრალოდ ის, რომ ეს ფენოტიპი იშვიათია და მტაცებელმა არ იცის, რომ სინამდვილეში ის გემრიელია.

მიულერის მიმიკრია მტაცებლებში ანტიპათიას აძლიერებს, ამიტომ ყველა სიმპატრიულ, უგემურ სახეობაში მსგავსი შეფერილობის ძლიერი, მასტაბილიზირებელი გადარჩევა მიმდინარეობს (სურ. 18.25ბ). თუმცა მრავალი ცხადი მიულერის მიმიკრია, როგორცაა *Heliconius melpomene*-ის, შეიძლება სინამდვილეში ზომიერი უგემურობის კვამიბეცის მიმიკრია იყოს, რაც ამცირებს აპოსემატური შეფერილობის ეფექტურობას (სურ. 18.25გ). კვამიბეცის მიმიკრიის მქონე სახეობებში მუტანტ ფენოტიპებს შეიძლება გადარჩევითი უპირატესობა ჰქონდეს, თუ ისინი მიმიკრიის სხვა რგოლს ეკუთვნის, რომელშიც მოდელი სახეობები უფრო ბევრია ან უფრო უგემურია (Mallet and Joron 1999). ეს ჰიპოთეზა მიმიკრიული თვისებების გეოგრაფიულ ცვალებადობას განმარტავს.

**რეზიუმე**

1. კოევოლუცია ორი ან მეტი სახეობის რეციპროკული ევოლუციური ცვლილებაა, რომელიც მათ შორის ურთიერთქმედებით არის გამოწვეული. სახეობებს ასევე ახასიათებს სახეობათაშორისი ურთიერთქმედების მრავალი ადაპტაცია. როგორც აღმოჩნდა, ისინი უფრო ცალმხვრივია, ვიდრე რეციპროკული.
2. ფილოგენეტიკური კვლევები იძლევა ინფორმაციას სახეობათა შორის კავშირების ასაკზე. ამ კვლევებით შეიძლება დავადგინოთ, ჰქონდა თუ არა ადგილი კოდივერსიფიკაციას, ან ერთმანეთის მიმართ ადაპტაციას. ზოგიერთი სიმბიონტის და პარაზიტის ფილოგენეზი მათი მასპინძლების ფილოგენეზის შესაბამისია, რაც იწვევს ერთობლივ სახეობათა წარმოშობას, მაგრამ სხვა შემთხვევაში ასეთ ფილოგენეზებს შორის შესაბამისობა არ არის, რაც მასპინძლის გენეალოგიური შტოების გადანაცვლებას იწვევს.
3. თეორიულად, მტაცებლისა და მსხვერპლის, პარაზიტისა და მასპინძლის ურთიერთქმედებისას მიმდინარე კოევოლუცია შეიძლება აისახოს მუდმივ ევოლუციურ „შეიარაღებაში“, სტაბილურ გენეტიკურ წონასწორობაში, გენეტიკური შემადგენლობის განუსაზრველ ცვლილებებში ან გადაშენებაშიც.
4. პარაზიტებმა (პათოგენური მიკროორგანიზმების ჩათვლით) შეიძლება განავითარონ მეტი ან ნაკლები ვირულენტობა, რაც დამოკიდებულია ვირულენტურობასა და პარაზიტის გამრავლების სიხშირეს შორის კორელაციაზე, მასპინძლებს შორის ვერტიკალურ/ჰორიზონტალურ გადაცემაზე, მასპინძლის დაინფე-

ცირებაზე პარაზიტის ერთი/მრავალი გენოტიპით და სხვა ფაქტორებზე. აუცილებელი არ არის, რომ პარაზიტების ევოლუცია ნაკლები ვირულენტურობის შექმნის მიმართულებით მიმდინარეობდეს.

5. მუტუალიზმი შეიძლება განვიხილოთ რეციპროკული ექსპლუატაციის სახით. გადარჩევა უპირატესობას ანიჭებს იმ გენოტიპს, რომელსაც სხვა სახეობისთვის სარგებელი მოაქვს, თუ თვით ამ გენოტიპსაც ექნება სარგებელი. მაშასადამე, პირობები, რომლებიც უპირატესობას პარაზიტების ნაკლებ ვირულენტობას ანიჭებს, (როგორცაა ვერტიკალური გადაცემა), ასევე მუტუალიზმის ევოლუციას ანიჭებს უპირატესობას. მუტუალიზმი ზოგჯერ არასტაბილურია, რადგან „მოტყუება“ შეიძლება სასარგებლო იყოს, ან სტაბილურია, თუ ყოველ პარტნიორს აქვს ინდივიდუალური სარგებელი იმაში, რომ მეორესაც სარგებელი მოუტანოს.
6. სახეობებს შორის მიმდინარე კონკურენციაზე ევოლუციურმა რეაქციამ შეიძლება გამოიწვიოს რესურსების გამოყენების და ხანდახან მორფოლოგიის დივერგენცია (თვისებების გადანაცვლება). ასეთი რეაქციები ადაპტაციურ რადიაციას განაპირობებს. ზოგიერთ შემთხვევაში ადაპტაციური დივერსიფიკაცია შეიძლება ხელმეორედ, კონკურენციაზე რეაქციასთან პარალელურად მოხდეს.
7. ორი სახეობის კოევილუციურ ურთიერთქმედებაზე ზოგჯერ მესამე სახეობა მოქმედებს. ასეთ ურთიერთქმედებას რამდენიმე სავარაუდო შედეგი აქვს, მათ შორის კოევილუციური გადარჩევის მიმართულებისა და ინტენსივობის გეოგრაფიული ცვალებადობა.

### ტერმინები და ცნებები

|                                       |                        |
|---------------------------------------|------------------------|
| თვისების გადანაცვლება                 | ჯგუფური კოევილუცია     |
| კოევილუცია                            | ჰორიზონტალური გადაცემა |
| დიფუზური კოევილუცია                   | მუტუალიზმი             |
| ეკოლოგიური განთავისუფლება             | სპეციფიკური კოევილუცია |
| გაქცევა-გამრავალფეროვნების კოევილუცია | სიმბიონტური            |
| გენური ურთიერთქმედება'                | ვერტიკალური გადაცემა   |
| გეოგრაფიული მოზაიკა                   | ვირულენტობა            |

### დამატებითი საკითხავი

J. N. Thompson, *The coevolutionary process* (University of Chicago Press, Chicago 1994) – ამ წიგნში აღწერილია მრავალი ურთიერთქმედების, განსაკუთრებით მცენარეებსა და ბალახით მკვებავებისა ან დამტვერავი ორგანიზმების ევოლუცია და ეკოლოგია. ავტორი თემას განავრცობს წიგნში: *The geographic mosaic of coevolution* (University of Chicago Press, 2004).

მცენარეებისა და ცხოველების ურთიერთქმედებებს ეხება წიგნი: *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*, edited by C.M. Herrera and O. Pellmyr (Blackwell Science, Oxford, 2002). იგივე საკითხს ეხება ნაშრომი: "Models of parasite virulence" by S. A. Frank (1996, *Quarterly Review of Biology* 71:37-78). ეკოლოგიურ ურთიერთქმედებებს და მათ როლს დივერსიფიკაციაში ეხება ნაშრომი: *The ecology of adaptive radiation*, by D. Schluter (Oxford University Press, Oxford, 2000)

### ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. როგორი შეიძლება იყოს კოევილუცია სპეციალიზირებულ პარაზიტისა და მასპინძელს შორის, როცა მასპინძელს პარაზიტების სხვა სახეობებიც უტევს, ან არ უტევს?
2. რითი გვეხმარება მტაცებლისა და მსხვერპლის ან პარაზიტისა და მასპინძელის ფილოგენეტიკური ანალიზი იმის დადგენაში, ჰქონდა თუ არა ადგილი კოევილუციურ „გამალებულ შეიარაღებას“?
3. ხის სახეობების ახალი თაობის წარმოქმნის დრო ბალახით მკვებავი მწერებისა და პარაზიტი სოკოების უმეტესობის თაობების წარმოქმნის დროზე 50-100-ჯერ უფრო მეტია და ამიტომ მისი ევოლუციის პოტენციური სიჩქარე უფრო დაბალი უნდა იყოს. რატომ არ გადაშენდნენ ხეები, ან გამრავლების დიდი პერიოდები?

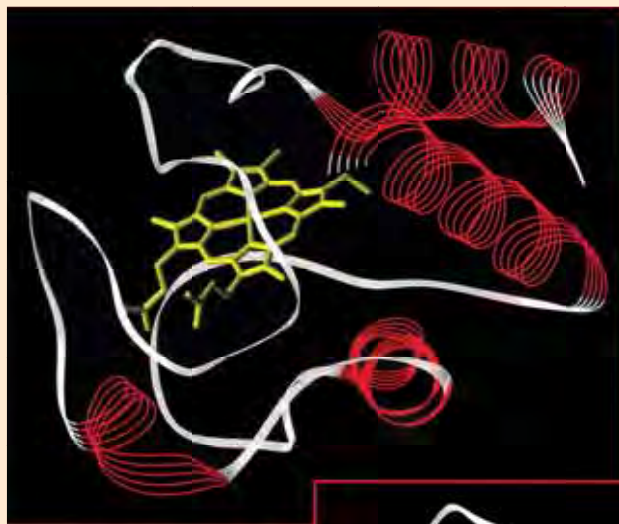
- დის მქონე სხვა ორგანიზმები, მათი ბუნებრივი მტრების უფრო სწრაფი ევოლუციის შედეგად?
4. მოიფიქრეთ ექსპერიმენტი და განსაზღვრეთ, არის თუ არა სასარგებლო ძლიერი ვირულენტობა ჰორიზონტალურად და ვერტიკალურად გადაცემული პარაზიტებისთვის.
  5. ზოგიერთი მეცნიერი თვლის, რომ ბალახით მკვებავ მწერებში მტაცებლებით გამოწვეული გადარჩევა უპირატესობას მასპინძელზე სპეციალიზაციას ანიჭებს (e.g., Bernays and Graham 1998). როგორ შეიძლება ეს მოხდეს? შეადარეთ ნიშების განსხვავების თვისებები იმ სახეობებისთვის, რომელთა დივერგენცია შეიძლება მტაცებლობის გამო მომხდარიყო, იმ თვისებებთან, რომლებიც შეიძლება განვითარებულიყო რესურსებისთვის კონკურენციის გამო.
  6. მოიყვანეთ ჰიპოთეზა, რომელიც ორქიდეის *Angraecum sesquipedale* ძალიან გრძელი სანექტრის და მისი დამმტვერავის ხორთუმის სიგრძეს ახსნის (იხ. სურ. 18.15), როგორ შეამოწმებთ ამ ჰიპოთეზის სისწორეს?
  7. მარტივ ეკოლოგიურ მოდელებში რესურსით შეზღუდული ორი სახეობის სტაბილურ თანაარსებობას ადგილი არ ექნება, თუ ისინი ერთ და იმავე რესურსს იყენებენ. აქედან გამომდინარე, თანაარსებული სახეობები რესურსის გამოყენების თვალსაზრისით უნდა განსხვავდებოდნენ, კონკურენციით გამოწვეული გადაშენების საფრთხის არსებობის გამო. თანაარსებული სახეობები შეიძლება განსხვავდებოდნენ, ან „დახარისხების“ წმინდა ეკოლოგიური პროცესის გამო, ან კონკურენციის საპასუხოდ მიმდინარე ეკოლოგიური დივერგენციის გამო. როგორ განვსხვავოთ რომელი პროცესი იწვევს სახეობების თვისებების განსხვავებას? მაგალითისთვის იხილეთ (Losos 1992.)



# გენების და გენომების ეკოლუცია

# 19

დრისტოტელედან ანუ ძვ.წ. IV საუკუნიდან მოყოლებული, მე-19 საუკუნემდე, როცა მოღვაწეობდნენ დარვინი, ჰაქსლი და ოუენი, მრავალფეროვნების და სიცოცხლის ციკლის კვლევა ეფუძნებოდა მორფოლოგიას და ნაკლებად ქცევას. მხოლოდ მე-20 საუკუნის მეორე ნახევრიდან შესაძლებელი



ლი გახდა სხვადასხვა სახეობების გენებისა და მოლეკულების შედარება. მეცნიერებმა შეძლეს სახეობებს შორის ევოლუციური კავშირებისა და პოპულაციებში მიმდინარე პროცესების: გენების მიმოცვლისა და გენების დრეიფის შესწავლა. მოლეკულური ბიოლოგიის შენატანი ევოლუციურ ბიოლოგიაში საოცრად დიდია. ძნელი დასაჯერებელია, რომ ევოლუციურმა ბიოლოგიამ მეთოდოლოგიური და კონცეპტუალური თვალსაზრისით ოდესმე ასეთი მკვეთრი ცვლილება ისევ განიცადოს. გენომიკის (ბიოტექნოლოგიების ანუ მოლეკულური ბიოლოგის) მეთოდებს სწორედ ასეთი გავლენა აქვს. გენომიკას 21-ე საუკუნის ევოლუციური ბიოლოგიისთვის იგივე მნიშვნელობა აქვს, რასაც მე-20 საუკუნეში ცილის ელექტროფორეზსა და დნმ-ის სეკვენირებას ჰქონდა.

**ციტოქრომ c ცილის სტრუქტურა.** ევოლუციურად უძველესი ფერმენტი, ციტოქრომი, უჭრედების ჟანგბადის მოხმარების რეაქციის ჯაჭვის მნიშვნელოვანი კომპონენტია. ის ყველა ეუკარიოტ სახეობაში გვხვდება. მისი გენის თანმიმდევრობა დადგენილია მრავალი სახეობისთვის. კომპიუტერული გრაფიკის საშუალებით შეგვიძლია დავინახოთ ამ ფერმენტის სტრუქტურა. ეს სტრუქტურა მოიცავს (-სპირალებს (წითელი ფერი) და ჰემის ცენტრალურ ჯგუფს (ყვითელი ფერი). ის ძალიან მსგავსია ისეთ განსხვავებულ სახეობებში, როგორიცაა თინუსი (ზევითა სურათი) და ბრინჯი (ქვედა სურათი).

დღეს ორგანიზმის ყველა გენის სრული ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის გაშიფვრა ჩვეულებრივი პროცედურაა (დანართი A). ჩვენი წინგის დაწერის მომენტისთვის მიკრობების დაახლოებით 200 სახეობის გენომები სრულიად სეკვენირებულია, ხოლო ხერხემლიანების ხუთი სახეობის (ადამიანი, თაგვი, ძაღლი, ქათამი და თევზი ფუგუ) გენომი, ტექნიკურად ყველაზე რთული რეგიონების გარდა, მთლიანად გაშიფრულია. ახლა, როცა გენომის სტრუქტურა ცნობილია, ბიოლოგებს ერთდროულად ათასობით გენის პოპულაციური გენეტიკის დეტალური შესწავლა შეუძლიათ. ჩვენ შეგვიძლია ქრომოსომამდე განლაგებული სხვადასხვა გენის სრული კატალოგი შევადგინოთ, გვაქვს საფუძველი, რომ შევისწავლოთ მათ შორის კავშირები და ის გზები, რომლითაც ეს კავშირები მათ ევოლუციურ ბედზე მოქმედებს. ჩვენ დეტალურად შეგვიძლია შევისწავლოთ ურიცხვი კავშირები ორგანიზმის დონეზე და გენურ დონეზე მიმდინარე ევოლუციას შორის. მაგალითად, გენების ოჯახი (იმუნოგლობულინის სუპეროჯახი ან ტვინის ფუნქციებში ჩართული, კალციუმზე დამოკიდებული, იონური არხების ოჯახი) იძლევა ორგანიზმის მრავალი ძლიერი ადაპტაციის (რომელიც სიცოცხლის არსებობის ისტორიაში მოხდა) მოლეკულურ საფუძველს.

შედარებითი გენომიკა ანუ მთლიანი გენომების შედარებითი შესწავლა დაახლოებით 10 წლის წინ მარტივი გენომების შესწავლით დაიწყო, ხოლო რთული ეუკარიოტების შესახებ ინფორმაციის მიღება მხოლოდ 5 წლის წინ გახდა შესაძლებელი. შედარებითი გენომიკა მალე გაცხადდა ისეთი მოდელი სახეობების საზღვრებს, როგორებიცაა თაგვები და *Drosophila*. ჯანმრთელობაზე გავლენის მქონე სახეობების შესწავლის გარდა (როგორებიც არიან მაგალითად, მალარიის პარაზიტი *Plasmodium falciparum* და მისი გადამტანი კოლო *Anopheles gambiae*) სხვა სახეობების შესწავლაც იქნება შესაძლებელი. შედარებითი გენომიკის მეშვეობით ჩვენ შეგვიძლია სიცოცხლის ხის დეტალურ შესწავლას, ასევე სახეობებში განვითარებული და სხვა სახეობებში შემთხვევით გადასული გენების ისტორიას გავცნობით.

დიდი ხნის განმავლობაში ითვლებოდა, რომ გენების ექსპრესიის (გამოვლენის) პერიოდულობა, დონე და მდებარეობა (გენების ექსპრესიის განსხვავება; იხ. დანართი 2A) უფრო მეტად პასუხისმგებელია სახეობების მორფოლოგიურ განსხვავებაზე, ვიდრე ცილის მავლირებელ გენებში არსებული წერტილოვანი ჩანაცვლებები. განსაკუთრებით ეს მართალია ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებისთვის, როგორებიცაა შიმ-

## დანართი 19A. როგორ განვახორციელოთ გენომის სეკვენირება

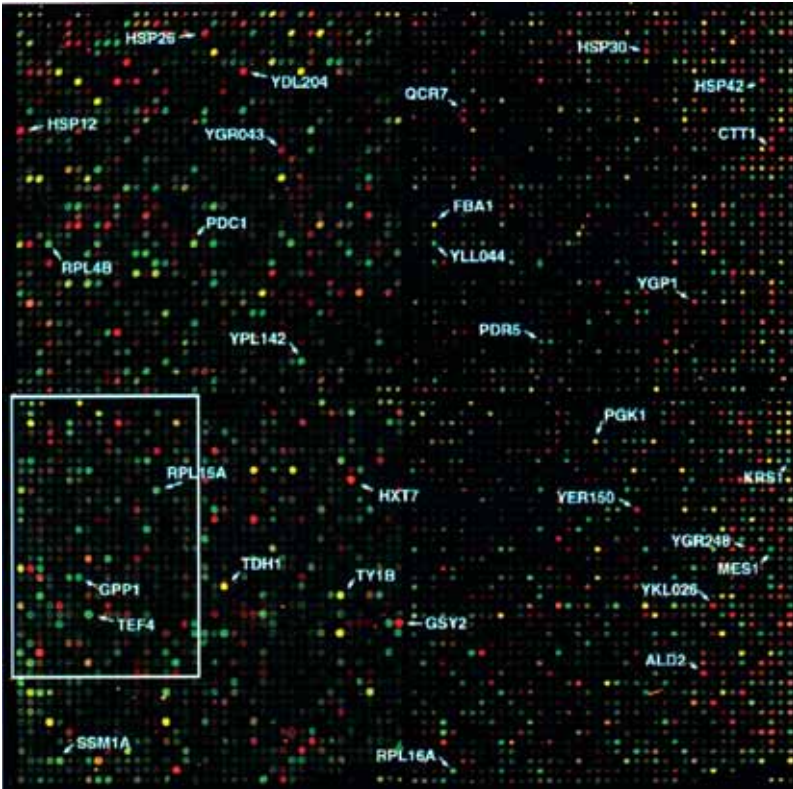
ადამიანის გენომი საკმაოდ დიდია, ამიტომ 80-იანი წლებში მთლიანი გენომის სეკვენირება არარეალისტურ პროექტად ითვლებოდა. ამჟამად, ყოველ წელს როგორც მინიმუმ, ერთი ხერხემლიანი ცხოველის გენომს ასეკვენირებენ. დაახლოებით 2 მილიონი ფუძე ნუკლეოტიდური წყვილისგან შემდგარ მიკრობის გენომის სეკვენირებას კი მეცნიერები ერთ კვირას ანდომებენ! რამ გამოიწვია ტექნოლოგიის ასეთი გაუმჯობესება?

პირველი: დნმ-ის სეკვენირების თითოეული ეტაპი ავტომატური გახდა. დღეს მრავალ რუტინულ სამუშაოს (მაგალითად, დნმ-ის გამოყოფას, ამპლიფიკაციას — პოლიმერაზას ჯაჭვური რეაქციის (PCR) საშუალებით, და თვით სეკვენირებას) რობოტი ასრულებს. რობოტი ერთ საათში იმავე მოცულობის სამუშაოს აკეთებს, რასაც ლაბორანტი ერთ დღეს ანდომებდა. გენომის სეკვენირების მეთოდები დნმ-ის თანმიმდევრობის მიღების მეთოდების (რომელსაც ათწლეულებია იყენებენ) ანალოგიურია. მაგალითად, ჯაჭვის გაწყვეტის მეთოდით დნმ-ის დიდფოქსი სეკვენირება 1977 წელს გამოიგონეს, ამის შემდეგ ეს მეთოდი არ შეცვლილა. მაგრამ, თუ ადრე სეკვენირების რეაქციის

შედეგად მიღებული დნმ-ის ფრაგმენტების დანახვა რადიოიზოტოპების გამოყენებით იყო შესაძლებელი, ახლა ფერად ფლოუორესცენტულ საღებავებს იყენებენ. მათი ამოკითხვა შეიძლებულია ლაზერის გამოყენებით.

გენომის მომზადება სეკვენირებისთვის ოთხი ეტაპისგან შედგება: (1) დნმ-ის გამოყოფა; (2) დნმ-ის ქრომოსომის დაჭრა მცირე ზომის, ადვილად მართვად, 2 დან 200 კილობიტამდე ფრაგმენტებად. (3) ვექტორებში ფრაგმენტების კლონირება. ეს შესაძლებელია ბაქტერიის მეშვეობით და (4) კლონის ორივე ბოლოს სეკვენირება. დიდი ზომის კლონებს BAC ეწოდება და მათი სეკვენირება „საფანტის“ მეთოდით ხდება: კლონები ჯერ მცირე ზომის ფრაგმენტებად იყოფა და შემდეგ (საკმარისი რაოდენობის შემთხვევითი კლონების სეკვენირების მეშვეობით) დიდი ზომის ფრაგმენტი საწყისი, მცირე ზომის ფრაგმენტებით იფარება. ლაბორატორიულ სამუშაოს თან სდევს კომპიუტერული მოდელირება. ამ დროს პირველადი მონაცემები დიდი ზომის თანმიმდევრობაში „contig“-ში ლაგდება, რომელიც პატარა თანმიმდევრობის მრავალი ჯგუფებისგან შედგება. მცირე ზომის თანმიმდევრობები გადაიფარება

და უფრო გრძელ თანმიმდევრობას ქმნის. ადამიანის გენომის სეკვენირების ყველაზე ეფექტური მეთოდის შესახებ მეცნიერებში დავა გაჩაღდა. „ადამიანის გენომის პროექტის“ მკვლევრები თვლიდნენ, რომ დნმ-ის სეკვენირებამდე, ზუსტად უნდა განისაზღვროს დნმ-ის ფრაგმენტების მდებარეობა ქრომოსომის გასწვრივ. „Celera Genomic“-ის კერძო ბიოტექნოლოგიური კომპანიის წარმომადგენელი კრეიგ ვერტნერი და მისი თანამშრომლები თვლიდნენ, რომ შესაძლებელია დარუკების ასეთი პროცედურის არიდება. თანმიმდევრობების კავშირის გარანტიას შეიძლება იძლეოდეს მთლიანი გენომის საფანტის მეთოდით სეკვენირება. აღმოჩნდა, რომ ორივე მოსაზრება ნაწილობრივ სწორია. ამჟამად დარუკება აუცილებელი აღარ არის. BAC-ის კლონირების ფაზის ნაწილის და ხერხემლიანების დიდი გენომების სეკვენირებასაც კი „საფანტის მეთოდით“ ახორციელებენ. თუ გენომი მრავალ განმეორებად თანმიმდევრობას შეიცავს, მისი თანმიმდევრობების მონაცემების სიმსუქე იზრდება, თუ ჯერ გენომის კლონირებას BAC-ებზე ახორციელებენ და შემდეგ მათ განლაგებას (ერთმანეთის მიმართ) არუკებენ.



სურ. 19.1. მიკროჩიპების გამოყენება. სხვადასხვა ტიპის ქსოვილებს, სახეობებსა და განვითარების სხვადასხვა ეტაპებს შორის გენების განსხვავებული ექსპრესიის დასადგენად (მაგალითად ტრანსკრიპციის დონეში სხვაობის დასადგენად) მიკროჩიპებს იყენებენ. სურათზე წერტილების სახით მოცემულია ექსპრესიის სხვაობა, რომელიც საფუარის ათასობით გენში გამოიხატება ინფორმაციული რნმ-ის დონით. მისი საშუალებით შეიძლება შევადაროთ ორ ფიზიოლოგიურ სტადიას შორის: ანაერობულსა და სუნთქვის (აერობულს) ფერმენტაციის სხვაობა. თითოეული წერტილის ფერი ორი ფიზიოლოგიური სტადიის სპეციფიკური გენის ექსპრესიის ცვლილებას ასახავს. გენები, რომელთა ექსპრესია იზრდება აერობულ ზრდაზე გადასვლისას — წითელია, ხოლო დათრგუნული გენები — მწვანეა. გენები, რომელთა ექსპრესიის დონე უცვლელია აღნიშნულია ყვითელი წერტილებით. მიკროჩიპები ახალი გენომური ტექნოლოგიის ერთ-ერთი მაგალითია, რომელიც ევოლუციურ ბიოლოგიის შესწავლას აადვილებს (From De Risi et al. 1997; © AAAS.)

პანზე და ადამიანი. ეს პიპოთეზა მერი-კლერ კინგის და ალან უილსონის (King and Wilson 1975) აღმოჩენების შემდეგ ჩამოყალიბდა. პიპოთეზის მიხედვით, მიმდინარე მორფოლოგიური და ქცევითი სხვაობის მიუხედავად, ადამიანის და შიმპანზეს ცილების ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა მხოლოდ 1%-ით განსხვავდება. ეს შეესაბამება ქრომოსომების პირველი სრული შედარების შედეგებს, რომლის თანახმად სახეობებს შორის არსებობს დაახლოებით 1,44%-ის ნუკლეოტიდური დივერგენცია (Watanabe et al. 2004). მიკროჩიპების მსგავსი ტექნოლოგიების (სურ. 19.1) საშუალებით, (რომელთა დახმარებით შესაძლებელია ათასობით გენის ექსპრესიის სტატუსის მონიტორინგი ორგანიზმის სხვადასხვა ფიზიოლოგიური და ქცევითი მდგომარეობის დროს), შესაძლებელია გენის ექსპრესიის ევოლუციის შესწავლა. ახლა შეგვიძლია სახეობებს შორის არსებული მორფოლოგიური განსხვავება დავუკავშიროთ მათ გენომში გენების ექსპრესიის სტატუსს. აღარ არის საჭირო სახეობათა განსხვავებების კვლევა სათითაო გენის შედარებით.

ამ თავში განხილულია გენების და გენომების ევოლუცია. ეს დარგი აერთიანებს ახალ ტექნოლოგიებსა და ძველ ევოლუციურ წესებს. ტექნოლოგიები სწრაფად იცვლება. მეცნიერები ახალ მოლეკულურ პროცესებს პოულობენ, მაგრამ პოპულაციებში მიმდინარე გენების ევოლუციისა და სახეობათა დივერგენციის წესები „თანამედროვე სინთეზური“ თეორიის შემდეგ არ შეცვლილა. მაგალითად, რნმ-ის რედაქტირება ახალი აღმოჩენაა. მისი საშუალებით გენის ინფორმაციული რნმ-ის თანმიმდევრობების ტრანსკრიფცია ხშირად იმ მიმართულებით შეიძლება შეიცვალოს, რომელიც ნაადრევ სტოპ კოდონებს (ნონსენს კოდონებს), ან გენის სხვა დეფექტებს აკომპენსირებს. დღეს ჩვენ ვიცით, რომ მიკრობების სახეობებს შორის უფრო ხშირია გენის პორიზონტალური გადაცემა, ვიდრე ადრე თვლიდნენ. ახალი აღმოჩენების მიუხედავად ფქტი, რომ გენომი მთლიანობაში მუტაციის, გენეტური დრეიფისა და ადაპტაციური ევოლუციის იგივე წესებს ექვემდებარება, რომელთა შესწავლა ათწლეულების განმავლობაში მიმდინარეობს, არ იცვლება. თუმცა, წინის დასაწყისში განხილულ ევოლუციურ წესებს ახლა შეგვიძლია, ქრომოსომის ევოლუციის და გენომის სტრუქტურის შესახებ, ახალი მონაცემები დავუმატოთ.

**გენებისა და ცილების ევოლუცია**

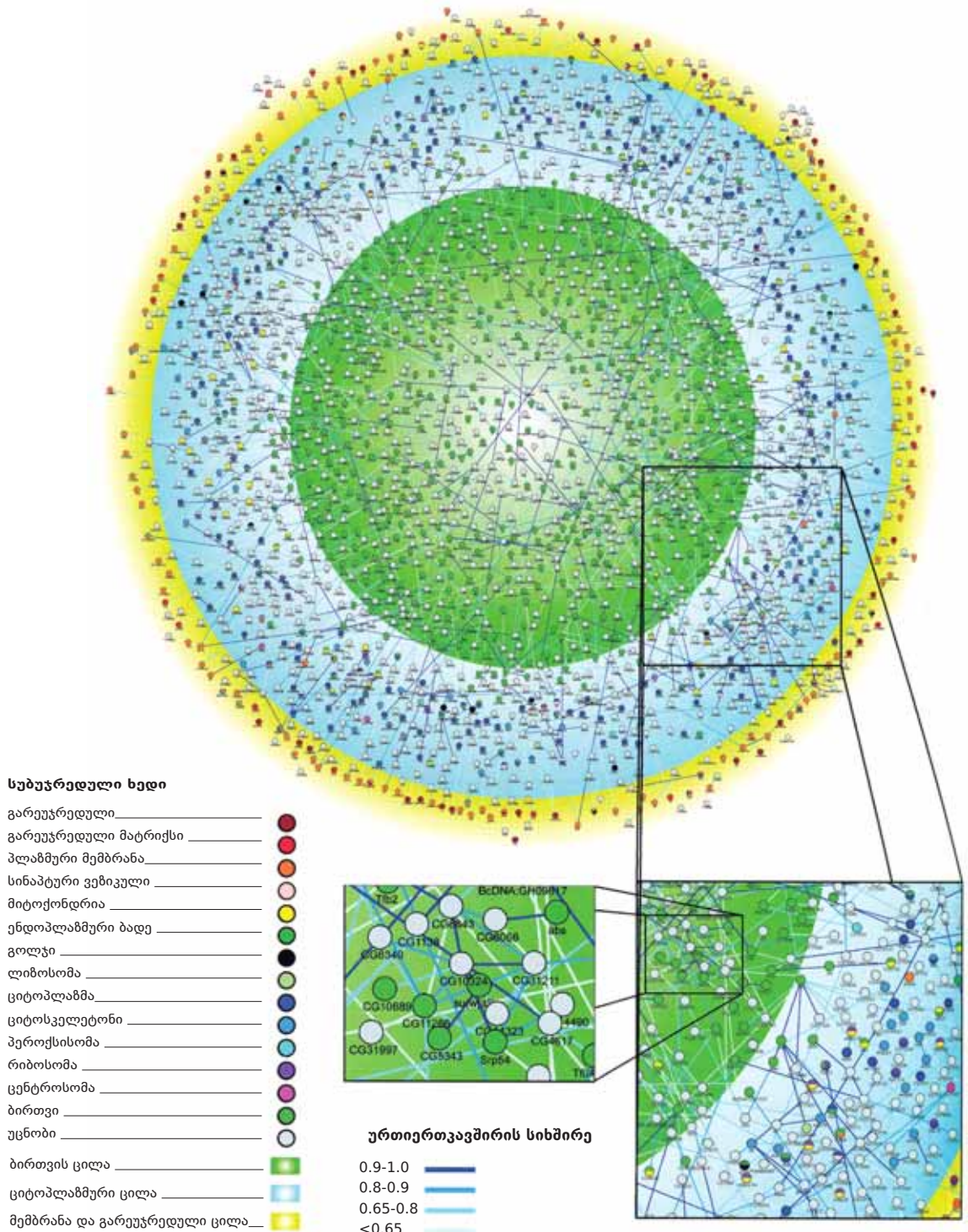
მე-10 თავში ვისაუბრებთ მოტოო კიმურას მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორიის შესახებ. ამ თეორიის მიხედვით დნმ-ის თანმიმდევრობების და გენის ევოლუცია ნეიტრალურად იქმნე მიმდინარეობს, სანამ ისინი არ გამოავლენენ ადაპტაციური ევოლუციის ნიშნებს.



**ადაპტაციური ევოლუცია და ნეიტრალურობა**

ნეიტრალური თეორიის თანახმად, გენებისა და ქრომოსომების ევოლუციური ცვლილებების უმეტესობა ძირითადად იმ მუტაციის შედეგად ხდება, რომელსაც მოსდევს შემთხვევითი დრეიფი, და არა ადაპტაციური მუტაციების, რომლებიც გადარჩევის შედეგად ფიქსირდება. ადაპტაციური მუტაციები იშვიათია, მაგრამ მაინც ხდება. სიმართლე რომ ვთქვათ, მეცნიერები ადაპტაციური მოლეკულური ევოლუციის სულ უფრო მეტ მტკიცებულებას პოულობენ. მაგალითად, ბოლო კვლევები ადასტურებს, რომ *Drosophila simulans*-ის და *D. yakuba*-ის ამინომჟავების ჩანაცვლებების 45% ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად დაფიქსირდა (Smith and Eyre-Walker 2002). მიუხედავად ამისა, დნმ-ის თანმიმდევრობის ევოლუციის ანალიზისთვის ნეიტრალური თეორია სასტარტო პუნქტია.

**სურ. 19.2.** ცილების ურთიერთქმედების ბაღე *Drosophila*-სთვის. ბაღე აღწერს 7048 ცილის 20405 ურთიერთქმედებას. თითოეული წერტილი *Drosophila*-ის ცილაა, ხოლო თითოეული ხაზი ურთიერთქმედებას ასახავს. ყვითელ რგოლში მოქცეული ცილები უჯრედის მემბრანაში და უჯრედის გარეთ ფუნქციონირებს. ლურჯ სფეროში მოქცეული ცილები ციტოპლაზმაში, ხოლო მწვანე სფეროში მოქცეული ცილები უჯრედის ბირთვში მოქმედებს. ბაღის სტატისტიკური ანალიზი ცილების ურთიერთქმედების ორ დონეს ავლენს. მულტიცილოგან კომპლექსში მცირე არეალის მქონე დონეს და უფრო გლობალურ დონეს, რმელიც ალბათ დაკავშირებულია ცილების კომპლექსებს შორის ურთიერთქმედებასთან (From Giot et al. 2003; © AAAS)



ნეიტრალური თეორიის მიხედვით სახეობაში არსებული პოლიმორფიზმი გარდამავალი სტადიაა. ამ დროს მუტაციის შედეგად წარმოქმნილი ახალი ალელი ან უნდა დაფიქსირდეს, ან დრეიფის შედეგად დაიკარგოს. ასევე, თეორიის ვარაუდით დნმ-ის თანმიმდევრობების და ცილების ცვლილებების უმეტესი ნაწილი მოხდება რეგიონებში – მაკოდირებელში ან არამაკოდირებელში – რომლებიც დრამატულად არ მოქმედებს ორგანიზმის წარმატებაზე, თუ ისინი მუტაციის შედეგად შეიცვლება. ამ შემთხვევის კლასიკური მაგალითია ფიბრინოპეტიდები – მოკლე პეპტიდები, რომლებიც სისხლის მიმოქცევის პროცესში (ცილა ფიბრინოგენის სინთეზისას) ჩნდება. ფიბრინოგენის გახლეჩა იძლევა ძაფისმაგვარ ცილა ფიბრინს, რომელიც აუცილებელია სისხლის შედედებისთვის, და ფიბრინოპეტიდებს, რომლებიც განიდევენება. ფიბრინოპეტიდებს ხილული ფუნქცია არა აქვს, ამიტომ მუტაციების უმეტესობა, რომელიც ამინომჟავას ცვლის, მნიშვნელოვანი არ არის. ფიბრინოპეტიდები ავლენს ევოლუციის საკმაოდ მაღალ სიჩქარეს, რაც იზომება მილიონ წელიწადში ამინომჟავების ჩანაცვლებების რაოდენობით (ეს მეთოდი აღწერილია მეორე და მესამე თავში). საპირისპიროდ, გახლეჩის შედეგად წარმოქმნილი ფიბრინი, ბევრად დაბალი სიჩქარით ვითარდება, ვინაიდან მის ფუნქციაზე უფრო მეტი საზიანო მუტაცია მოქმედებს.

გენის ან გენის რაიმე საიტის ევოლუციის  $k$  სიჩქარეა:

$$k=f_0v$$

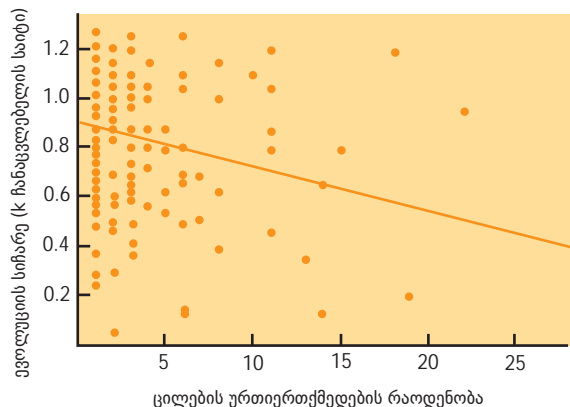
სადაც  $v$  არის მუტაციის ჯამური სიხშირე, ხოლო  $f_0$  — ნეიტრალური მუტაციების ფრაქცია. ასეთი ფრაქციები ფიბრინოპეტიდების მაგვარ თანმიმდევრობებში (სადაც  $f_0=1$ ) მეტია, ვიდრე ჰემოგლობინისა და ციტოქრომ  $c$ -ს მსგავს ცილებში, სადაც მრავალ ამინომჟავას ცხადი ფუნქცია აქვს. ასეთ ფუნქციებში შეიძლება სხვა ცილებთან ურთიერთქმედება შედიოდეს, რაც ნაჩვენებია ცილების ურთიერთქმედების ბადის სახით. ხაზები ბადეზე აერთიანებს ცილების იმ წყვილებს, რომლებიც ერთმანეთთან ფიზიკურად ურთიერთქმედებენ (ეს ცნობილია). მეცნიერებმა ურთიერთქმედების ბადეები საფუარისთვის და *Drosophila*-სთვის ააგეს (სურ. 19.2).

(Fraser et al. 2002) მეცნიერებმა ურთიერთქმედების ბადის კომპილაცია საფუარის 2245 ცილისთვის გააკეთეს. შემდეგ 164 ცილისგან შემდგარი ქვესიმრავლე შეაირჩიეს, რომლისთვისაც  $k$  (ანუ საფუარისა და ნემატოდა *Caenorhabditis elegans*-ის ჰომოლოგიურ გენებს შორის ამინომჟავური ჩანაცვლებების რაოდენობა) რეალურად გამოთვალეს. ნეიტრალური თეორიის პროგნოზის შესაბამისად, მათ მნიშვნელოვანი უარყოფითი კორელაცია (მოცემული ცილის  $k$  სდიდესა და სხვა ცილების რაოდენობას შორის, რომლებთანაც  $k$  ურთიერთქმედებს) აღმოაჩინეს (სურ. 19.3). გარდა ამისა, მოცემული ცილის გავლენა ორგანიზმის წარმატებაზე (რაც გაიზომა საფუარის იმ ხაზების ზრდის სიჩქარის რედუქციით, რომელშიც ეს ცილა ექსპერიმენტულად განადგურებულია) დადებითად კორელირებს ცილების იმ რაოდენობასთან, რომლებთანაც ის კავშირშია. ფრეიბერმა და მისმა კოლეგებმა დაამტკიცეს, რომ მსგავსი ურთიერთქმედების ჯგუფის ცილები უფრო მსგავსი სიჩქარით ვითარდება, ვიდრე ეს მოსალოდნელი იყო, რაც ადასტურებს, რომ მიმდინარებს ურთიერთქმედი ცილების კოევილუცია.

**თანმიმდევრობების ევოლუცია გამხმარი და პოზიტიური გადაჩვევის პირობებში**

გამწმენდი გადარჩევა (მე-12 თავი) გვაქვს, როცა გადარჩევა თანმიმდევრობის ახალი ვარიანტების საწინააღმდეგოდ მიდის, რის შედეგად  $f_0 < 1$ ,  $k < v$ . ძლიერი, გამწმენდი გადარჩევის პირობებში გადარჩევა არასინონიმური მუტაციების უმეტესობის საწინააღმდეგოდ მიმდინარეობს, ხოლო სინონიმური მუტაციები გროვდება, ვინაიდან ამ საიტებზე მომხდარი ცვლილებები არ ცვლის ცილების ამინომჟავების თანმიმდევრობებს. ცილის მაკოდირებელ გენში გამწმენდი გადარჩევის ერთ-ერთი ინდექსია არასინონიმური ჩანაცვლებების სინონიმურ ჩანაცვლებებთან შეფარდების დაბალი სიხშირე. როგორც წესი, არასინონიმური და სინონიმური ჩანაცვლებების რაოდენობა ნორმალდ დაყვანილია მათი საიტების რაოდენობით, რასაც  $w$  სიდიდე ასახავს.  $w$  სიდიდეს ვიღებთ არასინონიმურ საიტებზე არასინონიმური ჩანაცვლებების ( $d_n$ ) შეფარდებით სინონიმურ საიტებზე სინონიმური ჩანაცვლებების რაოდენობასთან ( $d_s$ ). ცილების მაკოდირებელი გენების  $w$  მნიშვნელობა გამწმენდი გადარჩევისას ძალიან მცირეა. მაგალითად, ჰისტონების გენები იმ გენებს მიეკუთვნება, რომლებიც გენომში ძალიან შეზღუდულია. ამ შემთხვევაში არასინონიმური ჩანაცვლებების რაოდენობა შორეულ მონათესავე ძუძუმწოვრებთან შედარებითაც კი თითქმის ნოლის ტოლია (იხ. ცხრილი 10.3).

პოზიტიური გადარჩევა (წარმატების გამზრდელი მუტაციების ჩანაცვლება) არასინონიმუ-



სურ. 19.3. უკუკორელაცია ცილის ევოლუციის სიჩქარესა და ბადეში ცილების ურთიერთქმედების რაოდენობას შორის დაფუძნებულია საფუარის 2245 ცილის 3541 ურთიერთქმედებაზე. კავშირები ადასტურებს, რომ ასეთი ურთიერთქმედებები ქმნის ფუნქციონალურ შეზღუდვებს, რომლებიც ევოლუციის სიჩქარეს ამცირებს (After Fraser et al. 2002.)



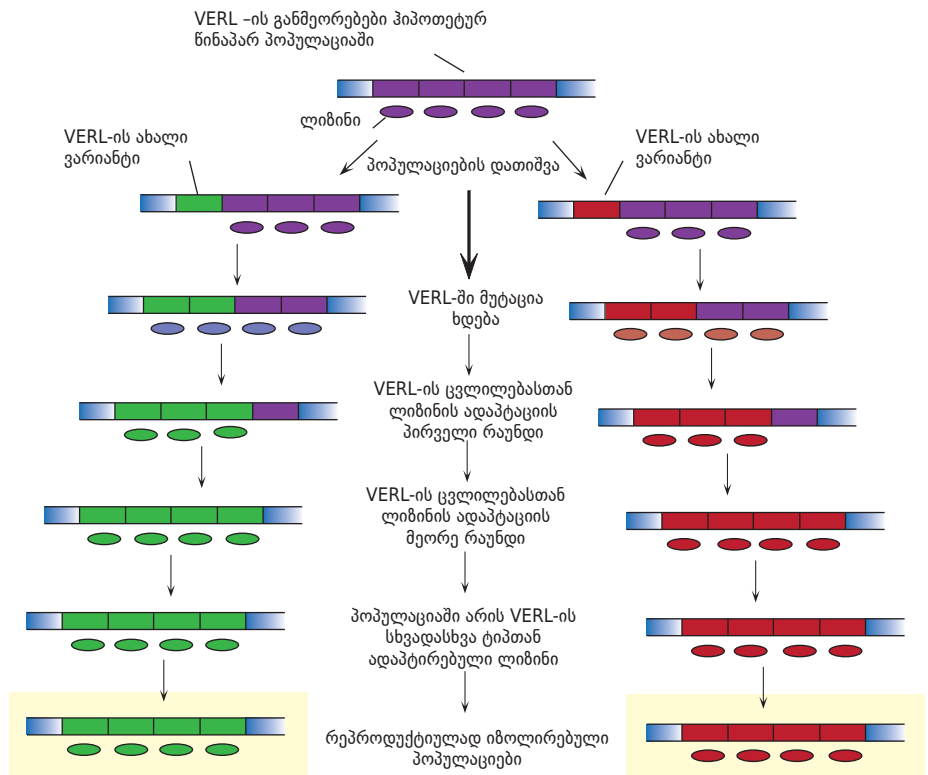
რი მუტაციების დაგროვების სიჩქარეს მუტაციის სიხშირის (ნეიტრალური მუტაციების დაფიქსირების სიხშირე) სიდიდემდე ან მასზე მეტად აჩქარებს. თუ გენში სასარგებლო ჩანაცვლებების რაოდენობა ნეიტრალურ ჩანაცვლებებს აღემატება (ანუ  $w > 1$ ), მაშინ გენზე დარვინის პოზიტიური გადარჩევა მოქმედებს.

მრავალ გენში არასინონიმური საიტების სწრაფი ევოლუცია შეინიშნება. მათ შორის ავადმყოფობისადმი რეზისტენტულობის გენებში (მაგალითად, იმუნოგლობულინები და ციტოკინები), პარაზიტების მიმართ იმუნიტეტის გამომწვევ გენებში და გამრავლების გენებში (Yang and Bielawski 2002). მეცნიერებმა რეპროდუქციული ცილების სწრაფი ევოლუცია აღწერეს (Swanson and Vacquier 2002). ასეთ ცილებს შორის იყო ცილები მედიატორები, რომლებიც ემსახურება ზღვის ხერხემლიანებში, ძუძუმწოვრებში და დროზოფილებში სპერმისა და კვერცხუჯრედის ამოცნობას. მაგალითად, VERL ცილა (რომლის ექსპრესია ჰალიოტისების კვერცხის გარსში ხდება) როგორც ჩანს, ჰალიოტისის რამდენიმე სიმპარტიული სახეობის რეპროდუქციულ იზოლაციას განაპირობებს (მე-15 თავი). VERL-ს სახეობის-სპეციფიკური თანმიმდევრობა აქვს, რომელიც სწრაფად ევოლუირებს. განაყოფიერებისას სპერმის ცილა ლიზინი (თანმიმდევრობა-სპეციფიკურად) VERL-თან ურთიერთქმედებს და მასთან კოევილუციას განიცდის (სურ. 19.4). w-ს დიდი მნიშვნელობა მიუთითებს, რომ ლიზინზე ძლიერი პოზიტიური გადარჩევა მოქმედებს. მსგავსად, მამრი *Drosophila*-ს დამხმარე ჭირკვლების მიერ წარმოებული მრავალი ცილა (რომელიც მდედრებს სპერმასთან ერთად გადაეცემა) თანმიმდევრობების სწრაფ ევოლუციას განიცდის. ასეთი ცილები მამრის სპერმის კონკურენტუნარიანობას ამაღლებს, მოქმედებს მდედრის ქცევაზე და ზოგჯერ მის სიცოცხლის ხანგრძლივობას ამცირებს (მე-14 თავი). მდედრების ცილები (რომლებიც ურთიერთქმედებს მამრების დამხმარე ჭირკვლების ცილებთან) აგრეთვე სწრაფად იცვლება, ალბათ იმიტომ, რომ მამრის ცილების მოქმედება გაანეტრალოს (Swanson and Vacquier 2002).

**ადაპტიური მოლეკულური ევოლუცია პრიმატებში**

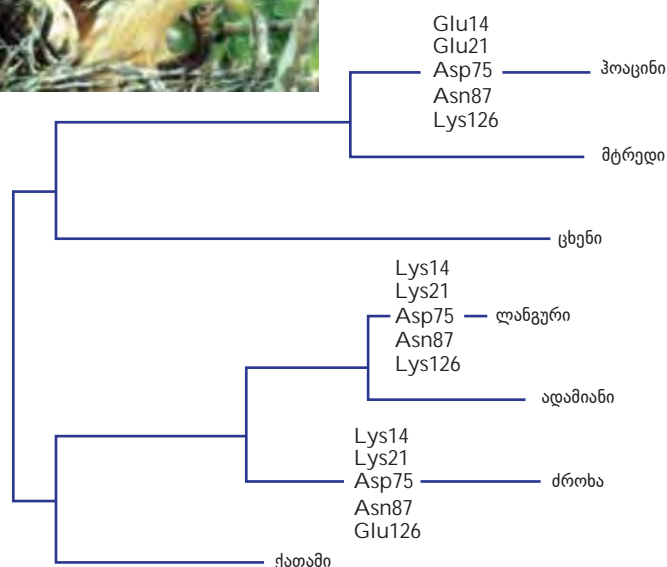
პრიმატებში, ძუძუმწოვრების სხვა ევოლუციურ შტოებთან შედარებით, უფრო ადვილია მოლეკულური ევოლუციის პროცესების გააზრება. მოლეკულურ დონეზე მიმდინარე ადაპტიური, კონვერგენტული ევოლუციის პირველი კარგი მაგალითია ფერმენტი ლიზოციმი. ის ბაქტერიული უჯრედის კედელს შლის. მცოხნელებს (ძროხებს, ცხვრებს, ირმებს, ჟირაფებს და ა.შ.) და Colobinae ქვეოჯახის მაიმუნებს (მაგ. ლანგური) შეცვლილი წინა ნაწლავი (ფაში) აქვთ, რომელშიც ბაქტერიები მცენარეულ ცელულოზას ამუშავებენ. წინა ნაწლავში არსებული ლიზოციმის დახმარებით ცხოველი ბაქტერიული უჯრედის შემადგენლობას ინელებს, რომელიც მისთვის ცილის ძირითადი წყაროა. კარო-ბეტ სტიუარტმა, ალან უილსონმა და მისმა კოლეგებმა (Stewart et al. 1987) აღმოაჩინეს, რომ ძროხის ანალოგიურად, ლანგურსაც წინა ნაწლავში ლიზოციმის მაღალი დონე აქვს. მეტიც, ლანგურის ცილას აქვს 5 ამინომჟავური ჩანაცვლება, რმელიც ძროხის ლიზოციმშიც გვხვდება. მაშას-

**სურ. 19.4.** კოევილუციური ლიზინის და VERL ცილების სახეობა-სპეციფიკური განსხვავების ევოლუცია. ლიზინი (რომელიც დასაწყისში სპერმის აკროსომაში ვლინდება) თავისუფლდება და კვერცხის გულის გარსში მდებარე VERL ცილას ებმის. ბმის პროცესი სახეობისთვის სპეციფიკურია, და ამ სახეობის VERL-ის ევოლუციისას ლიზინში თანმიმდევრობების ცვლილებას იწვევს. VERL-ის რამდენიმე განმეორება კი ახალ თანმიმდევრობას ქმნის. ამ პროცესს ერთობლივი ევოლუცია ეწოდება. ის გენის გარდაქმნით არის გამომწვეული. ლიზინის მოლეკულები VERL-ის განმეორებებზე იქამდე ადაპტირება, სანამ არ შეარჩევს, მათ შეესაბამის, VERL-ის მასივს. თუ დივერგენცია საკმარისია, მაშინ ერთი პოპულაციის ლიზინსა და სხვა პოპულაციის VERL-ს შორის სწორი ურთიერთქმედებაში არ იქნება. ამის შედეგად ვიღებთ რეპროდუქციულ იზოლაციას და შემდგომში სახეობათაწარმოქმნასაც (After Swanson and Vacquier 2002.)





დამე, ლანგურის ლიზოციმი კონკრეტული ამინომჟავის პოზიციებით ძროხას უფრო ჰგავს ვიდრე სხვა პრიმატებს (სურ. 19.5). მესიემ და სტიუარტმა (1997) მოგვიანებით პრიმატის ლიზოციმის გენის დნმ-ის თანმიმდევრობის ევოლუცია შეისწავლეს და დაადგინეს, რომ ნარსულში წინაპარი ხაზის (რომელიც Colobinae ქვეოჯახის მიმართულეობით განვითარდა) ამ გენში სწრაფი არასინონიმური ჩანაცვლებები მოხდა, რომელიც ასოცირებულია ნაყოფიდან კვების ფოთლებზე გადასვლასთან. ზოგიერთმა მეცნიერმა (Kornegay et al. 1994) ამ ენზიმის კონვერგენციის ისტორიაც შეისწავლა და მსგავსი ამინომჟავური ჩანაცვლებები ფოთლებით მკვებავ ფრინველ ჰოაცინის ლიზოციმში აღმოაჩინა. ამ ფრინველს ცელულოზის გადამამუშავებელი ბაქტერიების მაღალი კონცენტრაცია ახასიათებს.



ადამიანისკენ მიმავალ ევოლუციურ შტოში შემავალი გენები, რომლებიც ადაპტაციურ ევოლუციას ავლენს, ადამიანის ზოგიერთ თვისებაზეა პასუხისმგებელი. მაგალითად, მეტყველების უნარზე, რომელიც ადამიანს სხვა პრიმატებისგან განასხვავებს. როგორც მინიმუმ, ორი გენი მოიძებნა, რომელიც იძლევა იმის მტკიცებულებას, რომ ადამიანის ევოლუციურ შტოში ადაპტაციური ცვლილებები არსებობდა შიმპანზის ევოლუციური შტოსგან განცალკევების შემდეგ. გენში, რომელიც ცნობილია *forkhead box 2 (FOXP2)* სახელით, მუტაციები დარღვეული მეტყველების უნარის მქონე ოჯახებში გვხვდება. ორმა სამეცნიერო ჯგუფმა ჟანგი ჟანგის (Zhang et al. 2002) და სვანტე პააბოს (Enard et al. 2002) ხელმძღვანელობით, ამ გენის თანმიმდევრობის ევოლუცია გამოიკვლია და დაადგინა, რომ თუმცა 130 მილიონი წლის წინ მხოლოდ ერთმა ამინომჟავურმა ჩანაცვლებამ განაცალკევა თავგებისა და ადამიანის/შიმპანზის წინაპრების ევოლუციური ხაზი, შიმპანზისგან განცალკევების შემდეგ 4-6 მილიონი წლის განმავლობაში ადამიანის ევოლუციურ შტოში უკვე ორი ჩანაცვლება მოხდა, რაც ამინომჟავური ჩანაცვლების სიხშირის აჩქარებაზე მიუთითებს. ჟანგის ჯგუფმა დაამტკიცა, რომ ძუძუმწოვრების სხვა 28 რიგში, რომელთაც საერთო წინაპარი დაახლოებით 100 მილიონი წლის ფარგლებში ჰყავდათ, ეს გენი არ იცვლება.

**სურ. 19.5. ლიზოციმის გენების ხე იძლევა ფილოგენეტიკურ დასტურს პრიმატებში, მცოხნელებში და ფრინველებში ლიზოციმის მოლეკულურ კონვერგენციაზე.** განშტოების სიგრძე პროპორციულია მათ გასწვრივ არსებული ამინომჟავური ჩანაცვლებების რაოდენობის. კონვერგენტული ჩანაცვლებები, სამი სახეობის ლიზოციმებისკენ მიმავალ გენეალოგიურ შტოებში, 14, 21, 75, 87 და 126 პოზიციებზე ხდება. ამ სახეობებში ლიზოციმი ბაქტერიებს წინა ნაწლავში ინელებს. ეს სახეობებია ძროხა, ლანგური და სამხრეთი ამერიკის ამაზონის რეგიონში მობინადრე ფრინველი ჰოაცინი (*Opisthocomus hoazin*). სხვა ფრინველებს ეს თვისება არ ახასიათებს. მაგალითად, სამივე ევოლუციურ შტოში დამოუკიდებლად 75-ე პოზიცია ასპარაგინის მჟავად იქცა. ამინომჟავას კონვერგენტული ჩანაცვლებები ფერმენტის ადაპტაციური ბიოქიმიური ცვლილებებია (იხ. ცხრილი 8.1) (After Kornegay et al. 1994; photo © photolibary.com.)

მეორე გენის, *sarcomeric myosin heavy chain* (სარკომერული მიოზინის მძიმე ჯაჭვი) (MYH) ექსპრესია შიმპანზების საღებავ კუნთებში ხდება. ის პასუხისმგებელია შიმპანზის და სხვა პომინიდების საღებავ კუნთების დიდ ზომაზე. ადამიანებში MYH გენის მოქმედება, ადამიანების და შიმპანზების დათიშვიდან 2,4 მილიონი წლის შემდეგ, ჩარჩოს ძვრის მუტაციამ შეწყვიტა (Stedman et al. 2004). MYH ფუნქციის დაკარგვა ადამიანებში საღებავ კუნთების პატარა ზომას განაპირობებს. მოყვანილ მაგალითში w-ს მნიშვნელობა 0,1-დან დაახლოებით 1-მდე გაიზარდა, რაც მოსალოდნელია, თუ ფუნქციის დაკარგვის შემდეგ შემლუდვები იხსნება.

სუნის შეგრძნება მრავალი ძუძუმწოვრის ქცევაში მნიშვნელოვან როლს თამაშობს. მაგრამ პრიმატები და განსაკუთრებით ადამიანი სუნს სხვა ძუძუმწოვრებთან შედარებით უარესად შეიგრძნობს. ყნოსვის რეცეპტორის (OR) გენები იძლევა ორგანიზმების იმ ტენდენციის მოლეკულურ მაგალითს, რომ (როგორც დარვინი „სახეობათა წარმოშობაში“ აღნიშნავს) მოხდეს „ნაკლებად გამოყენებული სტრუქტურების“ დეგრადაცია და გადაგვარება. თავის გენომში დაახლოებით 1200 ფუნქციონალური OR გენია, ხოლო ადამიანში ასეთი გენების რაოდენობა 550-ს ძლივს აღწევს. ცხადია, OR გენების ფუნქციის შემანარჩუნებელი გადარჩევითი ზეწოლა ადამიანებში ნაკლებია და ფიქსირდება მუტაციები, რომლებიც ასუსტებს ფუნქციას და იწვევს ფსევდოგენის ფორმირებას (Gilad et al. 2003). მეცნიერების ჯგუფმა (Zhang and Webb 2003) იგივე ტენდენცია 5 გენში აღმოაჩინეს, რომელთა ექსპრესია ნორმაში პრიმატების ცხვირ-სახნისის ორგანოში ხდება. ამ ორგანოს საშუალებით ძუძუმწოვრები ფერომონებს აღიქვამენ. ფერომონებს კი სოციალური ურთიერთქმედებებისას აქტიურად იყენებენ. ასეთი გენების ორი განსხვავებული ოჯახი ფუნქციონალურია და შენარჩუნებულია ძველი სამყაროს პრიმატების (მშრალცხვირა მაიმუნების) რამდენიმე ევოლუციურ შტოში, ხოლო პომინიდებში გადაგვარებულია. წინაპარი მშრალცხვირიანებისგან გამოყოფის შემდეგ, ანუ 23 მილიონი წლის წინ, ამ გენებში უამრავი სტოპ კოდონი დაგროვდა.

**გენომის გასწვრივ მიმდინარე ადაპტაციური ევოლუცია**

მეცნიერები სულ უფრო მეტი ორგანიზმის გენომის სრულ სეკვენირებას ახერხებენ, ამიტომ შესაძლებელი გახდა ერთი გენის ან გენების ოჯახის ევოლუციური დინამიკის აღწერიდან, მთლიანი გენომის გადარჩევის ისტორიისა და ევოლუციის სიჩქარის კვლევაზე გადასვლა. მაგალითად, ადამიანის პოპულაციის გენეტიკური კვლევისას მეცნიერები ათასობით გენის პოლიმორფიზმს აკვირდებიან და ახალ მოლეკულურ მეთოდებს იყენებენ (e.g., Stephens et al. 2001). ენდრიუ კლარკმა და მისმა თანამშრომლებმა (Clark et al. 2003) ადამიანის და შიმპანზის 7645 გენის მაკოდირებელი რეგიონის w მნიშვნელობები (d<sub>w</sub>/d<sub>s</sub>) გამოთვალეს, ხოლო გარეგუ-

ფად თავგების გენები გამოიყენეს. ამ კვლევის მეშვეობით მათ დაადგინეს: რა ჩანაცვლებები მოხდა ადამიანის ევოლუციურ შტოში და რა შიშპანზეს. მეცნიერებმა  $w>1$  სიდიდის მქონე კოდონების იდენტიფიკაციის სტატისტიკური მეთოდის დახმარებით ადამიანის ევოლუციურ შტოში 873 გენის ადაპტაციური ევოლუციის მტკიცებულება მოძებნეს. გენების გარკვეული ფუნქციონალური ჯგუფები განსაკუთრებით მიდრეკილია ადაპტაციური ევოლუციისკენ. ასეთ ჯგუფებს ყნოსვის რეცეპტორების და ამინომჟავების დისიმილაციის მაკოდირებელი გენები ქმნის. ავტორების აზრით, ასეთი ცვლილებები ადამიანის ევოლუციურ შტოში ქცევისა და რაციონის შეცვლას ასახავს. ადამიანის ადაპტაციურად განვითარებადი ზოგიერთი გენი განსაკუთრებით მნიშვნელოვან ფუნქციას განვითარების ადრეულ ეტაპზე, ფეხმძიმობისას და სმენასთან დაკავშირებით ასრულებს. საინტერესოა, რომ მრავალი ადაპტაციურად განვითარებადი გენი მუტაციისას გენეტიკურ ავადმყოფობებს იწვევს.

## გენომის მრავალჯეროვნება და ეპოლუცია

### გენომის სტრუქტურის მრავალჯეროვნება

გენომის სტრუქტურები სიცოცხლის ძირითად განმტოვებებში ძალიან განსხვავებულია. ვირუსის და ბაქტერიის გენომი ეფექტურობის ეტალონია, რადგან მისი რეპლიკაციის სიხშირე მაქსიმალურია, ხოლო უვარგისი გენების რაოდენობა მინიმუმამდე არის დაყვანილი. ეუკარიოტული გენომები, განსაკუთრებით ძუძუმწოვრების, ამფიბიებისა და ზოგიერთი მცენარის გენომი, შედარებით დიდი ზომისაა და უცნობი ფუნქციის მქონე დნმ-ის არამაკოდირებელ და განმეორებადი თანმიმდევრობების რეგიონებს შეიცავს. დნმ-ის არამაკოდირებელი რეგიონების უმეტესობა „განიდევნება“ (როგორც ამას 70-იან წლებში უწოდეს), თუმცა სირთულით და ზომით ძუძუმწოვრის ტიპური გენომი ბაქტერიის გენომს ბევრად აღემატება.

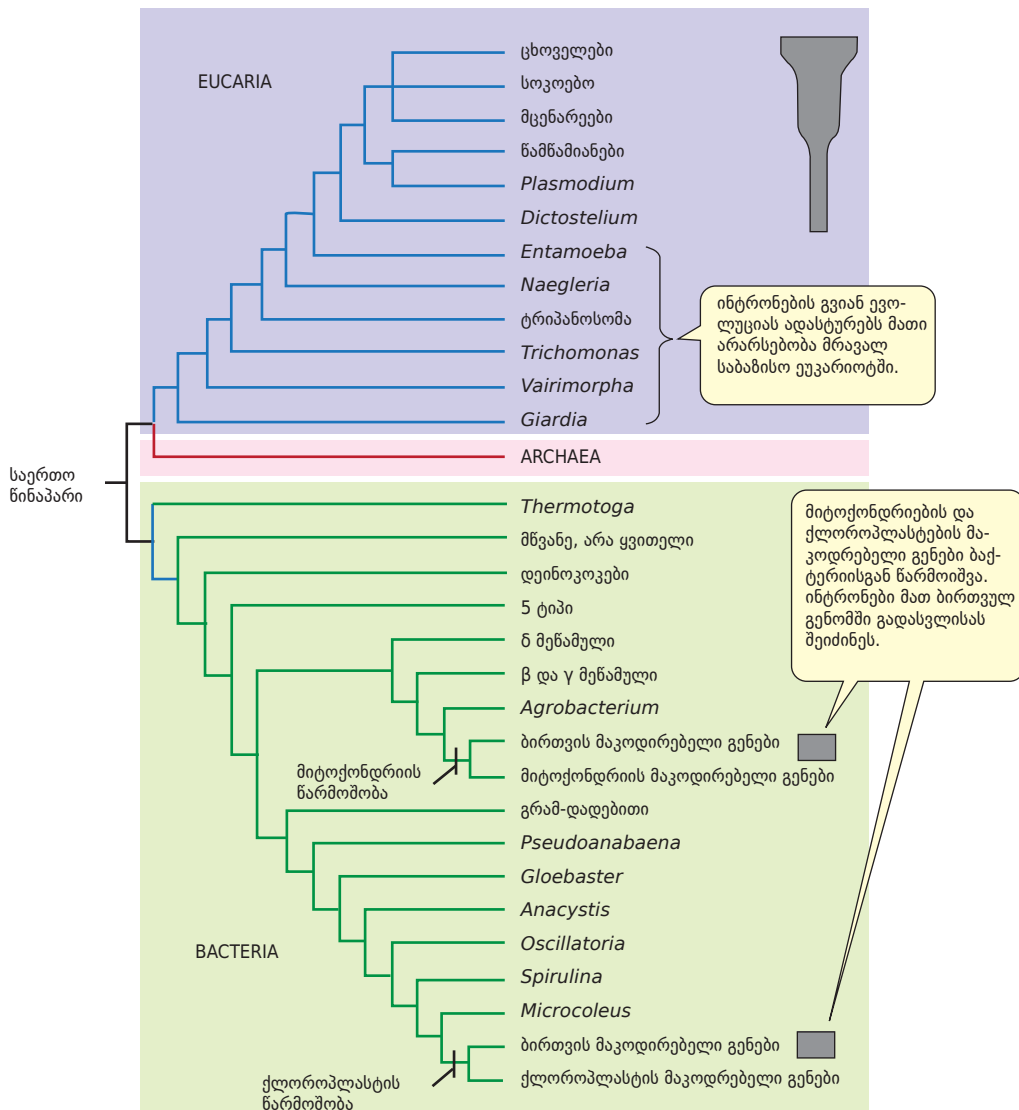
ბევრ ეუკარიოტულ გენს ინტრონები თიშავს. ბაქტერიის და არქეას გენომებში ინტრონების რაოდენობა მცირეა და მათი დათიშვა განსხვავებული მექანიზმით, კერძოდ ავტონომიური სპლაისინგით ხდება. პროკარიოტული და ეუკარიოტული ინტრონები გარკვეულწილად ერთმანეთს ჰგავს, ამიტომ ვალტერ გილბერტმა, რომელმაც ინტრონები 1970 წელს აღმოაჩინა, 1987 წელს დაასკვნა, რომ ინტრონები არსებობს ყველა ცოცხალის საერთო წინაპრიდან მოყოლებული და უბრალოდ ზოგიერთ გენსა და გენომში დაკარგულია. „უძველესი ინტრონების“ ჰიპოთეზა დღემდე დომინირებს (Poole et al. 1998), მაგრამ არსებობს საპირისპირო შეხედულებაც. ამ შეხედულების თანახმად, ეუკარიოტულ გენომში მრავალი ინტრონი არც თუ ისე დიდი ხნის წინ, პროკარიოტების და ეუკარიოტების დაყოფის შემდეგ, გაჩნდა. ფილოგენეტიკურად საბაზისო მრავალ ეუკარიოტში ინტრონები არ არსებობს, რაც ამ ჰიპოთეზას ადასტურებს (Palmer and Logsdon 1991). გარდა ამისა, მრავალი ინტრონი მცენარეების და ცხოველების კონკრეტულ კლადებში არსებობს. აქედანაც შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ინტრონები ეუკარიოტულ გენომებში არც ისე დიდი ხნის წინ მოხვდა (სურ. 19.6).

ეუკარიოტული გენომები პროკარიოტულ გენომებზე მეტ არამაკოდირებელ დნმ-ს შეიცავს. მაგალითად, ადამიანის გენომის მხოლოდ 1,5% შედგება ცილის მაკოდირებელი თანმიმდევრობებისგან. ადამიანის ტიპური გენის დაახლოებით 95% ინტრონებისგან შედგება. უფრო მეტიც, არსებობს არამაკოდირებელი დნმ-ის უზარმაზარი რეგიონები, რომელთა უმეტესობა „ეგოისტი“ დნმ-ია, რომელიც საკუთარ თავს ამრავლებს და გენომში გროვდება. დიდი ხნის წინ განცალკევებულ სახეობებში, როგორებიცაა ადამიანი და თავგი, კარგად შენახულია არამაკოდირებელი დნმ-ის 10%, რაც მიუთითებს რომ გამწმენდი გადარჩევა ფუნქციას ინარჩუნებს (Shabalina et al. 2001). მეტიც, მრავალი არამაკოდირებელი რეგიონი, მათ შორის ინტრონები, რნმ-ის თანმიმდევრობებში გადაინწერება, მაგალითად „მიკრო რნმ“-ში. მათი სიგრძე, როგორც წესი 22 bp (ფუძე წყვილის) ტოლია. ეს მრავალფეროვანი თანმიმდევრობები (ზოგის ასლი გენომში 50000-მდე აღწევს) გენების რეგულაციაში მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს (Bartel 2004).

და ბოლოს, პროკარიოტული გენებისგან განსხვავებით, მრავალი ეუკარიოტული გენი ალტერნატიული სპლაისინგის (AS) ობიექტია. ამ დროს მრავალი ინფორმაციული რნმ-ის (და არა ერთის) კოდირება ერთი გენით ხდება (იხ. სურ. 8.1). მაგალითად, CD44 გენი, უკრდის ზედაპირის გლიცოპროტეინი, რომელიც უკრდებს შორის ურთიერთმოქმედებას არეგულირებს, შეიცავს 21 ეგზონს. მათ შორის სულ მცირე 12 ალტერნატიულ სპლაისინგს ექვემდებარება (Roberts and Smith 2002), რაც პოტენციურად სპლაისის ათასობით ვარიანტს გვაძლევს. AS ძირითადი მექანიზმია, რომლის საშუალებით მრავალუკრედიანების ცილების ფუნქციონალური მრავალფეროვნება, გენების ლიმბიტრებული ნაკრების მიუხედავად, იზრდება. თითქმის არაფერია ცნობილი იმის შესახებ, თუ როგორ იცვლება ნათესაური კავშირის მქონე ტაქსონებს შორის ალტერნატიული სპლაისინგის სტრუქტურა და კონტროლი, და როგორი იყო მათი ევოლუცია.

### ვირუსების და მიკრობების გენომები: უმცირესი გენომები

სასიცოცხლო ციკლის თეორიის თანახმად (იხ. მე-17 თავი), სწრაფი ზრდა და ადრე დაწყებული გამრავლება სასარგებლოა ისეთი ორგანიზმებისთვის, რომლებშიც ხშირია პოპულაციის სწრაფი ზრდა. აქედან გამომდინარე, ვირუსების და ბაქტერიების მსგავს ორგანიზმებში მცირე გენომი სასარგებლოა, რადგან მისი კოპირება



სურ. 19.6. ინტრონების ფილოგენეტიკური განაწილება. განშტოების მარჯვნივ განლაგებული პერპენდიკულარული ხაზის სიგანე აჩვენებს გენებისგან დათმული ინტრონების ფართო გავრცელებას. „ბირთვის მაკოდირებელი“ განშტოებები იმ გენებს აღნიშნავს, რომლებიც ადრე მიტოქონდრიაში ან ქლოროპლასტებში იყვნენ და ბაქტერიიდან წარმოიშვნენ. ბაქტერიული გენების ანალოგიურად, ასეთ გენებს ინტრონები არ ჰქონდა. მაგრამ, ბირთვულ გენომში გადასვლის შემდეგ მათ ინტრონები შეიძინეს (After Palmer and Logsdon 1991.)

უფრო სწრაფად ხდება. ეს თვისება ძირითადი ადაპტაციაა, როცა სახეობებსა, ან მასპინძელსა და პარაზიტს შორის რესურსებისთვის ინტენსიური კონკრენცია მიმდინარეობს. ბაქტერიებმა და ვირუსებმა მართლაც მრავალი გენი მოიშორეს და მარტივი გენომი შეიძინეს. ზოგიერთი ასეთი ორგანიზმი თავისი პატარა და ფოკუსირებული გენომის საშუალებით მასპინძლის გენომს იყენებს. მრავალი ვირუსული გენომი ცილებს მხოლოდ სამი ფუნქციისთვის აკოდირებს: საკუთარი გენომის გასამრავლებლად, საკუთარი გარე ბირთვის ასაგებად და მასპინძლის გენომში ინტეგრაციისთვის. მაგალითად, შიდსის ვირუსის რნმ -ის გენომი მხოლოდ 9,8 KB -ის ანუ დაახლოებით 1000 ფუძე წყვილისგან შედგება და ამოკითხვის 9 ღია ჩარჩოს (გენს) აკოდირებს. პრიმატების გენეტიკის და სასუნთქი არხების პარაზიტი ბაქტერიას *Mycoplasma genitalium* გენომი მხოლოდ 580 kb-სგან შედგება და ცილის მაკოდირებელ 468 გენს შეიცავს, რომლებიც ზოგ მოლეკულურ და მეტაბოლურ ფუნქციებს და პარაზიტის ადაპტაციებს მართავენ. მაგალითად, მედაპირის ცვალებადი ცილების, რომლებიც სწრაფად იცვლება, რომ პარაზიტმა მასპინძლის იმუნური სისტემის დაძლევა შეძლოს (Razin 1997).

ნენსი მორენმა და მისმა კოლეგებმა *Buchnera*-ს რედუცირებული გენომების ევოლუცია დაწვრილებით შეისწავლეს. *Buchnera* ბაქტერიული კლადაა, რომელიც უკანასკნელი 200 მილიონი წლის განმავლობაში მცენარის ბუგრის უკრედისშიდა სიმბიონტია (Moran 2003; van Ham et al. 2003). *Buchnera* შედარებით კარგად ცნობილი ბაქტერია *E. coli*-ს ნათესავია. ამ ორი ბაქტერიის გენომების შედარებამ აჩვენა, რომ *Buchnera*-ს ხაზების საერთო წინაპარმა, *E. coli*-სთან შედარებით, დაახლოებით 2000 გენი დაკარგა. *Buchnera*-ს მასპინძელი ბუგრი სიმბიონტებს საკვები ნივთიერებებით და მეტაბოლური ფუნქციებით უზრუნველყოფს (იხ. სურ. 14.24), ამიტომ მრავალი გენის შენარჩუნებისთვის მიმდინარე გადარჩევა შესუსტდა. საინტერესოა, რომ *Buchnera*-ს ხაზებში გენების განლაგება არ შეცვლილა, თუმცა ეს ხაზები დაახლოებით 150 მილიონი წლის წინ ერთმანეთს გამო-



ეყენენ (იხ. სურ. 18.3). ასეთი მუდმივობა მრავალი რიბოსომული რნმ-ის გენის და მოძრავი გენეტიკური ელემენტების დაკარგვით შეიძლება იყოს გამოწვეული, რომლებიც ბაქტერიების სხვა ხაზებში რეკომბინაციას და გადაჯგუფებას უწყობენ ხელს.

**C სიდიდის პარადოქსი**

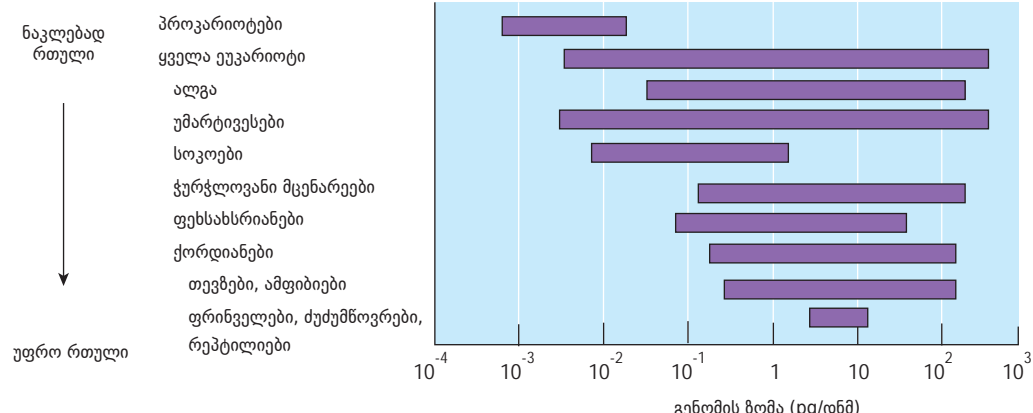
გენომის ზომა ხშირად დნმ-ის პიკოგრამებში (pg) იზომება. 1 პიკოგრამა რეალური თანმიმდევრობის დაახლოებით 1 Gb — მილიარდი ფუძე წყვილია. მეცნიერებმა ათასობით ორგანიზმის გენომის ზომა შეადარეს და საინტერესო სურათი მიიღეს. მეცნიერების მოლოდინით, ფიზიოლოგიური და ქცევითი თვალსაზრისით რთულ ორგანიზმებს, როგორებიც არიან ძუძუმწოვრები, უფრო რთული და დიდი ზომის გენომი უნდა ჰქონოდათ, ვიდრე მარტივ ორგანიზმებს. ფართო გაგებით ეს მართლაც ასეა (სურ. 19.7). თითოეული ძირითადი ჯგუფის წარმომადგენელი გენომის მცირე ზომა შეესაბამება ჩვენს წარმოდგენას მისი სირთულის შესახებ: გენომის ზომა ბაქტერიებიდან, უხერხემლოებამდე და ხერხემლიანებამდე იზრდება. მიუხედავად ამისა, ძირითადი ჯგუფების შიგნით, როგორც არის ხერხემლიანები და ყვავილოვანი მცენარეები, გენომის ზომასა და ორგანიზმის სირთულეს შორის კავშირი თითქმის არ არსებობს. მაგალითად, თევზი ფუგუს ჰაპლოიდური გენომის ზომა დაახლოებით 0,5Gb (500 მილიონი ფუძე წყვილი), ადამიანის და თავისი გენომის ზომა 3Gb-ა, ხოლო სალამანდრების ჰაპლოიდური გენომის ზომა 50Gb-ა, რაც მართლაც შთამბეჭდავი რიცხვია. გარდა ამისა, სალამანდრების სახეობებს შორის გენომის ზომა ათჯერ ცვალებადობს. ის ერთი და იმავე გვარის სახეობებშიც განსხვავებულია. ყვავილოვანი მცენარეების გენომის ზომა 10<sup>8</sup> ფუძე წყვილიდან 10<sup>11</sup> ფუძე წყვილამდე მერყეობს. ამ ინტერვალში ხერხემლიანების გენომის ზომები სრულად თავსდება.

ამკარა პარადოქსის ასხნა 1960 წელს როი ბრიტენმა, მერი ლუ პერდიუსმა და მათმა კოლეგებმა შეძლეს. დნმ-ის თანმიმდევრობის სეკვენირებამდე, გენომის ზომა საშუალო სიდიდებით იზომებოდა. ერთ-ერთი ასეთი სიდიდე, რომლითაც დნმ-ის ინფორმაციას ზომავდნენ, ცნობილია, როგორც C<sub>0</sub>t<sup>1</sup> ანუ C სიდიდე. C სიდიდე დნმ-ის ერთი ასლის, რომელიც ძირითად ფუნქციონალურ გენებს მოიცავს, ინფორმაციის შეფარდება დნმ-ის მთლიან ინფორმაციასთან, რომელიც, როგორც წესი განმეორებადი თანმიმდევრობების საგრძნობ რაოდენობას შეიცავს, რომელთაგან ძალიან ბევრი ორგანიზმისთვის სასარგებლო არ არის. C სიდიდეს მიახლოებული მნიშვნელობა შეიძლება მივიღოთ ბიოქიმიურად, კინეტიკის რეასოციაციით და C<sub>0</sub>t მრუდების აგების საშუალებით, რომლებიც ერთჯაჭვიანი დნმ-ის ორჯაჭვიან (რეასოცირებულ) დნმ-ად დროთა განმავლობაში მიმდინარე გარდაქმნას აჩვენებს. რაც უფრო სწრაფად ხდება დნმ-ის რეასოციაცია, მით უფრო მეტია განმეორებადი თანმიმდევრობების პროცენტი. გენომის ზომასა და ეუკარიოტების ფენოტიპურ სირთულეს შორის კავშირის არარსებობა C სიდიდის პარადოქსის ანალოგიურია, ვინაიდან მეცნიერებმა აღმოჩინეს, რომ ორგანიზმის განვითარებისა და ფუნქციონირების პროცესში დნმ-ის ინფორმაციის მხოლოდ ნაწილია გამოყენებული. გენომები დიდი რაოდენობით არაინფორმაციულ, ხშირად განმეორებად დნმ-ს შეიცავს. მათი რაოდენობა სახეობებში ძალიან განსხვავებულია.

**განმეორებადი თანმიმდევრობები და გადატანადი (გადაადგილებადი) გენეტიკური ელემენტები**

გენომის დიდი ნაწილი — ადამიანის გენომის თითქმის ნახევარი და *Drosophila*-ის გენომის 34% — დნმ-ის განმეორებადი თანმიმდევრობებისგან შედგება, რომლებიც ნაკლებად განმეორებად, საშუალოდ განმეორებად და ხშირად განმეორებად დნმ-ს (ეს დამოკიდებულია ასლების რაოდენობაზე) წარმოადგენენ. ცენტრიფუგის ქიმიურ გრადიენტში მათი მდებარეობის გამო მათ აგრეთვე თანამგზავრი დნმ ეწოდება. ადამიანის და სხვა

**სურ. 19.7.** გენომის ზომის ცვალებადობა. სქელი ხაზები გენომის ზომის დიაპაზონს კონკრეტული კლადებისთვის გვიჩვენებს. ტაქსონები ორგანიზმის სირთულის მიხედვით არის დალაგებული. ეუკარიოტებში გენომის მაქსიმალური ზომასა და ორგანიზმის სირთულეს შორის კავშირი არ არსებობს. „C სიდიდის პარადოქსი“ წარმოიქმნა, ვინაიდან ევოლუციური შტოები განმეორებადი (არამაკოდირებელი) დნმ-ის რაოდენობის მიხედვით ძალიან ცვალებადია. (დნმ — ის 1pg – პიკოგრამი, დაახლოებით 1 მილიარდი ფუძე წყვილი) (After Gregory 2001.)



1 C<sub>0</sub>t არის დნმ-ის კონცენტრაციის (ნუკლეოტიდების მოლი ერთ ლიტრზე) ნამრავლი დროზე (წამებში).

ტრანსპონირებადის გენომებში განმეორებადი დნმ-ის ძირითადი წყაროა გადატანადი გენეტიკური ელემენტები (transposable elements – Tes) — თანმიმდევრობები, რომლებსაც საკუთარი თავის გამრავლება და გადაადგილება ან გენომის სხვა რეგიონებში „გადახტომა“ შეუძლია (მე-8 თავი). გადატანადი გენეტიკური ელემენტების უმრავლესობა რამდენიმე სახეობის რეტროელემენტია (იხ. სურ. 8.6), რომელთა გადატანა რნმ-ის ტრანსკრიპციის საშუალებით ხდება და მას გენომში ახალი ასლების ჩანერგვა მოჰყვება. რეტროელემენტების შემცველ ორგანიზმს ხშირად მასპინძელი ეწოდება. გადატანადი გენეტიკური ელემენტების უმეტესობის გენები მასპინძელი ორგანიზმის განვითარებასა და ფუნქციონირებაში მონაწილეობას არ იღებს. ისინი საკუთარი თავის გამრავლებისთვის და გადატანისთვის აუცილებელ ცილებს აკოდირებენ. ეს არის ეგოსტი გენეტიკური ელემენტის ანუ „ეგოსტი გენი“-ს მაგალითი.

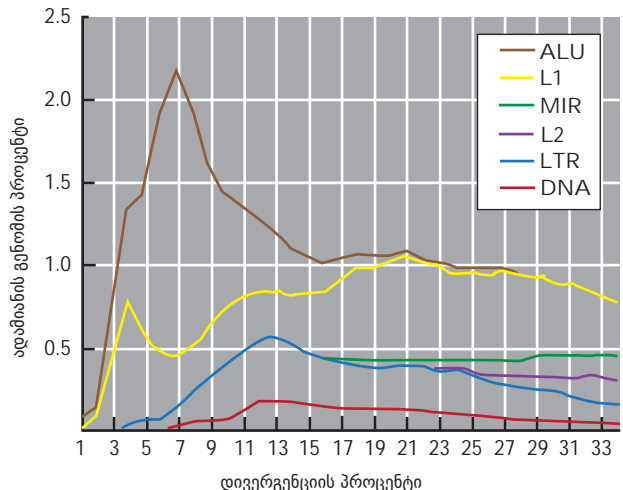
რეტროელემენტების ასლები, რომელთა ტრანსპორტირება გენომის ახალ ადგილებზე ხდება, ისევე განიცდის წერტილოვან მუტაციებს, როგორც მასპინძელის გენები. რეტროელემენტი ან განაგრძობს შვილობილი ელემენტების წარმოქმნას, უფრო ხშირად კი მუტაციის შედეგად გადაგვარდება და პასიურ, უძრავ ელემენტად გადაიქცევა. მუტაციები, რომლებიც ასეთ ელემენტებში ხდება, შეიძლება გამოიყენოთ გენომში ასლებს შორის ნათესაური კავშირების დასადგენად. გადატანადი გენეტიკური ელემენტების ოჯახის ასაკი ისევე დგინდება, როგორც სახეობების დივერგენციის დრო. ამ მიზნის მისაღწევად წერტილოვანი ჩანაცვლების აბსოლუტური სიხშირე უნდა გამოითვალოს. როგორც წესი ის მასპინძელის გენომში წერტილოვანი ჩანაცვლებების სიხშირიდან გამოითვლება. მაგალითად, Alu ელემენტები, რომლებიც TEs ჯგუფს მოეკუთვნება, (ასე უწოდებენ მოკლე, ბირთვულ, გაბნეულ (SINE) ელემენტებს) მრავლადაა პომინოიდ პრიმატებში (*Homo, Pan, Gorilla, Pongo* და *Hylobates*). ისინი ძველი სამყაროს სხვა პრიმატებში არ გვხვდება, ამიტომ პომინოიდის ევოლუციური შტოს წინაპარში იმის შემდეგ უნდა წარმოქმნილიყვნენ, რაც ის (დაახლოებით 25 მილიონი წლის წინ) პრიმატების სხვა ევოლუციურ შტოს გამოეყო. ადამიანის გენომში Alu-ს დაახლოებით 500000 ასლია, რომელიც ადამიანის დნმ-ის 10%-ს შეადგენს. ასობით Alu ელემენტში მიმდინარე წერტილოვანი მუტაციები ადამიანის მთელ გენომშია გაბნეული და აჩვენებს, რომ ამ ელემენტების რაოდენობა 40-50 მილიონი წლის წინ მკვეთრად გაიზარდა, რის შემდეგ მათი გადატანის სიხშირე შემცირდა (სურ. 19.8)

ელემენტის გადატანის ახალი შემთხვევების ინდივიდის წარმატებაზე გავლენა იმაზე დამოკიდებულია, თუ რომელ ადგილას მოხდა გადატანა. გადატანადი გენეტიკური ელემენტების ახალი ასლების წარმოქმნას და ჩანერგვას მასპინძელი ორგანიზმის წარმატებაზე ხშირად მცირე გავლენა აქვს. თუმცა, თუ ეს მოვლენა ხშირია, ის შეიძლება საზიანო იყოს, ვინაიდან აისახება იმ გენების ფუნქციაზე, რომელთა ახლოს ამ ელემენტების ჩასმა ხდება. მოძრავი გენეტიკური ელემენტები უმეტესად გენებს შორის და ინტრონებში ჯდება. ისინი, რომლებიც მაკოდირებელ რეგიონში მოხვდა საზიანო მუტაციებს იწვევს. გამწმენდი გადარჩევა მათ გამოორიცხავს.

ელემენტების გადატანას სულ მცირე ორი სახის გენეტიკური ეფექტი აქვს. პირველი; ისინი მუტაციას იწვევს. მაგალითად, თავისი გენეტიკური მუტაციების 10% მაკოდირებელ ან საკონტროლო რეგიონებში რეტროელემენტების გადატანით არის გამოწვეული. მეორე; გენომის სხვადასხვა ნაწილებში განთავსებული გადატანადი ელემენტის განმეორებადი ასლები არასწორ რეკომბინაციას იწვევს, რაც ქრომოსომის ან გენის გადაჯგუფებას (რომლის შედეგად გენეტიკური ნივთიერების გარკვეული ნაწილი იშლება) განაპირობებს (იხ. სურ. 8.8). ადამიანის გენეტიკური დარღვევების დაახლოებით 0,3% (როგორცაა მრავალი შემკვიდრებითი ლეუკემია) ასეთი მოვლენებით არის გამოწვეული (Deininger and Batzer 2002). საზიანო მუტაციებისა და ქრომოსომის გადაჯგუფების შედეგად მასპინძელის წარმატების შემცირება იმის მიზეზია, რომ გადატანადი გენეტიკური ელემენტების რაოდენობა მასპინძელის გენომში მცირეა (Charlesworth and Langley 1989).

ელემენტების გადატანა ზოგჯერ ადაპტაციურ ევოლუციას იწვევს. ამ მოვლენის ყველაზე აშკარა მაგალითია ხერხემლიანების იმუნური სისტემის წარმოშობა (სურ. 19.9). მრავალი ანტისხეულის თითოეულ ცილას

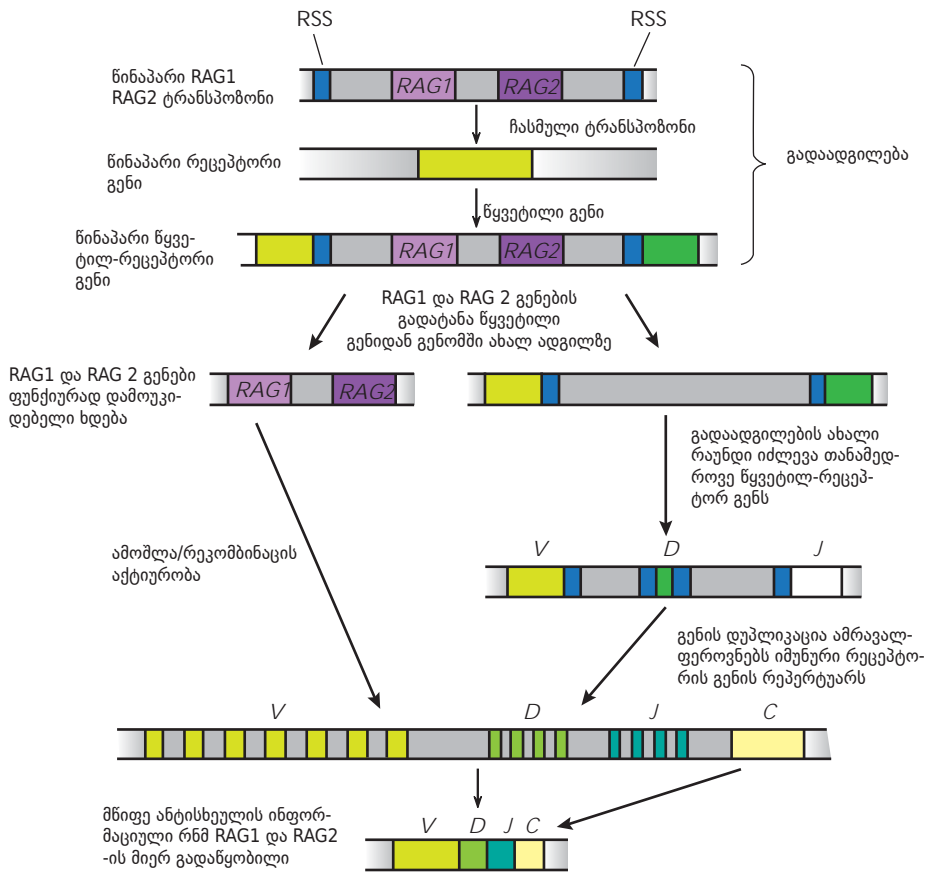
**სურ. 19.8.** ადამიანის გენომის რეტროელემენტების ასაკობრივი განაწილება. X ლერძზე გამოსახულია რეტროელემენტის ორ ასლს შორის პროცენტული განსხვავება, ხოლო Y ლერძზე იმავე ხარისხის განსხვავების მქონე ასლების რაოდენობაა. გრაფიკზე ასახულია ექვსი სხვადასხვა რეტროელემენტი. ესენია Alu ელემენტები, L1 და L2 LINE ელემენტები, ტრანსპონირებადის განმეორებადი (MIR), გრძელი, დაბოლოების მოხვევის (LTR) ელემენტები და დნმ-ის ტრანსპოზონები. თუ დროის დასადგენად ჩანაცვლებების პროცენტს გამოვიყენებთ, გამოდის, რომ მრავალი Alu ელემენტი დაახლოებით 40-50 მილიონი წლის წინ სწრაფად გამრავლდა (7 პროცენტთან დივერგენცია). მოგვიანებით და მანამდე გამრავლების სიხშირე ნაკლები იყო. საპირისპიროდ, L1 LINE ელემენტებს გამრავლების ხანგრძლივი ფაზა ძალიან დიდი ხნის წინ ჰქონდა, რაოდენობის მეორე პიკი შეესაბამება დაახლოებით 4 პროცენტთან დივერგენციას ("25 მილიონი წელი). MIR და L2 ელემენტები ერთი ასაკისაა, გადაგვარებას განიცდის და გენომიდან ნელ-ნელა ივარდება (After Deininger and Batzer 2002.)



რთული გენი აკოდირებს. ის სამი თანმიმდევრობისგან (V, D და J) შედგება, რომლებიც გენომში ფიზიკურად განცალკევებულნი არის, მაგრამ იმუნური პასუხის დროს იმ მექანიზმის საშუალებით ერთიანდება, რომელსაც V-D-J რეკომბინაცია ეწოდება. V, D და J –ს თითოეული სეგმენტის გვერდით განლაგებულია 12 ფუძე წყვილის და 23 ფუძე წყვილის რეკომბინაციის სასიგნალო თანმიმდევრობები. ისინი მუსტად წარმართავენ სხვადასხვა ელემენტების ერთ ფუნქციონალურ გენად გაერთიანებას. დევიდ შაცმა და მისმა კოლეგებმა (Agrawal et al. 1998) დაადგინეს, რომ V-D-J გაერთიანებაზე პასუხისმგებელია ცილები რომელთაც RAG1 და RAG2 გენები აკოდირებს. მათ არ აქვს ინტრონები – რაც იმ გენების ჩვეულებრივი თვისებაა, რომლებიც ინფორმაციული რნმ-ის რეტროგადატანის შედეგად წარმოიშვა – და შეუძლია დნმ-ის კონკრეტულ რეგიონებში სპეციფიკური თანმიმდევრობების გადატანის გამოიწვევა. ამ მოვლენების შედეგად მიღებული პროდუქტი მოკლე, პერიოდულ განმეორებებს შეიცავს, რომლებიც მოგვაგონებს ტიპური, გადატანადი გენეტიკური ელემენტების მიერ წარმოქმნილ გრძელ, მოხვეულ განმეორებებს (LTRs). ავტორები თვლიან, რომ ხერხემლიანების იმუნური სისტემა შესაძლოა გადატანადი ელემენტის ჩანერგვის შედეგად წარმოიქმნა. ეს ელემენტი შეიცავდა RAG1 და RAG2 გენების წინაპრებს. ამ გადატანადმა გენეტიკურმა ელემენტებმა წინაპარი, იმუნოგლობულინის მსგავსი, გენი რამდენიმე კომპონენტად: V, D და J თანმიმდევრობების წინაპრებად დაშალა. გვერდებზე, თითოეული მათგანი ტერმინალურ განმეორებებს ატარებდა, რომლებიც რეკომბინაციის სასიგნალო თანმიმდევრობებად განვითარდა. თანამედროვე გენომებში ისინი V, D და J თანმიმდევრობების გვერდებზეა განლაგებული. იმუნური სისტემის წარმოქმნა იმ მოვლენებიდან ერთ-ერთია, რომლის საშუალებით უძველესმა ხერხემლიანებმა ახალი ნიშები დაიკავეს და უამრავი პარაზიტი დაძლიეს. როგორც ჩანს, ეს თვისება ჩამოყალიბდა იმუნოგლობულინის გენში მოძრავი გენეტიკური ელემენტების „შემთხვევით მოხვედრის“ შედეგად.

მაიკლ ლინჩი და ჯონ კონერი (2003) აღნიშნავენ, რომ გენომის სხვადასხვა ელემენტები, რომელთაც ორგანიზმის წარმატებაზე ნაკლები გავლენა აქვს (ინტრონები, გადაადგილებადი გენეტიკური ელემენტები, არამაკოდირებელი დნმ-ის დიდი მონაკვეთები და ა.შ.) უფრო ხშირია მცირე ეფექტური ზომის მქონე პოპულაციებში. მათი აზრით, ვირუსების და ბაქტერიების პოპულაციების ზომა ძალიან დიდია, რაც სასარგებლო მუტაციების ვარიაციებს უწყობს ხელს, რომლებიც გენომის გამართივებას იწვევს. ეუკარიოტების პოპულაცი-

**სურ. 19.9.** ხერხემლიანების იმუნური სისტემის დაბადება RAG გენების რეტროპოზიციის შედეგად. RAG1 და RAG2 გენების პროდუქტი ცილები რეკომბინაციის რეაქციებს ხერხემლიანების იმუნური სისტემაში იმით აწარმოებენ, რომ ებმინ რეკომბინაციის სასიგნალო თანმიმდევრობას (RSS) რეცეპტორის გენის მაკოდირებელი ელემენტების გვერდით (ღია მწვანე, მუქი მწვანე და ღია ლურჯი მარტკუთხედები). ეს მოვლენა ძალიან ჰგავს მოვლენებს, რომლებსაც გენომიდან გამოსვლისას გადატანადი გენეტიკური ელემენტები აკატალიზებს. დიაგრამაზე გამოსახულია ერთი ჰიპოთეზა, რომელიც იმუნოგლობინში და T-უჯრედის რეცეპტორ ლოკუსში „დათიშული გენების“ წარმოქმნას ხსნის. დასაწყისში მთავარი ევოლუციური მოვლენა იყო (სურათზე ზევით) წინაპარი RAG-ის შემცველი ტრანსპოზონის ჩასმა წინაპარი რეცეპტორის გენის ცვალებად რეგიონში. ამან გენის სხვადასხვა ელემენტებად დაშლა გამოიწვია, რომლებშიც RSS (რეცეპტორის წინაპარი წყვეტილი გენი) მაკოდირებელი რეგიონებს გვერდებზე განლაგდა. ამ გადატანის შემდეგ RAG1 და RAG2 გენები წყვეტილ გენებს გამოეყო და ფუნქციონალურად და გენომურად დამოუკიდებელი გახდა. ამ მოვლენების განმეორებამ V, D და J ტიპის წყვეტილი გენები წარმოშვა, რომლებიც ხერხემლიანების რეცეპტორის გენებში დღესაც გვხვდება. გენის დუპლიკაციის (გაორმაგების) რამდენიმე განმეორების შემდეგ V, D და J ელემენტების თანამედროვე კლასტრები წარმოიქმნა (ქვევით მარჯვნივ). RAG გენები, V-D-J გენების RSS-ს ცნობით, და ჩასმული თანმიმდევრობების ამოშლით, თავის უძველეს როლს (გადატანის და ამოშლის) დღესაც ასრულებს. ის ფაქტი, რომ RAG1 და RAG2 გენები ინტრონებით წყვეტილი არ არის და გენომში ერთმანეთის გვერდით მდებარეობს, რეტროტრანსპონირებული გენების მსგავსებებზე მიუთითებს (After Agrawal et al. 1998)





ბის ზომა ნაკლებია და შესაბამისად არაადაპტაციური თვისებების ფიქსირების ალბათობა მეტია (მე-10 თავი). ეს ჰიპოთეზა გენომის ზომების და სტრუქტურების მრავალფეროვნებას საუკეთესოდ ხსნის.

## ახალი გენების წარმოშობა

ცხადია, რომ ძუძუმწოვრების გენომის დაახლოებით 30000 განსხვავებული ფუნქციონალური გენი ორგანიზმების უძველესი წინაპრის ბევრად მცირე რაოდენობის გენისგან განვითარდა. საგარაუდოდ, ადამიანის გენომის ყველა გენი ერთი გენისგან ან გენების სიმრავლისგან წარმოიშვა. გარდა ამისა, ფუნქციონალური გენების რაოდენობა ორგანიზმთა ძირითად ჯგუფებში განსხვავებულია. როგორ ჩნდება ასეთი გენები და რა პროცესები იწვევს ახალი გენების წარმოშობას?

ევოლუციურმა ბიოლოგებმა რამდენიმე მექანიზმი აღწერეს, რომელთა საშუალებით სახეობის გენომებში გენები წარმოიქმნება: ან გენებიდან, რომლებიც იმავე გენომში ადრეც იყო, ან სხვა სახეობის გენომის გენებიდან. გენების წარმოშობის მექანიზმები: გენების გვერდითი გადატანა, ეგზონების შემთხვევითი გადაადგილება, გენების ქიმერიზმი, რეტროტრანსპოზიცია, თანმიმდევრობების გამრავლება და გენების დუპლიკაცია (Long et al. 2003a).

## გენების გვერდითი გადატანა

მე-20 საუკუნის 70-იან წლებში კარლ ფოსერ რნმ-ის 16 თანმიმდევრობა გაანალიზა და დაადგინა, რომ სიცოცხლის ხე სამ ძირითად „სამეფოდ“ ანუ „დომენად“ იყოფა: Bacteria, Archaea და Eucarya (იხ. სურ. 2.1). Archaea და Eucarya დობილი კლადებია. ეს ფილოგენები გენების თანმიმდევრობების შემდგომმა შესწავლამაც დაადასტურა, მაგრამ ზოგიერთი გენის თანმიმდევრობის მიხედვით, დობილი ჯგუფებია Eucarya და Bacteria. როგორც მე-2 თავში ვიხილეთ (იხ. სურ. 2.21), მაშინ როცა სხვადასხვა გენი სხვადასხვა ფილოგენებს ავლენს, ყველაზე რეალური ჰიპოთეზა ევოლუციურ შტოებს შორის გენების გვერდითი გადაცემა (LGT). სიცოცხლის განვითარების ადრეულ ეტაპზე გენეტიკური მასალა საკმაოდ განსხვავებულ ევოლუციურ შტოებს შორის გადაადგილდებოდა. ზოგიერთი ავტორი ისეთ ხეს ანიჭებს უპირატესობას, რომელზეც ეუკარიოტები Bacteria და Archaea-ს შორის ერთგვარ შერწყმას ავლენს (Doolittle 1999).

გენების გვერდითი გადატანა (ანუ გენების ჰორიზონტალური გადაცემა) უფრო მოგვიანებითაც ხდებოდა და ახლაც ხდება. მაგალითად, ერთუჯრედიანი ეუკარიოტი *Entamoeba histolytica* ყოველწლიურად დიზენტერიის 50 მილიონ შემთხვევას იწვევს. ეს ანაერობი ბაქტერია ადამიანის კოლონში და ქსოვილების ანთებითი პროცესის ადგილებში ბინადრობს. სხვა ეუკარიოტებს ეს არ შეუძლია, ვინაიდან მათ ფერმენტაციისთვის საჭირო ფერმენტები არა აქვთ. ფილოგენეტიკური ანალიზის (სურ. 19.10) თანახმად, ამ ორგანიზმმა ფერმენტაციის რამდენიმე გენი Archaea-დან გენების ლატერალური გადაცემის შედეგად მიიღო (Field et al. 2000). ადამიანის დაახლოებით 40-50 გენი ბაქტერიიდან იღებს სათავეს (Salzberg et al. 2001). ახალი მონაცემები გენომის თანმიმდევრობის შესახებ ადასტურებს, რომ გენების ლატერალური გადაცემა განსაკუთრებით ხშირია პროკარიოტებში. ახალი ადაპტაციური მექანიზმები, რომლებიც ხშირად ქრომოსომებით დაცილებულ პლასტიდებში წარმოიქმნება, ფილოგენეტიკურად დიდი ალბათობით LGT-ის მეშვეობით ვრცელდება (Ochman et al. 2000.)

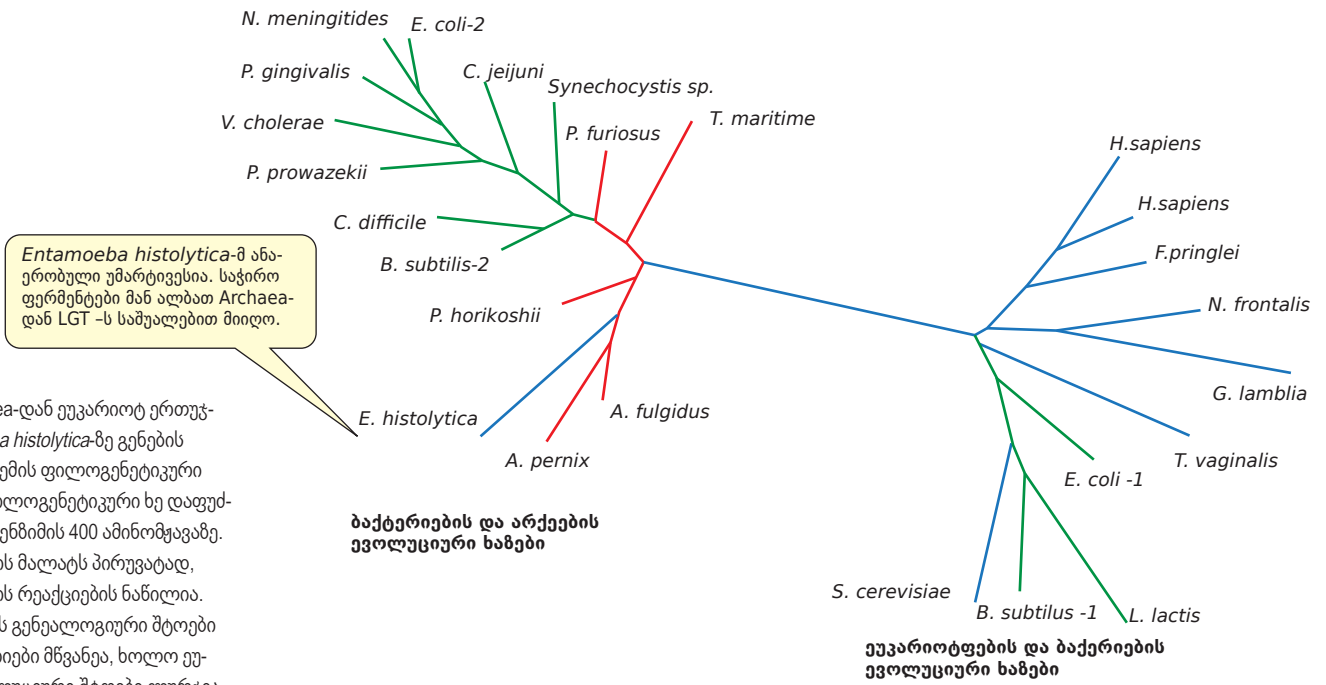
## ეგზონების გადაჯგუფება

გენების გვერდითი გადაცემა კონკრეტული ევოლუციური შტოს გენომს გენებს ამატებს, მაგრამ ეს გენები რესურსს სახეობაში უკვე არსებობს. სრულიად ახალ გენებს რამდენიმე სხვა მექანიზმი წარმოქმნის. ერთ-ერთი მექანიზმია ეგზონების გადაჯგუფება.

ეუკარიოტი გენები ინტრონებს და ეგზონებს შეიცავს. გენების ეგზონებად დაყოფასა და ცილის დომენებად დაყოფას შორის ხშირად შესაბამისობა არსებობს. ცილის დომენი (ანუ „მოდული“) მცირე მომის (~100 ამინომჟავა) სეგმენტია, რომელსაც სამგანზომილებიანი სტრუქტურის მიღება სხვა დომენებისგან დამოუკიდებლად შეუძლია. ცილის დომენებს ხშირად კონკრეტული ფუნქციები აქვს, თუმცა სხვა დომენების არარსებობისას მათ ამ ფუნქციების დამოუკიდებლად შესრულება არ შეუძლია. მაგალითად, ანტისხეულები უპირატესად მათი იმუნოგლობულინის დომენების საშუალებით ფუნქციონირებს, ორი მათგანის დომენი ძირითად ნაპრალს ერთად ქმნის, რომელშიც იმუნური რეაქციისას უცხო ცილები ებმის (სურ. 19.11).

მსოფლიოში არსებობს ცილების ასობით სხვადასხვა დომენი. ცილების უმეტესობა რამდენიმე დომენისგან შემდგარი მოზაიკაა. მაგალითად, სხვადასხვა კოლაგენს ხუთი განსხვავებული ტიპის დომენის თანმიმდევრობები ქმნის, ზოგიერთი მათგანი მეორდება. ზოგიერთი დომენი, მაგალითად ნუკლეოტიდთან და ჰემთან ბმული დომენი, სხვადასხვა ცილებში გვხვდება.

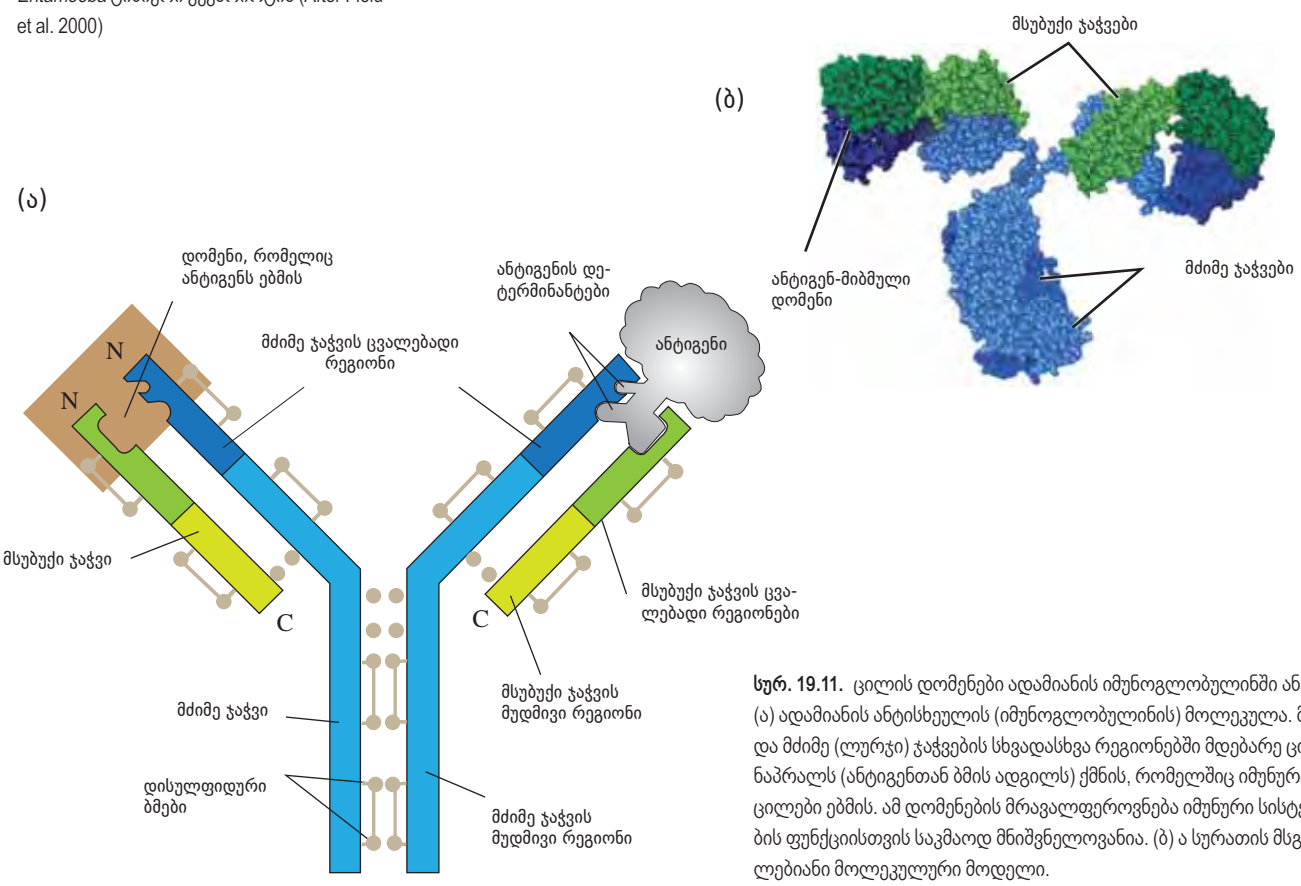
ადამიანის, *Drosophila*-ს და საფურის გენომების გენების აგებულების შედარებამ აჩვენა, რომ მრავალი გენი დომენის გამრდის მეშვეობით ყალიბდება, ხოლო ახალი გენები, წინაპარი გენების დასაწყისთან ან ბოლოსთან ახალი დომენების მიხმით წარმოიქმნება. მაგალითად, ქრომატინთან დაკავშირებული გენები სხვა-



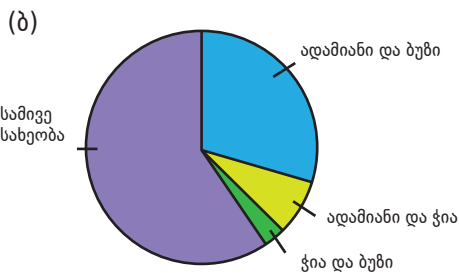
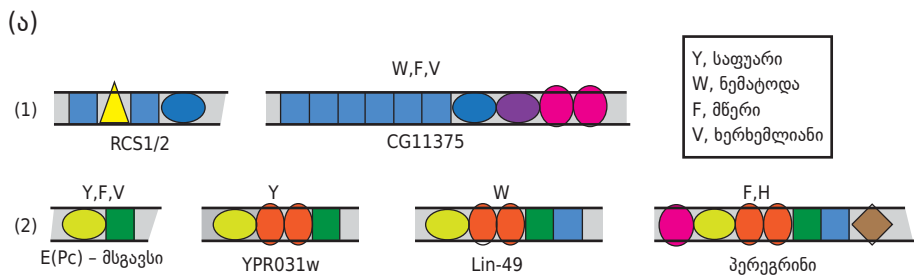
**სურ. 19.10.** Archaea-დან ეუკარიოტ ერთუკრედთან *Entamoeba histolytica*-ზე გენების გვერდითი გადაცემის ფილოგენეტიკური დადასტურება. ფილოგენეტიკური ხე დაფუძნებულია ვაშლის ენზიმის 400 ამინომჟავაზე. ენზიმი გარდაქმნის მალაქს პირუვატად, რაც ფერმენტაციის რეაქციების ნაწილია. სურათზე Archaea-ს გენეალოგიური შტოები ნითელია, ბაქტერიები მწვანეა, ხოლო ეუკარიოტების ევოლუციური შტოები ლურჯია. ხე, რომელზეც *Entamoeba histolytica*-ის ფერმენტი ერთუკრედიანების სხვა ევოლუციურ შტოებთან ჯგუფდება, ყველაზე ევოლომორფ ხეზე 46 საფეხურით გრძელია და ამინომჟავურ მონაცემებს ცუდად ხსნის. მიუხედავად ამისა, უკრედის სტრუქტურა და სხვა გენების თანმიმდევრობები ადასტურებს, რომ *Entamoeba* ტიპური ეუკარიოტია (After Field et al. 2000)

დასხვა დომენების, მათ შორის ქრომოლომენების, თუთიის თითების და ჰელიკაზა/ATPაზა დომენების მიბმით შეიქმნა (სურ. 19.12).

ზოგიერთ ცილაში არსებულმა შესაბამისობამ გენების ეგზონებსა და ცილის დომენებს შორის **ეგზონების გადაჯგუფების** ჰიპოთეზა წარმოშვა. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, გენების მრავალფეროვნების უმეტესი ნაწილი განვითარდა, როცა ეგზონების ახალი კომბინაციები შეჭრილ ინტრონებში მიმდინარე არაზუსტი (არაკომპლექსური) რეკომბინაციის შედეგად წარმოიქმნა (სურ. 19.13). ლონგმა და სხვებმა (2003) გამოთვალეს, რომ ეუკარიოტის გენომის ყველა ეგზონის დაახლოებით 19% ადრე არსებული ეგზონებისგან მათი გადაჯგუფების



**სურ. 19.11.** ცილის დომენები ადამიანის იმუნოგლობულინში ანტიგენებს იერთებს. (ა) ადამიანის ანტისხეულის (იმუნოგლობულინის) მოლეკულა. მსუბუქი (მწვანე) და მძიმე (ლურჯი) ჯაჭვების სხვადასხვა რეგიონებში მდებარე ცილის დომენები ნაპრაღს (ანტიგენთან ბმის ადგილს) ქმნის, რომელშიც იმუნური რეაქციისას უცხო ცილები ებმის. ამ დომენების მრავალფეროვნება იმუნური სისტემის ანტისხეულების ფუნქციისთვის საკმაოდ მნიშვნელოვანია. (ბ) ა სურათის მსგავსი სამგანზომილებიანი მოლეკულური მოდელი.



**სურ. 19.12.** სხვადასხვა ცილებში დომენების ევოლუცია და კონსერვაცია. (ა) ქრომატინის ცილების დივერსიფიკაცია ეგზონების გადაჯგუფებისა და დომენის გადიდების შედეგად. თითოეული ფიგურა ცილის განსხვავებული დომენის (მაგალითად, მკვეთრი წითელი ოვალი თუთის თითის დომენს ასახავს). ისრებით ნაჩვენებია ცილების წარმოქმნა დომენების ტერმინალური დამატების, ჩასმის და გადაჯგუფების შედეგად. მაგალითად, მეორე ჯგუფში YPR031w ცილა, E(Pc)-ის მსგავარი ცილისგან ორ გამძლივებულს (Ep1 და Ep2; მწვანე ფერი) შორის ორი PHD დომენის (ფორთოხლისფერი) ჩასმით განსხვავდება. ჩასმა მოხდა ცალკეული გენების წარმოშობის შემდეგ, რაც გენების დუბლიკაციის შედეგია. ამ სერიის შემდეგი ცილა Lin-49 შეიძლება წარმოიქმნას YPR031w ცილისგან — ბრომის დომენის (ლურჯი კვადრატით), თუთის თითის საწყისი დომენის (წითელი) და ტერმინალური BMB დომენის (ყავისფერი) დამატებით. (ბ) (ა) სხვადასხვა ცილის დომენის აგებულების მსგავსებას „დონენის კონსერვირებული არქიტექტურა“ ეწოდება. დიაგრამაზე ნაჩვენებია ქრომატინის ცილის რაოდენობა, რომელთა დომენების აგებულება მსგავსია სამ სახეობაში (ამ სახეობების გენომები სრულად სეკვენირებულია) (After International Human Genome Consortium 2001.)

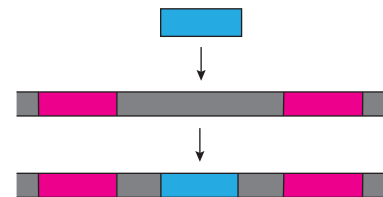
შედევად წარმოიქმნა. მეცნიერებმა ეგზონების გადაჯგუფების ერთ-ერთი პირველი მაგალითი მცენარეებში აღმოაჩინეს. ეს მოვლენა გვიჩვენებს, თუ როგორ იწვევს ეგზონების გადაჯგუფება გენების ახალ ფუნქციებს. კარტოფილში (*Solanum tuberosum*) ციტოქრომ c1-ს 9 ეგზონი აქვს. პირველი სამი ეგზონი მიტოქონდრიაში ფერმენტების კატალიზის ადგილის ცილის განლაგებაზე პასუხისმგებელი. ლონგმა და სხვებმა ცილის თანმიმდევრობების ხანგრძლივი კვლევის შედეგად დაადგინეს, რომ კარტოფილის ციტოქრომ c1-ს პირველი სამი ეგზონის თანმიმდევრობა სხვა მხვრივ არამონათესავე გენის (*Gadph*) პირველი სამი ეგზონის თანმიმდევრობას ჰგავს. ეს გენი აკოდირებს სიმინდში — *Arabidopsis* და სხვა მცენარეებში გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატაზას დეჰიდროგენიზაციას. მაშასადამე, ციტოქრომ c1-ის მთავარი თანმიმდევრობის ფუნქცია ორგანულადაა მიმართული და ეს ფუნქცია *Gadph*-დან მიღებული თანმიმდევრობის დახმარებით ხორციელდება.

**გენის ქიმერიზმი და გარდაქმნილი ფსევდოგენები**

**ქიმერული გენი** ორი ან მეტი განსხვავებული წინაპარი გენის ნაწილებისგან შედგება. ზოგიერთი ქიმერული გენი ეგზონების გადაჯგუფებით წარმოიქმნება. ამ დროს ეგზონები ინტრონებით იმ ადგილებზე ცალკევდება, სადაც გენეტიკური გაცვლა ხდებოდა. ქიმერული გენები რეტროტრანსპოზიციის შედეგადაც ჩნდება. ამ დროს მომწიფებული ინფორმაციული რნმ კომპლემენტარულ დნმ-ში უკუტრანსკრიფციას განიცდის და სხვა გენში ჯდება. ამის შედეგად ვიღებთ უწყვეტი თანმიმდევრობის მქონე გენს – ეგზონების ჯგუფს ან მთელ გენს, რომელიც ინტრონებით განწყვეტილი არ არის, თუმცა ინტრონებით განწყვეტილი გენების თანმიმდევრობებს შეესაბამება.

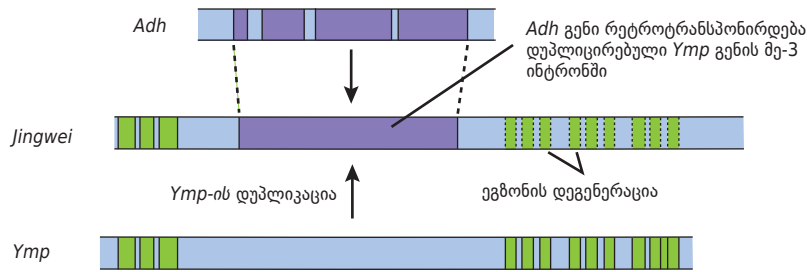
მეცნიერებმა ეს მოვლენა პირველად *jingwei* გენში აღმოაჩინეს, რომელიც მხოლოდ *Drosophila teissieri* და *D. yakuba* სახეობებში გვხვდება. *jingwei* გენი ოთხი ეგზონისგან შედგება. პირველი სამი *Drosophila*-ს ამ და სხვა სახეობების *Yellow-emperor* (*Ymp*) გენის ჰომოლოგიურია (სურ. 19.14), ეს გენი როგორც დროზოფილას ამ ორ სახეობაში, ასევე სხვა სახეობებში არსებობს. ამ სამი ეგზონის სიგრძე *Drosophila*-ს ეგზონების სგრძის ტიპურია, თუმცა მეოთხე ეგზონის სიგრძე მთელი გენის სიგრძის ტოლია. მეოთხე ეგზონის თანმიმდევრობა ალკოჰოლ დეჰიდროგენაზას მაკოდირებელი (*Adh*) გენის თანმიმდევრობას 90%-ით ჰგავს. თუმცა *Adh* გენი მრავალ ინტრონს შეიცავს, *jingwei*-ის მეოთხე „ეგზონს“ კი ინტრონი არა აქვს. ცხადია, რომ *Adh* გენის რეტროტრანსპოზიციული ასლი *D. teissieri*-ის და *D. yakuba*-ის წინაპრის *Ymp* გენის მესამე ინტრონის შუაგულში ჩაჯდა და ქიმერული გენი შექმნა. *Ymp*-ის პირველმა სამმა ეგზონმა რეტროტრანსპონირებული *Adh* გენის ექსპრესია შეცვალა (ვინაიდან *jingwei* მწერის ორივე სახეობის სათესლეებში ვლინდება, რაც ორივე სახეობაში *Ymp*-ით ნაჩვენებია). გარდა ამისა, ის ექსპრესიას *D. yakuba*-ის განვითარების სხვადასხვა ეტაპებზე და ქსოვილებშიც ავლენს.

ინტრონების მქონე ნათესაური გენების შესაბამისობის მტკიცებულების გარეშე ჩანს, რომ ნებისმიერი გენი, რომელსაც ინტრონი არა აქვს, სავარაუდოდ რეტროტრანსპოზიციის შედეგად წარმოიქმნება, რაც ხშირად იწვევს ინტრონების დაკარგვას. მაგალითად, ადამიანის და სხვა ძუძუმწოვრების G-ცილის ბმული რეცეპტორ-



**სურ. 19.13.** ახალი გენების წარმოშობა ინტრონებით გამოწვეული ეგზონების გადაჯგუფების შედეგად. ფერადი მართკუთხედები ეგზონებია, ხოლო ნაცრისფერი მართკუთხედები ინტრონებია. ინტრონები ეგზონებს აერთიანებს ან მათ გვერდებზე განლაგებული. აქ გამოსახულია ადრე არსებული ეგზონი (ლურჯი), რომელიც სხვა გენის ინტრონულ რეგიონში ჯდება. ამ პროცესს შეიძლება თან ერთვოდეს ორი მონაწილე გენების ინტრონებს შორის არამუსტი რეკომბინაცია (After Long et al. 2003b.)





**სურ. 19.14.** *Drosophila*-ს ახალი *jingwei* გენის (ლურჯი ყუთი) წარმოშობა. *Yellow emperor*-ის (*Ymp*) ორი ასლი გენის დუბლიკაციის შედეგად გაჩნდა. წინაპარი *Adh* გენი *Ymp*-ის ერთ-ერთი ასლის მესამე ინტრონში დაახლოებით 2,5 მილიონი წლის წინ რეტროტრანსპონირების შედეგად მოხვდა. რეტროტრანსპონირაციის შემდეგ *Ymp*-ის ეგზონები (რომლებიც ახალი *Adh* ეგზონების შემდეგ იყო განლაგებული) გადაგვარდა, ვინაიდან *Adh* გადაწერამ ახალი სტოპ კოდონი წარმოქმნა. *Adh*-ის ფუნქცია ალკოჰოლისადმი შემგუებლობის რეგულირებაა, ხოლო *Ymp*-ის ფუნქცია უცნობია. ცოტა ხნის წინ აღმოაჩინეს, რომ *jingwei*-ის ფუნქცია ჰორმონებისა და ფერომონების მეტაბოლიზმთან არის დაკავშირებული (Zhang et al. 2004). ეს ფუნქცია ახალია და დაახლოებით უკანასკნელი 2-3 მილიონი წლის განმავლობაში ჩამოყალიბდა (After Long et al. 2003a)

რების (GPCR) დიდ და მრავალფეროვან ოჯახს ინტრონები არ გააჩნია, ხოლო უხერხემლოების GPCR-ებში ინტრონები გვხვდება (Gentles and Karlin 1999). სავარაუდოდ, ძუძუმწოვრების გენების ოჯახი ინტრონების მქონე წინაპარი გენის რეტროტრანსპონირაციის შედეგად წარმოიშვა.

რეტროტრანსპონირაცია ხშირად ახალი, მაგრამ უფუნქციო „გენების“ გაჩენას იწვევს. მათ **გარდაქმნილი ფსევდოგენები\*** ეწოდება. მათი დნმ-ის თანმიმდევრობა მონათესავე ფუნქციონალური გენების თანმიმდევრობას ჰგავს (რომელთაგან თავდაპირველად მათი ასლები წარმოიქმნა), მაგრამ, როგორც წესი, მათ ამოშლები აქვთ, რომლებიც გენის ამოკითხვის ჩარჩოს და სტოპ კოდონებს (ისინი დაბოლოების სწორ ადგილზეა განლაგებული) ანადგურებს. გარდაქმნილი ფსევდოგენები ხშირია ადამიანის და სხვა ეუკარიოტების გენომებში. ადამიანს სულ მცირე 8000 გარდაქმნილი ფსევდოგენი აქვს, რეალური რიცხვი კი მეტია (Torrents et al. 2003; Zhang et al. 2003). საბოლოო ჯამში გარდაქმნილი ფსევდოგენების წარმოშობა და იდენტიფიკაცია გაურკვეველია, ვინაიდან ისინი იმ თანმიმდევრობების დამრღვევ მუტაციებს იგროვებენ, რომელთა საშუალებით შეგვეძლო მათი წარმოშობის დადგენა.

**ტრიპლედის მემორიზებული მონაკვეთის (თანმიმდევრობის) გამრავლება და ეგზონის დაკარგვა**

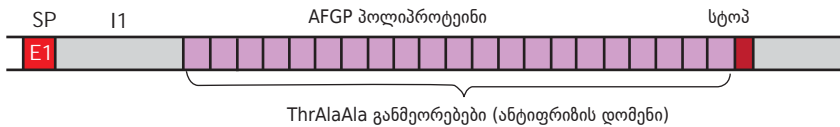
გენებში სპეციფიკური თანმიმდევრობების გამრავლება ახალი ფუნქციების მქონე ახალ გენებს წარმოქმნის. ანტარქტიდის გარშემო მცხოვრები ნოტოტენოიდი თევზები ისეთ ტემპერატურას უძლებენ, რომელმაც ხერხემლიანების უმეტესობის სისხლი იყინება. ანტიფრიზს თევზებში გლიკოპროტეინის (AFGP) გენები წარმოქმნის. ეს გენები მოკლე პოლიპეპტიდებს აკოდირებს, რომლებიც ციხულის კრისტალებს ამსხვრევს და სისხლს გაყინვისგან იცავს. AFGP გენები სამი ამინომჟავისგან შემდგარ მოკლე მონომერებს (თრეონინი-ალანინი-ალანინი; სურ. 19.15ა) აკოდირებს. ასეთი მონომერები მეორდება და მთლიანობაში 234 ამინომჟავას მოიცავს. მათ ტრიპსინოგენის გენთან რამდენიმე საერთო თვისება აქვთ, რომელსაც, პროტეაზის სახით, სრულიად განსხვავებული ფუნქცია აქვს.

ტრიპსინოგენის გენის მთლიანი დასაწყისი რეგიონი მეორე ეგზონის დასაწყის რეგიონამდეა განლაგებული. ის (ThrAlaAla ერთი ტრიპლედის ჩათვლით, რომელიც ტრიპსინოგენის ეგზონ 2-ის დასაწყისშია განლაგებული) AFGP გენის დასაწყისის სტრუქტურას მოგვაგონებს (სურ. 19.15ბ). გარდა ამისა, ტრიპსინოგენის მსგავს სტრუქტურას მე-6 ეგზონის და AFGP გენის 3' ბოლოს თანმიმდევრობაც მოგვაგონებს, თუმცა AFGP გენს ტრიპსინოგენის გენის ცენტრალური ეგზონების ეკვივალენტი არა აქვს. აშკარაა, რომ ტრიპსინოგენის გენის წინაპარში ეგზონ 2-ის ერთი ტრიპლედის მაკოდირებელი ადგილი გაფართოვდა და AFGP გენის ეგზონ 2 წარმოქმნა. ამ მოვლენის განმავლობაში, ან მის შემდეგ, წინაპრი ტრიპსინოგენის გენის 3-5 ეგზონები დაიკარგა. ქიმიური AFGP გენი მართლაც აღმოჩენილია ანტარქტიდაში მოზინადრე თევზში (*Dissostichus mawsoni*). მასში არსებობს ტრიპსინოგენის მაგვარი წინაპრიდან თანამედროვე AFGP გენზე გადასვლის ევოლუციურად შუალედური მდგომარეობა (სურ. 19.14გ). ასეთი გენების მეშვეობით ნოტოტენოიდები ანტარქტიდის ძალიან ცივ წყლებში დასახლდნენ და დივერსიფიკაცია განიცადეს.

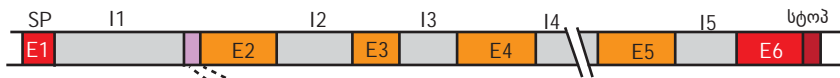
**გენების დუბლიკაცია და გენების ოჯახები**

გენების წარმოშობა ყველაზე ხშირად **გენების დუბლიკაციით** ხდება. ამ დროს ახალი გენები მანამდე არსებული გენების ასლების სახით წარმოიქმნება. მრავალი გენი გენების უფრო ფართო ჯგუფის ანუ **გენების ოჯახების** შემადგენელი ნაწილია. ასეთ გენებს საერთო წინაპარი აკავშირებს. მათი ფუნქციები ხშირად განსხვავებულია, მაგრამ ამ ფუნქციების ძირითადი „თემა“ საერთოა. მაგალითად, გლობინის ყველა გენი (იხ. სურ. 8.3) აკოდირებს ცილებს, რომელსაც ჰემის მიბმის დომენი აქვს და შეუძლიათ ჟანგბადის მიბმა. ძუძუმწოვრებში e-, z- და (-გლობინის ჯაჭვები ჟანგბადს უფრო ენათესავენ და მათი ექსპრესია ემბრიონულ ქსოვილებში ხდება. a- და (-გლობინები კი მოზრდილებში ფუნქციონირებს. გენების დუბლიკაციის მოლეკულური მექანიზმები

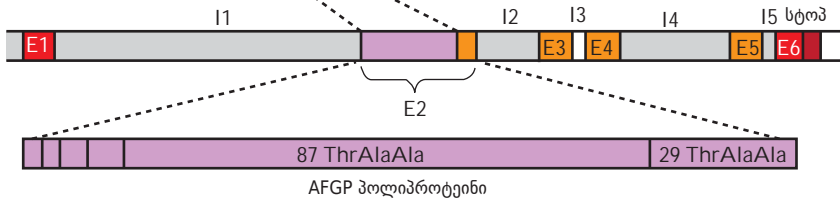
(ა) AFGP ოჯახი



(ბ) ტრიპსინოგენის გენი



(გ) ქიმერული AFGP პროტეაზა გენი



კარგად შესწავლილი არ არის. ეს მოვლენა დნმ-ის დონეზე ხდება (ვინაიდან გენების ოჯახების წევრებს ინტრონების და ეგზონების მსგავსი სტრუქტურა აქვს), ხოლო არათანაბარი კროსინგოვერი (იხ. სურ. 8.5) გენების ოჯახებში ასლების რაოდენობას ცვლის.

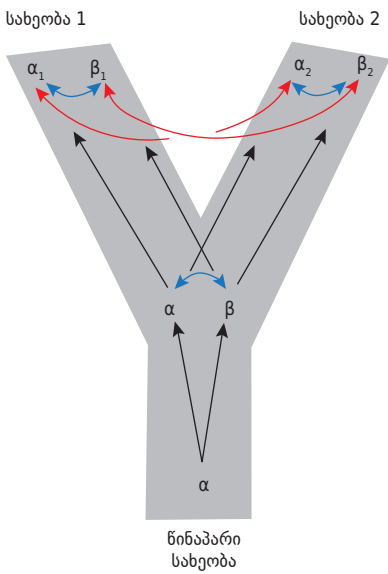
გენების ოჯახების წევრების ნათესაური კავშირების ფილოგენეტიკური ანალიზი შესაძლებელია სახეობაში და სახეობებს შორისაც. გენებს შორის ნათესაური კავშირის ეს ორი ტიპი ჰომოლოგიის ორ ფორმას აგლენს და სხვადასხვა ტერმინებით აღინიშნება (ორთოლოგია და პარალოგია). ორთოლოგიური გენები სხვადასხვა ორგანიზმებში (მაგალითად, სხვადასხვა სახეობებში) გვხვდება. ისინი საერთო წინაპარი გენისგან წარმოიშვა ორგანიზმის დონეზე მიმდინარე ფილოგენეტიკური დათიშვის შედეგად. პირიქით, პარალოგიური გენების ოჯახების წევრები საერთო წინაპარი გენისგან გენების დუპლიკაციით წარმოიშვა (სურ. 19.16).

ბევრი გენი მოზრდილ ქრომოსომულ ბლოკებში და მოკვარ მთლიან გენომში დუპლიცირებს (პოლიპლოიდია; იხ. მე-16 თავი). ამ მოვლენას ადასტურებს დუპლიცირებული გენების დივერგენცია, რომელიც დაახლოებით ერთდროულად მოხდა. დივერგენციის დრო დნმ-ის თანმიმდევრობების შედარების საფუძველზე დგინდება. ორმაგდება თუ არა მთლიანი გენომი „დიდი აფეთქებით“ ან დიდი დროის განმავლობაში ნაწილ-ნაწილად („უნწყვეტი რეჟიმის“ მოდელი) დივერგენციის გავრცელებით მრავალ დუპლიცირებულ პარალოგს შორის დგინდება. ამ შემთხვევაში გაადვილებულია მოლეკულური საათის გამოყენება. მაგალითად, მეცნიერები ამტკიცებენ, რომ ხერხემლიანების მთლიანი გენომის დუპლიკაცია ჯერ ყბიანი ხერხემლიანების საერთო წინაპარში მოხდა, და შემდეგ ხელმეორედ თევზების წინაპარში (Prince and Pickett 2002). მეცნიერებმა გენის (Gu et al. 2002) 1739 დუპლიკაციის დრო ადამიანის გენომის გენების 749 ოჯახის ფილოგენეტიკური ანალიზის საშუალებით დაადგინეს. დივერგენციების გავრცელება პარალოგებში, როგორც „დიდი აფეთქების“ პიპოთეზას (სიხშირის გავრცელების ძირითადი პიკი 500 მილიონი წლის წინ), ასევე „უნწყვეტი რეჟიმის“ პიპოთეზას (დივერგენციის დროების უწყვეტი განაწილება, ძუძუმწოვრების რადიაციის ახლოს განლაგებული პიკის ჩათვლით) ადასტურებს (სურ. 19.17). აქედან გამომდინარე, ძუძუმწოვრების გენომების დიდი ნაწილი ალბათ, როგორც დიდი, ასევე მრავალი მცირე დუპლიკაციების შედეგად წარმოიქმნა.

დიდი დუპლიკაციები (პარალოგიური რეგიონები) ხშირად ათასობით გენს შეიცავს. მაგალითად, მრავალი დამხმარე გენი, როგორიცაა კოლაგენის (COL) გენები, გაბნეულია ადამიანის მე-6 ქრომოსომას ქსოვილური თავსებადობის ძირითადი კომპლექსის (MHC) პათოგენებისადმი რემისტენტულობის განმაპირობებელ გენებს შორის. გენების მსგავსი (იგივე თანმიმდევრობის მქონე) სიმრავლეები 1, 9 და 19 ქრომოსომამაც გვხვდება (სურ. 19.18). რამდენიმე დამხმარე გენისთვის მსგავსი პარალოგიური რეგიონები აღმოჩენილია უხერხემლოებშიც. ამის მაგალითია ნემატოდა *C. elegans*. MHC-ები მხოლოდ ყბიან ხერხემლიანებშია ნაპოვნი, მაგრამ მათი შემცველი ქრომოსომული რეგიონები უძველესი წარმოშობისაა.

როგორც 19.19 სურათზეა ნაჩვენები, გენების ოჯახების ზომა ორი წევრიდან (ყველაზე გავრცელებული მარცხენა საფურის და ადამიანის გენომში; Dujon et al. 2004; Gu et al. 2002) 800-მდე (მაგალითად, იმუნოგლობინის სუპეროჯახი) ან 1000-მდე (მაგალითად, ადამიანის რიბოსომული რნმ-ის გენები) ცვალებადობს. გენების ოჯახების ზომა ხშირად კონკრეტულ ადაპტაციებს შეესაბამება. მაგალითად, ძუძუმწოვრებს ყნოსვის რეცეპ-

სურ. 19.15. ანტარქტიდულ ნოტოტენილ თევზებში AFGP გენების ევოლუცია. (ა) თრეონინი-ალანინი-ალანინის თანმიმდევრობები (რომელსაც ტიპური, ფუნქციონალური AFGP გენის ეგზონ 2 (E2) აკოდირებს) მეორდება. (ბ) ტიპური ტრიპსინოგენის გენის ეგზონ 2-ის დასაწყისში თრეონინი-ალანინი-ალანინის მაკოდირებელი ადგილი ერთი თანმიმდევრობაა, იგივე სიტუაცია არის ეგზონ 1 და ეგზონ 6-ში (წითლად გამოსახული), რომლებიც ასევე AFGP გენში გვხვდება. (გ) ანტარქტიდის თევზის (*Dissostichus mawsoni*) ქიმერული AFGP გენი. ეგზონი, რომელიც თრეონინი-ალანინი-ალანინის განმეორებებს აკოდირებს ლურჯია. ის ერთი მაკოდირებელი ადგილის მრავაჯერად გაფართოებას წარმოადგენს, რომელიც განლაგებულია ტრიპსინოგენის გენის ეგზონ 2-ის მედა დინების მიმართულებით. ამ სახეობის AFGP გენს ტრიპსინოგენის გენის მრავალი ეგზონი აქვს, მაგრამ აგრეთვე აქვს ჰიბრიდული ეგზონ 2 (E2), რომელიც ძირითადად მაკოდირებელი ტრიპლეტების გაფართოებული ადგილიდან შედგება. ის ანტიფრინის წარმოქმნას უზრუნველყოფს (After Cheng and Chen 1999.)



**სურ. 19.16.** ორთოლოგია და პარალოგია გენების ოჯახებში. წინაპარი გენის (a) დუბლიკაციის შედეგად ორ მიღებულ გენს (a+b) პარალოგიური კავშირი აქვს (ლურჯი ისარი). დუბლიკაციის შედეგად სახეობათა წარმოშობის მოვლენას ორი პარალოგიური გენის წინაპარი სიმრავლის დივერგენციას იწვევს. ორი დათიშული სახეობის გენომში a+b გენებს ისევ აქვს პარალოგიური კავშირი (ლურჯი ისარები). თუმცა, პირველ და მეორე სახეობაში a-ს ასლები უკვე ორთოლოგიურია (წითელი ისარები), ვინაიდან ორი გენი დაკავშირებულია სახეობათა წარმოშობის, და არა დუბლიკაციის შედეგად. პირველ და მეორე სახეობაში b-ს ასლებიც ორთოლოგიურია.

ტორის ცილების მაკოდირებელი 1000-ობით გენი აქვს, ყოველი მათგანი ებმის ერთ ან რამდენიმე ქიმიურ ნივთიერებას.

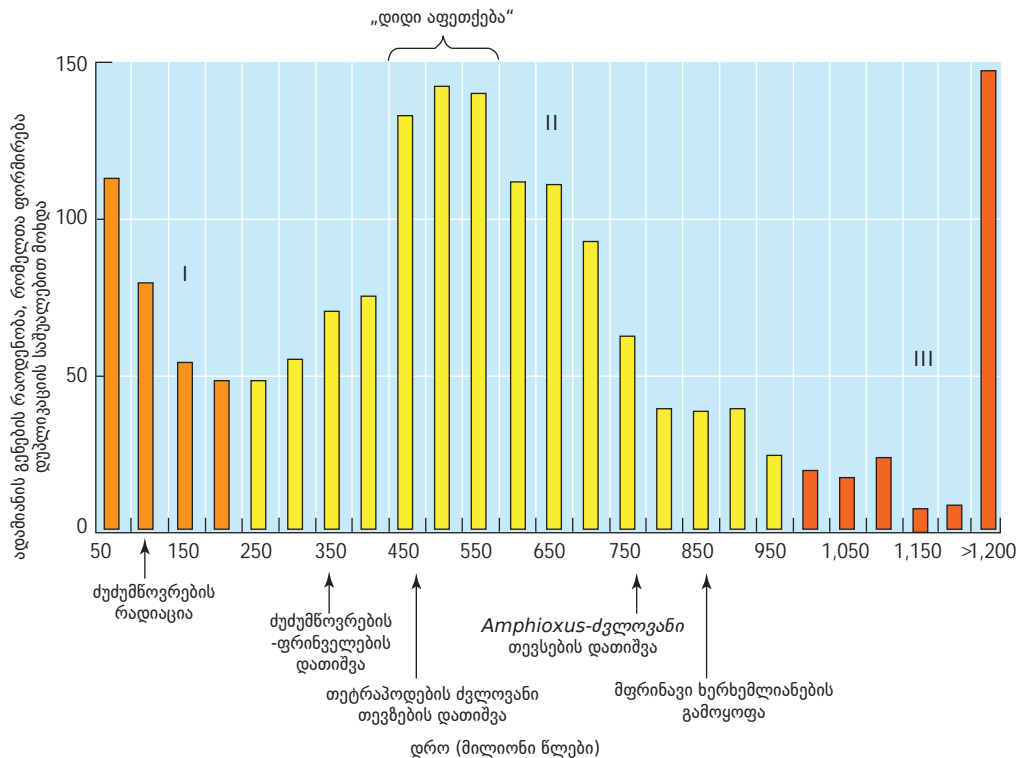
### ფილოგენეტიკური და ადაპტაციური დივერსიფიკაცია გენების ოჯახებში

გაორმაგებულ გენებს რამდენიმე მომავალი შეიძლება ჰქონდეს. ზოგჯერ მათი თანმიმდევრობებისა და ფუნქციების დივერგენცია რამდენიმე შესაძლო მიმართულებით მიმდინარეობს, რასაც წიგნის მომდევნო ნაწილში განვიხილავთ. გაორმაგებული გენის ერთი ასლი შეიძლება ფუნქციონალური დარჩეს, ხოლო სხვები არაფუნქციონალური ფსევდოგენები არიან. ასევე შესაძლებელია მოხდეს რომელიმე ლოკუსის ამოშლა. მაშასადამე, გენები „იბადება“ და „კვდება“, რის გამოც გენების ოჯახი რეორგანიზაციას განიცდის.

### გენის გარდაქმნა (კონვერსია)

გაორმაგებული გენები ზოგჯერ **გარდაიქმნება**. ამ მოვლენას მაშინ აქვს ადგილი, როცა ერთი ლოკუსის თანმიმდევრობების ინფორმაცია გენების ოჯახის სხვა წევრებს უმისამართოდ ისე გადაეცემა, რომ ყველა წევრი ან მათი უმეტესობა არსებითად მსგავს თანმიმდევრობებს იძენს. გენის გარდაქმნის მოლეკულური პროცესი უმეტეს ორგანიზმში კარგად შესწავლილი არ არის, თუმცა მისი შედეგი — გენების ოჯახის **ერთობლივი ევოლუცია** კარგად ცნობილია. ერთობლივი ევოლუციის შედეგად მრავალი ლოკუსი ერთ და იმავე გენურ პროექტს იძლევა, რაც შეიძლება ადაპტაციური თვისება იყოს, თუ არსებობს პროექტის დიდი რაოდენობის საჭიროება. ერთობლივი ევოლუციის მაგალითია რიბოსომული რნმ, ანუ რიბოსომების ძირითადი კომპონენტი, რომელსაც გენების დიდი ზომის ოჯახები აწარმოებენ. რიბოსომული რნმ საზიანო იქნებოდა, მის სხვადასხვა ასლს სხვადასხვა თანმიმდევრობები რომ ჰქონოდა. ერთობლივი ევოლუციის კიდევ ერთი მაგალითია ჰალიოტისის VERL.

**სურ. 19.17.** გენების გაორების დროის განაწილების გამოაყენებით მთლიანი გენომის დუბლიკაციის რეჟიმის დადგენა. X ღერძზე ნაჩვენებია ადამიანის გენომში დუბლიცირებული გენების დივერგენციის დრო. ეს დრო თანმიმდევრობების განსხვავებების ანალიზს ეფუძნება. Y ღერძზე ნაჩვენებია თითოეულ ასაკობრივ კლასში დუბლიცირებული გენების რაოდენობა. სურათზე ასახულია I, II და III ტალღა. I ტალღა შეესაბამება გენების დუბლიკაციას, რომელიც ძუძუმწოვრების რადიაციისას მოხდა, და გენების კონკრეტული დიდი ოჯახებისგან შედგება, როგორცაა იმუნოგლობულინის ოჯახი ძუძუმწოვრებში. II ტალღა შეესაბამება უძველესი დუბლიკაციისას, რომელიც მოხდა ადრეული ხერხემლიანების ევოლუციისას და ქსოვილების სპეციფიკური იზოფორმებისა და განვითარების სხვა ლოკუსებისგან შედგება. III ტალღა მოიცავს დუბლიკაციებს, რომლებიც მრავალჯერდიანების ევოლუციის ადრეულ ეტაპზე მოხდა, როცა სიგნალის გარდაქმნის ახალი გზები წარმოიქმნა (After Gu et al. 2002.)



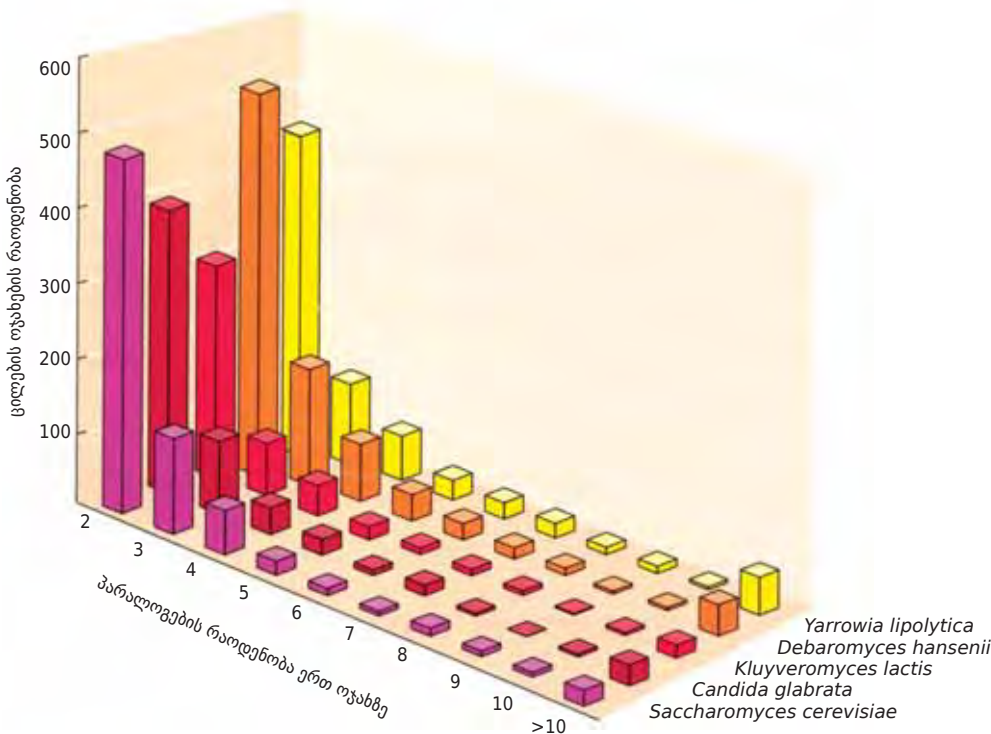


| ქრომოსომას მხარი |        |           |               |
|------------------|--------|-----------|---------------|
| 6p (MHC)         | 19p    | 1q        | 9q            |
| RXRB             | -      | RXRG      | RXRA          |
| COL11A2          | -      | COL11A1   | OL5A1         |
| RING3            | -      | -         | RING3-მსგავსი |
| LMP2/LMP7        | -      | -         | PSMB7         |
| TAP1/TAP2        | -      | -         | ABC2          |
| NOTCH4           | NOTCH3 | NOTCH2    | NOTCH1        |
| PBX2             | -      | PBX1      | PBX3          |
| TNX              | -      | TNR       | HXB           |
| CYP21            | CYP2   | -         | -             |
| CAA/C4B          | C3     | -         | C5            |
| HSPA1            | -      | (HSPA6/7) | GRP78         |
| HIA-A-A,-B,-C    | -      | CDI       | -             |
| -                | VAV1   | -         | VAV2          |
| -                | LMNB2  | LMNA      | -             |
| -                | -      | SPTA      | SPTAN1        |
| -                | -      | ABL2      | ABL1          |

სურ. 19.18. ბლოკის გაორება. გენების ოჯახის წევრი პარალოგიური გენები ჩამოთვლილია ადამიანის ოთხი ქრომოსომისთვის. მრავალი პარალოგიური გენი ამ ქრომოსომებზე ერთმანეთის მიმდევრლ ადგილს იკავებს, რაცა წინაპარი ბლოკის გაორებაზე მიუთითებს (After Kasahara 1997.)

პარალოგიური Notch გენები არსობობს ოთხივე ქრომოსომაში და განლაგებულია გენების ოჯახის (PBX) დინების ზედა მიმართულებით

მრავალი ცხოველის გლობინის გენების ოჯახი ერთობლივ ევოლუციას და გენის ხშირ გარდაქმნას განიცდის. ზოგჯერ ეს მოვლენები აისახება გენების ექსპრესიაზე. მაგალითად, მრავალი პრიმატის (-გლობინის გენის ექსპრესია ძალიან დაბალ დონეზე ხდება, მაგრამ (-გლობინის გენის ექსპრესიის დონე მაღალია. ამის მიუხედავად, ჰალაგოებში (აფრიკული პრიმატების ფილოგენეტიკურად საბაზისო განშტოება, მადაგასკარის ლემურების ნათესავი) (-გლობინის გენის ექსპრესია ძლიერია. მორის გუდმენის ჯგუფმა (Tagle et al. 1991) ჰალაგოს d- და (-გლობინის გენების თანმიმდევრობა გაშიფრა, ერთმანეთს შეადარა და ადამიანებში ამ გენების დივერგენციის სტრუქტურას დააკვირდა. ადამიანებში, მაკოდირებელი რეგიონების, მაღლა დინების რეგულატორი რეგიონების და პირველი ინტრონის მიხედვით, d- და (-გლობინის გენები ძალიან დაცილებულია, ხოლო ჰალაგოს გენების იგივე რეგიონები თითქმის იდენტურია (სურ. 19.20). ჰალაგოს d- და (-გლობინის



სურ. 19.19. საფუარის ხუთი სახეობის სრულ გენომში პარალოგების განაწილება. მრავალ ორგანიზმში განაწილება მსგავსია, მაგრამ რთულ ეუკარიოტებში, როგორცაა ადამიანი, უდიდესი ზომის პარალოგების კლასები გვხვდება. სახეობების განსხვავება მიუთითებს, რომ გენების დივერგენციული ამპლიფიკაცია სხვადასხვა სახეობებში სხვადასხვა გარემოსთან ადაპტირების შედეგად ხდება (After Dujon et al. 2004)

ნის გენების თანმიმდევრობების განსხვავებების შესწავლის შედეგად დადგინდა, რომ გარდაქმნის ტრაქტი, რომელიც გაჭიმულია გენის პირველ 1/3-ზე, გადასულია b-დან (-გლობინის გენში. მეორე ინტრონში არამაკოდირებელი განსხვავებების რაოდენობის განხილვისას მოლეკულური საათის დახმარებით მკვლევარებმა დაადგინეს, რომ გარდაქმნა დაახლოებით 18-24 მილიონი წლის წინ მოხდა. ადამიანი და ჰალაგო კი საერთო წინაპარს გაცილებით ადრე გამოეყვნენ. ის ფაქტი, რომ ჰალაგოს გენების 5' მარეგულირებელი რეგიონები იდენტურია, ამ სახეობაში d გენის ექსპრესიის მაღალი დონეს ხსნის.

**ფილოგენეტიკური სტრუქტურები გენების დუპლიკაციის (გაორმაგების) შემდეგ**

როდესაც ორი ან მეტი სახეობის საერთო წინაპარში დუპლიკაცია ხდება, გაორმაგებული გენები რამდენიმე განსხვავებულ ფილოგენეტიკურ სტრუქტურას ქმნის (Ota and Nei 1994):

1. როცა გენების დუპლიკაცია სახეობებთა წარმოშობამდე ხდება და გაორმაგებული გენების თანმიმდევრობები სახეობაში და სახეობებს შორის დივერგირებს, მაშინ ფილოგენეტიკური ხის ძირითადი ჯგუფები სხვადასხვა პარალოგებს შეესაბამება. თითოეულ პარალოგში სახეობების ფილოგენეტიკური კავშირები აისახება (სურ. 19.21ა).
2. თუ ლოკუსები ერთობლივ ევოლუციას განიცდის, სინაპომორფული მუტაციები, რომლებიც ნებისმიერ წინაპარ სახეობაში მოხდა, ამ წინაპრიდან წარმოშობილი ყველა სახეობის პარალოგებში ერთი და იგივე იქნება. მაშასადამე, ამ თანმიმდევრობებზე დაფუძნებული ფილოგენეტიკური ხე სახეობების ფილოგენეზს ასახავს, ხოლო პარალოგები თითოეულ სახეობაში ჯგუფებს შექმნის (სურ. 19.21ბ).
3. თუ ზოგიერთი პარალოგი ერთ ან რამდენიმე სახეობაში იკარგება, ან, თანმიმდევრობის მკვეთრი განსხვავების გამო, მისი ამოცნობა შეუძლებელია, მაშინ ფილოგენეტიკური ხე ფუნქციონალური და არა-ფუნქციონალური გენების შერევას ასახავს (სურ. 19.21გ)

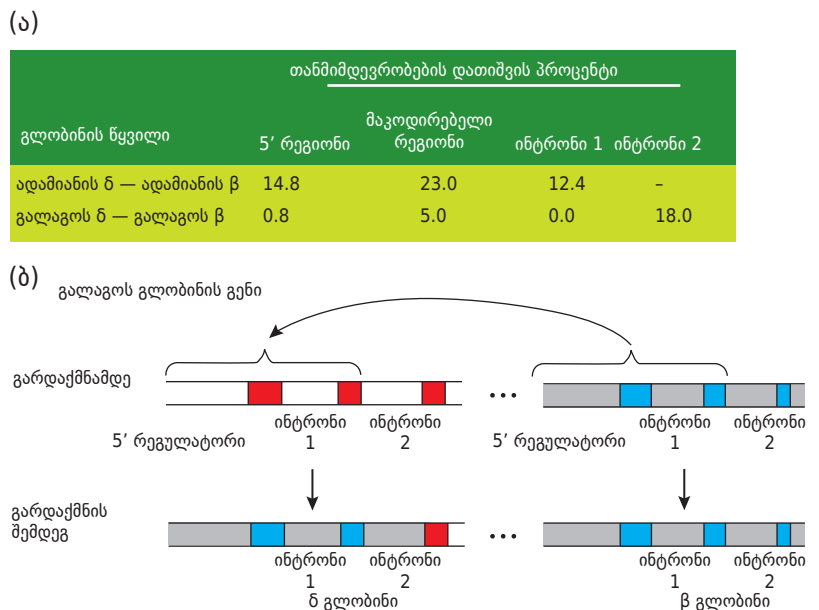
**ასლო წარსულში გაორმაგებული ლოკუსების გადაჩევიითი მომავალი**

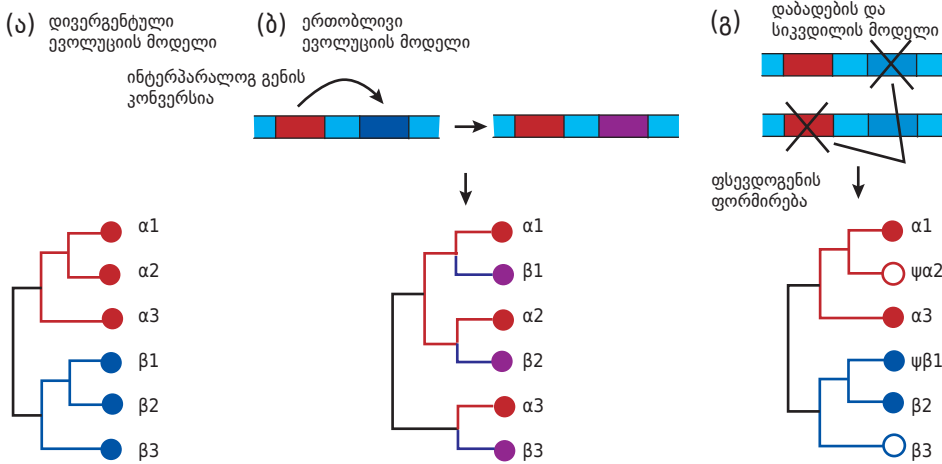
პარალოგიური გენები თავდაპირველად მრავალია: როცა გენების დუპლიკაცია ხდება, გენოში გენის ორი ასლი ჩნდება. ეს მოვლენა ფუნქციონალური დივერსიფიკაციის შესაძლებლობას წარმოქმნის, რომელიც ორი მოდელის მიხედვით მიმდინარეობს.

**ნეოფუნქციონალიზაცია.** ნეოფუნქციონალიზაციის კლასიკური მოდელი (Susumo Ohno 1970) ეკუთვნის. ამ მოდელის მიხედვით, გაორმაგებული გენებიდან ერთ-ერთი მის საწყის ფუნქციას ინარჩუნებს, ხოლო სხვები, გარკვეული მუტაციების ფიქსირების შედეგად, ახალ ფუნქციას იძენს. ამ პროცესის დადასტურებას იძლევა (გაორმაგების შედეგად მიღებულ) მხოლოდ ერთ ასლში არასინონიმური ჩანაცვლებების სწრაფი დაგროვება. ნეოფუნქციონალიზაცია მხოლოდ მაშინ ხდება, როცა ახალი, სასარგებლო მუტაცია ერთ-ერთი ასლის მიერ ფუნქციის დაკარგვამდე ანუ ფსევდოგენად გარდაქმნამდე ჩნდება.

პრიმატების რიბონუკლეაზის გენების ოჯახის ორი გენი — ეიობინოფილის კათიონური ცილა (ECP) და ეიბინოფილისგან მიღებული ნეიროტოქსინი (EDN), ზემოთ აღწერილი მოვლენის კარგი მაგალითია. მეცნიე-

**სურ. 19.20.** გენის ლოკალური გარდაქმნის და პრიმატების გლობინის გენების ოჯახის ერთობლივი ევოლუციის მტკიცებულება. (ა) ადამიანში და ჰალაგოში d- და (-გლობინის გენების სხვადასხვა რეგიონებს შორის თანმიმდევრობების დივერგენციის პროცენტი. ყურადღება მიაქციეთ თანმიმდევრობების მსგავსების მაღალ დონეს — ჰალაგოს გენების 5' ზედა დინების რეგიონში, მაკოდირებელ რეგიონებში და პირველ ინტრონში. (ბ) ჰალაგოს d გენის პირველი მესამედის გარდაქმნა ჰალაგოს b გენის მიერ, რაც d გენს სხვა b გენად გარდაქმნის. გენები მოცემულია გარდაქმნამდე, მათ ზევით დასმულია ფრჩხილები, რომელიც გარდაქმნაში მონაწილე რეგიონებს აღნიშნავს. ევოლუციის ფერი და ინტრონების ნაცრისფერი და თეთრი ფერი სხვადასხვა რეგიონების წარმოშობას აღნიშნავს. ჰალაგოს d გენის (ქვემოთ და მარცხნივ) ჰიბრიდული წარმოშობა მრავალი ფერით არის აღნიშნული (After Tagle et al. 1991.)





**სურ. 19.21.** გენების ოჯახებში დუპლიკაციის, სახეობათა წარმოშობის და გენების გარდაქმნის ფილოგენეტიკური შედეგები. თითოეულ დიაგრამაზე ინდივიდუალური პარალოგები დასათაურებულია ბერძნული სიმბოლოებით და სხვადასხვა ფერით, ხოლო სხვადასხვა სახეობები, რომლებშიც ნაპოვნია ეს პარალოგი, ციფრებით არის აღნიშნული. მაშასადამე,  $\alpha 1$  — პირველ სახეობაში  $\alpha$  გენის ასლია, ხოლო  $\beta 2$  — მეორე სახეობაში  $\beta$  გენის ასლია. (ა) დივერგენტული ევოლუციის მოდელში გენების დუპლიკაცია სახეობების წარმოშობამდე ხდება. ამის შედეგად ვიღებთ ხეს, რომელზეც სხვადასხვა სახეობების პარალოგები ცალკეულ ჯგუფებს ქმნის, რომლებშიც გენებს იგივე ფილოგენეტიკური კავშირები აქვს, რაც სახეობებს. (ბ) ერთობლივი ევოლუციის მოდელში პარალოგებს შორის გენების ხშირი გარდაქმნა აისახება გენომში ძალიან ახლო ნათესაური კავშირის მქონე გენების არსებობაში. გარდაქმნილი გენები მუქ-მული ფერით არის აღნიშნული, ვინაიდან მოგჭერ გენების მხოლოდ ნაწილი გარდაიქმნება (როგორც ეს მოცემულია 19.20 სურათზე). ფილოგენეტიკური ანალიზისას ასეთი გენები ერთმანეთთან ახლოს ჯგუფდება და სახეობებისთვის დამახასიათებელ გენების ჯგუფებს ქმნის. (გ) დაბადების/სიკვდილის მოდელში ფსევდოგენების წარმოქმნა გენების დუპლიკაციას აბალანსებს, ამი შედეგად გენომში ფუნქციონალური გენების წონასწორულ რაოდენობას ვიღებთ. ფსევდოგენების წარმოქმნა ფილოგენეზში ფუნქციონალური გენების (ფერადი წრეები) და ფსევდოგენების (თეთრი წრეები) მოზაიკას იწვევს.

რეგმა (Zhang et al. 1998) აღმოაჩინეს, რომ ECP გენში, EDN გენის დუპლიკაციის შემდეგ, მრავალი არასინონიმური ჩანაცვლება ხდება. გარდა ამისა, EDN-ისგან განსხვავებით, ECP-ის ანტიპათოგენური ფუნქცია აქვს, რაც მიუთითებს, რომ ფუნქციონალური მრავალფეროვნება დუპლიკაციის შემდეგ, ამინომჟავური ჩანაცვლებების სწრაფი დაგროვების შედეგად ჩამოყალიბდა.

**სუბფუნქციონალიზაცია.** რამდენიმე მეცნიერს (Force et al. 1999) ადაპტაციური დივერგენციის სხვა, **სუბფუნქციონალიზაციის** მოდელი ეკუთვნის. ამ დროს თითოეული გაორმაგებული გენი იძის სპეციალიზაციას იმ ფუნქციების ქვესიმრავლის მიხედვით, რომელსაც ადრე წინაპარი გენის ერთი ასლი ასრულებდა. მოდელს DDC (დუპლიკაცია – დეგენერაცია — კომპლემენტაცია) ეწოდება. მოდელის მიხედვით, წინაპარ გენს ორი ან მეტი ფუნქცია ჰქონდა და თითოეულ პარალოგში დაფიქსირა კომპლემენტალური მუტაციები, რომლებიც სხვა ფუნქციას ამცირებს ან შლის. აქედან გამომდინარე, პარალოგების რაოდენობა მცირდება, ორივე გენს კი ბუნებრივი გადარჩევა ინარჩუნებს. მოგვიანებით კვლავ შეიძლება მოხდეს მათი ფუნქციონალური სპეციალიზაცია და ევოლუციური ცვლილება. DDC მოდელი კლასიკური მოდელისგან განსხვავდება, ვინაიდან მასში ორივე გაორმაგებული ლოკუსის თანმიმდევრობა და ფუნქცია, წინაპარ გენთან შედარებით, იცვლება. ამ მოდელის მიხედვით გაორმაგებული გენების ფუნქცია მაღალი სიხშირით შენარჩუნდება. მაგალითად, პოლიპლოიდურ მცენარეებში გაორმაგებული გენების 15% ფუნქციას ინარჩუნებს. ეს რიცხვი კლასიკური მოდელით პროგნოზირებულ რიცხვს ბევრად აღემატება (Prince and Pickett 2002).

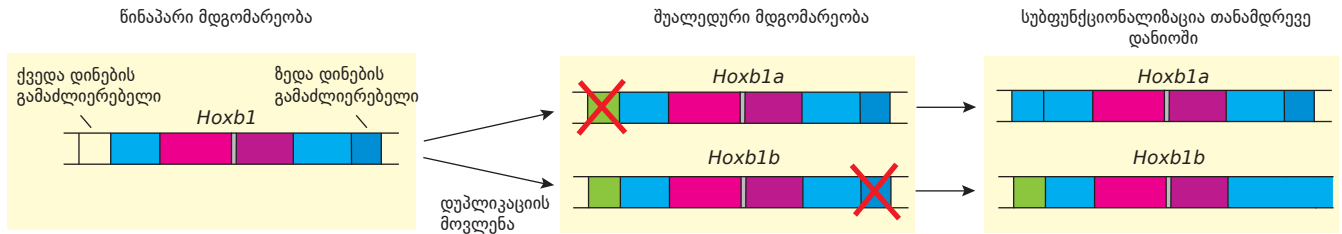
ზოლებიანი დანიოს ერთი Hoxb1 გენი, რომელიც სხვა ხერხემლიანებშიც (მაგალითად, თაგვებში) გვხვდება, ორმაგდება და Hoxb1a და Hoxb1b გენებს იძლევა. თავის Hoxb1 გენი განვითარებად უკანა ტვინში უწყვეტად ვლინდება, ზოლებიანი დანიოს Hoxb1a და Hoxb1b გენები კი მორიგეობით ვლინდება. Hoxb1a გენის ექსპრესია განაყოფიერებიდან 10 საათის შემდეგ წყდება, ამ დროს იწყება Hoxb1b გენის გამოვლენა (Prince 2002; Prince and Pickett 2002). Hoxb1a და Hoxb1b გენებმა გენის ზედა დინების, და ქვედა დინების მიმართულებით თითო-თითო მარეგულირებელი თანმიმდევრობა დაკარგეს. თავის Hoxb1 გენში ეს თანმიმდევრობა არსებობს და ფუნქციონირებს. ზოლიანი დანიოს გენების დამატებითი ექსპრესიის პარამეტრები და დამატებითი გადაგვარებული მუტაციები სუბფუნქციონალიზაციის მაგალითია (სურ. 19.22).

**გენების გაორმაგების სიხშირე**

გენების დიდი ოჯახების შთამბეჭდავი მრავალფეროვნება მიუთითებს, რომ გენების დუპლიკაცია ხშირი და გავრცელებული მოვლენაა. მეცნიერებმა (Michael Lynch and colleagues 2000) გენების გაორმაგების სიხშირე *C. elegans*-ში, ადამიანებში და სხვა ახლად სეკვენირებულ გენომებში გამოთვალეს და მილიონ წელიწადში ერთ გენზე 0,01 დუპლიკაცია მიიღეს. ეს სიხშირე ბევრად მეტია, ვიდრე მეცნიერები ადრე ვარაუდობდნენ. მკვლევრებმა (Gao and Innan 2004) გენების გარდაქმნის მაღალი სიხშირე გაორმაგებულ პარალოგებში, საფუარში აღმოაჩინეს. გარდაქმნებმა პარალოგების თანმიმდევრობები ერთმანეთს გაცილებით უფრო დაამსგავსა, შექმნა შტაბეჭდილება, რომ ისინი გაცილებით ახალგაზრდები არიან, ვიდრე მკვლევრებს ეგონათ, და აჩვენა, რომ საფუარში გენების გაორმაგების ჯამური სიხშირე შედარებით დაბალია.

მიუხედავად იმისა, რომ ახალი დუპლიკაციების უმეტესობა უბრალოდ გადაგვარდება და ფუნქციონალურ გენომში მონაწილეობას არ იღებს, ეუკარიოტებისა და მიკრობების გენომებში გაორმაგებული გენების ადაპტაციური დივერგენცია ფუნქციონალური გენების დივერსიფიკაციის უმთავრეს წყაროდ რჩება და მოლეკუ-





**სურ. 19.22.** სუბფუნქციონალიზაციის DDC მოდელი Hox გენების მაგალითზე. წინაპარ ხერხემლიანში Hoxb1 გენს ორმაგი ფუნქცია ჰქონდა და მისი რეგულაცია როგორც ქვედა დინების, ისე ზედა დინების მიმართულებით გამაძლიერებელი ღომენებით ხდებოდა. შთამომავალ, შუალედურ სახეობაში ეს გენი გაორმაგდა, რის შემდეგ ერთ-ერთი ფუნქცია დაკარგა და ექსპრესიის სტრუქტურა ორ ახალ პარალელურად გადაიქცა (ცენტრში). ფუნქციის დაკარგვა გამოსახულია ლურჯი ან მწვანე გამაძლიერებლის გადახაზვით. გაორმაგებული გენების მიღებული მდგომარეობა ორი პარალელისგან შედგება და თითოეულს ერთი ფუნქცია აქვს. ამ პროცესს სუბფუნქციონალიზაცია ეწოდება (After Prince and Picket 2002.)

ლურ დონეზე მიმდინარე ადაპტაციურ დივერსიფიკაციასაც განმარტავს. გენების გაორმაგების კვლევა შედარებითი გენომიკის სწრაფ განვითარებას და გენომის დონეზე მიმდინარე ევოლუციის დამადასტურებელი სხვადასხვა სახის მონაცემების დაგროვებას ასახავს.

### რეზიუმე

1. გენომიკის დარგში ახალი ტექნოლოგიების გაჩენამ, ბიოლოგებს გენომის დანვრისგან შესწავლის საშუალება მისცა. შესაძლებელი გახდა, მემკვიდრეობითობისა და ევოლუციის თვისებების შესასწავლად, ათასობით გენის აგებულების და მრავალი გენომის შემადგენლობის ერთმანეთთან შედარება. მიკროჩიპების ტექნოლოგია (ორგანიზმის გარემოსა ან ფიზიოლოგიური მდგომარეობის ცვლილების პირობებში) ათასობით გენის ერთდროული ექსპრესიის შესწავლის მეთოდია.
2. მოლეკულური ევოლუციის ნეიტრალური თეორია, რომელიც მოტოო კიმურამ მე-20 საუკუნის 60-იან წლებში ჩამოაყალიბა, გენების ევოლუციის შესწავლას საფუძველი დაუდო. საპირისპიროდ, „გენომების თეორია“, რომელსაც სიცოცხლის სხვადასხვა ფორმებში გენომის აგებულებისა და ზომის მრავალფეროვნების ახსნა შეუძლია, ამჟამად ყალიბდება და დიდწილად პოპულაციის გენეტიკის ძველ წესებს ეფუძნება.
3. ცილის მაკოდირებელი გენების ერთ საიტზე მოსული არასინონიმური ჩანაცვლებების სინონიმურ ჩანაცვლებებთან შეფარდება ადაპტაციური ევოლუციის მასშტაბის მაჩვენებელია. 1-ზე ნაკლები შეფარდებები (w), რომლებიც გამწმენდი გადაჩრჩის მაჩვენებელია, ჩვეულებრივი მოვლენაა. მაგრამ მოლეკულურ დონეზე მიმდინარე ადაპტაციური ევოლუციის მრავალი შემთხვევა (შეფარდება 1-ზე მეტია) პოზიტიურ გადარჩევამე შეტყვევებს.
4. ეუკარიოტების უმეტესობის გენებში ინტრონები ყველგან გვხვდება. მათი ყოფნა მრავალი გენის (რომლებიც ორგანულელების გენომში წარმოიშვნენ) ბირთვულ ასლებში და მათი არ არსებობა რამდენიმე ფილოგენეტიკურად საბაზისო ეუკარიოტში, ადასტურებს, რომ ინტრონები ევოლუციის შედარებით გვიან ეტაპზე წარმოიშვნენ.
5. სიცოცხლის ფორმებში გენის ზომა ცვალებადია რამდენიმე სიდიდის მიხედვით. „C სიდიდის პარალოქსი“ გენომის ზომასა და ეუკარიოტი ორგანიზმების სიროთულის შეესაბამებას ასახავს. ამ პარალოქსის ახსნა იმით შეიძლება, რომ გენომების მაკოდირებელი ნაწილი ორგანიზმის სიროთულსთან ერთად შეიძლება მაშინ გაიზარდოს, როცა არამაკოდირებელი ნაწილი, რომელიც განმეორებადი დნმ-ისგან, გადატანადი გენეტიკური ელემენტებისგან და „ეგოსტი დნმ“-ის სხვა გამოვლენისგან შედგება, იცვლება სიროთულისგან განსხვავებულ თვისებებთან ერთად. ერთ-ერთი ასეთი თვისება პოპულაციის ზომაა.
6. ახალი გენები გენომებში სხვადასხვა მექანიზმების საშუალებით ჩნდება. გენების გვერდითი გადაცემა მაშინ ხდება, როცა გენი გადაეცემა სრულეობითად არამონათესავე გენომებს შორის, ვირუსების ან სხვა გენომური ვექტორების საშუალებით. ახალი გენები ასევე შეიძლება მანამდე არსებული გენებისგან ცილის ღომენების ეგზონების გადაჭყუფებით წარმოიქმნას. ასეთი გადაჭყუფება ახალი ფუნქციების მქონე ქიმერულ გენებსაც ქმნის.
7. გენები რეტროტრანსპოზიციის შედეგადაც ჩნდება. რეტროტრანსპონირებული გენები ახალ ეგზონებს და მარეგულირებელ რეგიონებს ხშირად დინების ზედა და ქვედა მიმართულებით იძენს, რაც მას წინაპარი გენისგან განსხვავებულ ფუნქციებს და ექსპრესიას ანიჭებს. რეტროტრანსპოზიცია ფსევდოგენებსაც წარმოშობს.
8. გენი შეიძლება ან ინდივიდუალურად გაორმაგდეს, ან დიდი ზომის ქრომოსომული რეგიონების, ან მთლიანი გენომის გაორმაგების შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენდეს. ეუკარიოტულ და პროკარიოტულ გენომებში გენების გაორმაგება ხშირია და ახალი ფუნქციების მქონე გენების წარმოშობის შესაძლებლობას ქმნის. გენების გაორმაგება გენების ოჯახის ზრდის ძირითადი პირობაა, რომლებიც გენომებში მაკოდირებელი რეგიონის მრავალფეროვნების ყველაზე რთული გამოვლინებაა.
9. ორთოლოგიური გენები წარმოშობით ჰომოლოგიურია: ისინი საერთო წინაპარი გენისგან, მხოლოდ სახეობათა წარმოშობის შედეგად დაითიშა და იმ ორგანიზმში გავრცელდა, რომლებმაც ისინი მიიღეს.

საპირისპიროდ, პარალოგიური გენები გენების დუბლიკაციის შედეგად არიან ჰომოლოგიურები.

10. გაორმაგებული გენები ზოგჯერ ერთობლივ ევოლუციას განიცდის, სადაც გენის დნმ-ის სრული თანმიმდევრობები, ან მათი ნაწილი, გენების ოჯახის სხვა წევრებს უმისამართოდ გადაეცემა. გენების დუბლიკაციის მსგავსად, ერთობლივ ევოლუციას გენების ოჯახებში შემავალი გენების ფილოგენეტიკურ კავშირებზე უდიდესი გავლენა აქვს. ის შეიძლება დადგინდეს მრავალი სახეობის ორთოლოგებისა და პარალოგების ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად.
11. ნეოფუნქციონალიზაცია პროცესია, რომლის შედეგად ახლად გაორმაგებული გენი წინაპარი გენისგან განსხვავებულ, ახალ ფუნქციას იძენს. სუბფუნქციონალიზაციისას კი პირიქით, ახლად გაორმაგებული გენები გადაგვარების კომპლემენტარულ მუტაციებს განიცდის, რომლებიც წინაპარი გენის ერთ ან რამდენიმე ფუნქციას შლის. მაშასადამე, ორივე გაორმაგებული გენი წინაპარი გენის ფუნქციიდან ერთს ინარჩუნებს და ფიქსირდება. ახლო წარსულში გაორმაგებულ გენებში სუბფუნქციონალიზაცია ჩვეულებრივი მოვლენაა.

### ტერმინები და ცნებები

|  |                           |
|--|---------------------------|
| ქიმურული გენი                              | გენების ოჯახი             |
| ერთობლივი ევოლუცია                         | გენების გვერდითი გადატანა |
| C-სიდიდის პარადოქსი                        | ნეოფუნქციონალიზაცია       |
| გენის დიფერენციალური ექსპრესია (გამოვლენა) | ორთოლოგია                 |
| დომენი                                     | პარალოგია                 |
| დომენის გაზრდა                             | პოზიტიური გადარჩევა       |
| ეგზონების გადაჭრუფება                      | გარდაქმნილი ფსევდოგენი    |
| გენების გარდაქმნა                          | გამწმენდი გადარჩევა       |
| გენების დუბლიკაცია (გაორმაგება)            | “ეგოისტი დნმ”             |
|  | სუბფუნქციონალიზაცია       |

### დამატებითი საკითხავი

*Fundamentals of molecular evolution* by D. Graur and W.H.Li (Sinauer Associates, Sunderland, MA 2000) თანმიმდევრობების ევოლუციის მრავალ ასპექტს ეხება. იგივე საკითხები ღრმად განხილულია წიგნში: A. L. Hughes. *Adaptive evolution of genes and genomes* (Oxford University Press, Oxford 2000). წიგნი G. Gibson and A. V.Muse. *A primer of genome science* (second edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA 2005) ახალი დარგის მეთოდებს და მომავალს ეხება.

### ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. რა ჰიპოთეზა სხნის ახლო ნათესაური კავშირის მქონე ევოლუციური შტოების გენებში სინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირის განსხვავებას? არასინონიმური ჩანაცვლებების სიხშირის განსხვავებას? რა მონაცემების საშუალებით შეძლებთ ჰიპოთეზების გარჩევას?
2. რა ძირითადი განსხვავებებია ვირუსების, ბაქტერიებისა და ეუკარიოტების გენომებს შორის? სახეობებს შორის არსებული რა დემოგრაფიული განსხვავებები განაპირობებს გენომის დონეზე არსებულ განსხვავებებს?
3. როგორ შეიძლება გენომური მონაცემების გამოყენებით ნეიტრალისტურ/სელექციონისტური წინააღმდეგობის დაძლევა? როგორ განსაზღვრავს ამგვარი მონაცემები გადარჩევის და გენეტიკური დრეიფის როლს (ა) სახეობებში არსებულ გენეტიკურ ცვალებადობაში და (ბ) სახეობებს შორის თანმიმდევრობების განსხვავებებში?
4. როგორ გაიგებთ, არის თუ არა გენეალოგიურ შტოში დაფიქსირებული ხვეციფიკური ადაპტაციური ჩანაცვლება გადაადგილებადი გენეტიკური ელემენტის ჩასმით გამოწვეული?
5. რა ფაქტორები განსაზღვრავს გენომში განმეორებადი დნმ-ის რაოდენობას? როგორ შეიძლება ამ ჰიპოთეზების შემოწმება?
6. „კოდონური გადახრა“ მოვლენაა, როცა ფილოგენეტიკურ ევოლუციურ შტოებში კონკრეტული კოდონები

უფრო ხშირად ჩანაცვლება, ვიდრე სხვა (სინონიმური) კოდონები, რომლებიც იმავე ამინომჟავას აკოდირებს. რა განაპირობებს ამ მოვლენას?

7. მოიყვანეთ სხვადასხვა ჰიპოთეზები, თუ როგორ უნდა მოხდეს ფუნქციონალურად განსხვავებული გენების ევოლუცია გენების გაორმაგების შედეგად. რა მონაცემებით გაარჩევთ ამ ჰიპოთეზებს?
8. რა ფაქტორები განსაზღვრავს, განიცდიან თუ არა გაორმაგებული გენები ფუნქციონალურ დივერგენციას, ერთობლივ ევოლუციას ან ფსევდოგენებად გადაგვარებას?
9. დავეუშვათ, თქვენ ვინმეს ევოლუციის არსებობას უმტკიცებთ. მოიყვანეთ მოლეკულური მონაცემების სამი ტიპი, რომლითაც დაამტკიცებთ, რომ სხვადასხვა ევოლუციური შტოები (მაგალითად, ადამიანი და შიმპანზე) საერთო წინაპრისგან წარმოიშვა.



# ევოლუცია და განვითარება

# 20

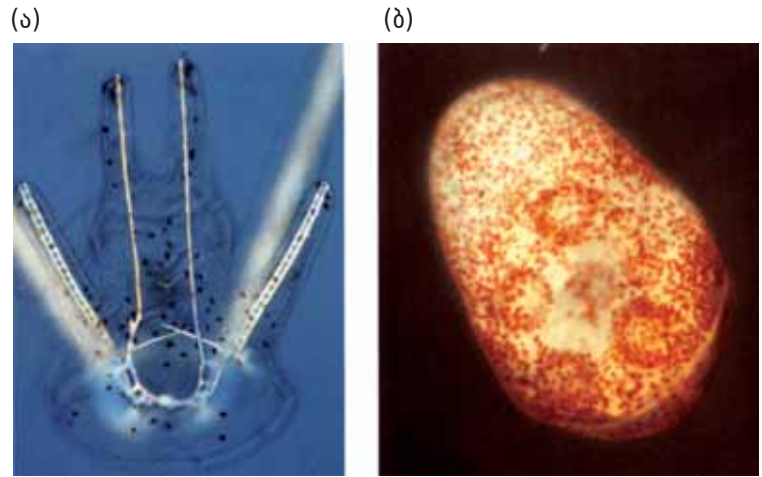
**მ**რავალუჯრედიანი ორგანიზმების მორფოლოგიური სირთულე და მრავალფეროვნება გამონგეულია განვითარების იმ პროცესებით, რომლებიც ბუნებრივი გადარჩევის საპასუხოდ ვითარდება. მაგრამ როგორ ვითარდება განვითარების პროცესები? ცხოველებში არსებული პირდაპირი განვითარება მრავალ საკითხს პასუხობს. პირდაპირი განვითარება მაშინ ხდება, როცა ემბრიონი ზრდასრულ ორგანიზმად ლარვას სტადიის (არაპირდაპირი განვითარება) გავლის გარეშე გარდაიქმნება. განვითარების ფორმების საგრძნობი



დივერგენცია ცხოველების მრავალ ევოლუციურ შტოში: ზღვის ზღარბების, ასციდიების, ბაყაყებისა და სალამანდრების ჩათვლით, დამოუკიდებლად განვითარდა (სურ. 20.1). ბოლო საუკუნის განმავლობაში მეცნიერებს აოცებდა ევოლუციის ის ძალები და გენეტიკური მექანიზმები, რომლებიც განვითარებისა და სასიცოცხლო ციკლის რადიკალურ და ზოგჯერ ძალიან სწრაფ ცვლილებებს იწვევს. განვითარების კლასიკური ბიოლოგიის და ევოლუციური განვითარების თანამედროვე ბიოლოგიის ერთ-ერთი უმთავრესი საკითხია ემბრიოგენეზის და ლარვას მორფოგენეზის შედარება, განსაკუთრებით ზღვის უხერხემლოებში.

განვითარების პროცესში მიმდინარე გენების ექსპრესია მორფოლოგიის ფორმირებას იწვევს. ლენტისებრი გველის (*Thamnophis*) ემბრიონებს კიდეები არ უვითარდებათ. გველის განვითარების განმავლობაში კონკრეტული გენების ექსპრესია კიდეების ფორმირების რეგიონების ჩამოყალიბებას ენიშნავს და ემბრიონის თითქმის ყველა მალას ნეკნის მატარებელ მკერდის მალად გარდაქმნის (Photo courtesy of Anne C. Burke.)

**სურ. 20.1.** პირდაპირი და არაპირდაპირი განვითარება. (ა) არაპირდაპირი განვითარების მქონე ზღარბის ზღარბის (*Helicoidaris tuberculata*) ლარვა - პლუტუსი. (ბ) იგივე გვარის, პირდაპირი განვითარების მქონე *H. erythrogramma* სახეობის ლარვა. ეს ლარვა არ იკვებება. *H. erythrogramma* სახეობაში ლარვას სტადიის წინაპრული მდგომარეობა დაიკარგა და ემბრიონი ზრდასრული ორგანიზმის მორფოლოგიურ თვისებებს პლუტუსის (ლარვას) სტადიის გავლის გარეშე იძენს. პლუტუსის არც ერთი რთული მორფოლოგიური თვისებება *H. erythrogramma* სახეობის ლარვაში არ გვხვდება, თუმცა ეს ორი სახეობა იმდენად ახლო ნათესავია, რომ ლაბორატორიულ პირობებში შეეგვარება შეუძლია (Photos courtesy of R. Raff)



მოყვანილი მაგალითები რამდენიმე შეკითხვას ბადებს. რასწარმოადგენს სელექციური ზეწოლა, რომელიც უპირატესობას ანიჭებს ახალი ევოლუციური მიმართულებების ჩამოყალიბებას? როგორ არის შესაძლებელი, რომ განვითარების ადრეული ეტაპის ძლიერი ცვლილება რამდენჯერმე განვითარდეს? რა გენეტიკური და განვითარების პროცესები მონაწილეებს ასეთ ევოლუციურ ცვლილებებში? სავარაუდოდ, სწრაფი განვითარებისთვის მიმდინარე გადარჩევა ხელს უწყობს პირდაპირი განვითარების ევოლუციას. მაგრამ მაშინაც, როცა მეცნიერები იკვლევენ განვითარების ალტერნატიული ტრაექტორიების განმაპირობებელ ზოგიერთ გენს, განვითარების მექანიზმები (და რაც უფრო მთავარია მიზეზები, რომელთა გამო ორგანიზმების ზოგ ჯგუფში ეს მექანიზმები უფრო ლაბილურია, ვიდრე სხვა ჯგუფებში) უცნობი რჩება. **ევოლუციური განვითარების ბიოლოგია** ანუ EDB (მას ხშირად ევო-დევოს ეძახიან), როგორც განვითარების პროცესების (მაგალითად, რომელი ახალი უჯრედის ან ქსოვილის ურთიერთქმედება განაპირობებს კონკრეტული ტაქსონის ახალ მორფოლოგიას) ასევე ევოლუციური პროცესების (მაგალითად, რა სელექციური ზეწოლა განაპირობებს ამ ახალი მორფოლოგიების ევოლუციას) განვითარების მექანიზმებს სწავლობს. ევოლუციური განვითარების ბიოლოგებს ორი მთავარი შეკითხვა აინტერესებთ: 1) რა ფუნქციას ასრულებს განვითარების ევოლუცია დედამინის სიცოცხლის ისტორიაში? და 2) გადახრის თუ არა ცვლილების პროდუქტს ფენოტიპის წარმომქმნელი განვითარების ტრაექტორია, თუ ევოლუციური ცვლილების მიმართულებებს შეზღუდავს? ბუნებრივი გადარჩევა განვითარების შედეგად წარმომქმნილ ფენოტიპებზე მოქმედებს, მაგრამ, ჩვენ გვიინტერესებს ფენოტიპების წარმომქმნელი განვითარების ხერხის მოქმედება ევოლუციის პოტენციალზე და ტრაექტორიაზე.

**Hox გენები და თანამედროვე EDB-ის წყარო**

ჯეფრი სენტ-ჰილარს (1772-1844), კარლ ერნსტ ფონ ბაერს (1792-1876) და თავად დარვინს ალაფრთოვანებდა სხვადასხვა სახეობის განვითარების მსგავსების და განსხვავების ნიშან-თვისებები. მიუხედავად ამისა, ევოლუციური ბიოლოგიის და განვითარების ბიოლოგიის გზები მხოლოდ ახლო წარსულში გადაიკვეთა. მანამდე ამ დარგების კვლევის პროგრამები და მეთოდოლოგია საკმაოდ განსხვავებული იყო (Gould 1977; Depew and Weber 1994; Wilkins 2002). უკანასკნელი 30 წლის განმავლობაში ექსპერიმენტული ორგანიზმების მორფოგენეზის გენეტიკური მექანიზმების შესახებ მზარდი ინფორმაცია და ამ ინფორმაციის მისაღებად შეიმუშავებული მოლეკულურ-გენეტიკური მეთოდები, ევოლუციური კვლევის ბევრი მიმართულებასთან გაერთიანდა, რის შედეგადაც ინტერდისციპლინარული EDB (ევოლუციური განვითარების ბიოლოგია) ჩამოყალიბდა.

მე-20 საუკუნის 70-80-იან წლებში მეცნიერებმა ცხოველების **ჰომეობოქსი გენების Hox** ჯგუფები აღმოაჩინეს და გამოიკვლიეს, ამ აღმოჩენამ თანამედროვე EDB-ს დაუღო საფუძველი (Wilkins 2002). Hox გენები ჰომეობოქსი სელექტორი გენების კარგად ცნობილი კლასია. როგორც მე-8 თავში ვნახეთ, ისინი აკონტროლებენ სხეულის სპეციფიკური სტრუქტურების აგებულებას. Hox გენები ყველა მრავალუჯრედიან ორგანიზმში, სხეულის ღერძის გასწვრივ განლაგებული სეგმენტების იდენტობას აკონტროლებს. Hox გენების მუტაცია ხშირად ერთი ტიპის სეგმენტის, სხვა ტიპის სეგმენტად გარდაქმნას იწვევს. მაგალითად, *Drosophila melanogaster*-ში *Ultrabithorax (Ubx)* გენის მუტაცია, პანანინა ბზულების (ოთხფრთიანი მწერის უკანა ფრთების ჰომოლოგები დროზოფილაში) მქონე მკერდის მესამე სეგმენტს (T3) მკერდის მეორე სეგმენტად (T2) გარდაქმნის, რომელიც ფრთების მატარებელია (სურ. 20.2). კიდევ ერთ Hox გენში მუტაცია - *Antennapedia (Antp)*, იწვევს იმ

უკრედებში Antp ცილის არასწორ ექსპრესიას, რომლებიც ნორმაში საფეხვლად უდევს ანტენების ზრდას. ამის შედეგად ანტენების მაგივრად კიდურები იზრდება (იხ. სურ. 8.14). *Antp*, ჩვეულებრივ, მხოლოდ მკერდის მეორე სეგმენტში (T2) ვლინდება, სადაც ის T2 სპეციფიკური სხეულის ნაწილების, მათ შორის კიდურების, განვითარებას აკონტროლებს.

*Drosophila*-ში Hox გენები გენების ორ კომპლექსში (ჯგუფში), მესამე ქრომოსომამზე განლაგებული. ამ კომპლექსებს (antennapedia) ანტენაპედია და (bithorax) ბითორაქს კომპლექსი ეწოდება. პირველად, ბითორაქს კომპლექსი ე.ბ. ლიუსმა 40-70-იან წლებში შეისწავლა, ხოლო ანტენაპედია კომპლექსი ტომას გაუფმანმა და მისმა კოლეგებმა 70-80-იან წლებში გამოიკვლიეს. მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ ორივე კომპლექსის გენებს, რომლებიც სეგმენტების ანტერიორ-პოსტერიორ (წინა და უკანა) იდენტიობას აკონტროლებს, ქრომოსომამზე შესაბამისი განლაგება ახასიათებს (სურ. 20.3). მათ ასევე აღმოაჩინეს, რომ *Drosophila*-ს 8 Hox გენი გენების ერთი ოჯახის წევრია. ამ გენების მიერ კოდირებულ ცილებს, რომლებიც დნმ-ს ებმის, ამინომჟავების ერთნაირი თანმიმდევრობა ახასიათებს. შემდგომში გენების ამ ოჯახს **ჰომეოტოქსი** ან **ჰომეოდომენი** უწოდეს. ეს აღმოჩენა ადასტურებს ლიუსის მიერ 60-იან წლებში გამოთქმულ მოსაზრებას, რომ Hox გენები სხვა გენების ტრანსკრიფციას არეგულირებს. სხვა მეცნიერებმა მოგვიანებით აღმოაჩინეს, რომ ცხოველების ყველა ტიპი Hox გენების სიმრავლეს შეიცავს. ასეთ გენებს ჰომეოდომენური თანმიმდევრობები აქვს, რომლებიც *Drosophila*-ში მათ ჰომოლოგებს ჰგავს. სიმრავლის გენების თანმიმდევრობა და მიმართულება *Drosophila*-ს გენების თანმიმდევრობის მსგავსია (თუმცა ცხოველების უმეტესობაში ასეთი გენები ერთ კომპლექსს ქმნის). ძუძუმწოვრებს, გენომის სხვადასხვა ნაწილში, Hox გენების ოთხი კომპლექსი (*Hoxa*, *Hoxb*, *Hoxc* და *Hoxd*) აქვთ. ჯამში მათ ყველა 13 განსხვავებული Hox გენი (*Drosophila*-ში მხოლოდ რვაა) აქვთ, თუმცა ყველა კომპლექსს 13-ვე Hox გენი არა აქვს (იხ. სურ. 20.5).

ინფორმაციული რნმ-ის Hox ცილების შედეგამ (იხ. დანართი A) დაადასტურა, რომ Hox გენების წინა-უკანა ექსპრესია მათ მუტანტ ფენოტიპებს შეესაბამება. მაგალითად, როგორც ვარაუდობდნენ, *Ubx* გენი T3 სეგმენტში ვლინდება (ისევე, როგორც წინა აბდომენში). დიდი ხნის განმავლობაში ცნობილია, რომ იქ ის საჭიროა სეგმენტების ნორმალური იდენტიფიკაციისთვის (იხ. სურ. 20.3). ხერხემლიანების Hox გენების ექსპრესიის სტრუქტურა უფრო რთულია, თუმცა მათ გამოვლენაში ასევე დაცულია ანტერიორ-პოსტერიული თანმიმდევრობა (სურ. 20.4).

მრავალუკრედიანი ორგანიზმების ფილოგენეტიკურ ხეზე Hox გენების არსებობა-არარსებობის დარუკება მათ ევოლუციურ ისტორიას ასახავს (სურ. 20.5). რადიალურად სიმეტრიულ Cnidaria-ში (მსუსხავები - მარჯნები, მეღუმეები) ორი Hox გენი გვხვდება. ეს ჯგუფი Bilateria-ს (ორმხვრივ სიმეტრიულების) დობილი ჯგუფია. Bilateria-სკენ მიმავალ ყველა ევოლუციურ შტოში რამდენიმე ახალი Hox გენი წარმოიქმნა და ახალი Hox კლასი შეიქმნა,

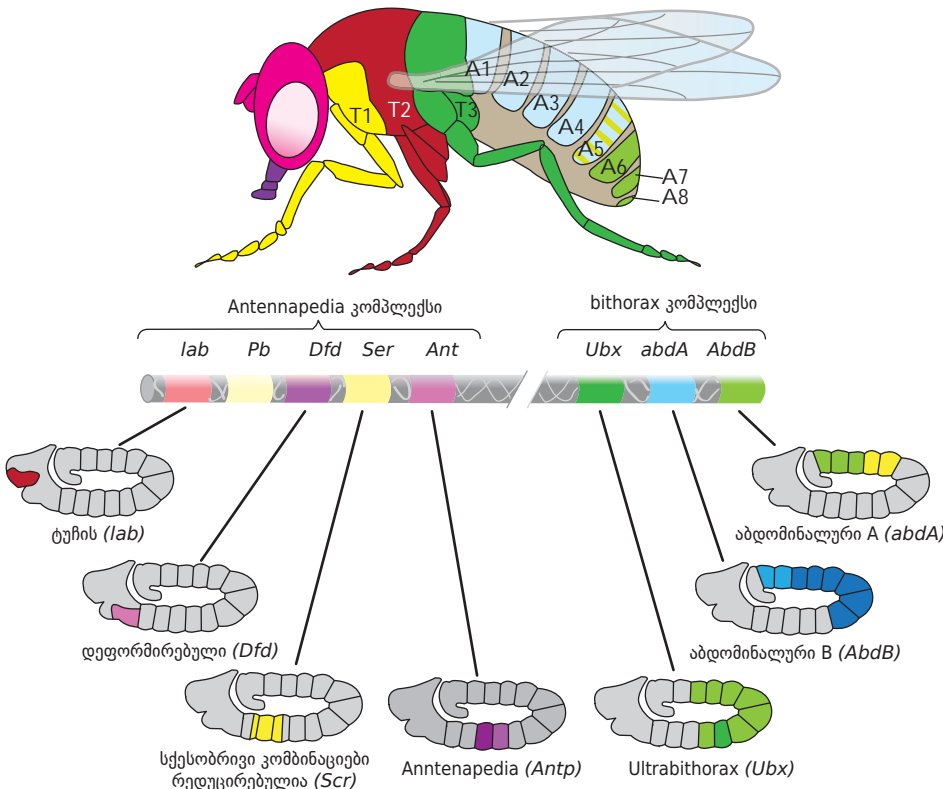
(ა)



(ბ)



**სურ. 20.2.** ჰომეოტური მუტაციის შედეგი. (ა) *Drosophila melanogaster*-ს ფრთების ერთი წყვილი და მცირე ზომის ბზულების, ფრთის მაგვარი სტრუქტურების, ერთი წყვილი აქვს. (ბ) მაცნიერებმა მუტანტი ბუზი გენის *Ultrabithorax (Ubx)* მარეგულირებელ რეგიონში რამდენიმე მუტაციის კომბინირებით ლაბორატორიაში გამოიყვანეს. ამ ბუზის მკერდის მესამე სეგმენტი დამატებით მეორე სეგმენტად არის გარდაქმნილი. ბუზს ბზულების მაგივრად ფრთები აქვს (Photos courtesy of E. B. Lewis.)



**სურ. 20.3.** Hox გენების ექსპრესია *Drosophila*-ში. სურათის ცენტრში Antennapedia და Bithorax კომპლექსების გენების რუკაა, ხოლო მათი ფუნქციონალური დომენები აღნიშნულია სხვადასხვა ფერით. Hox გენების ექსპრესიის რეგიონები ნაჩვენებია *Drosophila*-ს ემბრიონის (ქვემოთ) ბლასტოდერმისთვის და იმ რეგიონებისთვის, რომლებიც ზრდასრულ ბუზში ბლასტოდერმისგან წარმოიქმნა (ქვემოთ). მეტი არეალები იმ სეგმენტებს ასახავს, რომლებშიც გენების ექსპრესია უდიდესია (After Dessain et al. 1992 and Kaufman et al. 1990.)



**დანართი 20A. განვითარების მსვლელობაში მიმდინარე გენების და ცილების ექსპრესია**

შესაძლებელია, რომ ყველაზე მნიშვნელოვანი მონაცემები, რომლებიც განვითარების გენეტიკაში და ევოლუციური განვითარების ბიოლოგიაში გვაქვს, არის განვითარებისას გამოვლენილი სპეციფიკური გენის და იმ ცილის, რომელსაც ეს გენი აკოდირებს, ექსპრესიის თვისებები. ამ თვისებებს სივრცე-დროის თვისებები ეწოდება და სივრცითი კომპონენტებისგან (კონკრეტული უჯრედები, ქსოვილები, სეგმენტები ან სტრუქტურები) და დროის კომპონენტებისგან (განვითარების ეტაპები) შედგება. გენის ექსპრესიის თვისებები სამი მეთოდით დგინდება. თითოეული მეთოდი განსხვავებულ ინსტრუმენტებს საჭიროებს და მხოლოდ ერთ სახეობას მიესადაგება.

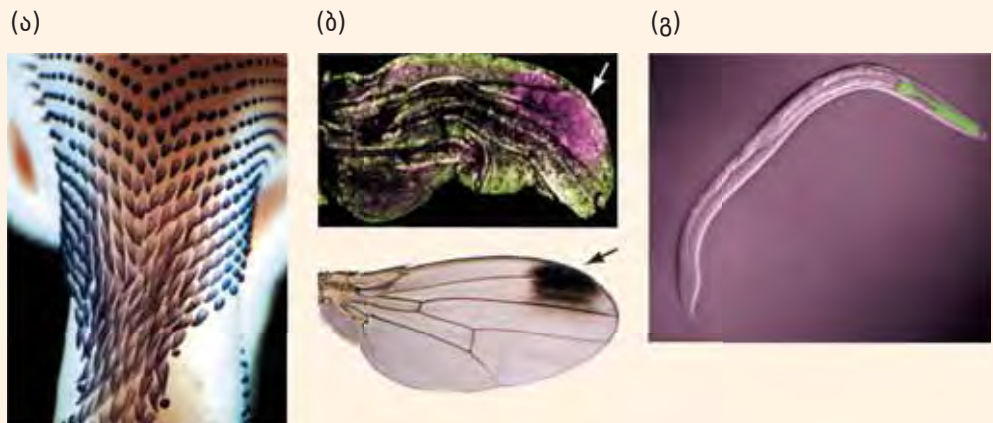
თავის ადგილას (in situ) ჰიბრიდიზაცია. ამ დროს ქსოვილები ან მთლიანი ნიმუში ქიმიური პროცესის შემოქმედებას განიცდის, რომლის მიზანია ინფორმაციული რნმ-ის მოლეკულების სტაბილიზაცია იმ უჯრედებში, რომლებშიც ისინი წარმოქმნება. შემდეგ შემოგვაქვს სახეობისთვის დამახასიათებელი, ერთჯაჭვიანი რნმ - ის ან დნმ - ის "ნიმუში", რომელიც ჩვენთვის საინტერესო გენს შესაბამება. ასეთი რნმ ან დნმ, ჩვენთვის საინტერესო ინფორმაციულ რნმ-თან ფუძე წყვილების მიხედვით ჰიბრიდიზირებს. ნიმუში ან ქიმიურად ისე შეცვლილია, რომ მისი შემჩნევა შედეგის შედეგად შესაძლებელი გახდეს, ან რადიოობტოპების მეთოდით ისე უნდა მონიშნოს, რომ მისი აღმოჩენა აუტორადიოგრაფიის მეთოდით შესაძლებელი იყოს (სურ. ა). პირიქით, ინფორმაციული რნმ-ის ექსტრაქტი, რომლის ექსტრაქცია სხვადასხვა ქსოვილებიდან ან განვითარების სხვადასხვა ეტაპებზე ხდება, ელექტროფორემულ გელში ცალკეულ ბილიკებად ტარდება. ინფორმაციული რნმ გელიდან მემბრანაზე გადააქვთ, რომელიც კვლავ რადიოაქტიურად ან ქიმიურად მონიშნული ნიმუშის შემოქმედებას განიცდის. ამ პროცედურას ჩრდილოეთის ჰიბრიდიზაცია (northern blott) ეწოდება.

გენების ექსპრესიის სტრუქტურის ცილების დონეზე გაანალიზება შესაძლებელია ანტისხეულების დახმარებით (მოცემული გენის ინფორმაციული რნმ-ის და ცილის ექსპრესიის სტრუქტურა შეიძლება განსხვავებული იყოს, რაც ტრანსლაციის რეგულირებით არის გამოწვეული). ანტისხეულები ძუძუმწოვრებში (მაგალითად, ვირთავაში) ჩენთვის საინტერესო

ცილის (ანტიგენის) შეყვანის შედეგად წარმოიქმნება. ცხოველი წარმოქმნის ანტისხეულებს (იმუნოგლობულინის მოლეკულებს), რომლებიც ზუსტად ამ ცილას ებმის. ამ "პირველად" ანტისხეულებს აგროვებენ ცხოველის სისხლის შრატის გატარებით ფისის შემცველ სვეტში, (სვეტი ანტიგენს შეიცავს). გატარების შემდეგ კონცენტრირებულ ანტისხეულებს სვეტიდან იღებენ. ქსოვილები და ემბრიონები იგივე სახით მზადდება, როგორც in situ შედეგისას გვაქვს და პირველად ანტისხეულებთან ერთად ინკუბირდება. მეორადი ანტისხეული - იმუნოგლობულინი, რომელიც პირველად ანტისხეულს ზუსტად ებმის, შემდგომში ნიმუშად გამოიყენება. მეორად ანტისხეულს ისე ცვლიან, რომ მისი აღმოჩენა შეიძლებოდეს ან ფერმენტული რეაქციის შედეგად მიღებული ფერადი პროდუქტით, ან ფლუორესცენციით (სურ. ბ). ფიქსირებული ქსოვილის შედეგის ალტერნატივა არის ქსოვილებიდან ან განვითარების სხვადასხვა ეტაპებიდან ცილის ექსტრაქცია და ყოველი მათგანის ელექტროფორემულ გელში, ცალკე ბილიკში გატარება. გელიდან ამოღებული ცილა შემდეგ მემბრანაზე თავსდება, მემბრანას შემდეგ პირველად და მეორად ანტისხეულებთან ერთად ინკუბირებენ. ამ პროცედურას დასავლეთის ჰიბრიდიზაცია ეწოდება.

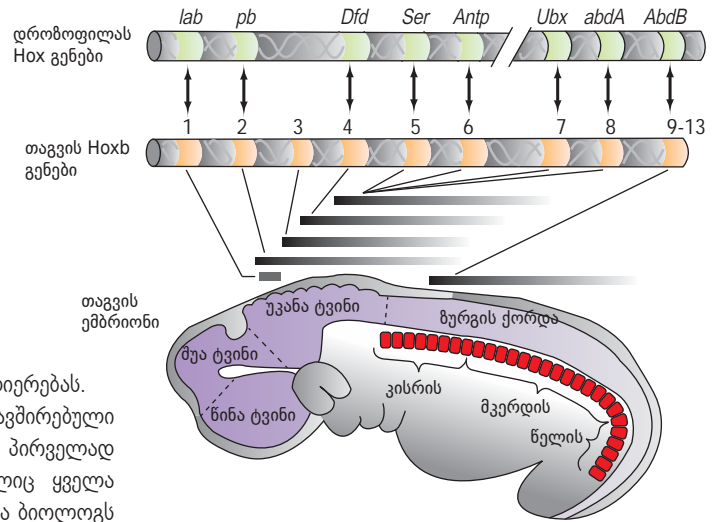
მესამე მეთოდი, კულტივირებულ უჯრედებში ან ტრანსგენურ (გენეტიკური ინ-

ჟინერია) ინდივიდებში, შესაძლებელია cis-რეგულატორული დნმ-ის კონკრეტული ფრაგმენტების ტრანსკრიფციის სტრუქტურების შესწავლა რეპორტიორი კონსტრუქციის საშუალებით. რეპორტიორი კონსტრუქცია შედგება ინტერესის რეგულატორი დნმ-ისგან, რომელიც დინების ზედა მიმართულებით "რეპორტორ გენში" ჩართულია, და იმ ცილას აკოდირებს, რომლის ექსპრესიის დანახვა მიკროსკოპით შეიძლება. ერთ-ერთი ასეთი ცილაა b-გალაქტოზიდაზა. ეს არის ბაქტერიული ფერმენტი, რომელიც კონკრეტულ შაქარს ცისფერ პროდუქტად გადაამუშავებს. მეორეა - მელუზას ცილა (GFP), რომელიც გარკვეული ტალღის სიგრძის მქონე სინათლით დასხივებისას მკვეთრ მწვანედ ანათებს. ვინაიდან რეპორტიორი კონსტრუქციის ანალიზი გენების გადატანის ტექნოლოგიას საჭიროებს, მისი გამოყენება მხოლოდ კარგად შესწავლილ სახეობებში, როგორცაა *Drosophila*, *Caenorhabditis elegans*, *Arabidopsis* და თავგები შეიძლება. (გ) სურათზე გამოსახულია ნემატოდა *Caenorhabditis briggsae*, რომელიც GFP რეპორტიორ კონსტრუქციას ავლენს. კონსტრუქცია *myo-2* გენიდან მიღებული cis-მარეგულირებელი დნმ-ს შეიცავს, რომელიც რეპორტიორი გენის ექსპრესიას ფარინქსში მართავს.

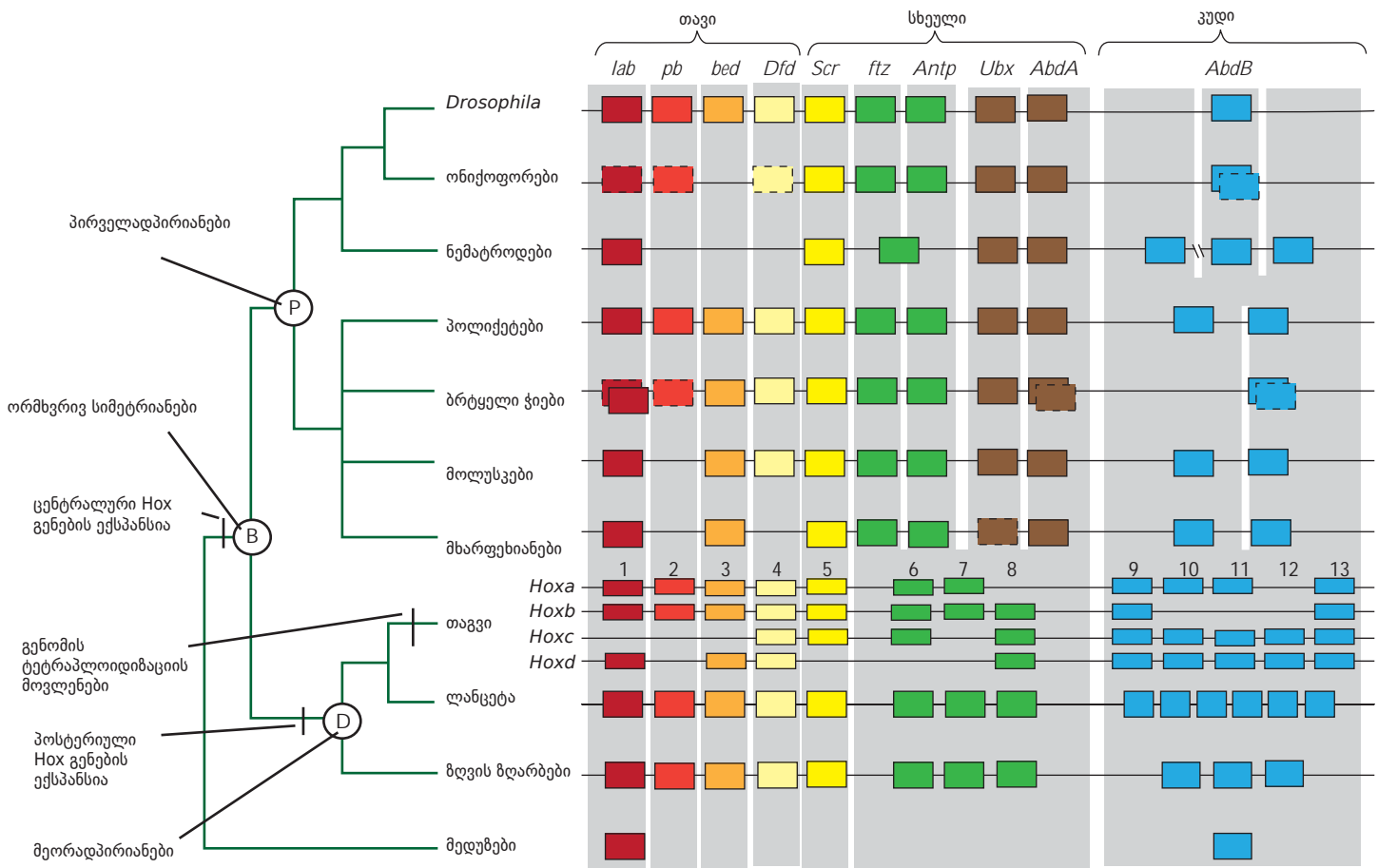


გენების ექსპრესიის სტრუქტურების ვიზუალიზაციის მეთოდები ცხოველების განვითარებად ქსოვილებში. (ა) ქათმის კისრის რეგიონში განვითარებად ბუბულებში *Sonichedghog*-ის ინფორმაციული რნმ-ის in situ ჰიბრიდიზაცია. (ბ) მამრი *Drosophila biarmipes*-ს ჭურჭის ფრთის Yellow (მწვანე) და Ebony (ვარდისფერი) ცილების მანათობელი ანტისხეული. *Ebony* გენი ვლინდება, როცა პიგმენტური ლაქა ლოკალიზებულია სრულიად განვითარებულ ფრთაზე (ქვემოთ). (გ) მწვანე მანათობელი ცილა (GFP) აცნობებს გენიდან მიღებული cis-მარეგულირებელი დნმ-ის შემცველი ტრანსგენური კონსტრუქციის გენის ექსპრესიას, რომელიც მართავს ექსპრესიას ნემატოდას *Caenorhabditis briggsae*-ის ფარინქსის არეში (ა photo by Matthew Haryris; ბ photos by John True; გ photo by Eric Haag, used by permission of Takao and Eric Haag.)

**სურ. 20.4.** ხერხემლიანების უკანა ტვინში Hox გენების სეგმენტ-სპეციფიკური სტრუქტურების ფუნქციები. თავის ემბრიონის სქემაზე ნაჩვენებია რამდენიმე სეგმენტისგან შემდგარი უკანა ტვინი. ჰომოლოგიური მონაკვეთები თავის უკანა ტვინში და ზურგის ქორდაში Hoxb გენების ექსპრესიის სეგმენტურ სტრუქტურას ასახავს, ხოლო მუქი ფერი გენის ძლიერ ექსპრესიას შეესაბამება. ორთავიანი ისრები Hoxb ჯგუფების გენებს *Drosophila*-ს ჰომოლოგიურ Hox გენებთან აკავშირებს (After McCinnic and Krumlauf 1992.)



რაც ალბათ განსაზღვრავს ანტერიორ-პოსტერიული ღერძის იდენტობის გაძლიერებას. ცხოველთა მრავალფეროვნების შესწავლისას ძნელია Hox გენებთან დაკავშირებული აღმოჩენების მნიშვნელობის გადაფასება. ბიოლოგიის ისტორიაში პირველად მოხდა განვითარების საერთო გენეტიკური ჩარჩოს შემუშავება, რომელიც ყველა მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის ონტოგენეზს მოიცავს. მანამდე ძალიან ცოტა ბიოლოგს თუ სჯეროდა, რომ ხერხემლიანებს და უხერხელოებს განვითარების ფუნდამენტური გენეტიკური საფუძვლები საერთო აქვს. ამ აღმოჩენებმა ცხოველთა განვითარების საერთო ასპექტების კვლევის პოტენციური წარმოქმნა (დორზალურ-ვენტრალური სტრუქტურების და კიდურების განვითარების). ასეთი ასპექტების რაოდენობა სულ უფრო იზრდება (Carroll et al. 2001; Wilkins et al. 2002). საინტერესოა, რომ



**სურ. 20.5.** მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების Hox გენების კომპლექსის საგარეო ევოლუცია. ვერტიკალური თეთრი ხაზები ორთოლოგიური Hox გენების ამჯერად არსებულ ჯგუფებს განაცალკევებს. გენების დუბლიკაციის მნიშვნელოვანი მოვლენები შტრიხებით არის აღნიშნული. მკვეთრი კონტრუბუტის მქონე გენები აღნიშნავენ, რომ ამ ჰომოლოგიის სრული თანმიმდევრობები გაშიფრულია. წვეტილი კონტრუბუტები აღნიშნავენ, რომ ჰომოლოგიის თანმიმდევრობების მხოლოდ ნაწილია ცნობილი (After Carroll et al. 2001.)

მორფოლოგიური ევოლუციით დაინტერესება გაზარდა *მუდმივი* (დაკონსერვებული) და არა განვითარებადი თვისებების აღმოჩენამ. ამ აღმოჩენების შედეგად ახალი შეკითხვები გაჩნდა. რა საფუძველი აქვს ცხოველთა ტაქსონებში განსხვავებული აგებულების მქონე სხეულების არსებობას? როგორ აისახება ამ განსხვავებებზე დაკონსერვებული გენეტიკური ფაქტორები?

თანამედროვე EDB ამ შეკითხვებზე პასუხის გაცემას ცდილობს. მაგალითად, მეცნიერებმა *Ubx* გენი იმ ძველი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად გამოიყენეს, რომლის თანახმად აგებულებაში არსებული ძირითადი განსხვავებები, როგორც არის პეპლების და ორფრთიანი ბუმბების უკანა ფრთები, შესაძლოა კონკრეტული Hox გენის ტრანსკრიფციის ჩართვით ან გამორთვით იყოს გამოწვეული. შონ კეროლმა და მისმა კოლეგებმა დაამტკიცეს, რომ *Drosophila*-ს ბზუალესა და პეპლის უკანა ფრთას შორის არსებული განსხვავება Hox გენის სხვადასხვა ექსპრესიის შედეგი არ არის, *Ubx* ორივე თვისებაში ვლინდება (Warren et al. 1994). აქედან გამომდინარე, უკანა ფრთის მორფოლოგიის მიხედვით ტაქსონების დივერგენცია სხვა გენების ექსპრესიით არის განპირობებული. Hox გენები ცილებს (ტრანსკრიფციის ფაქტორებს) აკოდირებს, რომლებიც ღმ-ის საკონტროლო რეგიონების ტრანსკრიფციას (რომლებსაც პრომოტორებს, გამაძლიერებლებს ან cis-მარეგულირებელ ელემენტებს უწოდებენ) “ქვედა დინების” მიმართულებით, ან სამიზნე გენებთან მიმართა არეგულირებს (იხ. დანართი B). როგორც ჩანს, მორფოლოგიური დივერგენცია გამოწვეულია იმ გენების ექსპრესიის ცვლილებით, რომლებსაც Hox გენები არეგულირებს. სინამდვილეში, *Drosophila*-ს და პეპლის უკანა ფრთები რამდენიმე სამიზნე *Ubx* გენის ექსპრესიით განსხვავდება (Carroll et al. 1995; Weatherbee et al. 1998).

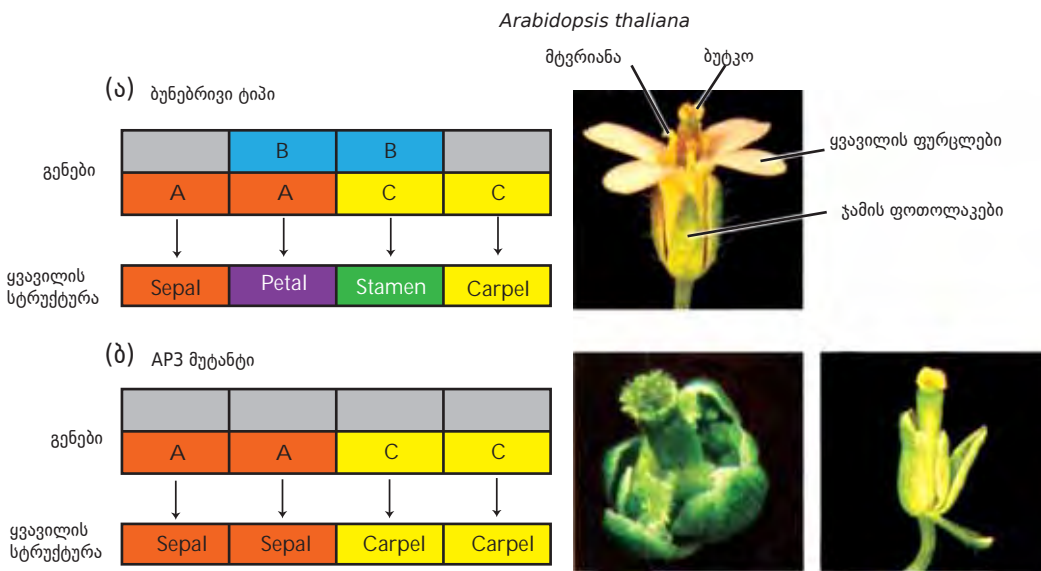
მეორე სახის კვლევებმა აჩვენა, რომ Hox გამოვლენის სეგმენტურ დომენებში განსხვავება მჭიდროდ კორელირებს ცხოველის სხეულის აგებულების ევოლუციასთან. მაგალითად, კიბოსნაირების ყველა ჯგუფში (გარდა საბამისო მხარფეხიანების), რომელთაც მხოლოდ ერთი მკერდის გამონაზარდი აქვს, *Ubx* და *abdA* გენების ექსპრესიის ანტერიული მღვარი შესაბამეა იმ მკერდის სეგმენტებს შორის არსებულ საზღვარს, რომლებიც მაქსილიპედებს ატარებენ (მცირე ზომის კიდურის მაგვარ გამონაზარდებს, რომლებიც კვებისთვისაა სპეციალიზირებული) და იმ სეგმენტებს შორის საზღვარს, რომლებიც მკერდის კიდურების მატარებელია (იხ. სურ. 3.7). მაშასადამე, ამ Hox გენების სივრცითი ექსპრესიის ცვლილების საშუალებით სეგმენტები და მათი დანამატები ერთმანეთისგან უფრო განსხვავებული (ინდივიდუალური; იხ. მე-3 თავი) ხდება. ასეთივე კორელაციები გვხვდება Bilateria-ში (Carroll et al. 2001). ეს ნიშნავს, რომ ორგანიზმების ტიპში და ტიპებს შორისაც Hox გენების გამოვლინების სტრუქტურის ევოლუციური ცვლილება სხეულის აგებულების ადაპტაციის საფუძველია.

ცხოველთა დივერსიფიკაციაში Hox გენების როლის შესწავლამ მორფოლოგიური ევოლუციის ახლებური გააზრების საშუალება მოგვცა. ახლებური მიდგომა ეფუძნება იმ იდეას, რომ გენების საერთო სიმრავლეების (ზოგჯერ ინსტრუმენტს უწოდებენ) სივრცესა და დროში რეგულირების ცვლილებები მორფოლოგიური ევოლუციის ძირითადი მიზეზია. ამ თავის დარჩენილ ნაწილში დაგინახავთ, თუ როგორ გვეხმარება გენებით რეგულირებული ევოლუციის შესწავლა ორგანიზმების ევოლუციის გაგებაში.

## თანამედროვე EDB-ის სხვადასხვა მტკიცებულებები

გენური ექსპრესიის სტრუქტურებს (დანართი A) მორფოლოგიურ, შედარებით ემბრიოლოგიურ და ფილოგენეტიკურ მონაცემებთან ერთად, ხშირად იყენებენ განვითარების გენეტიკის საფუძველების და მორფოლოგიური თვისებების ისტორიის დასადგენად. განვითარების გენეტიკის მონაცემები, როგორიცაა მუტანტებიდან ან გენეტიკურად შეცვლილი ინდივიდებიდან (რომლებიც ავლენს ინტერესის გენის ან ცილის მცირე ან გადაჭარბებულ ექსპრესიას) მიღებული ფენოტიპური ინფორმაცია, ზუსტად ადასტურებს, რომ ქსოვილის ან სტრუქტურის განვითარებისთვის საჭიროა კონკრეტული გენი. მაგალითად, ფარულთესლოვანი ყვავილების ევოლუციის ბოლო კვლევებმა (მუტანტი ფენოტიპებიდან მიღებული ინფორმაციის დახმარებით) ევოლუციური ჰიპოთეზის ჩამოყალიბების გზა დასახა. ორლებნიანი მცენარის ყვავილებში განსხვავებული სტრუქტურების: ჯამის ფოთოლაკების, ყვავილის ფურცლების, მტვრიანებისა და ბუტკოს კონცენტრირებული რგოლების, ან რგოლოვანი ფოთლების თვისებების ჩამოყალიბებისთვის საჭიროა ტრანსკრიფციის ფაქტორების სამი კლასი (ავლნიშნოთ A, B და C) (Ma and DePamphilis 2000; სურ. 20.6ა). ჯამის ფოთოლაკებს მხოლოდ A გენის ექსპრესია განსაზღვრავს, ყვავილის ფოთლებზე A და C გენების ექსპრესია აისახება, მტვრიანებზე B და C გენების ექსპრესია მოქმედებს, ხოლო ბუტკო მხოლოდ C გენის ექსპრესიამა და მოკიდებული. ყვავილის განვითარების განმავლობაში რომელიმე გენის რომელიმე კონკრეტული კლასის ექსპრესიის დაკარგვა ერთი სტრუქტურის მეორე სტრუქტურად გარდაქმნას იწვევს. მაგალითად, *Arabidopsis thaliana*-ში B გენის APETALA3 (AP3) მუტაცია ყვავილის ფურცლებს, ჯამის ფოთოლაკებად გარდაქმნის, მტვრიანებს კი ბუტკოებად აქცევს (სურ. 20.6ბ). ერთლებნიან მცენარეებში, მაგ. სიმინდში, მსგავსი მუტანტი ფენოტიპების და ABC გენების ჰომოლოგიების ექსპრესიის სტრუქტურების არსებობა მიუთითებს, რომ ყვავილის სტრუქტურების სისტემა წინაპრულია და მცენარეების სხვადასხვა ტაქსონებში ყვავილის სტრუქტურებს





**სურ. 20.6.** ყვავილის განვითარების ABC მოდელი. (ა) ფარულთესლოვანების ყვავილის ორგანოების ოთხი რგოლის სქემა გამოსახულია A, B და C კლასის გენების ექსპრესიის სტრუქტურასთან ერთად. ბუნებრივი *Arabidopsis*-ის ყვავილი (მარჯვნივ) გენების ჩვეულებრივი ექსპრესიის ფენოტიპურ შედეგს ასახავს. (ბ) მუტანტ *Arabidopsis*-ებს B კლასის AP3 გენის ექსპრესია აკლია. ყვავილის ფურცლები ჯამის ფოთოლაკებად გარდაიქმნა, ხოლო მტვრიანები ბუტკოებად გადაიქცა (Photos courtesy of J. Bowman.)

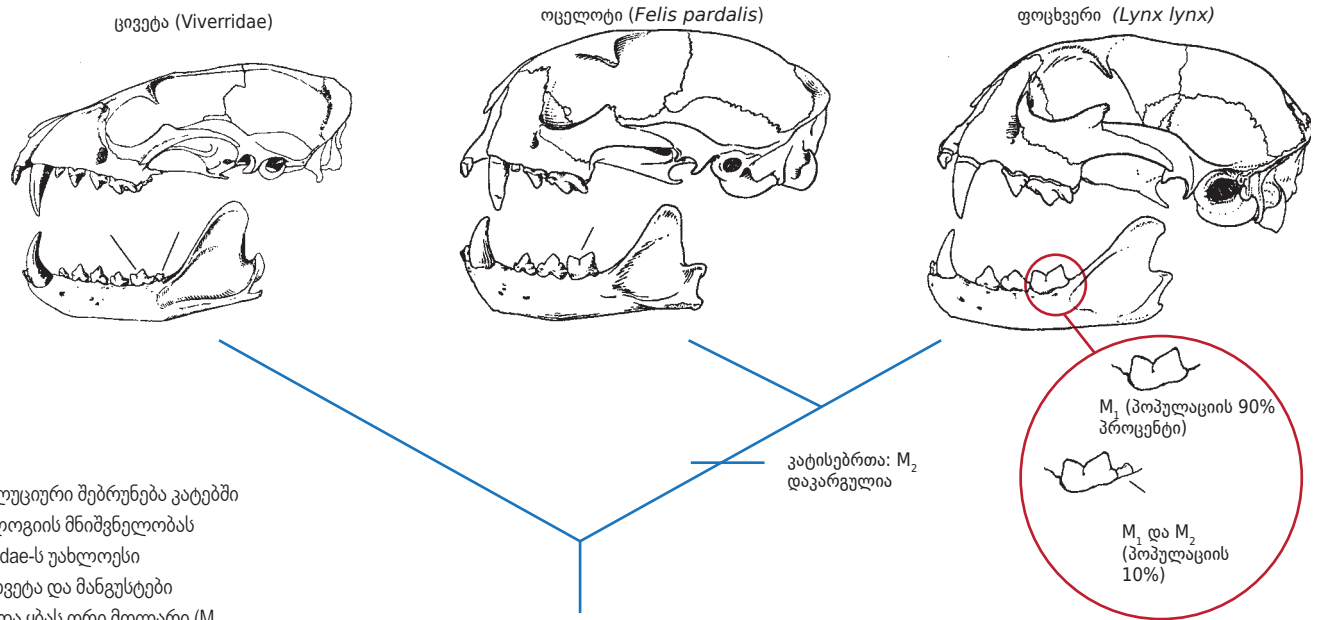
შორის ჰომოლოგიები მართლაც არსებობს (Ambrose et al. 2000). ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობების მონაცემები ადასტურებს, რომ ABC სისტემა ფარულთესლოვანი მცენარეების ევოლუციამდე ბევრად ადრე ჩამოყალიბდა (Purugganan 1997), ხოლო B და C კლასის გენების ჰიპოთეტური ჰომოლოგიები არაყვავილოვან მცენარეებშიც ("შიშველთესლოვანებში") ვლინდება (Rutledge et al. 1998; Winter et al. 1999). ასეთ მცენარეებს ყვავილოვანი მცენარეები (ფარულთესლოვანები) სულ მცირე 300 მილიონი წლის წინ გამოეყო. ამ გენების უძველესი ფუნქცია შესაძლოა მამრისა და მდედრის რეპროდუქციული ორგანოების აგებულების განსაზღვრაც იყოს.

### ჰომოლოგიის განვითარებადი ცნება

ჰომოლოგიის ფილოგენეტიკური ცნება შედარებით ბიოლოგიისთვის და სისტემატიკისთვის ფუნდამენტურია. ამ ცნების თანახმად, ჰომოლოგიური თვისება არის ის თვისება, რომელიც მეტ-ნაკლები მოდიფიკაციის შედეგად მიღებულია იმ საერთო წინაპრისგან, რომელშიც ეს თვისება განვითარდა. აქედან გამომდინარე, ჰომოლოგიური სტრუქტურები სინაპომორფებია (Donoghue 1992; G. P. Wagner 1989b). ჰომოლოგია შეიძლება დავადგინოთ გარკვეულ ადგილზე არსებული მსგავსებების კომბინაციის შედარებით სხეულის სხვა სტრუქტურებთან, ზოგიერთი სტრუქტურული თვისებების მსგავსებით და შუალედური ფორმების (ან სახეობებს შორის (ნამარხ, ან თანამედროვე), ან ონტოგენეზის მიმდინარეობისას) არსებობით. იმის მერე, რაც ასეთი დაკვირვება ჩატარდა, თვისების ჰომოლოგიის ჰიპოთეზის შეფასება ტარდება ტაქსონის იმ ფილოგენეზთან შედარებით, რომელიც მიღებულია სხვა თვისებებზე დაყრდნობით (იხ. მე-3 თავი).

მოსალოდნელია, რომ გენეტიკურად და განვითარების თვალსაზრისით მსგავსი თვისებები ჰომოლოგიურია, ხოლო ფილოგენეტიკურად ჰომოლოგიურ სტრუქტურებს გენეტიკური და განვითარების მსგავსი საფუძველი აქვს. მაგრამ ზოგიერთი კვლევა ასეთ დასკვნებთან კონფლიქტშია. რამდენიმე ევოლუციური ბიოლოგი ბიოლოგიური ჰომოლოგიის ცნებასაც იყენებს (Roth 1988, 1991; G. P. Wagner 1989a; P. J. Wagner 1996).

სერიული ჰომოლოგიური სტრუქტურები, როგორიცაა ფეხსახსრიანების კიდურები ან ხერხემლიანების კბილები, ონტოგენეზის მსვლელობაში განვითარების საერთო გენეტიკურ საფუძველს ამჟღავნებს, თუმცა სახეობის შიგნით ისტორიულად ჰომოლოგიური არ არის. უფრო ღრმა კოფლიქტს მრავალი ევოლუციური შებრუნებაც ქმნის. მაგალითად, მეორე მოლარი, რომელიც მტაცებლების უმეტესობას აქვს, კატების ოჯახის (Felidae) წინაპარში დაიკარგა, ხოლო შემდეგ კატისებრთა ერთ-ერთ წარმომადგენელს - ფოცხვერს აღმოაჩნდა. ეს კბილი 10 ფოცხვერიდან დაახლოებით ერთს აქვს (Kurtén 1963; სურ. 20.7). ფოცხვერის მეორე მოლარი მტაცებლების მეორე მოლარის ფილოგენეტიკურად ჰომოლოგიური არ არის, ის უფრო ჰომოპლაზიურია. მიუხედავად ამისა, განვითარების გენეტიკის თანახმად, ის წარმოადგენს „იგივე“ კბილს, ვინაიდან მისი წარმოქმნელი მექანიზმი, სხვა მტაცებლების იგივე სტრუქტურის წარმოქმნის მექანიზმების



სურ. 20.7. ევოლუციური შეზღუდვა კატებში (Felidae) პომოლოგიის მნიშვნელობას ართულებს. Felidae-ს უახლოესი ნათესავების (ცივეტა და მანგუსტები (Viverridae)), ქვედა ყბას ორი მოლარი ( $M_1$ ,  $M_2$ ) (პლემიომორფული მდგომარეობა) აქვს. Felidae-ს მხოლოდ ერთი  $M_1$  კბილი, ხოლო ფოცხვერის ინდივიდების 10%-ს  $M_2$  კბილიც აქვს (After Grassé 1955; Hall and Kelson 1959; Kuré 1963.)

მსგავსია ან იდენტურია (Raff 1966).

ფილოგენეტიკურ და ბიოლოგიურ პომოლოგიას შორის კიდევ ერთი კონფლიქტი არსებობს. ეს არის ფილოგენეტიკურად პომოლოგიური თვისებების განვითარების საფუძვლებისა და გენეტიკური საფუძვლების ხშირი განსხვავება. მაგალითად, ტეტრაპოდებში დანაწევრების ერთეულების დიფერენცირება პოსტაქსიალური – პრეაქსიალური მიმართულებით მიმდინარეობს, სალამანდრებში კი დიფერენცირება საპირისპირო მიმართულებით ხდება. მეორე მაგალითი: ცხოველის თვალის ლინმა კრისტალინის სხვადასხვა ცილებს შეიცავს, მაგრამ ცხოველების სხვადასხვა ევოლუციური შტოების ლინმების კრისტალინი წინაპარი ცილების დიდი მრავალფეროვნებისგან განვითარდა. პირიქით, სხვადასხვა ტაქსონების განვითარებადი სტრუქტურები და ფუნქციონალურად მსგავსი სტრუქტურები ზოგჯერ ფილოგენეტიკურად პომოლოგიური არ არის. მაგალითად, ცხოველების თვალეები განსხვავებულ ტაქსონებში დამოუკიდებლად განვითარდა, მაგრამ ყველა ტაქსონში თვალის განვითარებას ტრანსკრიფციის ძალიან კონსერვაციული Pax6 ფაქტორი აკონტროლებს. მოყვანილ მაგალითებს მოგვიანებით დეტალურად განვიხილავთ.

ბიოლოგიური პომოლოგიის ცნების თანახმად, თვისება, სახეობების ორგანიზაციის ერთი ღონის ფარგლებში (მაგალითად, ფენოტიპურ დონეზე), შეიძლება პომოლოგიური იყოს, მაგრამ სხვა დონეზე არა (მაგალითად, გენეტიკის ან განვითარების დონეზე). მაშასადამე, მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები მეტ-ნაკლებად მდგრადი ინსტრუმენტების სიმრავლის საშუალებით შეიქმნა. ეს ინსტრუმენტი შეიძლება იყოს ინდივიდუალური გენი და ერთი ცილა, ან მრავალცილიანი ჯაჭვები. მორფოლოგიური ევოლუცია დიდწილად სწორედ ასეთი ინსტრუმენტების დახმარებით მიმდინარეობს (Jacob 1977). თანამედროვე EDB-ის ამოცანა იმის გაგებაა, თუ როგორ არის აწყობილი (ამ ინსტრუმენტების დახმარებით) ბიოლოგიური, პომოლოგიური სტრუქტურები.

### ევოლუციურად კონსერვირებული განვითარების გზები

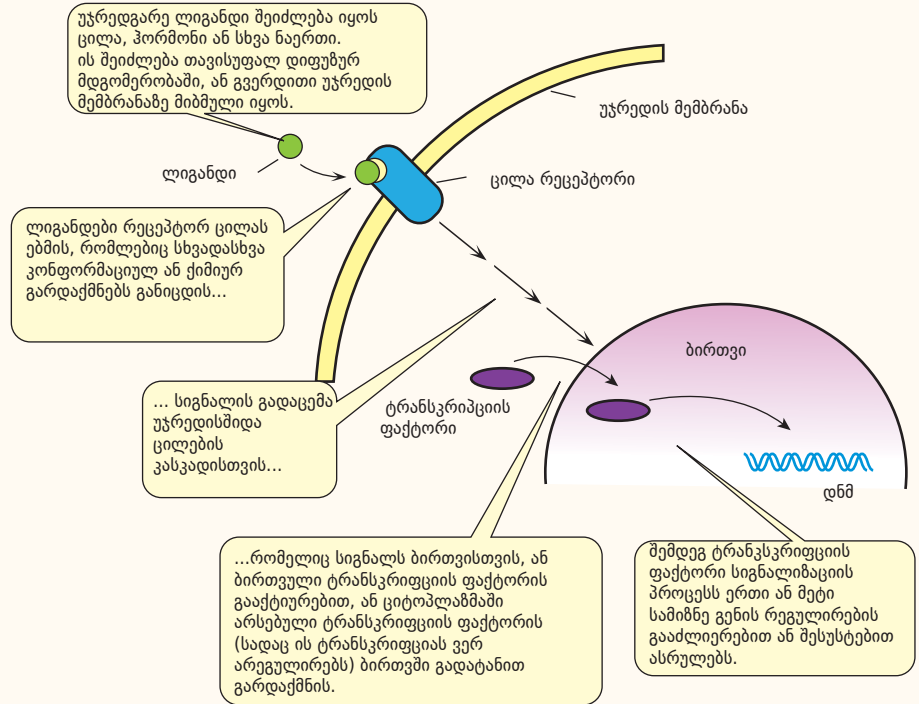
გენებს, რომლებიც იერარქიებში ან ბადეებში მორფოგენების ფუნქციებს არეგულირებს, განვითარების გზები ან განვითარების ჯაჭვები ეწოდება (დანართი B). ასეთი გენები სასიგნალო ცილებს აკოდირებს, რომლებიც უჭრედებს შორის არსებულ მოლეკულურ სიგნალებს (ტრანსკრიფციის ფაქტორებს, რომლებიც გზების სიგნალიზაციაზე, ან რეგულაციის გამრდით (გაძლიერებული რეგულაცია), ან შემცირებით (შემცირებული რეგულაცია) პასუხისმგებელია) სამიზნე გენებზე გადართავენ (ტრანსკრიფციის მიმდინარეობისას). თავის მხრივ, მარეგულირებელი გენები განვითარებაზე და ფიზიოლოგიაზე რეალურად მოქმედ ცილებს (მაგალითად, ფერმენტებს და ციტოქინინის ცილებს) აკოდირებს. რამდენიმე განვითარების გზა, რომელიც ძირითადი ორგანოების ან გამონაზარდების (დამატებების) ფორმირებას აკონტროლებს, როგორც ჩანს, ძლიერად კონტროლდება ტრანსკრიფციის მდგრადი ფაქტორებით (reviewed in Carroll et al. 2001).

**დანართი 20B. განვითარების გზების კომპონენტები**

Hox გენები ჰომეოტური სელექტორი გენების მაგალითია. ისინი აკონტროლებს კონკრეტული ქსოვილების, ორგანოების და სხეულის რეგიონების სტრუქტურირებასა და განვითარების მსვლელობაში გენის ექსპრესიის კასკადს (ტრანსკრიფციის). თუ სელექტორი გენი, როგორცაა *Ultrabithorax*, არასწორედ ვლინდება, ქსოვილები ან ორგანოები შეიძლება საერთოდ არ განვითარდეს ან სხვა სტრუქტურებად გარდაიქმნას (იხ. სურ. 20.2).

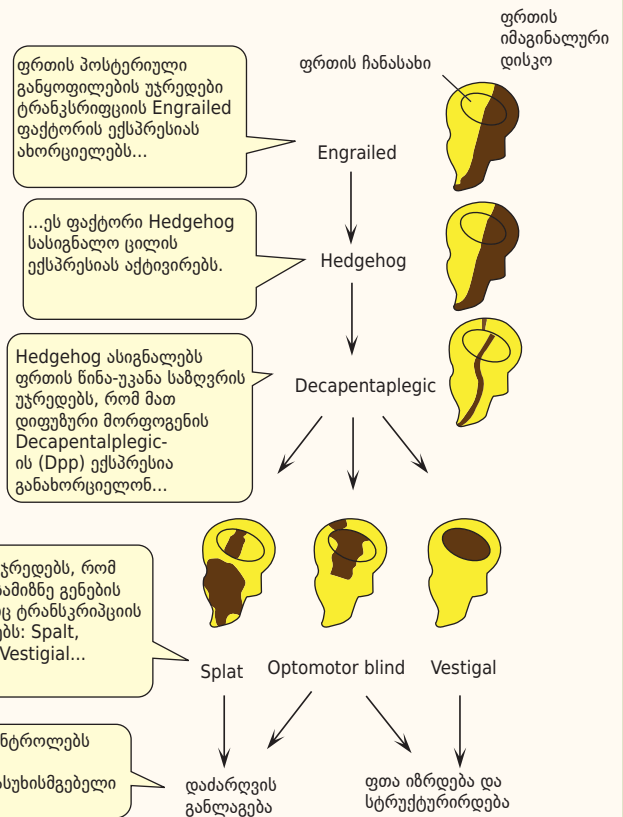
**ტრანსკრიფციის ფაქტორები** ჰომეოტური სელექტორი გენების უმეტესობის გარდა, მრავალი სხვა გენის ექსპრესიას, მათ შორის სტრუქტურული გენების ექსპრესიას აკონტროლებს, რომლებიც მორფოგენებში რეალურად მონაწილე ცილებს (ფერმენტებს და უჯრედის სტრუქტურული კომპონენტებს) აკოდირებს. ტრანსკრიფციის ფაქტორების მოქმედება ხშირად ნაწილობრივ უჯრედის სასიგნალო გზებით რეგულირდება (სურ. 1). ასეთი გზები დამოკიდებულია უჯრედის მემბრანაში არსებულ რეცეპტორულ ცილებზე, რომლებიც პასუხისმგებელია უჯრედშორის სიგნალებზე. ასეთი ცილების მაგალითია ჰორმონები და მცირე მოქმედების არეალის მქონე სასიგნალო ცილები (მორფოგენები). რეცეპტორული ცილები სიგნალებს ტრანსკრიფციის ფაქტორების მაკოდირებელ გენებს გადასცემს. ცხოველებში აღმოჩენილია უჯრედის შვიდი სასიგნალო გზა (ყველა დასათურებულია შემადგენელი ცილის სახელით, როგორცაა Hedgehog ან Notch), მცენარეებში სხვა გზებია ნაპოვნი. ყველა გზა შენარჩუნებულია *Drosophila*-სა და ჭუჭუნოვრებს შორის და ყველა მორფოგენებში და განვითარებადი სხეულის სტრუქტურების ფორმირებაში მონაწილეობს. მათ ცხოველების კონკრეტულ ევოლუციურ შტოებში მრავალი ფუნქცია ხშირად გენების დუპლიკაციის გზით განავითარეს. უჯრედის სასიგნალო გზების უმეტესობა განვითარების განმავლობაში მრავალჯერ გამოიყენება, რაც იმაზე მეტყველებს, რომ მორფოლოგიური სიახლეები შეიძლება სხვადასხვა ქსოვილებში და განვითარების სხვადასხვა ეტაპებზე ამ გზების გადაჯგუფებით განვითარებულიყო.

განვითარების გზებში (განვითარების ფაქტორები) უჯრედის სასიგნალო გზები და ტრანსკრიფციის ფაქტორები შეჭიდულია. ასეთი ჯაჭვი მონაწილეობს *Drosophila*-ს



სურ. 1. უჯრედთაშორისი სიგნალების ტრანსდუქცია (გარდაქმნა) უჯრედის სასიგნალო გზის გავლით.

**სურ. 2. *Drosophila*-ს ჩანასახოვანი ფრთის (იმაგინალური დისკი) განვითარების გზა** უჯრედის სასიგნალო და ტრანსკრიფციის მოვლენების მორიგეობითი აქტივირებისგან შედგება. გენების ექსპრესიის სტრუქტურა მეტი ყავისფერით არის გამოსახული. იმაგინალური დისკოები ებიდედრული უჯრედების ტომრებია, რომლებიც ზოგიერთი მწერის ლარვული განვითარების ადრეულ ეტაპზე ანულირდება. დისკოები ლარვული სტადიის განმავლობაში იზრდება და სტრუქტურირდება. ჭუჭურის სტადიაზე ისინი მრდასრულის გარე სტრუქტურად ვითარდება, როგორცაა ფრთა ან გენიტალია



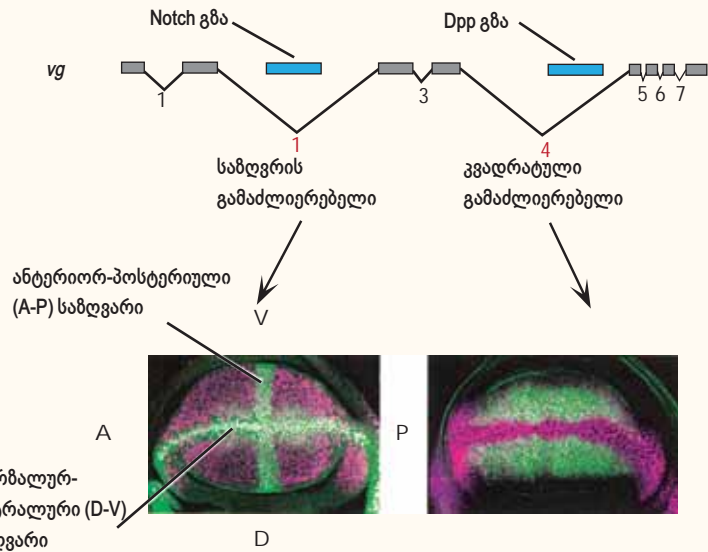
ასეთი ჯაჭვი მონაწილეობს *Drosophila*-ს



### დანართი 20B. (გაგრძელება)

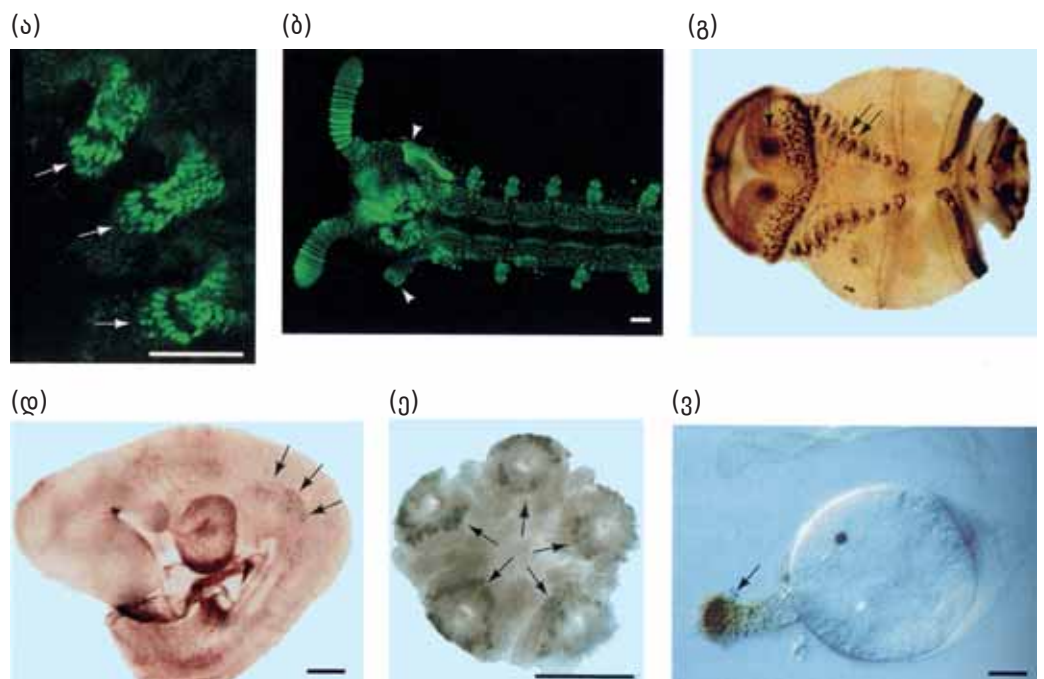
ფრთის სტრუქტურირებაში, რომელიც ფრთის იმაგინალურ დისკოში მიმდინარეობს (სურ. 2). განვითარების ჯაჭვების საბოლოო შედეგია გენების ექსპრესიის სტრუქტურები, რომლებიც ზრდასრული სტრუქტურების განვითარებას (მაგალითად დროზოფილას ფრთის) წარმართავს.

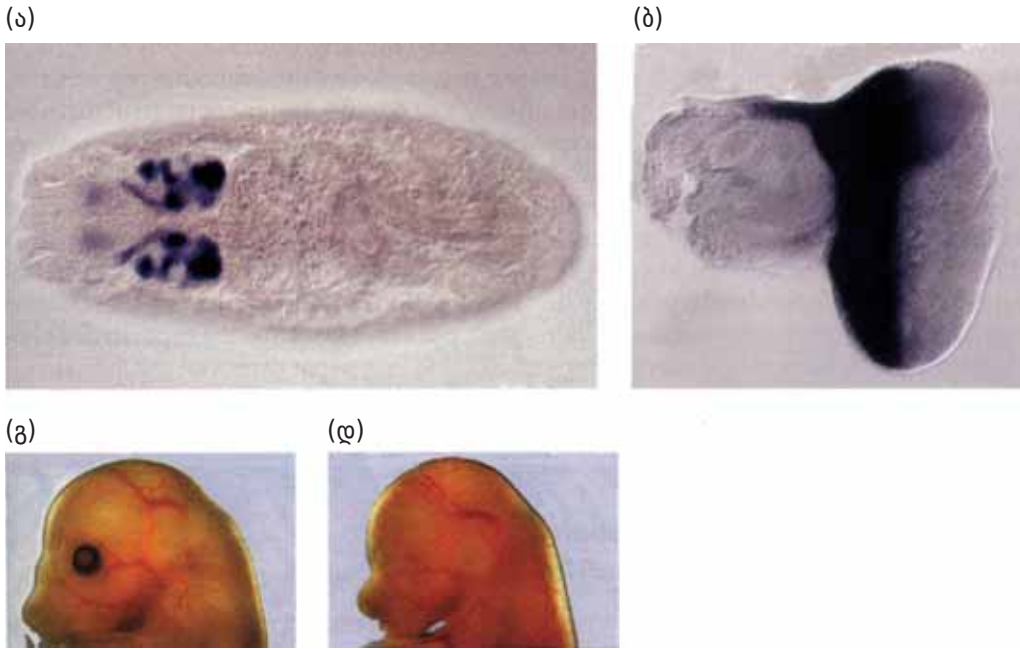
გენის ტრანსკრიფციის გაძლიერება ან შესუსტება დამოკიდებულია ტრანსკრიფციის ფაქტორების მიხედვით, ამ გენის გამაძლიერებელ თანმიმდევრობასთან. გამაძლიერებლები გენეტიკური გადამრთველის სახით მოქმედებს (ტრანსკრიფციის ფაქტორებით განპირობებულ სპეციფიკურ სივრცე-დროის განლაგებაში, გენის ტრანსკრიფციის კონტროლის საშუალებით). ზოგიერთ ტრანსკრიფციის ფაქტორს გენის ექსპრესიის ან გაძლიერება, ან შესუსტება შეუძლია, სხვები კი ორივე მოვლენას ერთდროულად იწვევს (რაც დამოკიდებულია სხვა ცილებზე, რომლებთანაც ისინი ურთიერთქმედებს და სპეციფიკური გამაძლიერებლის თანმიმდევრობაზე, რომელსაც ისინი ებმის). მე-3 სურათზე ნაჩვენებია *Drosophila*-ს *vestigial* გენის ორი გამაძლიერებელი, რომელიც განვითარებად ფრთაში *vestigial*-ის ექსპრესიაზე მოქმედებს. Notch სასიგნალო გზის ტრანსკრიფციის ფაქტორები ებმის იმ გამაძლიერებელს, რომელიც მართავს *vestigial* – ის ექსპრესიას ფრთის ზედაპირის ანტერიორ-პოსტერიორ და დორზალურ-ვენტრალურ სამღვარეზე. ამავე დროს Dpp გზის ტრანსკრიფციის ფაქტორები იმ გამაძლიერებლებს ებმის, რომლებიც ექსპრესიას ფრთის ზედაპირის ოთხ ნაწილში მართავს, რაც ავსებს სამღვრების სტრუქტურას. ფრთის ნორმალური განვითარება *vestigial* – ის ექსპრესიის ზუსტად ასეთ სტრუქტურას ითხოვს.



სურ. 3. *Drosophila*-ის *vestigial* (*vg*) გენის გამაძლიერებლები. *vestigial*-ის ეგზონები ნაცრისფრად არის ნაჩვენები, ხოლო ინტრონები დანომრილია. *vestigial*-ში აღწერილია ორი განსხვავებული გამაძლიერებელი. ერთი "სამღვრის გამაძლიერებელი" (მე-2 ინტრონი) ნაწილობრივ კონტროლდება Notch უჯრედის სასიგნალო გზით და *vestigial*-ის ექსპრესიას (ფრთის იმაგინალური დისკოს ანტერიორ-პოსტერიორ და დორზალურ-ვენტრალურ სამღვრეზე არსებულ ჯვრის მაგარ სტრუქტურაში) აქტივირებს. სხვა, „ფრთის ნაწილების“, გამაძლიერებელი (მეოთხე ინტრონი) ნაწილობრივ DDP სასიგნალო გზით კონტროლდება და აქტივირებს *vestigial*-ის ექსპრესიას ოთხ ნაწილიან კომპლემენტალურ სტრუქტურაში. (Photos courtesy of Sean P. Carroll.)

სურ. 20.8 სხვადასხვა ცხოველების ჩანასახოვანი გამონაზარდების *Distless* ოჯახის გენების ექსპრესია. (ა) პეპელას *precis coenia*-ის მუხლუხოს მუცლის პროკიდურები (ისრები). (ბ) Onychophoran *Peripatopsis capensis*-ის ანტენები (ჭიანჭველა), პირის პაპილები და ლობოპოდები. (გ) პოლიქეტა რგოლოვანი ჭიის (*Chaetopus variopedatus*) ემბრიონის პარაპოდიალური რუდიმენტები (ისრები). (დ) თავის წინა კიდურების ჩანასახი (ისრები). (ე) ზღვის ზღარბის *Stronylocentrotus droebachiensis*-ის მეტამორფოზული ლარვას მილისებრივი კიდურები (ისრები). (ვ) ასციდიის (*Molgula occidentalis*) ლარვას ამპულა (ისარი). მასშტაბი=0,1მმ (Photos courtesy of Grace Boekhoff-Falk.)





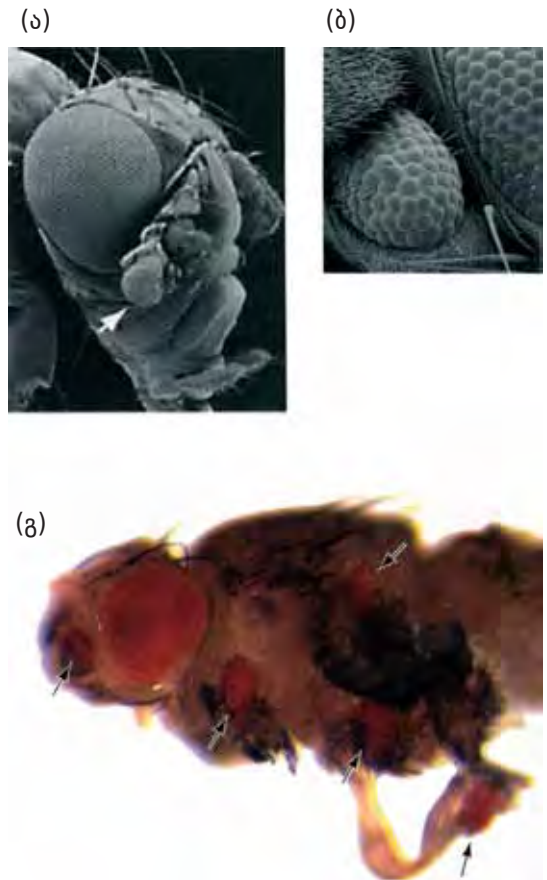
**სურ. 20.9.** ცხოველის თვალის განვითარებისას Pax6/eyeless გენის ექსპრესია ნაჩვენებია ხ-გალაქტოზიდაზა რეპორტორი გენის ლურჯად შეღებვით. (ა, ბ) *Drosophila*. (ა) *eyeless* გენის გამოვლენა ლარვას თვალის წინამორბედში და სხვა მიმდებარე ქსოვილებში. (ბ) თვალის იმაგინალური დისკოს ახლო ხედი (მარჯვნივ), ეს ლარვეული უჯრედების ჯგუფია, რომელიც ზრდასრულის თვალად ყალიბდება. *eyeless* გენი ვლინდება სამღვარის მსგავსი სტრუქტურების წინ, რომელსაც მორფოგენეტიკური ლარი ეწოდება. ის უკანა ნაწილიდან წინა ნაწილში თვალის განვითარების პროცესში გადაინაცვლებს და სამღვარავს დიფერენცირებულ და არადიფერენცირებულ უჯრედებს შორის არსებულ სამღვარს. სურათის მარჯვნივ მხარეს ანტენას იმაგინალური დისკოა, რომელიც ზრდასრულის ანტენის ზრდის საფუძველია. (გ) თავის განვითარებადი თვალი პიგმენტის წრეს ჰგავს. (დ) მუტანტ *Small eye (Sey)* თავს Pax6 გენის ექსპრესია არა აქვს და თვალი მცირე ზომისაა ან საერთოდ არ არის (ა, ბ courtesy of Georg Halder; გ, დ courtesy of Robert Hill.)

მაგალითად, *Distalless* გენი სხეულის გამონაზარდების განვითარების მაკონტროლებელ ტრანსკრიფციის ფაქტორს აკოდირებს. ეს გამონაზარდები ორგანიზმების სხვადასხვა ტიპებში ძალიან განსხვავებულ სტრუქტურებად ვითარდება (სურ. 20.8) (Panganiban et al. 1997).

ამის მაგალითია *eyeless* გენი, რომელიც მეცნიერებმა თავდაპირველად შემცირებული ზომის თვალის ან თვალის საერთოდ არმქონე მუტანტ *Drosophila*-ებში აღმოაჩინეს. ძუძუმწოვრების *eyeless*-ის ჰომოლოგიურ Pax6-ში მომხდარი მუტაცია, ასევე იწვევს თვალის ზომის შემცირებას. Pax6/eyeless გენი აქტიურებს მარეგულირებელი ცილების (რომლებიც აკონტროლებენ თვალის განვითარებას და დიფერენციაციას) იერარქიის ტრანსკრიფციას. Pax6/eyeless გენი ემბრიონების განვითარებად თვალში ვლინდება (სურ. 20.9). მეცნიერებმა *Drosophila* გენეტიკური ინჟინერიის დახმარებით ისე შეცვალეს, რომ *eyeless* გენი სხეულის იმ ნაწილებში გამოვლენილიყო, სადაც ნორმაში ის არ ვლინდება (**ექტოპიური ექსპრესია**). ექსპერიმენტის შედეგად მკვლევრებმა აღმოაჩინეს, რომ ეს გენი სხეულის უჩვეულო ნაწილებზეც ექტოპიური თვალების ინდუქციას იწვევს (სურ. 20.10ა,ბ). კიდევ უფრო საოცარია ხერხემლიანებსა და უხერხემლოებს შორის Pax6/eyeless გენის ფუნქციონალური კონსერვაცია. *Drosophila*-ში ექსპრესიისას თავის და კალმარის Pax6 გენები ექტოპიური თვალის ინდუქციას იწვევს (სურ. 20.10გ). ახალი აღმოჩენები ადასტურებს, რომ როგორც მინიმუმ ორ გენს, რომელსაც Pax6 არეგულირებს, *Drosophila*-ს და ძუძუმწოვრების თვალის განვითარებაში ფუნქცია აქვთ შენახული (Oliver et al. 1995; Xu et al. 1997). სწორედ ამიტომ Pax6 გენის ჰომოლოგებს ცხოველების სხვადასხვა სახეობების გენომში მოთავსებისას ფუნქციონირება შეუძლია.

რთული ორგანოს (აღამიანის თვალის მსგავსი) განვითარების საკითხი როგორც დარჯინს, ასევე მის შემდგომ მოღვაწე უამრავ მეცნიერს აინტერესებდა. დარჯინის ამრიტ, ფოტორეცეპციის რამდენიმე შუალედურ ეტაპს შეიძლება ადაპტაციური მნიშვნელობა ჰქონდეს, რაც უფრო რთული თვალის ევოლუციას განაპირობებს. ამ იდეის თანახმად,

**სურ. 20.10.** *Drosophila*-ს ექტოპიური თვალის ფორმირება. (ა) მცირე ზომის ექტოპიური თვალი ანტენას ფუძეში (ისარი), *eyeless* გენის ექტოპიური ექსპრესიის შედეგად წარმოიქმნება. (ბ) ექტოპიური თვალის, რომელიც იგივე მორფოლოგიას ავლენს, რასაც მის ახლოს გამოსახული ჩვეულებრივი რთული თვალი. ახლო ხედვა. (გ) აღამიანის Pax6 გენის ექტოპიური ექსპრესია (რომელსაც წარმართავს *dpp* გენის გამაძლიერებლები) თვალის წარმოქმნას მრავალ ადგილას იწვევს (ისრები) (ა, ბ courtesy of W. G. Gehring; გ courtesy of Nadean Brown.)





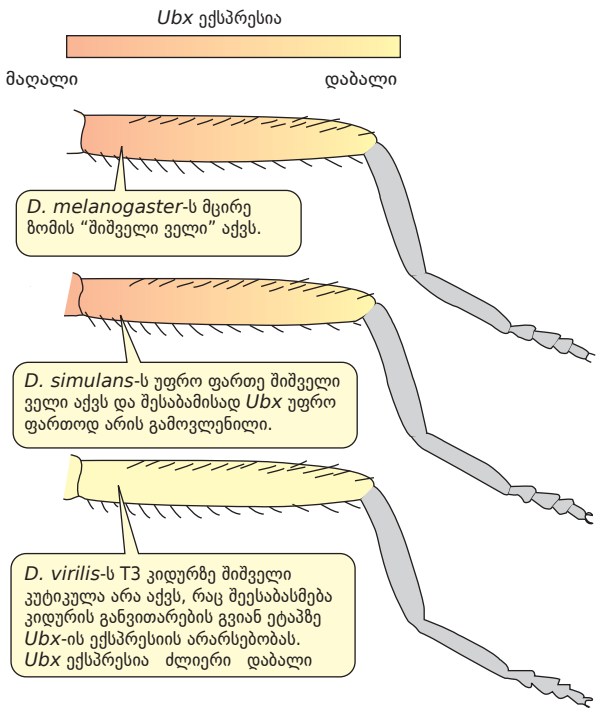
ცხოველთა საბაზისო ტიპებს, როგორცაა მსუსხავები, ძალიან მარტივი "თვალის ლაქები" აქვს, რომლებიც ფოტორეცეპტორული პიგმენტების (როდოპსინების) შემცველი რამდენიმე უჯრედისგან შედგება. სხვა უხერხემლოებს კი სხვადასხვა სირთულის და ტიპის თვალები აქვს (იხ. სურ. 21.12). ცხოველის რთული თვალის სტრუქტურების მრავალფეროვნების გამო ზოგიერთი მეცნიერი თვლის, რომ თვალი რამდენჯერმე განვითარდა (Fernald 2000), თუმცა Pax6/eyeless გენების და სამიზნე გენების უნივერსალური ფუნქცია ერთჯერად წარმოშობაზე მეტყველებს. ამჟამად ითვლება, რომ ძალიან დიდი ხანია, რაც Pax6 გენი ფოტორეცეპტორი ორგანოების უნივერსალური კომპონენტების (როგორცაა როდოპსინის პიგმენტები) ექსპრესიას არეგულირებს, მაგრამ ცხოველთა სხვადასხვა ევოლუციურ შტოში მორფოლოგიური თვისებები დამოუკიდებლად განვითარდა, რისი მიზეზიც სხვა გენების მოქმედებაა, რომლებიც მოგვიანებით Pax6 გენის მიერ რეგულირებადი გახდა (see Wilkins 2002, გვ. 148-155). მაშასადამე, ფოტორეცეპციის უნარი შესაძლოა ჰომოლოგიური, მაგრამ ამ ფუნქციის შემსრულებელი სტრუქტურების თვისებები (მაგალითად, თვალი) შეიძლება ჰომოლოგიური არ იყოს.

### გენების რეგულირების ეპოქა: განვითარების ეპოქის ძვაკუთხედი

გენების ექსპრესიის რეგულირება, რომელიც კონკრეტულ დროს და კონკრეტულ ქსოვილებში მიმდინარეობს გენების გააქტიურება - დათრგუნვით ხდება, რაც ყოველი გენის ცალკეული გამაძლიერებელი მიიღწევა. დნმ-ის ეს თანმიმდევრობები სპეციფიკურ უჯრედებში ან განვითარების სპეციფიკურ ეტაპებზე ტრანსკრიფციის ფაქტორების კონკრეტულ სიმრავლეს ებმის. მაგალითად, რამდენიმე გენი, რომელთა ექსპრესია დროზოფილას განვითარებად ფრთაში ხდება, ტრანსკრიფციის Scalloped და Vestigial ფაქტორებით რეგულირდება. ეს ფაქტორები ააქტიურებს ფრთის განვითარებისთვის საჭირო გენებს (Guss et al. 2001). ამ გენების არამაკოდირებელი დნმ (ინტრონები) Scalloped - ისთვის და Vestigial - ისთვის მიბმის ერთ, ან რამდენიმე ადგილს (ყოველი მათგანი 8-9 ნუკლეოტიდის სიგრძისაა) მოიცავს (იხ. B დანართის მე-3 სურათი). გამაძლიერებელი ერთი ან რამდენიმე ასეთი საიტისგან შედგება, რომლებთაც ერთი ან მეტი ტრანსკრიფციის ფაქტორი ებმის. კულტივირებულ უჯრედებში ან ტრანსგენურ ინდივიდებში (გენეტიკური ინჟინერიის შედეგი) გამაძლიერებლების შესწავლა შესაძლებელია რეპორტიორი კონსტრუქციების გამოყენებით (იხ. დანართი A). კონკრეტულ გენს ხშირად განსხვავებული გამაძლიერებლების გარკვეული რაოდენობა აქვს. ამგვარი მარეგულირებელი მოდულარობა ალბათ სპეციფიკური ქსოვილების და სხეულის სტრუქტურების ევოლუციური ცვლილებების განვითარებას განაპირობებს. აქედან გამომდინარე, ცვლილებები გამაძლიერებლებში, უფრო მეტად ვიდრე ცილების ამინომჟავური თანმიმდევრობების ცვლილებები, მრავალ ფენოტიპურ ადაპტაციაზე პასუხისმგებელი. ამ მიმდევრობის იდეის დადასტურება რთულია. საუკეთესო დადასტურება ჯერჯერობით მხოლოდ სიმიდში და *Drosophila*-შია ნაპოვნი.

სახეობათაშორისი პიბრილიზაციის და გენური დარუვების (იხ. მე-13 თავი) საშუალებით (Stern 1998) დადასტურდა, რომ *Drosophila melanogaster*-სა და *D. simulans*-ს შორის კიდეების T3 სეგმენტზე ეპიდერმული უჯრედების ბუსუსების სტრუქტურაში არსებული განსხვავება Ubx ლოკუსთან არის დაკავშირებული. მეტიც, სტერნმა აღმოაჩინა, რომ Ubx გენის ექსპრესიის სტრუქტურა ბუსუსის სტრუქტურასთან მჭიდროდ კორელირებს (სურ. 20.11). ეს სახეობები Ubx ცილის ამინომჟავური თანმიმდევრობებით არ განსხვავდება, ამიტომ სტერნმა დაასკვნა, რომ Ubx გენის მარეგულირებელი ცვლილებები სახეობების განსხვავებამა პასუხისმგებელი. მსგავსი გენეტიკური დარუვების გამოყენებით ჯობ დობლიმ და მისმა კოლეგებმა (Doebly et al. 1995; Hubbard et al. 2002) დაამტკიცეს, რომ *teosinte branched 11\** (გენი, რომელიც სიმიდში აკოდირებს სხეულის ღერძის ნორმალური სტრუქტურის ჩამოყალიბებისთვის საჭირო ტრანსკრიფციის ფაქტორს) ამავე დროს სიმიდისა და მის ველურ წინაპარს – ტეოსტინს შორის დატოტის სტრუქტურაში არსებულ სხვაობას აკონტროლებს (სურ. 20.12).

1 *teosinte branched 11*-ის მსგავსი მუტაცია ზოგჯერ სხვა სახეობის ფენოტიპის მსგავსი ფენოტიპის წარმოქმნას იწვევს. მას ფილეთური ფენოასლი ეწოდება (Stebbins and Basile 1985; Stark et al. 1999.)



სურ. 20.11. Ubx-ის როლი *Drosophila*-ს მკერდის მესამე (T3) კიდეზე ეპიდერმული ბუსუსის უჯრედების სტრუქტურის ევოლუციაში. კიდეების განვითარების გვიან სტადიაზე Ubx-ის ექსპრესიის ადგილები იმ ადგილებს შეესაბამება, სადაც ეპიდერმული უჯრედების ბუსუსები არ არსებობს. ამ სახეობათა განსხვავება ნაჩვენებია Ubx ლოკუსის გენეტიკური დარუვებით (After Carroll et al. 2001.)



(ბ) სიმინდი (ერთი ცენტრალური ლერო, არ არის გვერდითი ტოტები)



(ა) Teosinte (მრავალი გვერდითი განტოტები)



სურ. 20.12. *teosmited branched 1 (tb1)* გენი პასუხისმგებელია კულტივირებულ სიმინდსა (*Zea mays L., mays* ქვესახეობა) და მისი ველური წინაპრის - ტეოსინტეს (*Zea mays L., parviglumis* ქვესახეობა) ზრდის სტრუქტურების ძირითად სხვაობაზე. (ა) ველურ სიმინდს მრავალი ლატერალური ლერო აქვს. (ბ) კულტივირებულ სიმინდს ერთი, ცენტრალური ლერო აქვს, გვერდითი ლეროები კი არა აქვს. (გ) ველური და კულტივირებული სიმინდის შეჯვარების შედეგად მიღებული  $F_2$  პოპულაციის მცენარე (რომელიც ჰომოზიგოტურია გენომის ტეოსინტეს ალელის *tb1* შემცველი რეგიონის მიხედვით) ტეოსინტეს მსგავს ზრდის სტრუქტურას ავლენს. სიმინდის ალელის *tb1*-ის მიხედვით ჰომოზიგოტური იგივე  $F_2$  პოპულაციის მცენარეები, სიმინდის მსგავს ზრდის სტრუქტურას ავლენს. (გ courtesy of John Doebley.)

(გ)



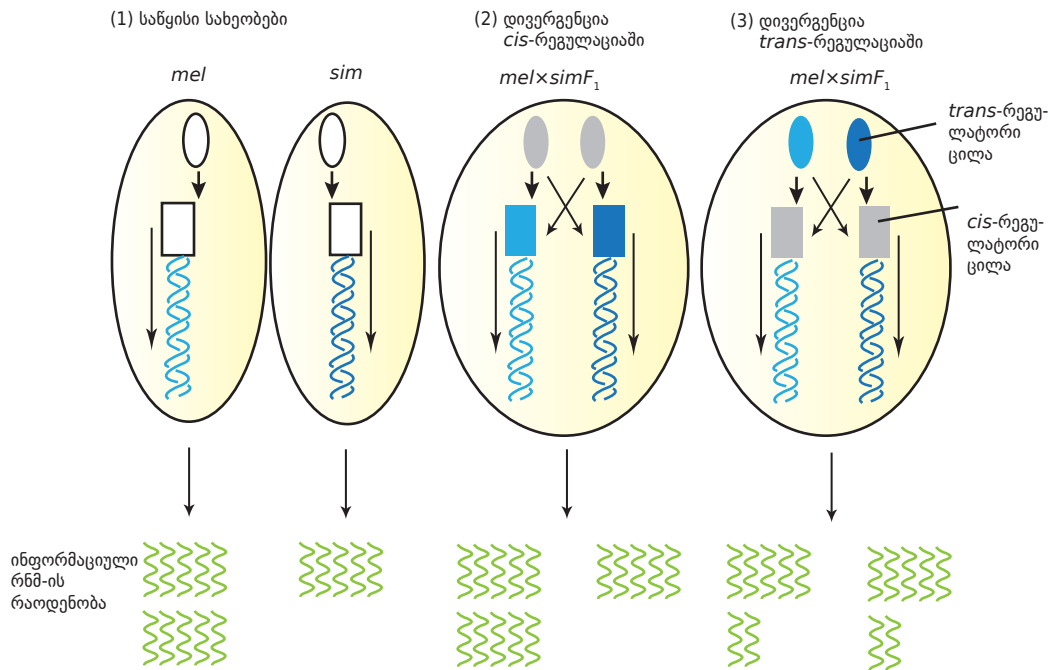
გენის ექსპრესიის დონის ევოლუციური ცვლილება შეიძლება გამოწვეული იყოს მჭიდროდ შეჭიდული (*cis*) მარეგულირებელი თანმიმდევრობის (როგორცაა გამაძლიერებელი) ცვლილებით, რომელმაც განსხვავებულად მოქმედებს ტრანსკრიპციის ერთი და იგივე ფაქტორი (ორივე სახეობაში მას სხვადასხვა ლოკუსები აწარმოებს). პირიქით, სახეობებს შორის არსებული გენების ექსპრესიის სხვაობა შეიძლება **ტრანს-რეგულაციური** განსხვავების შედეგი იყოს: ანუ იმ სხვაობის, რომელიც თვით ტრანსკრიფციის ფაქტორში არსებობს. მეცნიერებმა (Patricia Wittkopp and colleagues 2004) იგარაუდეს, რომ თუ ორ მონათესავე სახეობას შორის არსებული გენის ექსპრესიის განსხვავება გამოწვეულია *cis*-რეგულატორის თანმიმდევრობის დივერგენციით, მათ გენებს შორის ექსპრესიის იგივე სხვაობა  $F_1$  ჰიბრიდშიც უნდა იყოს, ვინაიდან ყოველი სახეობის გენი, მასთან მიბმულ მარეგულირებელ თანმიმდევრობასთან ასოცირებული უნდა დარჩენილიყო (სურ. 20.13; შეადარეთ 1 და 2 შემთხვევები). თუმცა, თუ სახეობებს შორის არსებული ექსპრესიის სხვაობა გამოწვეულია დივერგენტული ტრანსკრიპციის ფაქტორებით (ტრანს-რეგულატორებით),  $F_1$  ჰიბრიდში ორივე ტრანსკრიპციის ფაქტორი უნდა წარმოიქმნას და ორივე სამიზნე გენებამდე (ორივე სახეობის) ნუკლეოპლამის გავლით უნდა დიფუზირდეს. ამან ორივე სამიზნე გენის ექსპრესია დაახლოებით ერთნაირ დონეზე უნდა გამოიწვიოს. (სურ. 20.13; შემთხვევა 3).

მეცნიერებმა *D. melanogaster*-ის და *D. simillians*-ის ჰიბრიდებში 29 გენის ექსპრესია შეისწავლეს. აღმოჩნდა, რომ გენების ნახევარი მხოლოდ *cis*-რეგულატორულ დივერგენციას ამჟღავნებს, მაშინ როცა დანარჩენები, როგორც *cis*, ასევე *trans*-რეგულატორულ დივერგენციას ავლენს. ჩანასახების შესწავლიდან გამომდინარეობს, რომ ცვლილებები გამაძლიერებლებში ალბათ პასუხისმგებელია გენის ექსპრესიის მრავალ ევოლუციურ ცვლილებებზე.

**მოძულარობა მორფოლოგიურ ეპოლუსციაში**

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების სხეული განსხვავებული ერთეულებისგან შედგება. მაგალითად, ფარულთესლოვანი მცენარეების შემთხვევაში ის სხეულის სეგმენტების, გამონაზარდების ან ყვავილების ჯამის ფოთოლაკებისა და ფურცლებისგან შედგება. ცხოველებში მრავალ სერიულად ჰომოლოგიურ სტრუქტურას განსხვავებული მორფოლოგია აქვს (მაგალითად, ფეხსახსრიანების გამონაზარდები). ამის მსგავსად, ისეთი

**სურ. 20.13.** გენების ექსპრესიის დივერგენციის (რომელიც *cis*-რეგულატორი ელემენტების ან *trans*-რეგულატორი ცილების დივერგენციით არის გამოწვეული) ტესტი. *cis*-რეგულატორი ელემენტები ოთხკუთხედებით არის გამოსახული, ხოლო ტრანს-რეგულატორი ცილები (რომლებიც *cis*-რეგულატორ ელემენტებს ებმის) ოვალებით არის ნაჩვენები. (1) *D. melanogaster*-ში (*mel*) და *D. simulans*-ში (*sim*) ინტერესის გენის ექსპრესია (გამომილია ინფორმაციული რნმ-ის პროდუქციით) განსხვავებულია. ინფორმაციული რნმ-ების *mel/sim* შეფარდება არის 2:1. გამოწვეულია თუ არა ეს განსხვავება *cis*-რეგულატორი ელემენტების ან *trans*-რეგულატორი ელემენტების განსხვავებით, ჩვენთვის უცნობია (ღია სიმბოლოები). (2)  $F_1$  ჰიბრიდში მოსალოდნელია გენის ექსპრესიის ასეთივე განსხვავება, თუ ორი სახეობის *cis*-რეგულატორმა ელემენტებმა დივერგენცია განიცადა (სხვადასხვა ინტენსიობის ლურჯი), რადგან სხვა სახეობიდან მიღებული ჰომოლოგიური გენის ექსპრესიას არც ერთი ელემენტი არ ცვლის (ითვლება, რომ ტრანსრეგულატორი ცილები ორივე სახეობაში ერთნაირია. ისინი ნაცრისფრად არის აღნიშნული). (3) თუ სახეობების განსხვავება ტრანს-რეგულატორი ცილების დივერგენციით არის განპირობებული, მოსალოდნელია, რომ ორი სახეობის გენების თანაბარი ექსპრესია (1:1) მაშინ მოხდება, თუ ორივე სახეობიდან მიღებული ჰომოლოგიური გენები ორივე მშობელი სახეობის ტრანსრეგულატორი ცილების მოქმედებას თანაბრად ემორჩილება.



ელემენტები ფორმა, როგორცაა კბილები (რომლებიც სეგმენტის ფარგლებში მეორედება) შეიძლება ცვალებადი იყოს. ბუნებაში არსებული შთამბეჭდავი მრავალფეროვნების დიდი ნაწილი ინდივიდუალური სეგმენტების ან სტრუქტურების ასეთი ცვლილებების შედეგია. მაშასადამე, სხეულის ინდივიდუალური ნაწილები დისოციაციას, ანუ ინდივიდუალიზაციას ავლენს. ეს ნიშნავს, რომ ისინი დამოუკიდებლად ვითარდება და ყალიბდება. ეს მოვლენა მოზაიკური ევოლუციის მაგალითია (იხ. მე-3 თავი).

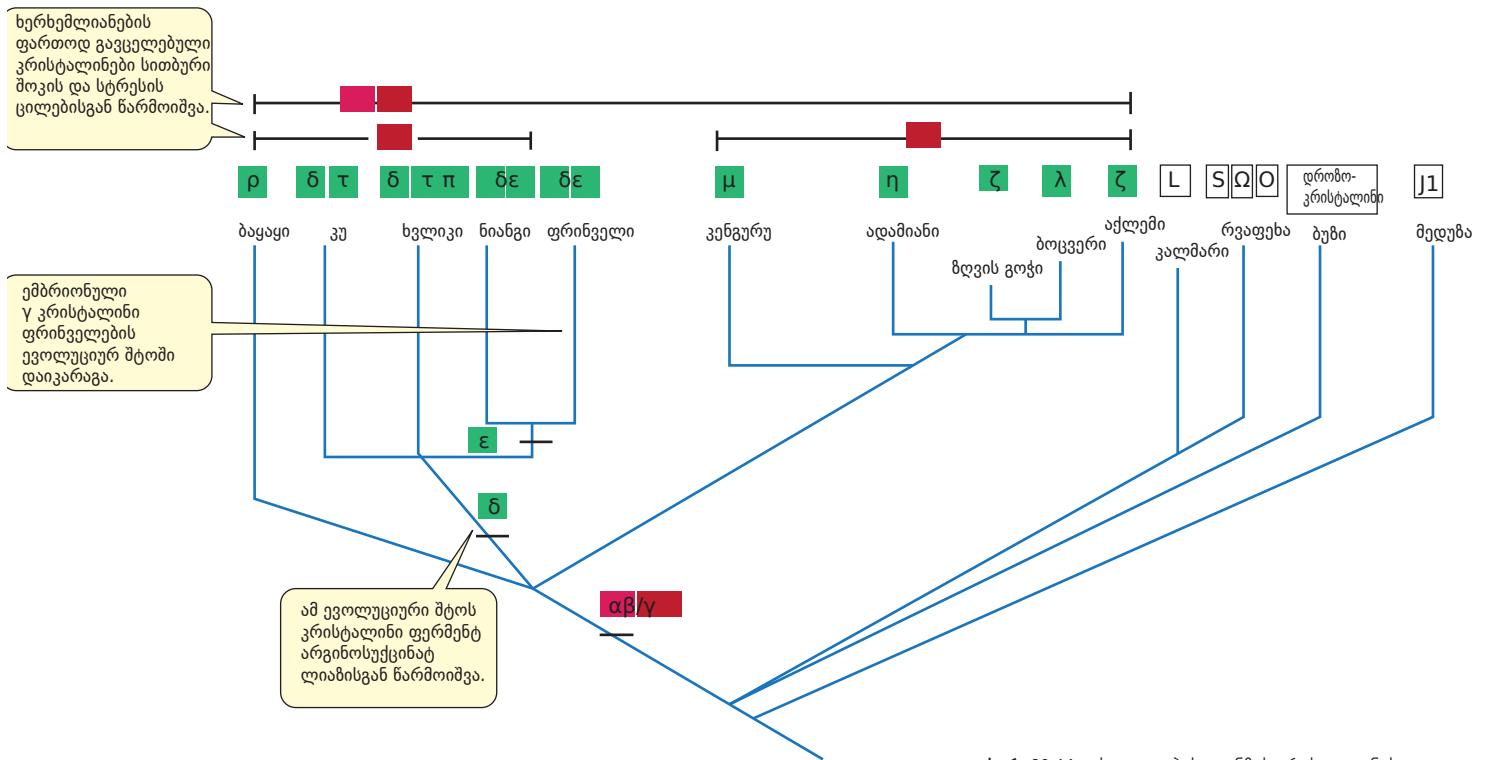
სხეულის სტრუქტურების განვითარების დამოუკიდებლობის ხარისხს მოდულარობა ეწოდება, ხოლო ინდივიდუალური სტრუქტურები ან ნაწილები მოდულებია. როგორ მიიღწევა მოდულარობა განვითარების გზების მეშვეობით? ამ შეკითხვაზე პასუხის გაცემაში გენების რეგულირების ცოდნა დაგვეხმარება.

**კომპატაცია და ახალი თვისებების ევოლუცია**

მრავალ გენს და სასიგნალო გზას განვითარების პროცესში მრავალი ფუნქცია აქვს. მაგალითად, ტრანსკრიფციის ყველა ფაქტორი *Distalless* საჭიროა, რომ მწერების კიდეების, ფრთების და ანტენების განვითარების ორგანიზაცია მოხდეს. მაგრამ, ზოგიერთ პეპელაში *Distalless* ფაქტორი განვითარებადი ფრთის სპეციფიკურ ადგილებზე მოგვიანებით ვლინდება, სადაც ის “თვალის მსგავსი ლაქების” განვითარებაში მონაწილეობს (იხ. სურ. 20.16ა). ასეთი შემთხვევები ადასტურებს, რომ ევოლუციის მიმართულების წარმართველი გენები და გზები ახალი ფუნქციების შესასრულებლად შეიცვალა.

ის, რომ ადაპტაციური ევოლუციისას მიმდინარეობს ძველი თვისების ფუნქციების ცვლილება, მეცნიერებისთვის დარწმუნის დროიდან ცნობილია. მეცნიერებმა (Gould and Vrba 1982) ტერმინი **ეგზაპტაცია** შემოიტანეს ძველი მორფოლოგიური თვისებების ახალი გამოყენების აღსანიშნავად (იხ. მე-11 თავი). განვითარების ბიოლოგები ძველი გენების და განვითარების გზების ახალი ფუნქციების ევოლუციას **ადღენას** (Wilkins 2002) და **კოპტაციას** უწოდებენ (reviewed by True and Carroll 2002).

ერთი გენის ახალი ფუნქციების კოპტაცია შეიძლება ხშირი მოვლენა იყოს. გენების მრავალი ოჯახის წევრები დივერსიფიცირდება განსხვავებულ განვითარებაში თუ ფიზიოლოგიის ფუნქციებში (მე-19 თავი). ამის ერთ-ერთი ყველაზე საინტერესო მაგალითია ცხოველის თვალის ლინზის კრისტალინის განსხვავებული ცილები, რომლებიც კოპტაციურია რამდენიმე გენის მიხედვით (Wistow and Piatigorsky 1988; Wistow 1993) (სურ. 20.14). ორი ტიპის a და b კრისტალინები (გავრცელებულია ყველა ხერხემლიანში) სტრესის იმ ცილებისგან წარმოიშვა, რომელიც ეხმარება უჯრედს ფუნქციონირების სტაბილიზაციაში გარემოთი გამოწვეული სტრესის შემთხვევაში (როგორცაა დიდი სიციხე). ცხოველების სხვადასხვა ევოლუციურმა შტოებმა ტაქსონების-სპეციფიკური კრისტალინი სხვადასხვა ფერმენტებისგან წარმოქმნეს, როგორცაა რეპტილიების ლაქტატდეჰიდროგენაზა და თავფეხიანების გლუტათიონი-S-ტრანსფერაზა. თვალის ლინზებში კრისტალინების ექსპრესია მაღალ დონეზე ხდება. ისინი გამჭვირვალე მატრიცებში მჭიდროდ



სურ. 20.14. ცხოველების ლინნის კრისტალინის ცილების მრავალფეროვნება. (ა) ტაქსონ-სპეციფიკური კრისტალინები ნაჩვენებია მხოლოდ იმ ტაქსონებისთვის, რომლებშიც ისინი აღმოაჩინეს. მათი სრული გავრცელება ნაჩვენები არ არის. (ბ) წინაპარი ცილა, რომლისგანაც კრისტალინის თითოეული ტიპი წარმოიშვა.

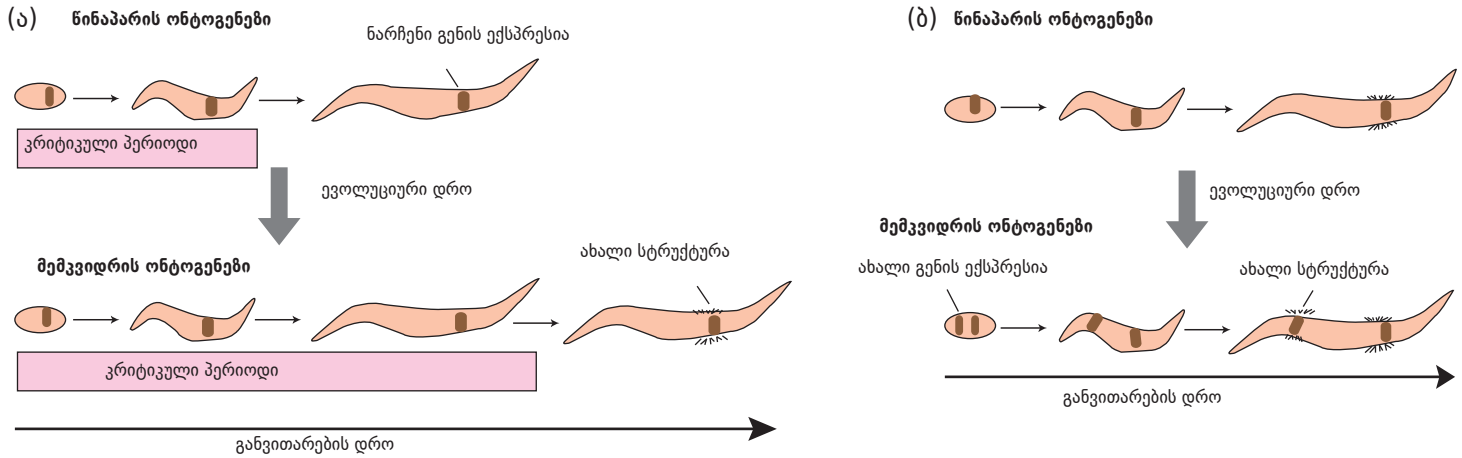
| კრისტალინი      |
|-----------------|
| α               |
| β/γ             |
| ρ               |
| δ               |
| τ               |
| π               |
| ε               |
| μ               |
| η               |
| ζ               |
| λ               |
| L               |
| S               |
| Ω               |
| O               |
| დროზოკრისტალინი |
| J1              |

| წინაპარი ცილების ფუნქციები          |
|-------------------------------------|
| მცირე სითბური დარტყმის ცილები       |
| ენათესავე ბაქტერიულ სტრესის ცილებს  |
| NADPH- დამოკიდებული რედუქტაზა       |
| არგინოსუქცინატ ლიზაზა               |
| α-ენოლაზა                           |
| გლიცერალდეჰიდ-ფოსფატ დეჰიდროგენაზა  |
| ბაქტერიის ორნითინ დემინაზას მსგავსი |
| ალდეჰიდ დეჰიდროგენაზა               |
| ალკოჰოლ დეჰიდროგენაზა               |
| ჰიდროქსოციკლ COA დეჰიდროგენაზა      |
| ალდეჰიდ დეჰიდროგენაზა               |
| გლუტათიონ-S-ტრანსფერაზა             |
| ალდეჰიდ დეჰიდროგენაზა               |
| საფუარის TSF1-ის მსგავსი            |
| მწერის ჯაჭვის ცილა                  |
| ჩაპერონინ/ნოვდ-ს მსგავსი            |

ლაგდება. ეს მატრიცები გარემოს სტრესის მიმართ მდგრადია და ცხოველის მთელი ზრდასრული სიცოცხლის განმავლობაში ფუნქციონირებს. მრავალ კრისტალინში ახალი ფუნქციის შექმნისთვის ამინომჟავური ჩანაცვლებები მას შემდეგ მოხდა, რაც წინპრული ფუნქციის კოოპტაცია განიცადეს. მაგრამ უმეტეს შემთხვევაში, ამ ცილებს წინაპარ ცილებთან ინტენსიური ჰომოლოგია ახასიათებს (ეს კრისტალინები ფერმენტის გაორმაგებული გენებისგან არის მიღებული). სხვა შემთხვევებში გენების დუპლიკაცია არ მომხდარა და კრისტალინს და ფერმენტს ერთი და იგივე გენი აკოდირებს (მაგალითად, t კრისტალინი/α ენოლაზა თევზებში, რეპტილიებში და ფრინველებში).

20.15 სურათზე ნაჩვენებია განვითარების გზის კოოპტაციის შედეგად ახალი სტრუქტურის ჩამოყალიბების ორი მეთოდი. პირველი: განვითარების მარეგულირებელი ცილის ექსპრესია შეიძლება განვითარების იმ სტადიის შემდეგ გაგრძელდეს, რომლისთვისაც ის საჭირო იყო. თუ დამატებითა სამიზნე გენებმა ცილით აქტივაციის უნარი (ახალი გამაძლიერებელის ევოლუციით) განავითარეს, მაშინ განვითარების მსვლელობაში ახალი მორფოგენეტიკური პროცესი მოგვიანებით წარმოიქმნება (სურ. 20.15ა). პირიქით, განვითარების გზა, რომელიც დასაწყისში ემბრიონის ერთ რეგიონში ვლინდებოდა, ზოგჯერ სხვა რეგიონშიც ვლინდება, რასაც ახალ რეგიონში ამ სტრუქტურის გაორმაგებამდე მიყვება (სურ. 20.15ბ). ევოლუციური სიახლის ორი





**სურ. 20.15. ორი გზა, რომლითაც** განვითარების მარეგულირებელი გენის ექსპრესიის ცვალებადობა შეიძლება კოოპტაციური იყოს ახალი მორფოგენეტიკური თვისების ჩამოყალიბებისთვის. (ა) დროებითი კოოპტაცია. გენის ექსპრესია, რომელიც კრიტიკული პერიოდის (როდესაც ამ გენის ფუნქცია საჭიროა) შემდეგ ნარჩუნდება შეიძლება გამოყენებულ იყოს ახალი მორფოგენეტიკური პროცესების რეგულირებისთვის. ეს უტილიზაცია გამოიხატება "ტერმინალურ დამატებაში", ახალი თვისების და კრიტიკული პერიოდის დაგრძელებაში. (ბ) სივრცითი კოოპტაცია. ახალი, დასაწყისში ნეიტრალური ექსპრესიის დომენი შეიძლება წარმოიქმნას, განვითარების სხვა პროგრამაში ევოლუციური ცვლილებების პლეიოტროპული ეფექტის სახით. ეს ახალი ექსპრესია შეიძლება კოოპტაციური გახდეს წინაპარი თვისებების მორფოგენეზის სხეულის ახალ რეგიონში აქტივიზაციისთვის (After True and Carroll 2002.)

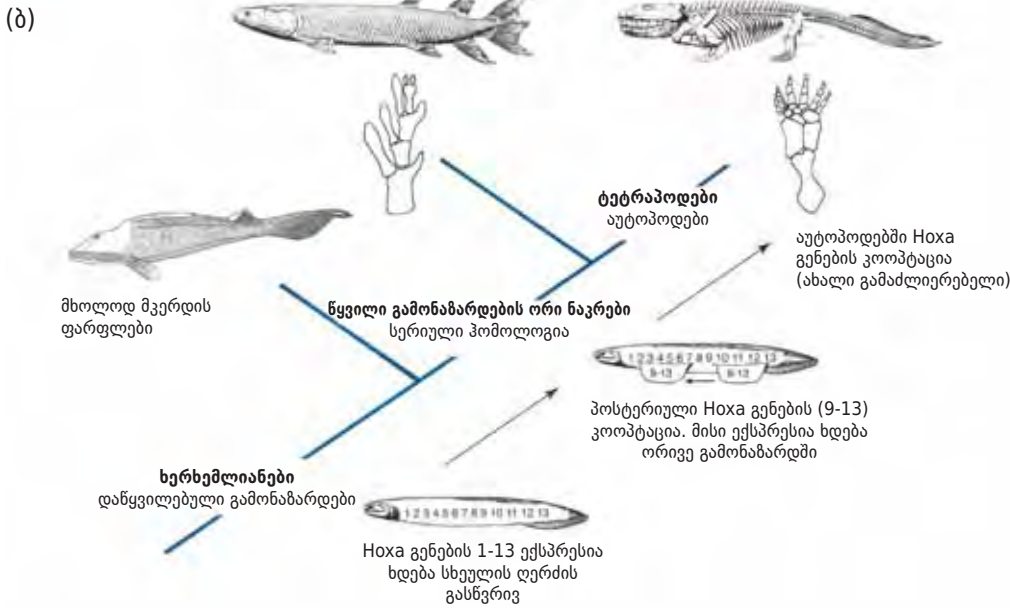
შემთხვევა, რომელთა დროსაც ასეთი მოვლენები შეიძლება მოხდეს, ნაჩვენებია 20.16 სურათზე. ნიშნავალი პეპლების ფრთებზე არსებული „თვალის მსგავსი ლაქების“ განვითარებისას (ეს მორფოლოგიური თვისება პეპელაში განვითარების ბოლო სტადიაზე ვითარდება) რამდენიმე მარეგულირებელი ცილის ექსპრესია ხდება, რომლებიც ადრეულ ეტაპზე მიმდინარე სეგმენტირებისთვის და ფრთის სტრუქტურირებისთვის საჭიროა (სურ. 20.16ა). ტეტრაპოდების კიდეურის სტრუქტურირება სხეულის წინა და უკანა ნაწილების ადგილის დადგენისთვის ისევე მოითხოვს Hox გენების ექსპრესიას, როგორც დასაწყისში ამ გენების გამოვლენა სხეულის ღერძის წინა - უკანა სტრუქტურირებისთვის საჭირო იყო (სურ. 20.16ბ).

მცენარეებში განვითარების ჯაჭვი დაყოფილი ან რთული ფოთლების განვითარების კოოპტაციურია. ამ დროს მეტ-ნაკლებად განცალკევებული ფოთოლაკები ფოთლის მთავარი ღერძის გასწვრივ ვითარდება (reviewed by Bharathan and Sinha 2001; Byrne et al. 2001). მცენარეების უმეტესობის აბიკალურ მერისტემაში ჰომეოტოქსი ცილის ოჯახის *KNOX1* წევრის ექსპრესია ხდება და ღეროს ზრდას განაპირობებს. *KNOX1* - ის ექსპრესია შეიძლება ფოთლის ჩანასახში დეაქტივირდეს, და ნორმალური ფოთოლი განვითარდეს. თუმცა, ტომატის რთული ფოთლების განვითარებისას ფოთოლაკების ჩანასახი ძირითადი ფოთლის ჩანასახზე გამონაზარდს ქმნის და *KNOX1* - ის გამოვლენა ამ რეგიონებში ისევ ხდება. როგორც ჩანს, ზრდის მაკონტროლებელი გზა რთული ფოთლების ევოლუციისთან კოოპტაციას განიცდის. ეს მოვლენა ფარულთესლოვანებში მრავალჯერ მოხდა (Goliber et al. 1999; Bharathan and Sinha 2001).

**ჰეტეროქრონიის განვითარების გენეტიკა**

მორფოლოგიური ევოლუციის უმეტესი ნაწილი იწვევს ჰეტეროქრონიის ანუ განვითარების დროის ევოლუციურ ცვლილებებს (იხ. მე-3 თავი). ჰეტეროქრონიის განვითარების გენეტიკური საფუძველი ექსპერიმენტულ ორგანიზმებში ნაკლებად არის შესწავლილი. მაგრამ, სალამანდრებში ნეოტენიის შესწავლისას მეცნიერებმა გენეტიკური მიდგომა გამოიყენეს (Voss and Shaffer 2000; Voss et al. 2003). ვეფხვისებრ ამბისტომებში (*Ambystoma tigrinum*) სტანდარტული ონტოგენეზური თანმიმდევრობა კულის ფარფლის დაკარგვას და ხმელეთის ზრდასრულ ფორმაში გარე ლაყჩების შენარჩუნებას განაპირობებს. რამდენიმე მონათესავე სახეობა, აქსოლოტლის (*A. mexicanum*) ჩათვლით, ისე აღწევს ზრდასრულობას, რომ წყლის ფორმის თვისებებს, ლაყჩებს და სხვა ლარვულ თვისებებს, ინარჩუნებს (იხ. სურ. 3.14). ზოგიერთი სახეობა მისი ჰაბიტატის ამოშრობისას ტიპურ ხმელეთის ფორმად გადაიქცევა. სხვებმა კი ეს უნარი საერთოდ დაკარგეს.

სალამანდრებში თიროტროპინის გამანთავისუფლებელი ჰორმონი (TRH) ჰიპოფიზს ასტიმულირებს და სხვა ჰორმონის გამოყოფას - თიროიდის მასტიმულირებელი ჰორმონის (TSH) იწვევს, რომელიც ფარისებრ ჯირკვალს ასტიმულირებს. სტიმულაციის შემდეგ ფარისებრი ჯირკვალი მესამე ჰორმონს - თიროქსინს გამოყოფს. თიროქსინი მეტამორფოზის ინიციატორია, ის რამდენიმე განსხვავებულ ქსოვილში მორფოგენეტიკულ მოვლენებს იწვევს. *A. mexicanum*-ში TRH კასკადი არ გვხვდება, თუმცა მეტამორფოზის ინდუქცია შესაძლებელია, თუ ცხოველში TRH-ს შევიყვანთ (Shaffer and Voss 1996). ეს ნიშნავს, რომ *A. mexicanum*-ში ნეოტენიის ევოლუცია TRH კასკადის დეაქტივირებას მოიცავს. *A. tigrinum*-ის და *A. mexicanum*-ის შეჯვარება ადასტურებს, რომ ამ განსხვავებას მრავალი გენი აკონტროლებს. საინტერესოა, რომ (Voss et al. 2003) სამიდან თითოეულ სახეობაში (რომელთა ევოლუცია დამოუკიდებელია) ნეოტენიას სხვადასხვა გენეტიკური საფუძველი აღმოუჩნდა. ერთ-ერთი გენი შესაბამეა ფარისებრი ჯირკვალის რეცეპტორის ლოკუსს, რომელიც TSH სიგნალზე უჭრედების რეაგირებისთვის არის აუცილებელი.



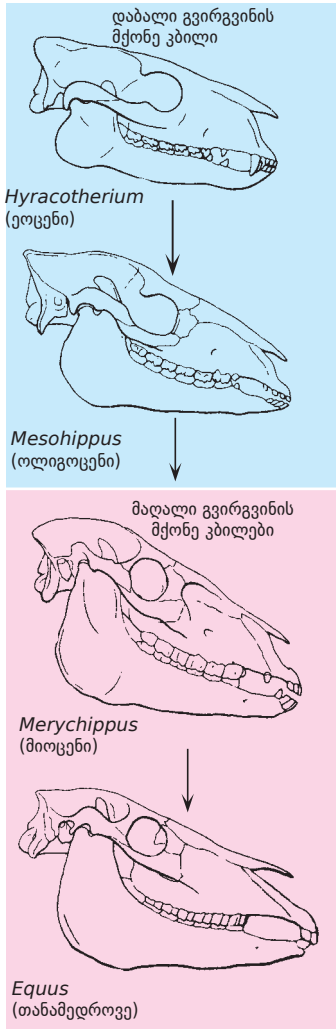
**სურ. 20.16. ახალი თვისებების ევოლუციისას განვითარების ჯაჭვების კოლოპაცია.** (ა) პეულის “თვალის მსგავსი ლაქები” არა მხოლოდ ჰიგმენტაციის გენების პროდუქტია, არამედ სხეულის აგებულებაში მონაწილე მრავალი კოლოპაციური გენის და გზის პროდუქტაცაა. თვალის მსგავსი ლაქების განვითარებაში მონაწილეობს სასიგნალო ცილები Hedgehog (Hh) და Patched (Ptc), ასევე ტრანსკრიფციის ფაქტორები Distalless (Dll), Spalt (Sal) და Engrailed (En). (ბ) ხერხემლიანების Hoxa გენების კოლოპაცია ტეტრაპოდების გამონაზარდების ევოლუციის მსვლელობაში. Hoxa გენების ექსპრესია განვითარებადი სხეულის მხოლოდ წინა - უკანა ღერძის გასწვრივ ხდება. წინა და უკანა კიდურების წყვილების ევოლუცია მოითხოვს გენების ახალ ექსპრესიას, და ალბათ Hoxa 9-13-ის ახალ გამაძლიერებელ თანმიმდევრობებს იყენებს. ფეხების და ხელების ევოლუციის Hoxa გენების შემდგომ ახალ ექსპრესიას მოიცავს (From True and Carroll 2002.)

**ალომეტრიის ეპოლუსცია**

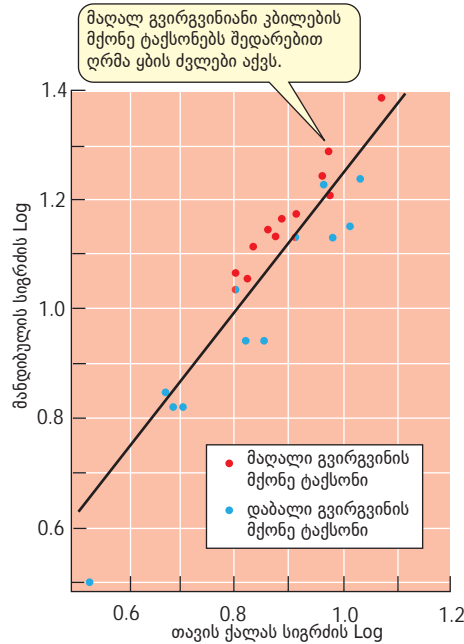
ალომეტრია სხეულის სხვადასხვა ნაწილების ზრდის განსხვავებულ სიჩქარეს ნიშნავს (იხ. მე-3 თავი). მორფოლოგიური ევოლუცია, ფორმის ცვლილების ჩათვლით, ხშირად მოიცავს ამგვარი ალომეტრიულ ცვლილებას, რაც სხეულის ინდივიდუალური ნაწილების ზრდის ჰეტეროქრონული ცვლილებით მიიღწევა. მაგალითად, *Hyracotherium*-დან *Equus*-ამდე ცხენის ევოლუციურ შტოში (იხ. მე-4 თავი) სახის ძვლების სიგრძე და ქვედა ყბის (მანდიბულას) სიღრმე სხეულის ზომასთან ალომეტრულად არის დაკავშირებული. ორივე სიდიდე ეოცენის და ოლიგოცენის განმავლობაში სხეულის ზომასთან ერთად იზრდებოდა (სურ. 20.17ა). მიოცენში *Merychippus* სახეობა ბალახის ძოვაზე ადაპტირდა და შედარებით ღრმა ქვედა ყბა განუვითარდა, ხოლო მოლარებსა და თვალის ფოსოს შორის მანძილი შემცირდა (სურ. 20.17ბ). ეს ევოლუციური ცვლილებები აუცილებელი იყო მოლარების ფესვის ყბის ძვალში ღრმად შეღწევისთვის. ეს კბილი მთელი სიცოცხლის განმავლობაში დაბლა იწევეს, რომ ბალახის ძოვით გამოწვეული ცვეთა კომპენსირდეს. ბალახი კი ფესვიან კბილებს უფრო სწრაფად ცვეთს, ვიდრე სხვა მცენარეული საკვები.

ალომეტრიული კავშირები საკმაოდ სწრაფად ვითარდება, მაგალითად, როგორც ეს ფუნაგორიაში *Onthophagus taurus* ხდება. მამრ ფუნაგორიებს შესამჩნევი პოლიფენიზმი ახასიათებს: მცირე ზომის მამრებს რქები არა აქვს, სხეულის გარკვეულ ზღვრამდე ზრდის შემდეგ მამრებს რქები ამოსდით. რქებს ისინი ერთმანეთთან ბრძოლაში იყენებენ. მე-20 საუკუნის შუაში ფუნაგორიები ევროპიდან ჩრდილოეთ ამერიკაში და ავსტრალიაში გაავრცელეს, რომ საძოვრებზე ნაკლის რაოდენობა შემცირებინათ. რქების ამოსვლის განმაპიბებელი სხეულის კრიტიკული ზომა წინაპრული მდგომარეობიდან ორივე ინტროდუცირებულ პოპულაციაში დაითიშა, თუმცა დამფუძნებელ პოპულაციებში ამ სიდიდის ცვალებადობა ცხადი არ იყო (სურ. 20.18). ჰეტეროქრონიზმის მეშვეობით აღწერილი შემთხვევების ანალოგიურად, ასეთი ევოლუციური ცვლილებები განპირობებულია ცვლილებით, რომელიც ხდება სპეციფიკური ქსოვილების რეაქციაში (უჭრედების, რომლებიც დასაბამს აძლევენ რქების ზრდას) ისეთ სიგნალებზე, როგორიცაა ჰორმონები და კვებითი დანამატები. ორივე ეს ფაქტორი პირდაპირ განაპირობებს სხეულის ზომას.

(ა)



(ბ)



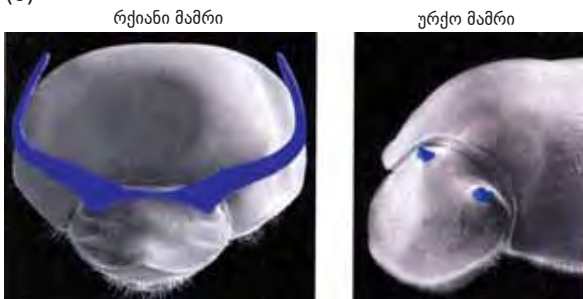
**სურ. 20.17.** ცხენის ევოლუციურ შტოში ალომეტრიით მიმდინარე ევოლუცია. (ა) ცხენის ოთხი ტაქსონის თავის ქალა *Hyracotherium*-იდან თანამედროვე ცხენამდე *Equus*. თანამედროვე ტაქსონებში სახის ძვლები წაგრძელებულია, ქვედა ყბა დრმაა, ხოლო უკანა მოლარები თვალის ფოსოსთან არის გადმონაცვლებული. *Equus*-ს და *Merychippus*-ს ყბის ძვალში დრმად შესული და მაღალი გვირგვინის მქონე კბილები აქვს. (ბ) ცხენების სხვადასხვა ნამარხების ორი სიდიდის ლოგარითმული გრაფიკი აჩვენებს, რომ ქვედა ყბის სიღრმე სხეულის ზომის არაპროპორციულად გაიზარდა (სხეულის ზომის შეფასებისთვის თავის ქალას სიგრძე გამოიყენეს) (After Radinsky 1984.)

**განვითარების შეზღუდვები და მორფოლოგიური ეპოლუცია**

ტრადიციული, ნეოდარვინისტული თეორია ხსნის, თუ როგორ მოქმედებს ბუნებრივი გადარჩევა, გენეტიკური დრეფი, და გენების მიმოცვლა გენეტიკური ცვალებადობის დაუმუშავებელ მასალაზე, რის შედეგადაც ორგანიზმების განსაკვირვებელ მრავალფეროვნებას ვიღებთ. მაგრამ რატომ არ ივითარებენ ორგანიზმები კონკრეტულ თვისებებს ან რატომ არ განვითარდნენ კონკრეტული მიმართულებით? რატომ არ არსებობენ ცოცხალმოშობიარე კუ ან რატომ არა აქვს ბაყაყს უკანა ვიღურებზე ოთხზე მეტი თითი? ამის ასხნა ნეოდარვინისტული თეორიის საშუალებით რთულია. ასეთი შეკითხვები ევოლუციურ ბიოლოგებს ევოლუციის **შემზღუდვებზე** დაფიქრებას აიძულებს.

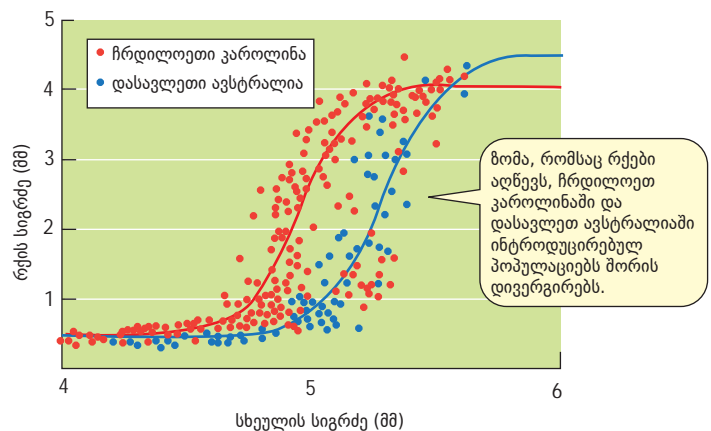
არსებობს ევოლუციის შემზღუდვის რამდენიმე ტიპი. ზოგიერთი უნივერსალურია, ვინაიდან ყველა ორგანიზმზე მოქმედებს. მაგალითად, ასეთი შემზღუდვა ნებისმიერი მორფოგენეზისას მოქმედი მიმიდულობის ძალა. სხვები, ფილოგენეტიკური შემზღუდვები უფრო ლოკალურია და მხოლოდ მონათესავე ორგანიზმების ჯგუფზე აისახება. ევოლუციის შემზღუდვის რამდენიმე ტიპი:

(ა)



**სურ. 20.18.** ფუნაგორია *Onthophagus taurus*-ის ალომეტრიული კრიტიკული საზღვრის სწრაფი ევოლუცია. (ა) რქიანი და ურქო მამრების მორფოლოგია განვითარების ერთ და იმავე ეტაპზე. რქები ლურჯ ფერად არის გამოსახული. (ბ) რქის სიგრძე სხეულის ზომასთან თანმიმდევრულ ალომეტრიულ კავშირშია და დასავლეთ ავსტრალიაში და ჩრდილოეთ კაროლინაში ინტროდუცირებულ პოპულაციებს შორის დივერგირებს (ა photos courtesy of Doug Emlen; ბ after Moczek et al. 2002.)

(ბ)





1. ფიზიკური შემლედვები. ზოგიერთი სტრუქტურა არ ვითარდება, რადგან ბიოლოგიური მასალის თვისებები (მაგალითად, ძვლების, ეპიდერმის, დნმ-ის, რნმ-ის და ა.შ.) ამის საშუალებას არ იძლევა. ფიზიკური შემლედვები შეიძლება ფილოგენეტიკურად ლოკალური იყოს. მაგალითად, მწერები ჟანგბადის და ნახშიროჟანგის მიმოქცევას, ვინრო მილებში ანუ ტრაქეებში დიფუზიის საშუალებით აღწევენ. ტრაქეები მთელ სხეულში იტოტება. დიფუზიის სიჩქერე განსაზღვავს მწერის სხეული ზომის ზედა ზღვარს.
2. სელექციური (ანუ ფუნქციონალური) შემლედვები. ზოგიერთი თვისება კონკრეტულ ევოლუციურ შტოებში არ მუდავდება, რადგან ყოველთვის საშიანია ან უკვე არსებული თვისების ფუნქციას გადაეფარავს.
3. გენეტიკური შემლედვები. როგორც მე-13 თავში ვიხილეთ, ცალკეულ ფენოტიპში გენეტიკური ცვალებადობა ზოგჯერ არ მიმდინარეობს. შესაძლებელია, რომ განვითარების გზებს მათი კომპონენტების ცვალებადობის მიმართ ტოლერანტობის სხვადასხვა დონე აქვს, და მათი ტოლერანტობის ლიმიტები საბოლოო თვისების ცვალებადობას ზღუდავს. მეტიც, თუ ორ თვისებას მორფოგენეზის საერთო გზა აქვს, გენებს, რომლებიც ამ გზას განაპირობებს, ძლიერი პლეოტროპული ეფექტი ექნება. ეს ეფექტი აისახება გენეტიკურ კორელაციაში, რომელიც იმ სამღვრებს ზღუდავს, რომლის ფარგლებში თვისებები ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად იცვლება (იხ. მე-13 თავი). მაშასადამე, გენეტიკური შემლედვები, მაგალითად, ცვალებადობის და გენეტიკური კორელაციის სიმცირე, განვითარების შემლედვებთან მჭიდრო კავშირშია.
4. განვითარების შემლედვები. მეცნიერების (Maynard Smith et al. 1985) განმარტებით განვითარების შემლედვა არის “სხვადასხვა ფენოტიპების წარმოქმნაში გადახრა, რაც გამოწვეულია განვითარების სისტემის სტრუქტურით, თვისებებით, შემადგენლობით ან დინამიკით”. განვითარების შემლედვის ორი ყველაზე გავრცელებული მაგალითია, ცვალებადობის არარსებობა ან მისი სიმცირე, მორფოგენეტიკური შესაძლებლობების არქონის ჩათვლით (მაგალითად, სტრუქტურის განვითარებისთვის საჭირო უკრედების, ცილების ან გენების არარსებობა). ასევე თვისებებს შორის ძლიერი კორელაცია, რაც შეიძლება აისახოს განვითარების დროს მიმდინარე ქსოვილების ურთიერთქმედებაში, ან იმავე გენების, ან განვითარების გზების მრავალ მორფოგენეტიკურ პროცესში მონაწილეობაში.

(ა)



(ბ)

(გ)



განვითარების შემლედვების კვლევა ლაბორატორიაში ემბრიოლოგიური ან გენეტიკური მანიპულაციების საშუალებით ხდება. მკვლევრებმა (Pere Alberch and Emili Gale 1985) კლასიკურ ექსპერიმენტში გამოიყენეს კოლხიციანი, რომელიც მიტოზს აჩერებს. კოლხიციანის საშუალებით სალამანდრების (*Ambystoma*) და ბაყაყების (*Xenopus*) კიდეების ჩანასახებში თითების განვითარება შეაფერხეს (სურ. 20.19). ცდის შედეგად ყოველ სახეობაში კონკრეტული თითები არ განვითარდა. ბაყაყებში ეს სხეულის ღერძის წინ მდებარე თითი, ხოლო სალამანდრებში სხეულის ღერძის უკან მდებარე თითი იყო. შედეგები ასახავს ორ სახეობაში თითების დიფერენციაციის განსხვავებულ თანმიმდევრობას: ბოლოს ფორმირებული თითები კოლხიციანის მიმართ უფრო მგრძობიარეა. გარდა ამისა, ექსპერიმენტის შედეგებმა გამოავლინა ევოლუციის მიმართულება: სალამანდრები ევოლუციის განმავლობაში ხშირად კარგავენ სხეულის ღერძის უკანა თითებს, ხოლო ბაყაყები სხეულის ღერძის წინა თითებს. ექსპერიმენტში თითების რაოდენობის ცვალებადობა ხელოვნურად იყო გამოწვეული, მაგრამ შედეგები მიუთითებს, რომ განვითარების სისტემის ბუნებრივი ცვალებადობა შეიძლება შეიძლოს შინაგანი, სახეობისთვის დამახასიათებელი განვითარების პროგრამებით.

სელექციური შემლედვების გამორიცხვა ძალიან რთულია, მაგრამ განვითარების და გენეტიკურმა შემლედვებმა შეიძლება რამდენიმე გავრცელებული ევოლუციური სტრუქტურა ასწნას:

1. გარკვეულ გენეალოგიურ შტოებში ზოგიერთი თვისების არარსებობა. მაგალითად, ხვლიკებსა და გველებში ცოცხალმშობიარობა განვითარდა,

სურ. 20.19. განვითარების შემლედვების ფაქტები. (ა) აქსოლოტლის (*Ambystoma mexicanum*) უკანა მარჯვენა კიდეურის რენტგენზე ნორმალური ხუთ-თითიანი მდგომარეობა მოჩანს. (ბ) იგივე ინდივიდის უკანა მარცხენა კიდეური კოლხიციანით დამუშავების შემდეგ. კიდეურის სხეულის ღერძის უკან არსებული თითი და სხვა თითების ზოგიერთი სეგმენტი აკლია. (გ) ოთხთითიანი სალამანდრას (*Hemidactylium scutatum*) ნორმალურ, უკანა მარცხენა კიდეურს იგივე თვისებები აქვს, რაც აქსოლოტლის ექსპერიმენტულად დამუშავებულ კიდეურს (From Alberch and Gale 1985; photos courtesy of the late P. Alberch.)

მაგრამ, მიუხედავად იმისა, რომ ზღვის კუსთვის ეს თვისება ძალიან სასარგებლო იქნებოდა, ვინაიდან მას ხმელეთზე გამოსვლა და კვერცხების დადება აღარ მოუწევდა, კუს სახეობებში ის არ გვხვდება (Williams 1992b).

2. მიმართული კურსი (იხ. მე-3 თავი), როგორც არის კონკრეტული სტრუქტურის დახვეწა მთლიანობაში. განვითარების სისტემა ზოგჯერ ისეთ გადახრას იწვევს, რომლის დროსაც ცვალებადობის კონკრეტული, და არა სხვა ტიპი წარმოიქმნება. ამის შედეგად ევოლუცია გარკვეულ მიმართულებას იღებს. მაგალითად, თუ მორფოლოგიური სიახლე ევოლუციური შტოს წინაპარში წარმოიქმნა, მაშინ შთამომავალი სახეობები ეტაპობრივად განავითარებენ სტრუქტურულ მოდიფიკაციებს, რომლებიც სხვანაირად არ განვითარდებოდა. ძვლოვანი რქები ძუძუმწოვრების მხოლოდ რამდენიმე ჯგუფში გვხვდება, მაგალითად Bovidae (ანტილოპა, თხა, ცხვარი, მსხვილფეხა რქოსანი საქონელი). სახეობებს შორის რქის ზომა და ფორმა ძალიან ცვალებადია. Bovidae რქებისგან განსხვავებით, Cervidae - ირმისებრთა წარმომადგენლების რქები განშტოებულია და მათი ფორმა განსხვავებულია (სურ. 20.20).
3. დამოუკიდებელ ევოლუციურ შტოებში ნიშან-თვისებების პარალელური ევოლუცია. მაგალითად, *Drosophila*-ს რამდენიმე ევოლუციურ შტოში მუცლის პიგმენტაციის და კუტიკულარული უჯრედების, ბუსუსის მორფოლოგიის მსგავსი სტრუქტურები განვითარდა. მკვლევრებმა (Gompel and Carroll 2003) დაამტკიცეს, რომ ამ თვისების სახეობათაშორის დიფერენციასთან კორელირებს ტრანსკრიფციის *bric-a-brac* ფაქტორის ექსპრესიის ცვლილება, რომელიც სქესობრივი დიმორფიზმის პიგმენტაციას და კუტიკულის სტრუქტურას აკონტროლებს (იხ. სურ. 20.21). ამ აღმოჩენიდან გამომდინარეობს, რომ ამ აბდომინალური თვისებების ევოლუციისთვის მხოლოდ ერთი გენეტიკური გზა არსებობს, რაც ალბათ დამოკიდებულია პიგმენტაციის და კუტიკულის განვითარების სხვა გენების გენეტიკური ცვალებადობის ლიმიტზე.
4. „სტანდარტიზაცია“ ან ნამარხებში თვისებების მორფოლოგიური ცვალებადობის რედუქცია, რომელიც ძლიერი ცვალებადობის საწყის ფაზას მიჰყვება. ამ მოვლენის ერთ-ერთი შესაძლო ახსნაა კანალიზაცია ანუ განვითარების სისტემის მოდიფიკაციის იმ გზით მიმდინარე ევოლუცია, რომ ყველაზე სასარგებლო ფენოტიპი რეალურად წარმოქმნას (Waddington 1942; იხ. მე-13 თავი). რამდენიმე ცილა, რომელიც ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში არსებობს (მათ „სითბური დარტყმის“ ცილები ან ჩაპერონები ეწოდება)

(ა) Bovidae; ძვლოვანი, დაუტოტავი რქები



სურ. 20.20. ძვლოვანი რქები ევოლუციური სიახლეა, რომელიც ძუძუმწოვრების მხოლოდ რამდენიმე ევოლუციურ შტოში განვითარდა. (ა) Bovidae (ანტილოპა, ცხვარი, თხა და ა.შ.) ღრურქიანი რქების ფორმები გასაოცრად მრავალფეროვანია. არც ერთი ფორმა განშტოებული არ არის. მარცხნიდან მარჯვნივ: აფრიკული კამეჩი (*Syncerus caffer*), დიდი კულუ (*Tragelaphus strepsiceros*) და ნუბიის მთის თხა (*Capra nubiana*). (ბ) ირმისებრთა (Cervidae) მარგების რქები ასევე ძალიან მრავალფეროვანი და განშტოებულია. მარცხნიდან მარჯვნივ: კარიბუ (*Rangifer tarandus*), ინდური მუნტჯაკი (*Muntiacus muntiacus*) და ამერიკული ლოსი (*Alces alces*) (კამეჩი, იბექსი, კატიბუ, ლოსი © Painet, Inc. ; kudu © John Cancalosi/naturepl.com; muntJaki © OSF/photolibary.com.)

(ბ) Cervidae; დატოტვილი რქები



ამ პროცესში გარკვეულ ფუნქციას ასრულებს. თუმცა რას წარმოადგენს ეს ფუნქციები ჯერ ზუსტად დადგენილი არ არის. ასეთი ცილები ყველა უკრედილი ცილის ზუსტ ჯაჭვს ემატება და როცა უკრედი გარემოს ზეწოლას, მაგალითად სითბურ დარტყმას ან დაავადებას განიცდის, მათი ექსპრესია მაღალ დონეზე მიმდინარეობს.

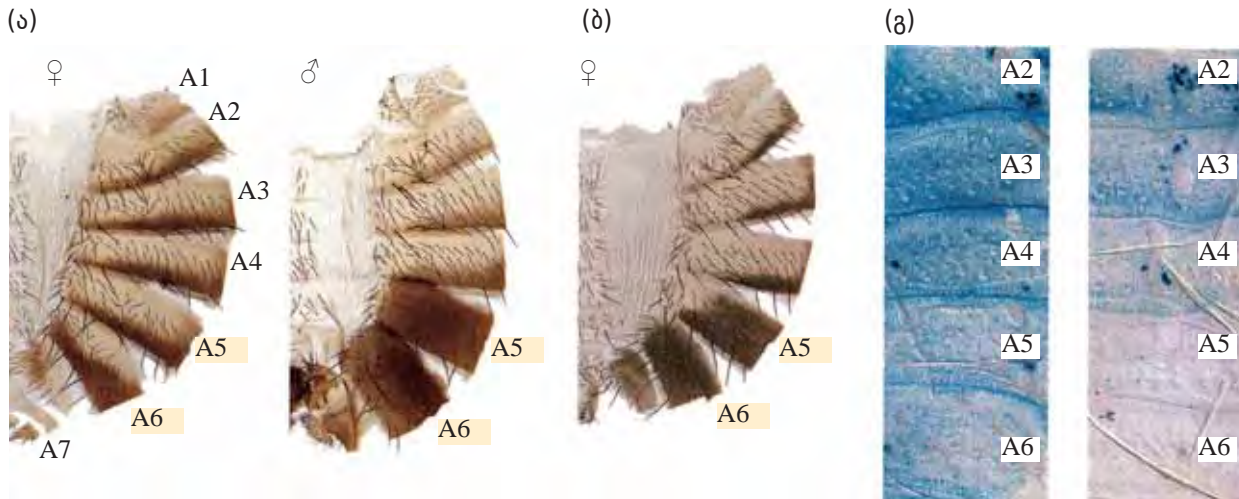
5. *მორფოლოგიური უცვლელობა ევოლუციური დროის ხანგრძლივ პერიოდში*. ევოლუციური ცვლილებების არარსებობას მრავალი საგარეულო მიზეზი აქვს. განვითარების შეზღუდვა ამის ერთ-ერთი ასხანაა (იხ. 21-ე თავი).
6. *მაღალი დონის ტაქსონებში ემბრიოლოგიური სტადიების მსგავსება*. ასეთი მსგავსება განვითარების ადრეული პროცესის ისეთი კონსერვაციის აუცილებლობით არის გამოწვეული, რომ ამაზე დამოკიდებული შემდგომი მოვლენები არ დაირღვას (Riedl 1978). ფონ ბაერის კანონი (იხ. სურ. 3.12) შესაძლოა განვითარების შეზღუდვების შედეგი იყოს. მაგალითად, „პრიმიტიული“ ხერხემლიანების უმეტესობას მურგის ქორდა მთელი სიცოცხლის განმავლობაში აქვს შენარჩუნებული, მაგრამ „რთული“ ხერხემლიანების პოსტემბრიონულ ფორმებში ის იკარგება. ემბრიონებს კი ეს ორგანო ცენტრალური ნერვული სისტემის ქსოვილების დიფერენციაციისთვის სჭირდება.

### **მოკლევადიანი მორფოლოგიური ეპოლოგიის გენეტიკური საფუძველი**

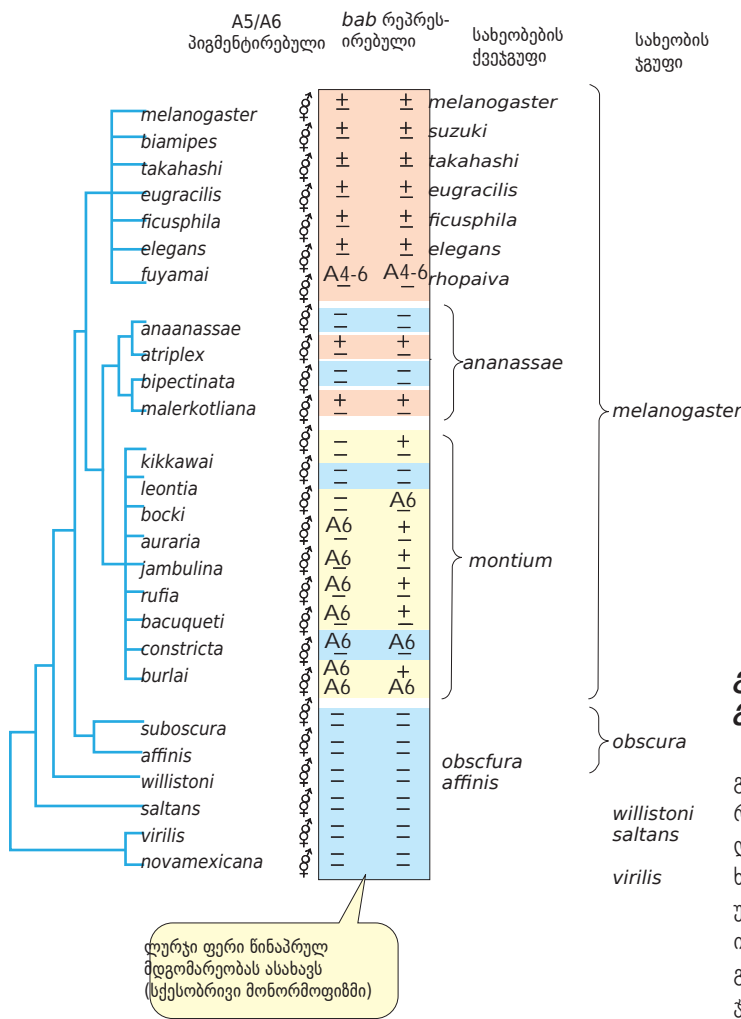
მორფოლოგიური სიახლე და მრავალფეროვნება შიდასახეობრივი ცვალებადობის და ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების განსხვავებების შედეგად წარმოიქმნება. ამგვარი ცვალებადობის დიდი ნაწილი პოლიგენურია. მისი შესწავლა შესაძლებელია რაოდენობრივი თვისების ლოკუსის (QTL) დარუკებით (იხ. მე-13 თავი). გენების და ალელების სხვადასხვა ტიპები, რომლებიც ამ განსხვავებაში მონაწილეობს (მაგალითად, *cis*-რეგულატორი ან ამინომჟავის მაკოდირებელი თანმიმდევრობები) EDB მკვლევებისთვის განსაკუთრებით საინტერესოა. სპეციფიკურ გენებზე მიმდინარე QTL-კვლევები ადასტურებს, რომ განვითარების მარეგულირებელი ლოკუსები ჩვეულებრივ სახეობებს შორის არსებულ მორფოლოგიურ განსხვავებებში მონაწილეობს. ასეთი ლოკუსები განვითარების მარეგულირებელ გენებსაც, როგორცაა *Ubx*, მოიცავს. მაშასადამე, ამ გენების მრავალი მნიშვნელოვანი ფუნქცია მოკლევადიან ევოლუციურ ცვლილებაში მათ მონაწილეობას ხელს არ უშლის. ამ გენების რეგულატორულ რეგიონებში ცვლილებები უფრო ხშირად ხდება, ვიდრე მათ თანმიმდევრობებში, რომლებიც ამინომჟავებს აკოდირებს, რაც მორფოლოგიურ ევოლუციაში და გენების რეგულაციაში ცვალებადობის მნიშვნელობაზე მიუთითებს.

*Drosophila melanogaster*-ში არსებობს ბუსუსების ღეროების რაოდენობის ბუნებრივი ცვალებადობა. ის ნაწილობრივ გამოწვეულია რეგულატორ ლოკუსზე მომხდარი ნუკლეოტიდური ჩანაცვლებებით. ეს ლოკუსი, როგორც უკრედის სასიგნალო ცილებს, ასევე ტრანსკრიფციის ფაქტორებს აკოდირებს (Lai et al. 1994; Long et al. 1998, 2000). ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს შორის არსებული რეგულატორული განსხვავების მაგალითია *bric-a-brac (bab)* გენი, რომელიც დროშოფილაში სქესობრივი დიმორფიზმის პიგმენტაციისთვის და კუტიკულის აგებულებისთვის აუცილებელ ტრანსკრიფციის ფაქტორს აკოდირებს და ასოცირებულია *D. melanogaster*-ის მუცლის პიგმენტაციის QTL-სთან (Kopp et al. 2003). იმის შემდეგ, რაც *melanogaster*-მდე მიმავალ ევოლუციურ ხაზში მისი და *Obscura* სახეობის დიფერენცია მოხდა, მუცლის სქესობრივად დიმორფული პიგმენტაცია მხოლოდ ერთხელ განვითარდა. *Melanogaster*-ის ჯგუფში *bab* გენი მდებარეობს პოსტერიულ აბდომენზე ვლინდება. ამ მისი გამოვლენა იმისთვის არის აუცილებელი, რომ მამრისთვის დამახასიათებელი მუცლის პიგმენტაციის განვითარება არ მოხდეს. მამრებში ეს გენი რეპრესირებულია და სქესისთვის დამახასიათებელი პიგმენტაცია ვითარდება (სურ. 20.21ა-გ). *Melanogaster* ჯგუფის *montium* ქვეჯგუფს სქესობრივ-სპეციფიკური პიგმენტაცია არ ახასიათებს, თუმცა *bab* გენის ექსპრესია მამრებში შესუსტებულია. მაგრამ მას აბომინალური კუტიკულის თვისებების სქესობრივი დიმორფიზმის რეგულაცია, უფრო მეტად შეუძლია, ვიდრე პიგმენტაციის რეგულაცია (სურ. 20.21დ). *D. melanogaster*-ის განვითარების გენეტიკური მონაცემებიდან გამომდინარე, *bab* გენის ფუნქცია არის მუცლის სეგმენტებში სქესობრივი დიმორფიზმის წარმოქმნა, აბდომენში ანტერიორ-პოსტერიორ პოზიციამე ინფორმაციის ინტეგრირების საშუალებით. ეს განპირობებულია Hox გენის *Abdominal B (AbdB)* ექსპრესიით, რომელსაც, თავის მხვრივ, ტრანსკრიფციის ფაქტორის *doublesex*-ის (*dsx*) ექსპრესია განსაზღვრავს. მეცნიერების (Kop et al. 2000) აზრით, *Melanogaster*-ის და *obscura*-ს გენეალოგიური შტოების განცალკევების შემდეგ, რომელიც დაახლოებით 25 მილიონი წლის წინ მოხდა, ევოლუციის შედეგად *bab* გენმა *AbdB* და *dsx* სიგნალების გააერთიანება დაიწყო, რაც მისი *cis*-რეგულატორი დნმ-ის ცვლილებებით არის განპირობებული.





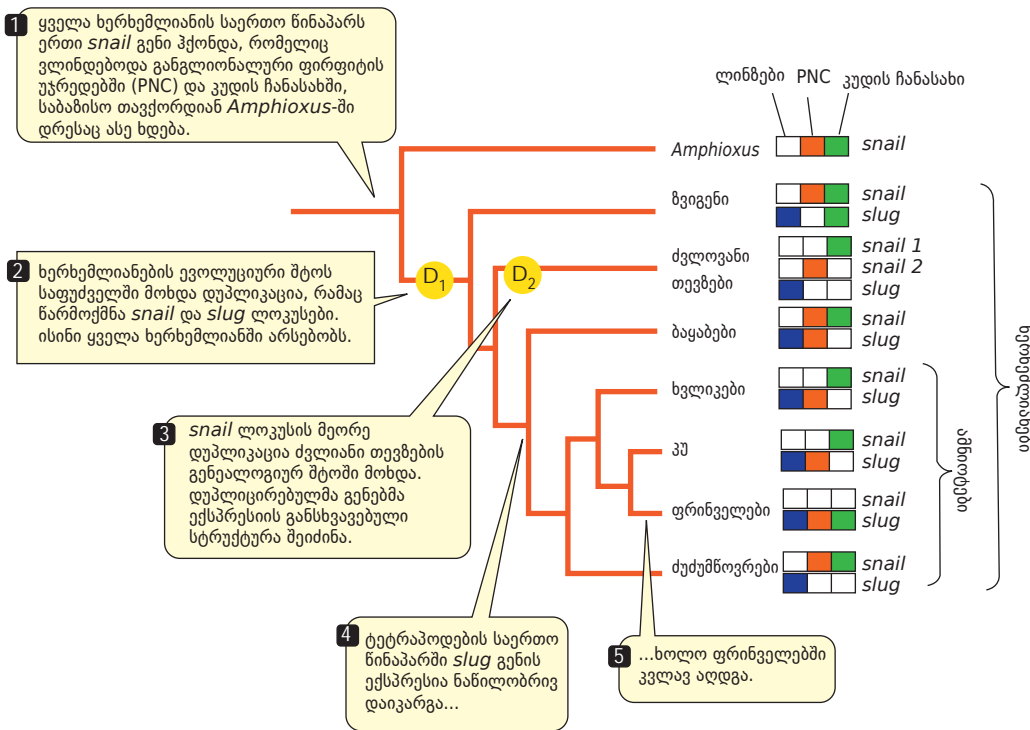
**სურ. 20.21.** *Drosophila*-ს მუცლის სქესობრივად დიმორფულ პიგმენტაციაში *bric-a-brac* (*bab*) გენის ექსპრესიის მონაწილეობა. (ა) *D. melanogaster*-ის მდედრის და მამრის მუცლის კუტიკულა მუცლის მეხუთე (A5) და მეექვსე (A6) სეგმენტებს შორის პიგმენტაციაში სხვაობას ავლენს. (ბ) მუტანტ *bab* მდედრის A5 და A6 სეგმენტებზე მამრის მსგავსი პიგმენტაცია აქვს. (გ) რეპორტიორი კონსტრუქცია აჩვენებს *bab* გენის (ლურჯი) ექსპრესიას მდედრის (მარცხნივ) და მამრის (მარჯვნივ) განვითარებად მუცლებზე. ყურადღება მიაქციეთ, რომ *bab* გენი მამრის A5 და A6 სეგმენტებზე გამოხატული არ არის. (დ) სქესობრივად დიმორფული *bab* გენის ექსპრესია დაკავშირებულია მუცლის სქესობრივად დიმორფულ პიგმენტაციასთან. + და \_ ნიშნები A5 და A6 სეგმენტების სქესობრივად დიმორფული პიგმენტაციის არსებობაზე ან არარსებობაზე მიუთითებს. მარჯვენა სვეტში + ნიშანი A5 და A6 სეგმენტებში *bab*-ის დათრგუნვაზე მიუთითებს. ნაირიჯისფერით ნაჩვენებია სახეობები, სადაც მუცლის სქესობრივად დიმორფული პიგმენტაცია და *bab* გენის ექსპრესია კორელირებს. ყვითლად ნაჩვენებია სახეობები, რომელთა მამრებში *bab*-ის რეგულაცია შესუსტებულია, მაგრამ მამრისთვის დამახასიათებელი პიგმენტაცია არ გვხვდება. ლურჯად ნაჩვენებია მუცლის პიგმენტაციის და მუცელზე *bab*-ის ექსპრესიის თვალსაზრისით სქესობრივად მონორფომული სახეობები (წინაპრული მდგომარეობა) (After Kopp et al. 2000 Photos courtesy of A. Kopp and S. Carroll.)



**გენებით მართვადი ეპოლუსციის მოლეკულურ-გენეტიკური საფუძველი**

გენების ექსპრესიის შედარებითი კვლევები აჩვენებს, რომ გენების რეგულაციის დივერსიფიკაციაზე პასუხისმგებელია როგორც გენების დუბლიკაცია ასევე ნეკლეოტიდური ჩანაცვლებები. მაგალითად, ხერხემლიანების *snail* და *slug* გენები, ყველა ხერხემლიანის საერთო უხერხემლო წინაპრის გენისგან, დუბლიკაციის შედეგად წარმოიშვა. ითვლება, რომ განვითარების მხრივ ის თავქორდიანი ამფიოქსუსის გენის მსგავსი იყო (ხერხემლიანების თანამედროვე დობილი ჯგუფის). ხერხემლიანებში და უხერხემლოებში *snail* გენების ოჯახის (რომელიც *snail* და *slug* გენებს აერთიანებს) მიერ კოდირებულ ცილებს (ემბრიოგენეზის განმავლობაში მიმდინარე მეზოდერმის წარმოქმნასა და ნერვული სისტემის განვითარებაში) ფუნქცია შენარჩუნებული აქვს. ევოლუციურ შტოში, რომელიც ამფიოქსუსს და ხერხემლიანებს მოიცავს,

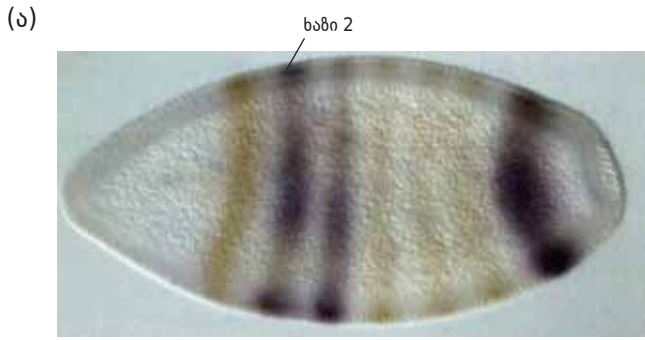
*snail* და *slug* გენები თვალის ლინზაში, კულის ჩანასახში და განვლილი ფირფიტის პრემიგრატორულ უჯრედებში ვლინდება. და მათ განვითარებაში მონაწილეობს (PNC-ები ეპიდერმული უჯრედებია, ისინი განვლილი ფირფიტაში წარმოიშობა და შემდეგ სხეულის სხვადასხვა ნაწილებში მიგრირებს, სადაც



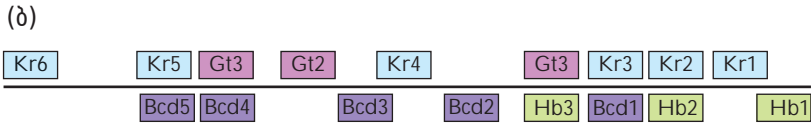
**სურ. 20.22.** ხერხემლიანების განვითარებაში *snail* და *slug* გენების ფუნქციების ევოლუცია. ფერადი სიმბოლოებით თვალის ლინზაში, განვითარებული ფირფიტის უჯრედებში (PNC) და კუდის ჩანასახში ნაჩვენებია *snail* და *slug* ლოკუსების ექსპრესია (After Locascio et al. 2002.)

სხვადასხვა სახეობის უჯრედებს, მათ შორის პიგმენტურ უჯრედებს და ყბისა თუ სახის ქსოვილებს ქმნის). მეცნიერებმა (Locascio et al. 2002) ცოტა ხნის წინ აღმოაჩინეს, რომ თუმცა ხერხემლიანების თვალის ლინზის განვითარებაში *slug*-ის ექსპრესია დაკონსერვებულია, მაგრამ PNC-ებში და კუდის ჩანასახის უჯრედებში *snail* და *slug* გენების ფუნქციები მრავალფეროვანია (სურ. 20.22). მაგალითად, ფრინველებმა დაკარგეს კუდის ჩანასახში *snail* - ის ექსპრესია, ხოლო *slug* გენის ექსპრესია დაკონსერვებულია. ძუძუმწოვრების PNC-ებში და კუდის ჩანასახში კი *snail* გენი ვლინდება, თუმცა *slug* გენი არ მუშაობს. მარეგულირებელი ევოლუციის ასეთი მოდელი გაორმაგება-დივერსიფიკაციის მარტივ მოდელთან წინააღმდეგობაში მოდის (იხ. მე-19 თავი). ეს წინააღმდეგობა განსაკუთრებით აშკარაა ქათმის შემთხვევაში, რომელსაც კუდის ჩანასახში *slug* გენის ექსპრესია რეაქტივიზირებული აქვს, მიუხედავად იმისა, რომ ეს მდგომარეობა ხერხემლიანების ისტორიის გაცილებით უფრო ადრეულ ეტაპზე გაქრა. ლოკაშოს და მისი კოლეგების ამრით, ისეთი იშვიათი მოვლენა, როგორც არის ქრომოსომების ტრანსლოკაცია, რეგულატორი ელემენტების კვლავ წარმოქმნაზე პასუხისმგებელი. ეს ალამენტები ფრინველის კუდის ჩანასახში *slug* გენის ექსპრესიას წარმართავენ.

ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების მოლეკულურ-ევოლუციური კვლევა ადასტურებს, რომ გამაძლიერებლის ფუნქციის შენარჩუნების შემთხვევაშიც კი, მასში არსებული მიბმის ადგილები გასათვარი მიმართულებით იცვლება. ეს ნეიტრალური ან თითქმის ნეიტრალური ნუკლეოტიდური ჩანაცვლებებით არის განპირობებული. მაიკლ ლუდვიგმა, მარტინ კრეიტმანმა და კოლეგებმა (Ludwig and Kreitman 1995; Ludwig et al 1998, 2000) უმნიშვნელოვანესი კვლევა ჩაატარეს და *Drosophila*-ს სახეობებს შორის არსებული ფუნქციონალური განსხვავებები და თანმიმდევრობების განსხვავებები *even-skipped* გენის (პიგმენტაციისთვის საჭირო ტრანსკრიფციის ფაქტორი) სპეციფიკურ *cis*-რეგულატორულ თანმიმდევრობებში გამოიკვლიეს. *Drosophila melanogaster*-ში გამაძლიერებელი *eve stripe-2* დნმ-ის 670 ფუძე წყვილის სიგრძის სეგმენტი. ის აუცილებელია *even-skipped* გენის ექსპრესიის მართვისთვის (შვიდი ზოლიდან მეორე ზოლში, რომელშიც ცილა ველური ტიპის ემბრიონებში ვლინდება) (სურ. 20.23ა). გამაძლიერებელი მოიცავს მიბმის 17 ადგილს ტრანსკრიპციის იმ ფაქტორებისთვის, რომლებმაც აკოდირებს ოთხი განსხვავებული მარეგულირებელი გენი. გენები ვლინდება წინა-უკანა გრადიენტით და გააქტიურების ან დათრგუნვის შედეგად *even-skipped* ზოლების ზუსტ ზღვრებს ადგენს (სურ. 20.23ბ). კრეიტმანის ჯგუფმა *Drosophila*-ს ხუთი სახეობის *eve stripe-2* - ის სეკვენირება მოახდინა და მიბმის საიტების პოზიცია და რაოდენობა დაადგინა. ასევე დაადგინეს ამ სახეობების გამაძლიერებლების ფუნქციები ტრანსგენურ *D. melanogaster*-ში მოთავსებისას. აღმოჩნდა, რომ ტრანსგენურ სახეობაში ხუთივე სახეობის გამაძლიერებელი ექსპრესიის კორექტულ ზოლს ავლენს, მაგრამ ხუთივე სახეობაში მიბმის 17 ადგილიდან შენარჩუნებულია მხოლოდ 3-ის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა (სურ. 20.23გ). მეცნიერებმა ორ ან მეტ შორეულ მონათესავე სახეობაში მიბმის ორი ადგილი საერთოდ ვერ აღმოაჩინეს.



**სურ. 20.23.** *even-skipped stripe 2 (eve stripe-2)* გამაძლიერებლის ევოლუცია *Drosophila*-ში. (ა) ბლასტოდერმის უჯრედების წარმოქმნის ეტაპზე მყოფი ემბრიონი შეღებილია *eve stripe-2* რეპორტორი კონსტრუქციის (ლუჯი ფერი) და *Even-skipped* (ყავისფერი) ცილების ექსპრესიის მიხედვით. *even-skipped (eve)* გენი შვიდ ზოლში ვლინდება, ემბრიონის თითოეულ სეგმენტში კი ერთი ექსპრესია გვაქვს. *eve stripe-2* კონსტრუქცია მე-3 და მე-7 ზოლებში ასევე ვლინდება. (ბ) *eve stripe-2* გამაძლიერებლის სქემაზე ნაჩვენებია ტრანსკრიფციის ოთხი ფაქტორის მიზმის ადგილები. ეს ფაქტორებია: დედობრივი ეფექტის ცილები Bicoid და Hunchback, და "ნაპარალის" ცილები Giant და Kruppel. დედობრივი ეფექტის ცილები ვერცხის ოვგენეზისას წინა-უკანა გრადიენტით ვლინდება, ხოლო ნაპარალის ცილები ვლინდება ფართო ემბრიონულ დომენებში, რაც ზიგოტაში *eve* და სხვა მსგავსი გენების სივრცითი ექსპრესიის რეგულირებისთვის არის საჭირო. Bicoid და Hunchback ცილები *eve*-ის ტრანსკრიფციის რეგულირებას აძლიერებს, ხოლო Giant და Kruppel გენები თრგუნავს. (გ) *Drosophila*-ს სახეობებში *eve stripe-2* გამაძლიერებლის ტრანსკრიფციის ფაქტორის მიზმის ადგილების კონსერვაცია და ევოლუცია. მიზმის ადგილები დანომრილია იმ კონვენციის მიხედვით, რომელიც დადგენილია მიზმის 17-ვე საიტის მქონე *D. melanogaster*-ის *eve stripe-2* თანმიმდევრობისთვის. მარჯვენა სვეტი *D. melanogaster*-იდან თითოეული სახეობის დიფერენციის დროს გვიჩვენებს. ყველაზე შორეული ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს მიზმის ადგილები სუსტად ან საერთოდ არ აქვს შენარჩუნებული (After Carroll et al. 2001.)



**(გ)**

| სახეობები              | Kr |   |   |   | Bcd |   |   |   |   | Hb |   |   | Gt |   |   |   |   |
|------------------------|----|---|---|---|-----|---|---|---|---|----|---|---|----|---|---|---|---|
|                        | 1  | 2 | 3 | 4 | 5   | 6 | 1 | 2 | 3 | 4  | 5 | 1 | 2  | 3 | 1 | 2 | 3 |
| <i>D. simulans</i>     | █  | █ | █ | █ | █   | █ | █ | █ | █ | █  | █ | █ | █  | █ | █ | █ | █ |
| <i>D. yakuba</i>       | █  | █ | █ | █ | █   | █ | █ | █ | █ | █  | █ | █ | █  | █ | █ | █ | █ |
| <i>D. erecta</i>       | █  | █ | █ | █ | █   | █ | █ | █ | █ | █  | █ | █ | █  | █ | █ | █ | █ |
| <i>D. pseudobscura</i> | █  | █ | █ | █ | █   | █ | █ | █ | █ | █  | █ | █ | █  | █ | █ | █ | █ |
| <i>D. picticornis</i>  | █  | █ | █ | █ | █   | █ | █ | █ | █ | █  | █ | █ | █  | █ | █ | █ | █ |

| <i>D. melanogaster</i> -სგან დიფერენციის დადგენილი დრო (მლნ.წ.) |
|---|
| 2-3   |
| 2-6   |
| 6-15  |
| 36-46   |
| 61-65   |

|   |                       |
|---|-----------------------|
| █ | კარგად კონსერვირებული |
| █ | ძლიერ კონსერვირებული  |
| █ | სუსტად კონსერვირებული |
| █ | კონსერვაცია არ არის   |

ლუჯი და კრეიტმანი დაინტერესდნენ, არის თუ არა (თანმიმდევრობების ამ განსხვავების მიუხედავად) *eve stripe-2* გამაძლიერებლის ფუნქცია იმიტომ შენარჩუნებული, რომ გამაძლიერებლის ყოველი ნაწილი ინარჩუნებს მის დამოუკიდებელ როლს, ან იმიტომ, რომ ზოგიერთი ნაწილის ცვლილებას მოჰყვება სხვა ნაწილებში მაკომპენსირებელი ცვლილება (ანუ მთლიანი ელემენტის კოეგოლუცია მოხდა). მეცნიერებმა გამოიყვეს *Drosophila*-ს ორი სახეობის დნმ-ისგან შემდგარი გამაძლიერებლები. როცა ასეთი ქიმერული გამაძლიერებლები ტრანსგენურ *D. melanogaster*-ში შეიყვანეს, *even-skipped*-ის ექსპრესიის დისკრეტული ზოლი არ მოიძებნა. ეს ნიშნავს, რომ ქიმერულმა გამაძლიერებელმა ტრანსკრიფციის გააქტიურების ნორმალური სტრუქტურა ვერ შექმნა. აქედან გამომდინარე, თითოეულ სახეობაში მთლიანი გამაძლიერებელი კონსერვირებული სახით განვითარდა და ფუნქცია შეინარჩუნა. თუ გამაძლიერებლის ერთ ადგილზე ნუკლეოტიდური ჩანაცვლების ფიქსაცია (გადარჩევის ან გენეტიკური დრეიფის შედეგად) ზოლის ექსპრესიის მცირე ცვლილებას იწვევს, მაშინ გამაძლიერებლის სხვა ადგილზე ამ ცვლილებამ შეიძლება მაკომპენსირებელ ჩანაცვლებებზე სელექციური ზეწოლა იმისთვის წარმოქმნას, რომ ზოლის ექსპრესია შენარჩუნდეს.

**Homo sapiens-ის EDB**

ევოლუციური განვითარების ბიოლოგიის დარგი განაგრძობს განვითარებას და მისი ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ამოცანა რჩება ადამიანებისთვის დამახასიათებელი თვისებების განვითარების გენეტიკისა და ევოლუციური მექანიზმების დადგენა. ეს თვისებებია: ტვინის ღიდი ზომა, თავის ქალის და სახის მორფოლოგია, ხერხემლის, კიდურების და თითების ახალი თვისებები, თმის შემცირებული საფარი და რაც ყველაზე მთავარია, რთული ქცევა და კულტურული თვისებები (reviewed by Carroll 2003). ექპერიმენტული ორგანიზმების შესწავლაზე დაყრდნობით შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ადამიანის ევოლუციურ შტოში ახალი თვისებების ჩამოყალიბებაში რამდენიმე ან მრავალი გენი მონაწილეობს. გენომების შედარებიდან მიღებული მონაცემების თანახმად, დნმ-ის დონეზე მომხდარი ცვლილებების უმეტესობა განვითარების და სტრუქტურული ცილების რეგულირების ცვლილებით არის განპირობებული. ადამიანებს, პრიმატებს და სხვა



ტუქუმნოვრებს ასეთი ცილები საერთო აქვთ. ადამიანის და შიმპანზეს გენომის ერთასლიანი ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის დივერგენციის ხარისხი დაახლოებით 1,2%-ია (Chen and Li 2001; but see Britten 2002). თუ გავითვალისწინებთ, რომ ადამიანის გენომის ზომა დაახლოებით 3×10<sup>9</sup> ფუძე წყვილია და ამ დივერგენციის ნახევარი (ანუ 0,6%) ადამიანის ევოლუციურ შტოში მოხდა, მაშინ ადამიანის მისი და შიმპანზეს საერთო წინაპრისგან ფუძე წყვილების დაახლოებით 18 მილიონი ცვლილება განასხვავებს. თუ ადამიანის ცილების მაკოდირებელი 30000 გენი, საშუალოდ 400 ამინომჟავისგან შემდგარ ცილებს აკოდირებს, მაშინ 18 მილიონი ჩანაცვლების მხოლოდ 1,5% (270000) ცილის მაკოდირებელ რეგიონებზე მოდის, და აქედან მხოლოდ 200000 ამინომჟავის ჩანაცვლებას იწვევს, ხოლო დანარჩენები სინონიმური ჩანაცვლებებია (Carroll 2003). მიღებული რიცხვი შეიძლება გადაჭარბებული იყოს, რადგან მაკოდირებელ რეგიონებში დივერგენცია ნაკლებია, ვიდრე არამაკოდირებელ რეგიონებში.

ადამიანის და შიმპანზეს გენომების სეკვენირებაზე ბევრად რთული ამოცანაა იმის დადგენა, თუ ამინომჟავების რომელი ჩანაცვლებები, და პოტენციურად მარეგულირებელი დნმ-ის მილიონობით ჩანაცვლებებიდან რომელი ჩანაცვლებები ადამიანის მორფოლოგიური და ქცევითი თვისებების ადაპტაციურ ევოლუციაში მონაწილეობს. (იხ. მე-19 თავი) თუმცა, შედარებითი გენომიკა და გენების ექსპრესიის ანალიზი (მიკროჩიპების დახმარებით) შიმპანზესა და ადამიანის დივერგენციაზე ბევრ ინფორმაციას გვაწვდის, მაგრამ კონკრეტული ადაპტაციების დადგენა უნდა მოხდეს თვისებების და გენების შედარების საფუძველზე. ეს საკითხი ძალიან საინტერესოა არა მხოლოდ ევოლუციური ბიოლოგებისთვის, არამედ ექიმებისთვის და ფარმაცევტებისთვის. ადამიანის თვისებების გენეტიკურ საფუძველზე გარკვეულ ინფორმაციას ადამიანის ცვალებადობის, მათ შორის გენეტიკური დარღვევების შესწავლისას, და ტუქუმნოვრების სახეობების განვითარებაზე დავკვირებისას ვიღებთ. “ადამიანის EDB“-ის მიღწევებმა საბოლოო ჯამში უნდა გამოავლინოს; ერთი და იგივე გენები მონაწილეობს ადამიანის თვისებების ცვალებადობაში და ადამიანის ადამიანისმაგვარი მაიმუნებისგან დივერგენციაში, თუ არა. ასეთ ევოლუციურ ცოდნას აუცილებლად მოჰყვება მედიცინის და ადამიანის განვითარების ბიოლოგიის სრულყოფა.

**რეზიუმე**

1. ევოლუციური განვითარების ბიოლოგია (EDB) შედარებითი ემბრიოლოგიის და განვითარების გენეტიკის მონაცემებს, მორფოლოგიური ევოლუციის და პოპულაციის გენეტიკის თეორიასთან და მონაცემებთან აერთიანებს.
2. ფილოგენეტიკური ჰომოლოგია ბიოლოგიური ჰომოლოგიისგან განსხვავდება, ვინაიდან ჰომოლოგია სტრუქტურების გენეტიკის და განვითარების ინფორმაციას ითვალისწინებს.
3. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების მორფოგენეზში მონაწილე მრავალი გენი და განვითარების გზა ცხოველების ბევრ ტიპში კონსერვირებულია, ამიტომ მრავალუჯრედიანი ეუკარიოტების მრავალფეროვნება გენების და განვითარების გზების ძალიან კონსერვირებული “ინსტრუმენტების” სხვადასხვაგვარი გამოყენებით არის გამოწვეული.
4. განვითარების გზებზე პასუხისმგებელ გენებს შორის არის სასიგნალო ცილების მაკოდირებელი გენები, ტრანსკრიფციის ფაქტორები და სტრუქტურული გენები. ევოლუციური ცვლილება, რომელიც მიმდინარეობს სასიგნალო გზებსა და ტრანსკრიფციის ფაქტორების, ასევე ტრანსკრიფციის ფაქტორებსა და მათ სამიზნეებს შორის, ბუნებაში არსებული ფენოტიპური მრავალფეროვნების უპირველესი მიზეზია.
5. სხეულის ნაწილების მოდულარობა სეგმენტ-სპეციფიკური სტრუქტურების მექანიზმებით არის განპირობებული, რომლებიც გამოწვეულია გენების რეგულირებაში მოდულარობით. ამ თვისების საშუალებით გენები სხეულის სხვადასხვა ნაწილებში და განვითარების სხვადასხვა ეტაპებზე დამოუკიდებლად რეგულირდება. მოდულარობის საშუალებით სხეულის სხვადასხვა ნაწილებს განსხვავებულ მორფოლოგია აქვს.
6. დნმ-ის არამაკოდირებელ თანმიმდევრობებს გამაძლიებლები ანუ *cis*-რეგულატორი ელემენტები ეწოდება. ისინი დამოუკიდებლად აკონტროლებენ ყოველი გენის ექსპრესიას (განვითარებადი სხეულის სხვადასხვა ნაწილებში არსებული ტრანსკრიფციის ფაქტორების სიმრავლეების მიხედვით). გენების ექსპრესიის განსხვავების ევოლუცია დიდწილად სწორედ გამაძლიებლების ევოლუციით არის განპირობებული.
7. ევოლუციის განმავლობაში გენები და განვითარების გზები ხშირად ფუნქციების კოოპტაციას ან განახლებას განიცდის მრავალი მორფოლოგიური თვისებების ევოლუციის გამოწვევი ახალი ფუნქციების შესაძენად. ეს პროცესი გაორმაგებული გენების ფუნქციაში და ექსპრესიის სტრუქტურაში მონაწილე გენების რეგულაციის და დივერსიფიკაციის ევოლუციური ცვლილებების შედეგია.
8. სახეობებს შორის არსებული ბევრი განსხვავება სხეულის სხვადასხვა ნაწილების განვითარების სიჩქარის ჰეტეროქრონული ან ალომეტრიული ცვლილებით და სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა ეტაპების

ხანგრძლივობის ცვლილებით არის გამოწვეული. განვითარების სხვადასხვა ეტაპებზე მიმდინარე და სხეულის სხვადასხვა ნაწილების მორფოგენეზის მოდულარობა ამგვარ ცვლილებებს ხელს უწყობს.

9. ევოლუციის შებენიანი რამდენიმე ტიპი კონკრეტულ ევოლუციურ მიმართულებებს განსაზღვრავს. განვითარების სისტემები მორფოლოგიურ ევოლუციას გარკვეულწილად ზღუდავს. ასეთი შებენიანობები მხოლოდ გარკვეულ კლადებში გვხვდება (ანუ ფილოგენეტიკურად “ადგილობრივია”).
10. მოკლევადიანი ევოლუციის (ანუ სახეობებში ან ახლო ნათესავ სახეობებს შორის მიმდინარე ევოლუციის) გენეტიკური საფუძველი EDB-ის კვლევის საგანია. რამდენიმე კვლევა ადასტურებს, რომ გენების რეგულაციაში მომხდარი ცვლილებები მოკლევადიანი მორფოლოგიური ევოლუციისთვის საკმაოდ მნიშვნელოვანია.
11. გენების გამაძლიერებელი გრადუალური ნუკლეოტიდური ჩანაცვლებების შედეგად ვითარდება. ეს აისახება ინდივიდუალური ტრანსკრიპციის ფაქტორის მიხედვით საიტის გაძლიერებაში ან დაკარგვაში. (გენის დუპლიკაციის, ტრანსპოზიციის ან გენომის დონეზე მიმდინარე სხვა პროცესების შედეგად). მეცნიერებისთვის ამგვარი ცვლილებების მნიშვნელობა ცნობილი არ არის.

## ტერმინები და ცნებები

|  |                           |
|--|---------------------------|
| ბიოლოგიური ჰომოლოგიის კონცეფცია        | ეგზაპტაციები              |
| კანალიზაცია                            | ჰომეობოქსი                |
| cis-მარეგულირებელი ელემენტები          | ჰომეობოქსის გენები        |
| შებენიანობები                          | ჰომეოდომენი               |
| კოოპტაცია                              | Hox გენები                |
| განვითარების ჯაჭვები                   | პრომოტორები               |
| განვითარების გზები                     | განახლება, აღდგენა        |
| ექტოპიური ექსპრესია                    | მარეგულირებელი მოდულარობა |
| გამაძლიერებლები (enhancers)            | სამიზნე გენები            |
| ევოლუციური განვითარების ბიოლოგია (EDB) | ტრანსკრიფციის ფაქტორები   |
|  | trans - რეგულირება        |

## დაგეგმილი საკითხები

ევოლუციური ბიოლოგიის განვითარებით დაინტერესება 70-იან წლებში გააღვივა მეცნიერმა სტივენ ჯი გულდმა (შტეპჰენ ჟაყ გოულდ). ის ამ საკითხს შეეხო წიგნში: *Ontogeny and Phylogeny* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1977). ევოლუციური განვითარების ბიოლოგიის შესავალი სადაც განხილულია გენების ექსპრესიის რეგულაცია მოცემულია: *From DNA to diversity: Molecular genetics and the evolution of animal design*. S. B. Carroll, J. K. Grenier and S. D. Weatherbee: (second edition, Blackwell Science, Malden, MA, 2005). იგივე საკითხების უფრო ვრცლად განხილულია წიგნში: *The evolution of developmental pathways* by A. S. Wilkins (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002).

EDB-ის ერთ-ერთი შემქმნელი რუდოლფ ა. რაფის ძალიან მნიშვნელოვანი წიგნია: Rudolf A. Ralf. *The shape of life: Genes, development, and the evolution of animal form* (University of Chicago Press, Chicago, 1996). განვითარების ბიოლოგიის საკითხებს მიძინილია წიგნი: E. H. Davidson. *Genomic regulatory systems: Development and evolution* (Academic Press, San Diego, 2001)

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. თუ ორი ალომეტრიულად დაკავშირებული თვისება სახეობებს შორის ძლიერ კორელაციას ამჟღავნებს, არის თუ არა დასტური, რომ თვისებების განვითარება შებენიანობა და დამოუკიდებლად ვერ შეიცვლება? კიდევ როგორ შეიძლება ასეთი ძლიერი კორელაციის ახსნა?
2. ჩამოაყალიბეთ განვითარების გენეტიკურ მექანიზმთან დაკავშირებული ჰიპოთეზა, რომლის მიხედვით წინაპრულად იდენტურმა სერიულად ჰომოლოგიურმა სტრუქტურებმა შეიძლება განსხვავებების გამოვლენა დაიწყონ - ანუ იდენტობა შეიძინონ.

3. თუ მუტაციები (ისეთი რომელიც Ubx გენში ხდება) მორფოლოგიას მკვეთრად და ერთბაშად ცვლის, რატომ თვლის ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა, რომ ევოლუცია თანმიმდევრული ეტაპებისგან შედგება?
4. როგორ შეიძლება განვითარდეს კონკრეტული ორგანოს ან სხეულის ნაწილის ზრდის კონტროლის მოლეულარობა? რა სელექციური ზეწოლა განაპირობებს სხეულის ნაწილების ზომის ცვლილებებს მთლიანი ორგანიზმის ზომის ცვლილებასთან შეფარდებით?
5. შეიძლება თუ არა იწინასწარმეტყველოთ უფრო ხშირად დაიკარგება თუ წარმოიქმნება ახალი სტრუქტურები, რომელთა ფორმირება რთულ მორფოგენეტიკურ პროცესებს ითხოვს? როგორ მიუსადაგებთ ამ შეკითხვას ორგანიზმთა ისეთ ჯგუფს, რომელთა ფილოგენეტიკური კავშირები ცნობილია, და ისინი ისეთი კომპლექსური ორგანოს ყოფნა არ ყოფნის მიხედვით იცვლება, როგორიცაა თვალი ან კვებისთვის მოდიფიცირებული გამონაზარდების წყვილი?
6. როგორ შეიძლება განსხვავდებოდეს დნმ-ის რეგულატორი თანმიმდევრობები, რომლებიც განაპირობებენ ჰეტეროქრონულ ცვლილებებს (ანუ განვითარების სიჩქარის ზრდა მწერის ლარვეული სტადიის განმავლობაში, რომელიც ლარვეული პერიოდის შემცირებაში აისახება), იმათგან, რომლებიც პასუხისმგებელია სხეულის კონკრეტული სეგმენტების ევოლუციურ სიახლეებზე (ფრთის პიგმენტაციის ახალი ლაქა)? განვითარების სისტემის რა სივრცულ-დროითი კომპონენტები მონაწილეობს ამ ორ შემთხვევაში? რა ტიპის გენები (რომლებიც აკოდირებს ტრანსკრიპციის ფაქტორებს, სასიგნალო ცილებს, ჰორმონებს) არიან ის კანდიდატი გენები, რომლებიც განაპირობებენ ევოლუციური ცვლილებების ამ ორ ტიპს?
7. განვითარების რა მექანიზმები განაპირობებს ფორმის ევოლუციურ ცვლილებას? მაგალითად, რატომ არის ღამურის თითები (სხეულის სიგრძესთან შედარებით) სხვა ძუძუმწოვრების თითებზე გრძელი? შეგიძლიათ მონახოთ ამ საკითხთან დაკავშირებული კვლევა?
8. თუ ევოლუციური შტო წინაპრულ თვისებას კარგავს (მაგალითად მეორე მოლარის დაკარგვა კატისებრებში), როგორ ფიქრობთ, გამოყოფილი ხაზი, როგორიცაა ფოცხვერი, აღიდგენს დაკარგულ თვისებას? რა ეკოლოგიური ან პოპულაციის დონის ფაქტორები განაპირობებს თვისებების დაკარგვას, და რა ფაქტორები მონაწილეობს თვისების მორფოგენეზისთვის საჭირო განვითარების გზის შენარჩუნებაში ან ხელახლა შექმნაში?





# მაკროეკოლუცია: ეკოლუცია მაღალი ტაქსონების დონეზე

# 21

**ე**კოლუციას ხშირად ყოფენ **მიკროეკოლუციად** (სახეობაში მიმდინარე პროცესებად) და **მაკროეკოლუციად** (ეკოლუცია სახეობის დონეზე მაღლა). სხვადასხვა ავტორი „მაკროეკოლუცია“-ს განსხვავებულად განმარტავს. სტივენ ჯეი გულდი (2002, გვ. 38) ამბობს, რომ მაკროეკოლუცია არის „ეკოლუციური ფენომენოლოგია სახეობათა წარმოშობიდან და მის შემდგომ“. ეს ფენომენი მოიცავს მაღალი რანგის ტაქსონების წარმოშობას, გადაშენებას და დივერსიფიკაციას, რაც მე-7 თავში უკვე განვიხილეთ. სხვა ავტორი თვლის, რომ მაკროეკოლუცია არის მხოლოდ ღრმა ფენოტიპური ცვლილებების ეკოლუცია, ან იმ თვისებების წარმოშობა, რომლებიც მაღალი რანგის ტაქსონებს ერთმანეთისგან განასხვავებს (e.g., Levinton 2001). როგორც არ უნდა განვსაზღვოთ მაკროეკოლუციური კვლევის სუბიექტი, ის მოიცავს თვისებებს, რომლებიც ეკოლუციური დროის ხანგრძლივი პერიოდის განმავ-



ლობაში ვითარდებოდა. როგორც წესი, ეს თვისებები მაშინაც არის პალეონტოლოგიური ან შედარებითი ფილოგენეტიკური კვლევის საგანი, როცა მათი ახსნა არსებული ორგანიზმების გენეტიკური და ეკოლოგიური პროცესების შესწავლით შეიძლება. ჩვენ გვინდა გავიგოთ, რამდენად სწრაფად ხდება ეკოლუცია და რა განსაზღვრავს მის სიჩქარეს; მაღალი რანგის ტაქსონებს შორის არსებული დიდი სხვაობა თანდათანობით წარმოიქმნა, თუ დისკრეტულად; რა მექანიზმებით ხდება ახალი თვისებების წარმოქმნა; არსებობს თუ არა სიცოცხლის ისტორიაში ძირითადი კუსრი, ან ნებისმიერი სახის პროგრესი.

**სტრუქტურული ცვლილებები თან სდევს ფუნქციის ცვლილებას.** აფრიკელი სპილო (*Loxodonta africana*) ყველასთვის იმდენად ნაცნობია, რომ ვერ ვამჩნევთ რამდენად არაჩვეულებრივი არსებაა. მისი მჭრელი კბილები გადაიქცა იარაღად, რომელიც ის თავდაცვისას და საჭორწილო რიტულისას, და არა საკვების გადამუშავებისთვის, იყენებს. სპილოს ცხვირმა კი განვითარების შედეგად ხელის ფუნქცია შეიძინა. ნამარხებიდან ჩანს, რომ ეს ნიშან-თვისებები თანდათანობით (გრადუალურად) განვითარდა (Photo © Mike Wilkes/naturepl.com)

მაკროეგოლოგიის თანამედიკალური კვლევების უმეტესობა პალეონტოლოგ ჯორჯ გილორდ სიმპსონის (1947, 1953) მოსაზრებებს და წესებს ეფუძნება. სიმპსონი ყურადღებას ნამარხებში გამოვლენილი ეგოლოგიის სიჩქარეზე და მიმართულებაზე ამახვილებდა. დიდი გავლენა ჰქონდა ასევე მოლოგ ბერნჰარდ რენშის (1959) კვლევებს. ის ეგოლოგიის თვისებებს შედარებითი მორფოლოგიის მეშვეობით სწავლობდა. თანამედროვე მაკროეგოლოგიური კვლევები ეფუძნება ნამარხებს, ეგოლოგიური ცვლილების ფილოგენეტიკურ სტრუქტურას, ეგოლოგიური განვითარების ბიოლოგიას, და გენეტიკური და ეგოლოგიური პროცესების შესწავლას.

## ეგოლოგიის სიჩქარე

როგორც მე-4 და მე-7 თავებში აღვნიშნეთ, ეგოლოგიის სიჩქარე ძალიან ცვალებადია. ეგოლოგიის სიჩქარის პირველი მკვლევარი სიმპსონი იყო (1953). ის ერთი თვისებების, ან თვისებების კომპლექსის ეგოლოგიის სიჩქარეს (მას ფილოგენეტიკურ სიჩქარეს უწოდებდა) ტაქსონომიური სიჩქარისგან განასხვავებდა, ანუ იმ სიჩქარისგან, რომლითაც განსხვავებული თვისებების მქონე ტაქსონები წარმოიქმნება, გადაშენდება და ერთი მეორეს ჩაანაცვლებს. მაგალითად, სტივენ სტენლიმ (1979) რამდენიმე ისეთი კლასი გაანალიზა, რომელთა სახეობათა მრავალფეროვნება კაინოზოურ ერაში ექსპონენციურად გაიზარდა. ყველაზე სწრაფი რადიაციის მქონე ჯგუფებს შორის თავისებური მდრღნელები (თავები და ვირთავები) და ანკარისებრი გველები აღმოჩნდნენ. ეს მრავალფეროვანი ჯგუფები მიოცენში წარმოიქმნენ. 1.98 და 1.24 მილიონი წლის განმავლობაში მათი სახეობების რიცხვი გაორმაგდა. ეს სიჩქარე ნიშნავს, რომ თუ გადაშენება არ ხდება, მდრღნელის ყოველი სახეობის წარმოშობას 2 მილიონი წელი სჭირდება (გაითვალისწინეთ, რომ ყოველი სახეობა ორ შვილობილ სახეობად დივერგირებს). ეს დაახლოებით იმ დროის ტოლია, რომელიც თანამედროვე დობილ სახეობებს შორის სახეობათა წარმოშობისთვის საჭიროა (სახეობათა წარმოშობის დრო ამ შემთხვევაში დადგენილია გენეტიკური განსხვავებებით) (იხ. მე-16 თავი). მაშასადამე, ყველაზე სწრაფად გამრავლებად ჯგუფებში სახეობათა წარმოშობის ერთი მოვლენისთვის 1 ან 2 მილიონი წელი საკმარისია.

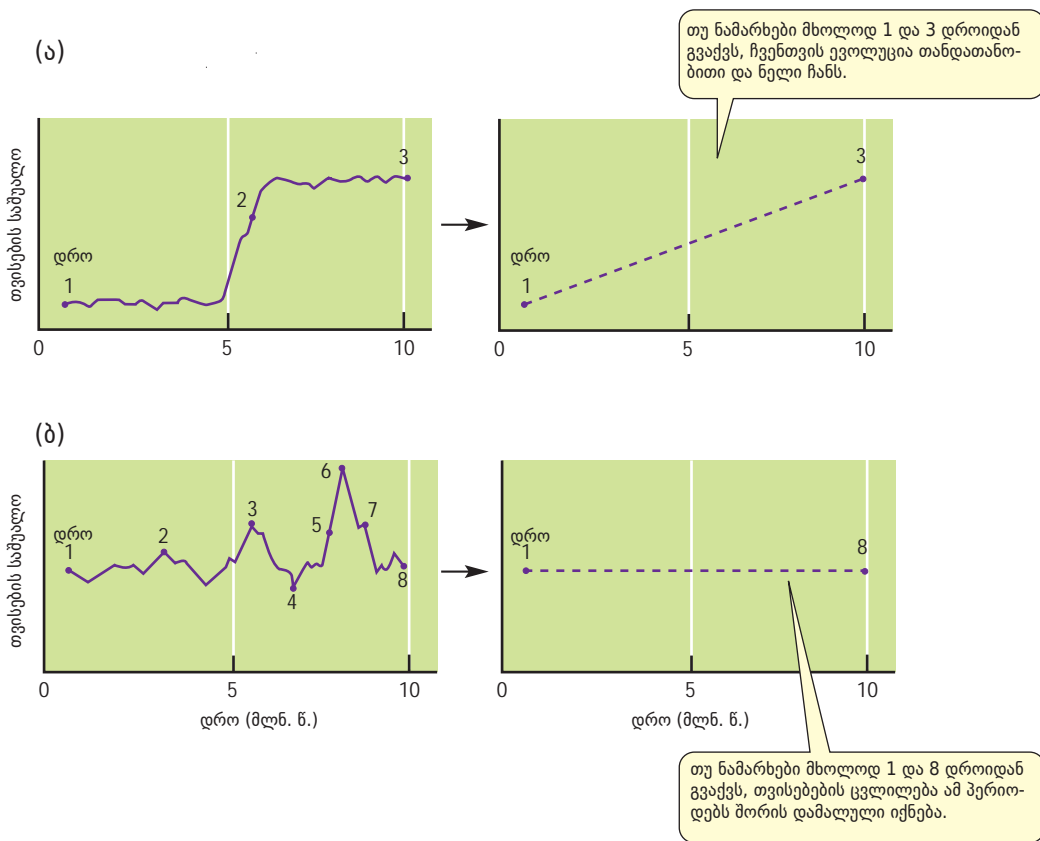
## ნიშან-თვისების ეგოლოგიის სიჩქარე

ინდივიდუალური თვისებები განსხვავებული სიჩქარით ყალიბდება (იხ. მე-4 და მე-13 თავები). ნამარხი ეგოლოგიური შტოების მრავალი თვისება, მაგალითად ცხენის წინაპრის *Hyrcatherium*-ის კბილის განზომილებები (იხ. სურ. 4.23), პერიოდულად დარღვეულ წონასწორობას ავლენს (Eldredge and Gould 1972): დიდი პერიოდები მცირე ცვლილებებით (სტაბილი ანუ უძრაობა), მონაცვლეობს მცირე პერიოდებთან, რომელთა განმავლობაში სწრაფი ცვლილებები ხდება. (სურ. 21.1ა, მარცხენა ნაწილი). ამ მცირე პერიოდებში (ასობით ან ათასობით წელი) ერთი თაობის განმავლობაში მიმდინარე ცვლილებების სიხშირე დაახლოებით იგივეა, რაც ბოლო რამდენიმე საუკუნის განმავლობაში ახალი გადარჩევითი ზეწოლის შედეგად მიღებული სიხშირე (იხ. მე-4 თავი). ხანგრძლივ შუალედებში (რამდენიმე მილიონი წელი) თვისებების უმეტესობის ეგოლოგიის საშუალო სიჩქარე ბევრად ნაკლებია. ის საკმარისად დაბალია (პოლიგენური თვისებების მუტაციის ცნობილი სიჩქარისთვის) რომ უზრუნველყოს გრძელვადიანი ეგოლოგიისთვის საჭირო გენეტიკური ცვალებადობა. ასეთი დაბალი სიჩქარის პირობებში, მხოლოდ გენეტიკურმა დრეიფმა, ბუნებრივი გადარჩევის გარეშე, შეიძლება მომავალში ჯამური ცვლილებები უზრუნველყოს, თუ ეგოლოგიის სიჩქარე მუდმივად დარჩება. მე-13 თავი). ხანგრძლივადიანი, საშუალო სიჩქარის მქონე ეგოლოგია არა მხოლოდ სწრაფი ეგოლოგიის წერტილოვან ეპიზოდებს მოიცავს (სურ. 21.1ა, მარჯვენა ნაწილი), არამედ სწრაფ ფლუქტუაციას, რომელიც შედარებითი სტაბილის პერიოდებს შორის ხდება. (სურ. 21.1ბ). ამგვარი სწრაფი ცვლილებების სავარაუდო მიზეზი არის გადარჩევა, და არა გენეტიკური დრეიფი. ნამარხებიდან, ან თანამედროვე სახეობების შედარებიდან გამოთვლილი ეგოლოგიის სიჩქარე ბუნებრივი გადარჩევისა და/ან გენეტიკური დრეიფის შედეგად მიმდინარე ეგოლოგიის სიჩქარეს შეესაბამება. ის აგრეთვე შეესაბამება გენეტიკურ ცვალებადობაზე და მუტაციებზე არსებული ინფორმაციიდან ცნობილ სიჩქარეს, და მოკლევადიანი ეგოლოგიის სიჩქარეს, რომელიც დადგენილია ლაბორატორიულ პირობებში მიმდინარე გადარჩევისას (იხ. მე-13 თავი). ის დამოკიდებულია გარემოს ცვლილებაზე ბუნებრივი პოპულაციების რეაქციებზე (იხ. მე-13 თავი) და დივერგენციაზე პოპულაციებსა და ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს შორის.

## კვლავ პერიოდულად დარღვეული წონასწორობა

ელდრიჯი და გული პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის თეორიული მოდელით უძრაობის და წყვეტილობის სტრუქტურას ხსნიან. წყვეტილობა არის სწრაფი ცვლილებები (წყვეტილი ცვლილებები) რომლითაც ახალი სახეობები მცირე ლოკალური პოპულაციებიდან წარმოიქმნენ. ელდრიჯმა და გულმა მაკროეგოლოგიური ცვლილებებისთვის სახეობათა წარმოშობის დამფუძნებლის ეფექტის მოდელი (პერიპატრიული სახეობათაწარმოშობა) გამოიყენეს. ისინი ვარაუდობდნენ, რომ მორფოლოგიური თვისებების უმეტესობა შინაგანი გენეტიკური შემუდგების გამო ვერ განვითარდებოდა. ეს შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევებში





სურ. 21.1. ხანგრძლივი პერიოდებისთვის გასაშუალოებული ევოლუციის სიჩქარე შეიძლება დაბალი იყოს, სწრაფი ევოლუციის ეპიზოდების მიუხედავად. (ა) თვისების საშუალო მნიშვნელობის სტაბილური მდგომარეობიდან მეორე მდგომარეობაზე გადასვლის წყვეტილი სტრუქტურა. თუ ნამარხები მხოლოდ 1 და 3 დროიდან გვაქვს, მაშინ ვერ გავიგებთ, ჰქონდა თუ არა ადგილი ნელი და სწრაფი ევოლუციის ეპიზოდების მონაცვლეობას. (ბ) თვისების საშუალო მნიშვნელობის სწრაფი ფლუქტუაციის სტრუქტურა. ჯამური ცვლილება ხანგრძლივ პერიოდში ცოტაა. თუ ნამარხები მხოლოდ 1 და 8 დროიდან გვაქვს, მაშინ შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ევოლუცია თითქმის არ მიმდინარეობდა.

ში, როცა გენეტიკური დრეიფი ახალ ადაპტაციურ წონასწორობამდე გადანაცვლებას იწვევს (იხ. მე-16 თავი).

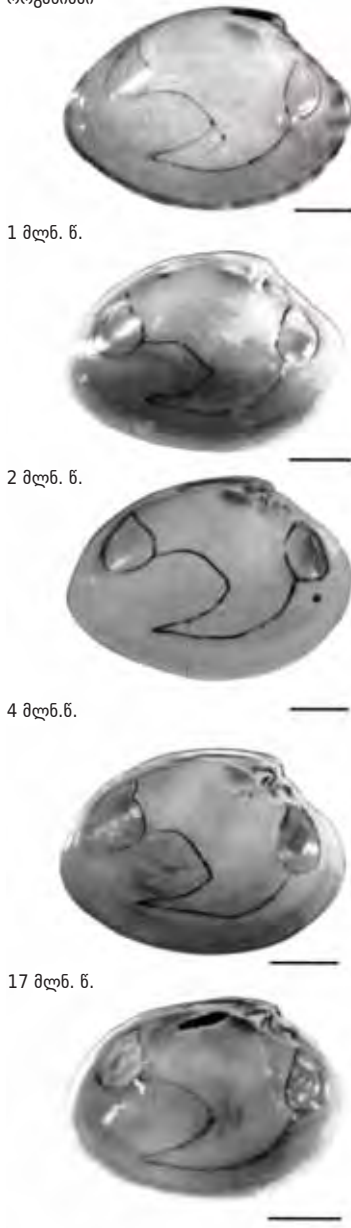
თუ მორფოლოგიურ ცვლილებას ევოლუციური შტოს ორად დაყოფა მოჰყვება, ანუ ნამდვილი სახეობათა წარმოშობა გვაქვს, ნამარხები ელდრიჯის და გულდის თეორიული მოდელის სისწორეს დაადასტურებს. ამ დაყოფასთან ერთად მომხდარი ცვლილებების და „წყვეტილი გრადუალიზმის“ (იხ. მე-4 თავი) ერთმანეთისგან გარჩევა რთულია, თუმცა როგორც სახეობათა წარმოშობის გარეშე მიმდინარე თანდათანობითი ცვლილებების (მაგალითად, 4.19 სურათზე ნაჩვენებ მღრღნელები), ასევე ნამდვილ სახეობათა წარმოშობასთან დაკავშირებული მორფოლოგიური ცვლილებების (მაგალითად, ხავსულების გვარი *Metrarhobdotes*, სურ. 4.20) რამდენიმე მაგალითი არსებობს. უნდა ველოდოთ, რომ ნამარხებში, როგორც სახეობათა წარმოშობის, ასევე მორფოლოგიური დივერგენციის ფაქტებს ერთდროულად მოგძებნით, თუმცა დღეისთვის სახეობების ნამარხებს მხოლოდ ფენოტიპის მიხედვით ვარჩევთ. პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის ჰიპოთეზა მოითხოვს, რომ მორფოლოგიურ ევოლუციას აუცილებლად მოჰყვებოდეს სახეობათა წარმოშობა. თუმცა ეს მოთხოვნა ყოველთვის არ სრულდება.

მაიერის სახეობათაწარმოშობის მოდელი მოითხოვს, რომ გენეტიკურმა დრეიფმა (დამფუძნებლის ეფექტმა) მცირე ზომის პოპულაცია ერთი ადაპტაციური პიკის მიდამოებიდან (ანუ ბუნებრივი გადარჩევის საწინააღმდეგო მოქმედება) ადაპტაციური ველის გავლით სხვა ადაპტაციური პიკისკენ გადაადგილოს. როგორც მე-16 თავში ვნახეთ, სანამ გადარჩევა ძალიან სუსტია ან სანამ პოპულაცია იმდენად მცირეა, რომ გენეტიკური ცვალებადობის დაკარგვის რისკი არსებობს, ამის ალბათობა ნაკლებია. შესაბამისად, მრავალი პოპულაციის გენეტიკოსი სკეპტიკურად უყურებს იმას, რომ პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა ჩვეულებრივი მოვლენაა. დღემდე ცოტაა იმის მტკიცებულება, რომ სახეობები ამ გზით წარმოიქმნება. გარდა ამისა, სახეობის შიგნით არსებული გეოგრაფიული ცვალებადობა და იმ პოპულაციების სწრაფი ადაპტაციური ევოლუცია, რომლებიც ახალ სელექციურ მუხლას განიცდის, აჩვენებს, რომ სახეობათა წარმოშობა ფენოტიპური ცვლილებებისთვის აუცილებელი არ არის (Levinton 2001). აქედან გამომდინარე, ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა ელდრიჯის და გულდის (1972) თეორიულ მოდელს არ ემხრობა. თვით ავტორებიც თანხმდებიან, რომ სახეობების წარმოშობა არ არის ადაპტაციური, მიმართული მორფოლოგიური ევოლუციის აუცილებელი ინიციატორი (Eldredge and Gould 1989; Gould 2002, გვ. 796) (როგორც წინის შემდეგ ნაწილში ვნახავთ, სახეობათა წარმოშობა ზოგჯერ ხელს უწყობს ანაგენეტიკურ ევოლუციას).

### სტაზისი (უქრობა)

პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის ზემოთ აღწერილი მოდელი ნამდვილად არაზუსტია, თუმცა მო-

თანამედროვე  
ორგანიზმი



სურ. 21.2. უძრავობის მაგალითი. ორსაგდელიანი *Macrocallista maculata*-ის ნიმუშები თანამედროვე პოპულაციიდან და 1, 2, 4 და 17 მილიონი წლის ნამარხებიდან. ყველა ნიმუში ფლორიდაშია აღმოჩენილი. შკალეების ზომაა 1 სმ (Photos courtesy of Steven M. Stanley.)

დელის შესახებ გაცხოველებულმა კამათმა მაკროვეგოლუციის შესახებ მრავალი საინტერესო შეკითხვა წარმოშვა. კამათის განმავლობაში გამოიკვეთა, რომ „სტაზისი“ საინტერესო და მნიშვნელოვანი ფენომენია. ევოლუციური ბიოლოგისთვის სწრაფი ევოლუციის ახსნა ძნელი არ არის. პრობლემა იმის ახსნაა, თუ რატომ არის ევოლუცია ხშირად ასეთი ნელი.

პალეონტოლოგებმა დიდი ხანია იციან, რომ ნამარხი სახეობები ხშირად რამდენიმე მილიონი წლის განმავლობაში ნაკლებად იცვლებიან (სურ. 21.2). მეცნიერებმა (Stanley and Yang 1987) ორსაგდელიანების 19 ევოლუციური შტოდან აღებული ნიმუშების ნიჭარების 24 თვისება განსაზღვრეს. ამ ნიმუშების მიხედვით, მათ ადრეული პლიოცენის პერიოდის (4 მილიონი წელი) ნამარხები მათ უახლოეს თანამედროვე ნათესავებს შეადარეს (სურ. 21.3ა) (მათ უმეტესობას იგივე სახეობები აქვს, რაც ნამარხებს). ამ სახეობებიდან მიღებული განსხვავებები 8 სახეობის გეოგრაფიულ პოპულაციაში არსებულ ცვალებადობას შეადარეს (სურ. 21.3ბ). აღმოჩნდა, რომ 4 მილიონი წლის განმავლობაში მომხდარი განსხვავება არ არის მეტი, ვიდრე თანამედროვე სახეობებსა და იგივე სახეობის პოპულაციებს შორის არსებული განსხვავება (რამდენიმე გამონაკლისის გარდა).

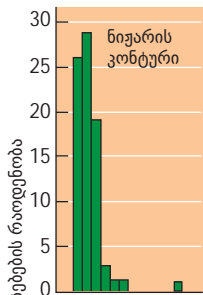
სახეობების ევოლუციურ შტოებში არსებული სტაზისის შესახებ სამი ძირითადი ჰიპოთეზა არსებობს:

1. შინაგანი გენეტიკური ან განვითარების შეზღუდვები. მეცნიერები (Eldredge and Gould 1972) თვლიან, რომ სტაზისის მიზეზია შინაგანი გენეტიკური ან განვითარების შეზღუდვები. ისინი შეიძლება გამოვლინდეს გენეტიკური ცვალებადობის არარსებობით, ან გენეტიკური კორელაციებით, რომლებიც ძალიან ძლიერია იმისთვის, რომ თვისება ახალ ოპტიმალურ მნიშვნელობამდე დამოუკიდებლად განვითარდეს. მსგავსი შეზღუდვები ევოლუციაზე მართლაც აისახება, თუმცა მრავალი რაოდენობრივი თვისების ზომის და ფორმის უცვლელობას ისინი ვერ ხსნის, ვინაიდან ასეთი თვისებები თითქმის ყოველთვის გენეტიკურად ცვალებადია და ერთმანეთთან მხოლოდ არამუსტად კორელირებს (იხ. მე-13 თავი).

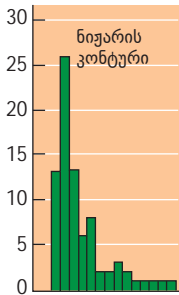
2. მუდმივი, ოპტიმალური ფენოტიპისთვის მიმდინარე მასტაბილიზირებელი გადარჩევა. ძნელი დასაჯერებელია, რომ რამდენიმე მილიონი წლის განმავლობაში მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევა უპირატესობას თვისების ერთ და იგივე ფორმას მიანიჭებს. რამდენიმე მილიონი წლის განმავლობაში გარდაუვლად შეიცვლება, როგორც ფიზიკური, ასევე გარემო ფაქტორები. ასეთი ცვლილების კარგი მაგალითია პლეისტოცენში გამყინვარების და დათბობის პერიოდების თანმიმდევრობა. ამ დროის განმავლობაში კლიმატი, სახეობების გეოგრაფიული გავრცელების არეალი და სახეობებს შორის არსებული კავშირები, მკვეთრად და რამდენჯერმე შეიცვალა (იხ. მე-5 და მე-6 თავი). თუმცა სახეობების „რეალური გარემო“ ჰაბიტატის თრეკინგის (ჰაბიტატის კურსის მიდევნების) გამო, დროთა განმავლობაში ზოგჯერ ნაკლებად იცვლება, ვიდრე ჩვენ ამას მოველოთ (Eldredge 1989): სახეობების გეოგრაფიული გავრცელების გადაადგილება მათი ტიპური ჰაბიტატის გავრცელებასთან შესაბამისობაში ხდება. მაგალითად, ცივი კლიმატის მცენარეების (როგორცაა ნაძვი) გავრცელების არეალი გამყინვარების პერიოდში სამხრეთისკენ გადაინაცვლა, ხოლო დათბობის პერიოდში მცენარე კვლავ ჩრდილოეთისკენ გავრცელდა. წყლის და ნახევრად წყლის მწერების ბევრი ჯგუფი უდაბნოებში გვხვდება, მაგრამ როცა ამის შესაძლებლობა აქვთ, ისინი წყალში ცხოვრობენ და მშრალ გარემოსთან შეგუებულნი არ არიან. მაშასადამე, ბევრი თვისება ადაპტაციურ ცვლილებას განიცდის, მაგრამ ისინი მისდევენ გარკვეულ ოპტიმალურ მნიშვნელობას. ოპტიმალური მნიშვნელობა ვიწრო სამღვრების შიგნით იმითომ ცვალებადობს, რომ ჰაბიტატის თრეკინგი სახეობას გარემოს ვწრო სამღვრებს შიგნით ინარჩუნებს.

3. ეფემერული ადგილობრივი დივერგენცია. შესაძლებელია, რომ მნიშვნელოვანი ადაპტაციური ცვლილება სახეობების ლოკალურ ან რეგიონალურ პოპულაციებში მოხდეს, მაგრამ ასეთი ცვლილება სახეობის ფენოტიპზე მდგრად ანაბეჭდს, და ნამარხებში კვალს არ ტოვებს, ვინაიდან ის ძალიან მოკლევადიანია და ლოკალიზებული (Futuyma 1987). ლოკალურ პოპულაციებში სხვადასხვა საკვებზე ან მიკრო-ჰაბიტატზე ადაპტაცია იმდენ ხანს მიმდინარეობს, სანამ წინაპრული თვისებების მქონე პოპულაციებიდან გენების მიმოცვლა ლოკალურ გადარჩევას არ გადაფარავს (Holt and Gaines 1992). საკვებს და ჰაბიტატს შეიძლება ფართო, მაგრამ ფრაგმენტული გავრცელება ჰქონდეს, ამიტომ ასეთი ახალი ადაპტაციური ფენოტიპი შეიძლება ფართო გეოგრაფიულ არეალში გავრცელდეს. გარდა ამისა შემოჭრილი, წინაპრული ტიპის პოპულაციებთან მიგრანტების შეჯვარება შეიძლება რეკომბინაციაში და განსხვავებული ფენოტიპის დაკარგვაში აისახოს (განსაკუთრებით თუ ფენოტიპი პოლიგენურია; იხ. მე-13 თავი). გარდა ამისა, თუ ახალი რესურსის მქონე მონაკვეთების გეოგრაფიული გავრცელება გადაინაცვლებს (სავარაუდოდ, კლიმატის ცვლილების გამო), განსხვავებული თვისება დაიკარგება, რაც წინაპრულ ფენოტიპთან (შესაძლებელია უფრო მდგრადთან) შეჯვარებაზე დამოკიდებული. ეს შეჯვარება იქამდე მიმდინარეობს სანამ ინდივიდები ვრცელდებიან და ახალ, სასურველ ადგილებს კოლონიზირებენ, და სანამ ის

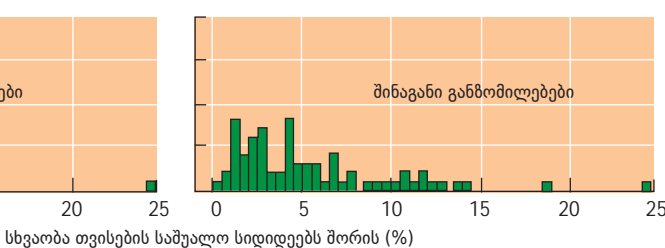
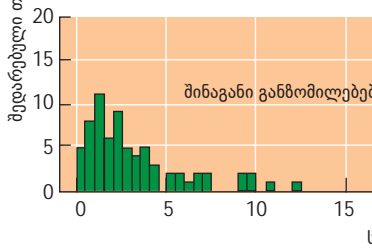
(ა) ერთი და იგივე სახეობის გეოგრაფიული პოპულაციების შედარება



(ბ) პლიოცენის ნამარხების შედარება თანამედროვე სახეობებთან



სურ. 21.3. ნამარხი ორსაგულეიანების ნიჟარის თვისებების სტაბილური რაოდენობრივი გამოხატულება. თითოეული გრაფიკი რამდენიმე სახეობის თვისებების იმ რაოდენობას ასახავს, რომლებიც (ა) სხვადასხვა თანამედროვე გეოგრაფიულ პოპულაციებსა და (ბ) თანამედროვე და პლიოცენის პერიოდის პოპულაციებს შორის კონკრეტულ პროცენტულ განსხვავებას ავლენენ. ზედა ორი გრაფიკი განზომილებებს ნიჟარის კონტურთან შეფარდებით ასახავს, ხოლო ქვედა ორი გრაფიკი შინაგან განზომილებებს ეკუთვნის. პლიოცენის პერიოდის და თანამედროვე პოპულაციებს შორის არსებული ცვალებადობა თითქმის იგივეა, რაც ცვალებადობა თანამედროვე სახეობების სხვადასხვა გეოგრაფიულ პოპულაციებს შორის (After Stanley and Yang 1987.)



პოპულაციები, რომლებიდანაც ისინი გავრცელდნენ გადაშენდება. აქედან გამომდინარე, ახალი ფენოტიპის არსებობა შეიძლება ისეთივე მოკლევადიანი იყოს, როგორცაა რესურსის და სახეობის გეოგრაფიული გავრცელების შეცვლა, რომელსაც კლიმატის ცვლილება იწვევს. ამიტომ ის შეიძლება ნამარხებში არ იყოს შემონახული. თუ ფენოტიპურად დივერგირებული ადგილობრივი პოპულაცია წინაპარი ფენოტიპისგან რეპროდუქციულად იზოლირდება (ანუ გადაიქცევა სხვა სახეობად), მან შეიძლება წინაპრული პოპულაციის ჰაბიტატის ან რესურსის გეოგრაფიული გავრცელების კურსი წინაპრულ ფენოტიპთან შეჯვარების გარეშე გაიმეოროს. მაშინ ის დიდ ხანს შეინარჩუნებს დივერგენტულ იდენტობას (იხ. სურ. 16.24). მაშასადამე, თუმცა სახეობათა წარმოშობამ შეიძლება არ გამოიწვიოს ანაგენეტიკური ადაპტაციური ცვლილება, მაგრამ მან შეიძლება ამ ცვლილებას სიცოცხლე გაუხანგრძლივოს, რაც სახეობათა წარმოშობასა და მორფოლოგიურ ევოლუციას შორის კავშირს ამყარებს (ანუ პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის სტრუქტურას ქმნის).

უკანასკნელი სცენარი საკმაოდ წინააღმდეგობრივ დასკვნას იძლევა: გრძელვადიანი ევოლუციური ცვლილება შეიძლება მეტი ალბათობით შედარებით სტაბილურ გარემოში წარმოიქმნას, ვიდრე ხშირად ცვალებად გარემოში. სტაბილურ გარემოში არსებობს მდგრადი ევოლუციის ფაქტები, რაც ზოგიერთ პალეონტოლოგს იგივე დასკვნის გაკეთებას აიძულებს (Sheldon 1987; იხ. სურ. 4.3). გარდა ამისა არსებობს მტკიცებულებები, რომ პლეისტოცენის დროს მომხდარმა მკვეთრმა კლიმატურმა ცვლილებებმა გამოიწვია როგორც სახეობების წარმოშობა, ასევე ადაპტაციური ფენოტიპური ცვლილებები (Jansson and Dynesius 2002). მაგალითად, იმის მიუხედავად, რომ ხოჭოების მრავალი ჯგუფი პლეისტოცენის პერიოდამდე მკვეთრად დივერსიფიცირდა, ერთ-ერთმა მეცნიერმა (G.R. Coope 1995) აღმოაჩა, რომ მეოთხედი პერიოდის ხოჭოების სახეობების ნამარხები მორფოლოგიის მუსტი დეტალების მიხედვით შეიძლება ემთხვეოდეს დღეს არსებულ სახეობებს. „მეოთხედი პერიოდის განმავლობაში მათი მორფოლოგია და გარემოსადმი მოთხოვნები არ შეცვლილა. მხოლოდ ბრიტანეთის კუნძულზე 2000-მდე ნამარხი სახეობა აღმოჩენილი, რომელთა თვისებები თანამედროვე სახეობების მუსტი ანალოგიაა“. კუპე უცვლელობის მიზეზად ჰაბიტატის თრეკინგს ასახელებს, რომლის საშუალებით „პოპულაციები მუდმივად იყოფა, შემდეგ კვლავ ერთიანდება, სანამ რთული ლანდშაფტის გასწვრივ წინ და უკან გადაადგილდება“, რა დროსაც „გენოფონდები შერეულია“. ადაპტაციური ცვლილებებს, რომლებიც სახეობების გეოგრაფიული პოპულაციების უმეტესობისთვის სასარგებლოა, უპირატესობა შეიძლება მიანიჭოს გარემოს ფართოდ გავრცელებულმა ცვლილებებმა, სხვანაირად ასეთი არასტაბილურობა ევოლუციურ ცვლილებას ხელს უშლის.

### გრაფულიზმი და ეკოლუსიური ნახტომები

დარვინის აზრით, ევოლუცია თანდათან, მცირე ნაბიჯებით მიმდინარეობს. „სახეობათა წარმოშობაში“ მეცნიერი წერს: „თუ ოდესმე რაიმე რთულ ორგანოს აღმოაჩენენ, რომელიც ურიცხვი, თანმიმდევრული და მცირე ცვლილებების შედეგად არ ჩამოყალიბდა, მაშინ ჩემი თეორია სრულ კრახს განიცდის“. დარვინის



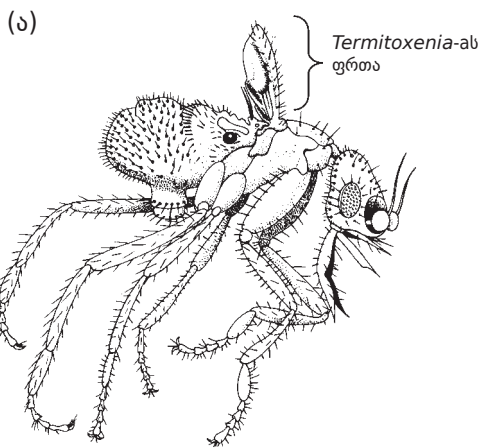
მომხრეს, ტომას ჰენრი ჰექსლის თანახმად, დარვინის ევოლუციის თეორია იმ შემთხვევაშიც კი სწორია, თუ ევოლუცია ნახტომებით მიმდინარეობს. ზოგიერთი ევოლუციური ბიოლოგი, მათ შორის პალეონტოლოგი ოტო შინდერვუდფიც (1950) ამავეს ფიქრობს. შინდერვუდფიც ამტკიცებს, რომ მაღალი რანგის ტაქსონებს შორის არსებული განსხვავებები „წყვეტილად, ევოლუციური ნახტომებით ჩამოყალიბდა“ და „პირველი ფრინველი [Archaeopteryx] რეპტილიის კვერცხისგან გამოიჩეკა“. გენეტიკოსმა რიჩარდ გოლდშმიტმა პირველმა თქვა, რომ გენები ბიოქიმიური და განვითარების რეაქციების სინქარეს აკონტროლებენ. თავის ნაშრომში (The Material Basis of Evolution 1940) ის ამტკიცებს, რომ სახეობები და მაღალი რანგის ტაქსონები, სახეობებში არსებული გენეტიკური ცვალებადობის შედეგად კი არ წარმოიქმნენ, არამედ „ერთი ევოლუციური საფეხურის გავლით სრულიად ახალ გენეტიკურად სისტემებად გადაიქცნენ“. მისი აზრით, ქრომოსომული მასალის ძირითადი ცვლილებები ანუ „სისტემური მუტაციები“ ძალიან შეცვლილ არსებებს წარმოქმნის. ასეთი არსებების გადარჩენის ალბათობა ნაკლებია, თუმცა ზოგიერთი „იმედისმომცემ მონსტრად“ გადაიქცა და სიცოცხლის ახალ გზებთან ადაპტირდა. მაგალითად, მუტაცია *Drosophila*-ს ბზუალებს ფრთის მაგვარ სტრუქტურებად გარდაქმნის, ეს სტრუქტურები ტერმიტის ბუდეებში მცხოვრები ორფრთიანი ბუმის (*Termitoxenia*) რუდიმენტულ ფრთებს მოგვაგონებს.

თუ ძალიან განსხვავებულ ორგანიზმებს შორის ყველა შესაძლო შუალედური ფორმა არსებობს, ამავე დროს, ყოველი გარდამავალი ფორმა წინა ფორმისგან ოდნავ განსხვავდება, მაშინ უეჭველად ევოლუცია მცირე ცვლილებების ისტორია არის. სწორედ ასეთი სურათი გვაქვს, როცა სხვადასხვა სახეობის პოპულაციების და ახლო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების ინდივიდებს შორის არსებულ სხვაბას ვაკვირდებით. მეტიც, საკმაოდ განსხვავებული სახეობები ხშირად შუალედური ფორმებით დაკავშირებულია. კამათის საგანია როგორ უნდა კლასიფიცირდეს ასეთი კომპლექსი: როგორც ორი გვარი (ქვეოჯახი, ოჯახი) ან ერთი გვარი (იხ. მე-3 თავი). მემოთქმულის მიუხედავად, სახეობების ფენოტიპურად მსგავს გვეფებს შორის მრავალი ცარიელი ადგილი არსებობს. ეს განსაკუთრებით მკვეთრად ჩანს მაღალი რანგის ტაქსონებში (ქვეკლასებში და კლასებში). ეს ისეთი შემთხვევებია, როცა არ არსებობს თანამედროვე სახეობა, რომელიც ამ სცარიელეს შეავსებს. მაგალითად, სიცარიელეს ვეშაპისნაირებსა (დელფინები და ვეშაპები) და სხვა ძუძუმწოვრებს შორის.

თანამედროვე სახეობებს შორის ფენოტიპური სიცარიელების ყველაზე აშკარა მიზეზია ოდესღაც არსებული შუალედური ფორმების გადაშენება. რა თქმა უნდა, ორი საკმაოდ განსხვავებული ფორმის საერთო წინაპარი აუცილებლად მათ შორის შუალედური ფორმა არ არის, ვინაიდან ორი ფილეთური განშტოება ზოგჯერ განსხვავებულ მოდიფიკაციებს განიცდის (სურ. 21.5). მაგალითად, ღმ-ის თანამედვერობებიდან გამომდინარე, თანამდროვე სახეობებიდან ვეშაპის ყველაზე ახლო ნათესავი ჰიპოპოტამია, თუმცა ვეშაპისნაირების ძველ ნამარხებს ჰიპოპოტამთან საერთო თითქმის არაფერი აქვს (იხ. სურ. 4.11). ნამარხები მაღალი რანგის ტაქსონების თანდათანობითი ევოლუციის მრავალ მაგალითს ავლენს (იხ. მე-4 თავი). თუმცა, ნამარხებში მრავალი მაღალი რანგის ტაქსონის შუალედური ფორმები არ გვხვდება.

ევოლუციური ბიოლოგიაში ერთ-ერთი წინააღმდეგობრივი საკითხია, რა არის ასეთი სიცარიელების მიზეზი: უბრალოდ არასრული ნამარხები, რაც ნიშნავს, რომ ევოლუცია თანდათანობითია, მაგრამ ჩვენ უბრალოდ მონაცემები გვაკლია, თუ ევოლუცია მართლაც ნახტომისებურია. ნახტომები ძლიერი გავლენის მქონე ერთი მუტაციის ფიქსირების შედეგი უნდა იყოს. ეს კონცეფცია პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის ჰიპოთეზასთან სრულ შეესაბამება. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, მორფოლოგიური ევოლუციური ცვლილებები უნდა იყოს უწყვეტი და მრავალი შუალედური ეტაპის გავლით მიმდინარეობდეს, მაგრამ ზოგიერთი ცვლილება იმდენად სწრაფი და გეოგრაფიულად ლოკალიზებული იყო, რომ ნამარხებში წყვეტილი ცვლილების იმიტაციას ბადებს. ნახტომებით ევოლუციის ჰიპოთეზა კი შუალედური ფორმების არსებობას უარყოფს. ის თვლის, რომ შუალედური ფორმები არ არსებობდნენ და მუტანტი ინდივიდები მშობლებისგან მკვეთრად განსხვავდებოდნენ.

გრადუალიზმის (თანდათანობითი) და ნახტომებით ევოლუციის განხილვისას უნდა განვასხვავოთ ტაქსონების ევოლუცია მათ თვისებებს შორის მიმდინარე ევოლუციისგან. მაღალი რანგის ტაქსონები ხშირად მრავალი თვისების მიხედვით განსხვავდება. მაგალითად, თანამედროვე ფრინველებს ცარცის პერიოდის დინოზავრებისგან უამრავი თვისება განსხვავებს. გრადუალიზმის მომხრეები თვლიან, რომ მაღალი რანგის ტაქსონების მრავალი თვისება დამოუკიდებლად და თანდათანობით განვითარდა (მოზაიკური ევოლუცია). თანამედროვე სახეობების და ნამარხების შედარება მოზაიკური ევოლუციის მრავალრიცხოვან ფაქტებს იძლევა (იხ. მე-3 და მე-4 თავები). მეცნიერები დავობენ, შეიძლება თუ არა მაღალი რანგის ტაქსონების ყოველი განმასხვავებელი თვისება წყვეტილად განვითარებულიყო



**სურ. 21.4.** ევოლუციური ნახტომების გოლდშმიდტის მაგალითი. (ა) ტერმიტების ბუდეებში მოზინარე *Termitoxenia* ბუმის ფრთის ზომა და დაძარღვა მკვეთრად შემცირებულია. (ბ) *Drosophila*-ის *tetraptera* მუტაცია *bzualis* ფრთად აქცევს, რომელიც *Termitoxenia*-ის ფრთას ძალიან გავს. გოლდშმიდტის აზრით, ასეთი მუტაცია *Termitoxenia*-ის ფრთის ნახტომისებრ ევოლუციას იწვევს. (After Goldschmidt 1940.)

(მაგალითად, ფრინველის კუდის მალეების რედუქცია და შერწყმა).

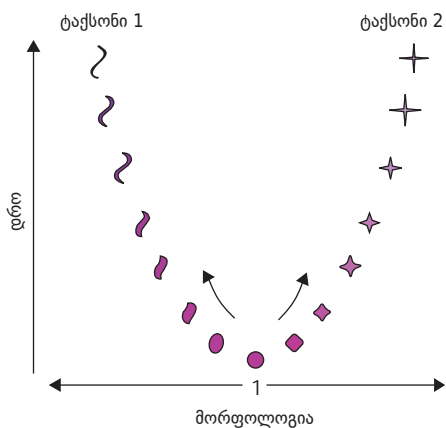
მართლაც, ჩნდება მრავალი ისეთი მუტაცია, რომელსაც ფენოტიპზე წყვეტილი და ძალიან დიდი გავლენა აქვს. ბევრ ასეთი მუტაციას იმდენად მნიშვნელოვანი პლეიტროპიული გავლენა აქვს, რომ ისინი სიცოცხლისუნარიანობას მკვეთრად ამცირებს. მაგალითად, *Drosophila*-ს *Ultrabithorax* გენის მუტაცია ბზუალებს ფრთებზე აქცევს. შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ეს მუტაცია ევოლუციას აბრუნებს და ფრთების მეორე წყვილის ორფრთიანების წინაპრულ ბზუალებად ევოლუციურ გარდაქმნას იწვევს, თუმცა ჰომოზიგოტურ მდგომარეობაში *Ultrabithorax* მუტაცია ლეტალურია. მეტიც, ვიცით, რომ *Ultrabithorax* გენის ნორმალური ფორმა მრავალ გენს არეგულირებს, რომელიც მკერდის მესამე სეგმენტის, მათ შორის ბზუალების ფორმის განსხვავებულ განვითარებას განსაზღვრავს (იხ. მე-20 თავი). აქედან გამომდინარე მუტაციები, რომლებიც ძირითადი გენის ფუნქციას ამცირებს განვითარების საერთო გზას არღვევს და განვითარება „სხვა“ მიმართულებით მიდის, რომელიც მკერდის მეორე სეგმენტის თვისებებს (მათ შორის ფრთებს) წარმოქმნის. მთელი სისტემა შეიძლება გაითიშოს ხელის ერთი მოსმით — ძირითადი გადამრთველის შებურუნებით, მაგრამ ეს არ ნიშნავს, რომ სისტემა ერთი ეტაპის გავლით წარმოიქმნა.

ნეოდარვინისტები აღიარებენ, რომ ნიშან-თვისებები მცირე ნახტომებით ანუ საკმაოდ ძლიერი, მაგრამ არა უზარმაზარი ეფექტის მქონე მუტაციების შედეგად შეიძლება განვითარდეს. მაგალითად, სახეობაში და სახეობებს შორის ისეთ ნიშან-თვისებაში არსებულ ცვალებადობას, როგორცაა *Drosophila*-ში ბუსუსების ღეროების რაოდენობა, ხშირად იწვევს რაოდენობრივი თვისების ლოკუსების შერევა. ამ ლოკუსებს როგორც დიდი, ასევე მცირე ეფექტი აქვს (Orr and Coyne 1992; იხ. მე-13 და მე-16 თავები). დიდი ეფექტის მქონე ალელები აფრიკული პეპელას *papilio dardanus*-ის მიმიკურ პოლიმორფიზმში მონაწილეობს (იხ. სურ. 9.2ა). ამ დროს პეპელას რამდენიმე ძალიან განსხვავებული ფორმებიდან ყოველი ფორმა სხვადასხვა უგემური სახეობის (ანუ მოდელის) მიმიკრია არის. როცა წარმოქმნილი ფენოტიპების მიმიკრიული სტრუქტურები მცირედ განსხვავდება, მაშინ ისინი უგემური მოდელის მსგავსი არ იქნება და თავს ვერ დაიცავს. მაშასადამე, ერთი მიმიკრიული სტრუქტურის მეორედან ევოლუცია ინიცირებულია იმდენად ძლიერი ეფექტის მქონე მუტაციით, რომ სხვადასხვა მოდელ სახეობებთან მნიშვნელოვანი მსგავსება წარმოიქმნას. ამას მოჰყვება მცირე ეფექტის მქონე ალელების გადარჩევა, რომლებიც ფენოტიპს ზუსტად არეგულირებს (სურ. 21.6). *P. dardanus*-ის შეფერილობის გენეტიკური ანალიზი იგივე ჰიპოთეზას ადასტურებს (Ford 1971)

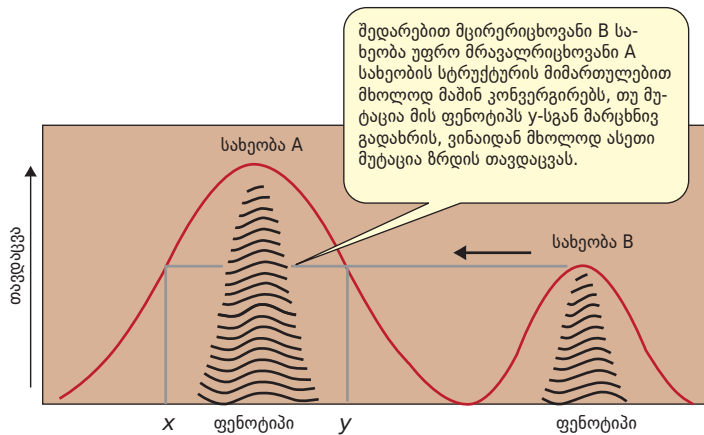
ერთი გენით გამოწვეულ ზოგ განსხვავებას ძლიერი პეტეროქრონიული გავლენა აქვს. აქსოლოტლი (*Ambystoma mexicanum*) მისი ახლო მონათესავე სალამანდრისგან (*A. tigrinum*) პედომორფოზმით განსხვავდება. ის არ გადის მეტამორფოზმს და მრდასრულობაშიც ლარვეულ თვისებებს ინარჩუნებს (იხ. სურ. 3.13). *A. tigrinum*-ის და აქსოლოტლის ლაბორატორიული ნიმუშის შეჯვარება ადასტურებს, რომ ერთ გენში განსხვავება პედომორფოზმს იწვევს. მაგრამ, ეს ალელი არ იწვევს ახალი მორფოლოგიის წარმოქმნას, ის უბრალოდ განვითარების გზას ამცირებს, რომელიც მცირე საფეხურებით ვითარდებოდა. საინტერესოა, რომ ბუნებაში აქსოლოტლის პედომორფოზმი ერთი გენით გამოწვეული არ არის. მას რთული გენეტიკური საფუძველი აქვს (Voss and Shaffer 2000).

**ფილოგენეტიკური კონსერვატიზმი და ცვლილება**

ახლო ნათესაური გავშირის მქონე სახეობების ფენოტიპების მრავალფეროვნება და ევოლუციის პოტენციური სისწრაფე „ცოცხალი ნამარხების“ არსებობის მიზეზების დადგენას ართულებს. ასეთი ორგანიზმებია გინკგო (იხ. სურ. 5.18ბ), კიბოსნაირი ტრიოფსი (სურ. 21.7ა) და ლატიმერია (სურ. 21.8ბ). ეს ორგანიზმები მილიონობით წლის განმავლობაში თითქმის არ შეცვლილან და მემოზოურ და პალეოზოურ ერაში მცხოვრებ ნათესავებს ძალიან გვანან. ასეთი ევოლუციური „კონსერვატიზმი“ ხშირად ევოლოგიურ თვისებებზეც ვრცელდება. მაგალითად, *Heliconiini*-ის ტრიბას პეპლების თითქმის ყველა სახეობის მუხლუხო პასიფლორას მცენარეებით იკვებება (Passifloraceae). ოლიგოცენის პერიოდიდან მოყოლებული ამ კლადას არც ერთი წევრის კვების რაციონი არ შეცვლილა. დიდი კლადების სინაპომორფები ასევე კონსერვატიზმის მაგალითია. თითქმის ყველა ძუძუმწოვარს კისრის შვიდი მალა აქვს (კისრის სიგრძის მიუხედავად), ხოლო ტეტრაპოდებს კიდურებზე ხუთზე მეტი თითი არა აქვთ (აღრეულ ამფიბიებს მეტი თითი ჰქონდათ, მაგრამ შემდეგ თითების რაოდენობა ხუთამდე დავიდა).



სურ. 21.5. ორი ძალიან განსხვავებული ტაქსონი საერთო წინაპრისგან გრადუალურად განვითარდა, თუმცა მათ შორის ზუსტად შუალედური ფორმა არ არსებობდა.



სურ. 21.6. *Heliconius* პეპლების შეფერილობის ევოლუციის მოდელი მიუღწერს მიმიკრიას ავლენს. ნითელი მრუდეები ორი A და B სახეობისთვის, რომელთა ფენოტიპი და რაოდენობა თავდასვის განსხვავებულ ხარისხს ასახავს. ტალღოვანი ხაზები თითოეულ სახეობაში ფენოტიპების განაწილებას ასახავს. გადარჩევა შედარებით მცირერიცხოვანი B სახეობის A მრავალრიცხოვან სახეობასთან კონვერგენციას ანიჭებს უპირატესობას, რადგან მტაცებლები უფრო ხშირად მრავალრიცხოვანი სახეობის თავიდან არიდებას სწავლობენ. მუტაცია, რომელიც B სახეობის ფენოტიპს ოდნავ ცვლის, შეიძლება სელექციურად საზიანო აღმოჩნდეს. ძლიერი ეფექტის მქონე მუტაცია, რომელიც B სახეობის პეპლების (y ფენოტიპის მარცხენი). მცირე ეფექტის მქონე ალელების ჩანაცვლებები, რომლებიც B სახეობას A პიკთან აახლოვებს, სასარგებლო იქნება (After Charlesworth 1990.)

სავარაუდოდ, კონსერვატიზმი მუდმივი, მასტაბილიზირებული გადარჩევით ან გადარჩევასთან შეუსაბამი ცვალებადობით არის განპირობებული.

**მასტაბილიზირებული გადარჩევა**

მრავალი ნიშან-თვისება კლადებში შედარებით მუდმივია, ვინაიდან თვისების ოპტიმალური მნიშვნელობა უცვლელი რჩება. ცვლილების არარსებობის უმთავრესი მიზეზია **ნიშის კონსერვატიზმი** ანუ ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების ხანგრძლივი დამოკიდებულება ერთ და იგივე რესურსზე ან გარემო პირობებზე. ამ შემთხვევის მაგალითია Heliconiine პეპლების თითქმის ყველა სახეობის ერთნაირ მასპინძელ მცენარეებთან კავშირი (Holt 1996; Travis and Futuyma 1993). ამაში და ჩრდილოეთ ამერიკაში ახლო ნათესაური კავშირის მქონე მცენარეების სახეობებს, მსგავსი კლიმატური პირობების მქონე გეოგრაფიული გავრცელების არეალები აქვს (Ricklefs and Latham 1992), ფრინველების, ძუძუმწოვრების და პეპლების დობილი სახეობები მექსიკის კლიმატურად მსგავს არეალებში ბინადრობენ (Peterson et al. 1999).

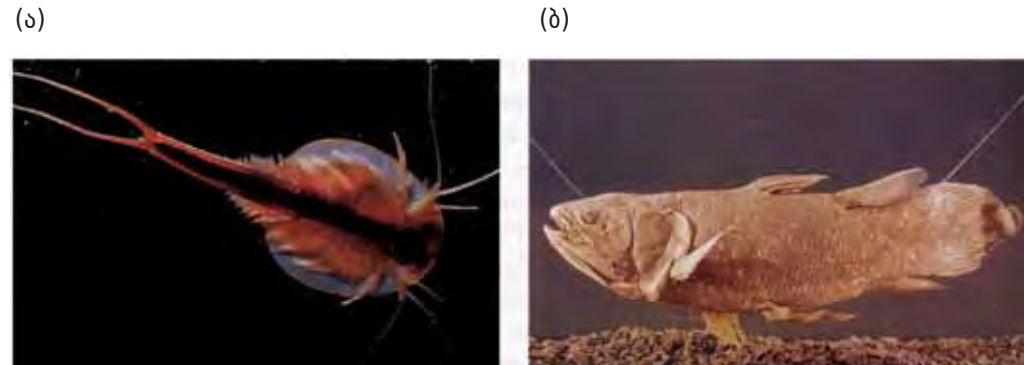
რომელიმე ნიშის (მაგალითად, მასპინძელი მცენარის, კლიმატური ზონის) დაკავებისას სახეობა გარკვეულ გადარჩევით შენოლას განიცდის, სხვა შენოლას კი გაურბის. შეიძლება ითქვას, რომ სახეობა საკუთარ ნიშას „ქმნის“ ანუ განსაზღვრავს, ამასთან ერთად თავისი ევოლუციური მომავლის მრავალ ასპექტსაც განსაზღვრავს (Lewontin 2000; Odling-Mee et al. 2003). ნიშის კონსერვატიზმი მუდმივ გადარჩევაზე მიუთითებს. ნიშა ხანდახან ერთმანეთთან დაკავშირებული ორი ძირითადი მიზეზის გამო უცვლელი რჩება: 1) კონკურენტი სახეობები ნიშის შეცვლას ან გაფართოებას ხელს უშლიან. ჩვენ ვნახეთ, კონკურენციის შემსუბუქებამ რა გზით შეიძლება გამოიწვიოს ადაპტაციური დივერგენცია და რადიაცია. მაგალითად, კუნძულებზე და მასობრივი გადაშენების შემდეგ (იხ. მე-3, მე-4 და მე-7 თავები); 2) თუ იმ ინდივიდებს შორის, რომლებიც წინაპრულ და ახალ ნიშაში ბინადრობენ გენების მიმოცვლა არსებობს, და თუ წარმატების კომპრომისი იმ ნიშან-თვისებებს შორის არსებობს, რომლებიც ორ გარემოში წარმატებას მრდის, მაშინ გადარჩევა უპირატესობას ნიშან-თვისების ძველ ფორმას მიანიჭებს (ანუ მასტაბილიზირებული გადარჩევა უფრო მძლავრია), ვინაიდან პოპულაციების უმეტესობა წინაპრულ გარემოში ბინადრობს (Holt 1996). იმ ორგანიზმებში, რომლებსაც ჰაბიტატის არჩევის ქცევა არა აქვთ, წინაპარი ნიშან-თვისებისთვის მიმდინარე გადარჩევა, ახალ გარემოში წარმატებას ამცირებს. ასე, რომ ახალ გარემოში მობინადრე პოპულაცია შეიძლება „ჩაიძიროს“, ანუ არსებობა ვერ გააგრძელოს. ცხოველებში, რომლებსაც ჰაბიტატის არჩევა შეუძლიათ, წინაპრულ/ახალ გარემოში მობინადრე ინდივიდებს შორის არსებული წარმატების სხვაობა, წინაპრული გარემოს არჩევას ანიჭებს უპირატესობას. ორივე შემთხვევა ჰაბიტატის თრეკინგში აისახება.

როცა ნებისმიერ გარემოზე ადაპტაციის ხარისხი იზრდება, იზრდება ასევე ამ და ახალ გარემოს შორის წარმატების სხვაობა, ასე რომ შეცვლილი გარემოს მიმართ ადაპტაცია ნაკლები ალბათობით იქნება მდგრადი. ექსტრემალურ შემთხვევებში ევოლუციური შტო ძალიან სპეციალიზირებული გახდება. ხდება თუ არა სპეციალიზაცია ის „უკანასკნელი წერტილი“, რომელიც განსხვავებულ გარემოზე, ან სიცოცხლის განსხვავებულ ტიპზე გადასვლას აჩერებს, ძველი შეკითხვაა, რომელსაც მოგვიანებით დავუბრუნდებით.

**ცვალებადობის შეზღუდვა**

თვისებების უმეტესობას მემკვიდრეობითი ფენოტიპური ცვალებადობა ახასიათებს, ამიტომ ცვალებადობის წარმოქმნა ევოლუციას ნაკლებად ზღუდავს (Barton and Partridge 2000). ყველა თვისება ერთნაირად ცვალებადი არ არის და გენეტიკური კორელაცია, რომელიც, როგორც მინიმუმ დროის გარკვეულ პერიოდში არსებობს, თვისებების ზოგიერთ კომბინაციას შეუძლებელს ხდის. არსებობს გარკვეული მტკიცებულება, რომ სახეობებს შორის დივერგენციის მიმართულებებზე გენეტიკური ცვალებადობის შესაძლებლობა მოქმედებს (იხ. მე-13 თავი).

**სურ. 21.7.** ორი „ცოცხალი ნამარხი“. (ა) კიბოსნაირების წარმომადგენელი ტრიოპსი *Triops cancriformis* ევრაზიის და ჩრდილოეთი აფრიკის მშრალ რეგიონებში გვხვდება და ტრიასული პერიოდის შემდეგ მორფოლოგიურად არ შეცვლილა. (ბ) ლატიმერია არის მტევანფარფლიანი თევზი. ეს თევზები დევონურ პერიოდში წარმოიშვნენ და როგორც ითვლებოდა, ცარცის პერიოდში გადაშენდნენ, სანამ 1938 წელს *Latimeria chalumnae* სახეობა არ აღმოაჩინეს (© OOSF/photolibary.com; ბ The Natural History Museum, London.)





ყველაზე საინტერესოა ის თვისებები, რომლებიც მცირე ფენოტიპურ ცვალებადობას გენეტიკური ცვალებადობისგან დამოუკიდებლად ავლენს. მაგალითად, *Drosophila melanogaster*-ის და მონათესავე სახეობების სკუტელუმზე ყოველთვის ბუსუსის ოთხი ღერია, მაგრამ განვითარების დამრღვევი მუტაცია, ბუსუსის რაოდენობის მრავალ დამალულ პოლიგენურ ცვალებადობას ავლენს (იხ. სურ. 13.21). განვითარების პროცესი გენეტიკური ცვალებადობის ფენოტიპურ გამოვლენას „ენინალმდეგება“. ასეთი წინააღმდეგობა ანუ კანალიზაცია ხშირად უცვლელი ფენოტიპისთვის მიმდინარე ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ვითარდება, თუმცა ამგვარი ევოლუცია მხოლოდ შემზღვეულ პირობებში მიმდინარეობს (Wagner et al. 1997). სხვა შემთხვევებში კანალიზაცია შეიძლება იმ მექანიზმების შემთხვევითი ეფექტი იყოს, რომლებიც სხვა მიზნისთვის განვითარდა. მაგალითად, ფილოგენეტიკურად უნივერსალური, სითბური დარტყმის ცილა Hsp90 თანდართული ცილაა, რომელიც მრავალ სხვა ცილას ებმის (მაგალითად, ტრანსკრიფციის ფაქტორებს და კინაზებს) და მათ აქტიურობის მზადყოფნაში ინარჩუნებს. როცა მაკოდირებელი გენის მუტაციის ან გარემოს ზეწოლის შედეგად Hsp90 ცილის ფუნქცია მცირდება, ფარული გენეტიკური ცვალებადობა, როგორც *Drosophila*-ს ასევე *Arabidopsis*-ის, მრავალ ფენოტიპურ თვისებაში ვლინდება. მაშასადამე, ნორმალური Hsp90 გენეტიკური ცვალებადობის უმეტესი ნაწილის ექსპრესიას ხელს უშლის, რაც ცვალებადობის დაგროვებას იწვევს. შეიძლება, რომ ზოგი თვისება თავდაპირველად ნელა ვითარდება, მაგრამ მას სწრაფი ცვლილების შესაძლებლობა აქვს, თუ პოპულაციაში *Hsp90* ლოკუსის ცვლილება მოხდება (Rutherford and Lindquist 1998). კომპიუტერული მოდელების თანახმად, მრავალ გენს მსგავსი ეფექტი უნდა ჰქონდეს, თუ ისინი იმ ტიპის გენების ურთიერთკავშირის რთული ქსელის ნაწილია, რომელიც ჩვეულებრივ მორფოლოგიურ განვითარებას განაპირობებს (Bergman and Siegal 2003). რა მიზეზიც არ უნდა იყოს, ცხადია, რომ განვითარების ზოგიერთი გზა მდგრად, თითქმის უცვლელ თვისებებს წარმოქმნის.

ხანდახან ცვალებადობას მიმართულება აქვს: რედუქცია ან დაკარგვა უფრო ხშირია ვიდრე დახვეწა ან შექენა. მაგალითად, ტეტრაპოდ ხერხემლიანებში ხუთზე ნაკლები თითი უფრო ხშირად გვხვდება, უფრო სიცოცხლისუნარიანია და ევოლუცია ამ მდგომარეობას უფრო ხშირად აფიქსირებს, ვიდრე ხუთზე მეტი თითის შემთხვევებს. მეტიც, კლაღებს შორის განვითარების გზის სხვაობა მომავალი ცვალებადობის ტიპზე მიუთითებს. მაგალითად, სალამანდრები ღერძის წინა თითებს უფრო მეტი ალბათობით კარგავენ, ხოლო ბაყაყებში მეტია ღერძის უკანა თითების დაკარგვის ალბათობა, რაც განპირობებულია იმ თანმიმდევრობით, რომლითაც ამ ორ ჯგუფში თითები ვითარდება (იხ. სურ. 20.19).

ამგვარად, განვითარებამ შეიძლება ნიშან-თვისების ევოლუციის მიმართულების ან სიჩქარის შემზღვევები გამოიწვიოს. ასეთი შემზღვევების შედეგები ნათელია, როცა ადაპტაციურ ფუნქციას ჩვენთვის მოსალოდნელი სტრუქტურა კი არ ასრულებს, არამედ მოდიფიცირებული სტრუქტურა. მაგალითად, გიგანტურ პანდას ექვსი თითი აქვს, რაც ბამბუკით კვებისას სხვადასხვა მანიპულაციისთვის სასარგებლოა. პანდას შეექვს „თითი“ ნამდვილი არ არის. ის ხრტილიდან განვითარებული სესამოიღური ძვალია (სურ. 21.8). განვითარების შემზღვევა აშკარაა (და განსაცვიფრებელი), როცა ევოლუციისას თვისება და მისი გამომწვევი განვითარების გენეტიკის გზა ევოლუციის განმავლობაში იკარგება. დოლოს კანონის თანახმად, თუ რთული თვისება დაკარგა, ის შემდგომში იშვიათად აღდგება და მის ფუნქციას სხვა თვისებები შეასრულებს. ფრინველებს ცარცის პერიოდის მიწურულიდან მოყოლებული კბილები არ აქვთ, თუმცა ბატასინს ნისკარტზე კბილების მაგვარი ჭდეები აქვს და თევზს მათი მეშვეობით იჭერს (სურ. 21.9)

## სიხლის ეკოლუსია

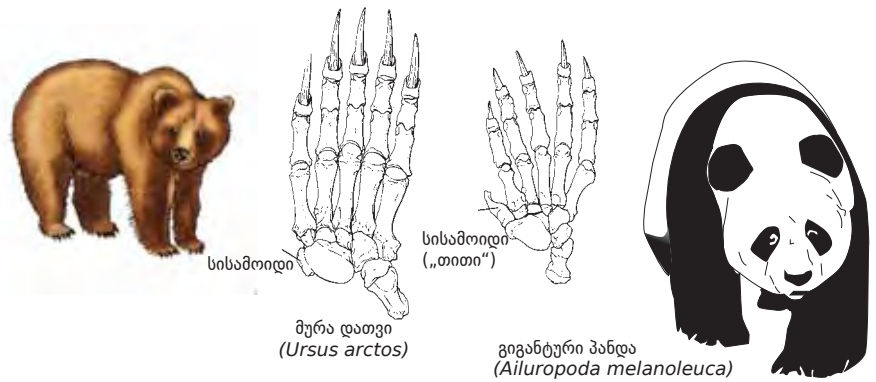
როგორ ვითარდება ნიშან-თვისებების ძირითადი ცვლილებები და როგორ წარმოიქმნება სრულიად ახალი თვისებები? ამ კითხვას ორი განსხვავებული მნიშვნელობა აქვს. პირველი, ჩვენ შეიძლება ვიკითხოთ რა გენეტიკური და განვითარების საფუძველი აქვს ამ ცვლილებებს, რაც მე-20 თავში უკვე განვიხილეთ. მეორე, შეგვიძლია ვიკითხოთ რა როლს თამაშობს ბუნებრივი გადარჩევა ამ ევოლუციაში. მაგალითად, ჩვენ შეგვიძლია ვიკითხოთ მართავს თუ არა გადარჩევა ყოველ ნაბიჯს, დაწყებული თვისების საწინის მცირე ცვლილებებიდან, ფორმების იმ სირთულემდე, რომლებსაც მომალავი შთამომავალი გამოავლენს. სკეპტიკოსი იკითხავს, რა სარგებელი შეიძლება ჰქონდეს, მაგალითად, არასრულად განვითარებულ თვალს? ასევე შეგვიძლია დავინტერესდეთ, თუ როგორ ვითარდება რთული თვისებები, როდესაც მათი ფუნქცია დამოკიდებულია მათი შემაღვენი მრავალი კომპონენტის ერთმანეთთან მორგების ფორმაზე.

## ჩანასახოვანი და ახალი თვისებების შეფასება

ფენოტიპური თვისებების მაკროეკოლუსიის ევოლუციური ცვლილების რამდენიმე მიმართულება განაპირობებს (see Mayr 1960; Nitecki 1990; Müller and Wagner 1991; Galis 1996):

1. თვისება წარმოიქმნება, როგორც ახალი სტრუქტურა ან მანამდე არსებული სტრუქტურის ახალი მოდიფიკაცია. მაგალითად, ემბრიონის მოძრაობის საპასუხოდ სესამოიღური ძვლები ხშირად შემაერთებულ

**სურ. 21.8.** დათვის ოჯახის ორი წევრის — მურა დათვის (მარცხნივ) და გიგანტური პანდას (მარჯვნივ) მარჯვენა ხელი (დორზალური ხედი). დათვის მცირე ზომის სესამოილური ძვალი გადაიქცა ცრუთითად, რომლის დახმარებით პანდა ბამბუკით იკვებება. განვითარების შემდგომდგომ ნამდვილი მეექვსე თითის განვითარებას ხელი შეუშალა. პანდას „ხელი“ ბუნებრივი გადარჩვის პროდუქტია: ადაპტაციის განვითარება იმ ცვალებადი თვისებებიდან მოხდა, რომელიც ევოლუციური შტოში უკვე არსებობდა (After Davis 1964.)

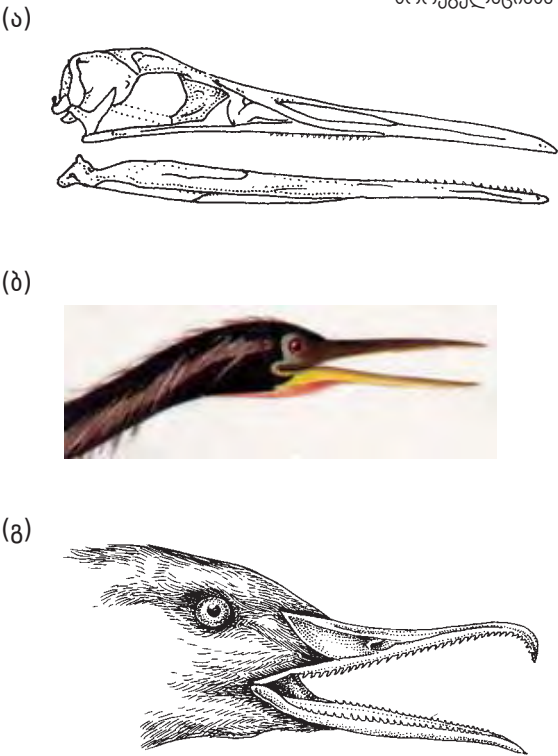


ქსოვილებში ვითარდება. ასეთი ძვლები ჩონჩხის ახალი ელემენტების წარმოქმნის მაგალითის წარმოადგენს, როგორცაა გიგანტური პანდას „დამატებითი“ თითი (იხ. სურ. 21.8), ან ძუძუმწოვრების კიდურის მუხლის კვირისთავი, რომელიც რეპტილიებს არ აქვს (Müller and Wagner 1991). ახალი თვისებების სარგებელი ზოგჯერ პიველი შეხედვითაც ჩანს. მაგალითად, ტიტანოთერეის ცხვირის რეგიონში ძვლის მცირე გასქელება ბრძოლებში ძალიან სასარგებლო აღმოჩნდა. ასევე ბრძოლებს რქის მატარებელი ძუძუმწოვრების მამრები ხშირად მართავენ. იმის შემდეგ, რაც ეს გასქელება ერთხელ წარმოიქმნა, სქესობრივმა გადარჩევამ უპირატესობა რქის მაგვარ სტრუქტურას მიანიჭა (სურ. 21.10).

2. თვისება სხვა ადაპტაციური თვისების განვითარების გვერდითი პროდუქტია. თვისება თავდაპირველად შეიძლება ადაპტაციური არ იყოს, მაგრამ რომელიღაც მომენტში ეს მდგომარეობა შეიძლება შეიცვალოს და თვისებამ შეიძლება ადაპტაციური ფუნქცია შეიძინოს. მაგალითად, აზოტის შემცველი ექსკრემენტების, როგორცაა კრისტალინის შარდმჯავა, გამოყოფის მეშვეობით მწერები ნაკლებ წყალს კარგავენ, ვიდრე ამიაკის ან შარდის გამოყოფისას დაკარგავდნენ. შარდმჯავას გამოყოფა ნამდვილად ადაპტაციაა, მაგრამ შარდმჯავას თეთრი ფერი ადაპტაცია არ არის. ზოგიერთი პეპელა, მაგალითად კომბოსტოს თეთრულა (*Pieris rapae*), შარდმჯავას ფრთების ქერცლებში ასინთეზებს, რის შედეგადაც ფრთებს თეთრი შეფერილობა აქვს. ის თერმორეგულაციასა და სხვა ფუნქციების შესრულებაში მონაწილეობს.

3. თვისების წინაპრული ფუნქცია ხშირად ზედმეტად გამოკვეთილი ხდება, რაც მის მოდიფიკაციას იწვევს. ეს განსაკუთრებით ხშირია, თუ წინაპრული თვისების სხვა ფუნქციები დაიკარგა. მაგალითად, ხვლიკები ენას მსხვერპლის დასაჭერად პრიმიტიულად იყენებენ. ხვლიკების ევოლუციური შტო, რომელიც ვარანებს მოიცავს, მსხვერპლს ყბებით იჭერს, რაც ენას ათავისუფლებს. ამის შემდეგ ენა უპირატესად ქიმიოსენსორულ ფუნქციას ასრულებს (და ამისთვის მოდიფიცირებულია) (Schwenk 1993). გველების უმეტესობაში კუნთების და ძვლების სისტემას კბილებიანი ზედა ყბის წინ და უკან გადაადგილება შეუძლია. ამის შედეგად მსხვერპლი გველის პირში ხვდება. ეს თვისება ჩხრიალა გველში განსაკუთრებით გამოკვეთილია. ჩხრიალა გველი იგივე მექანიზმის საშუალებით, შედარებით მოკლე ზედა ყბას ატრიალებს. ზედა ყბაზე ერთი დიდი ზომის ღრუიანი ეშვია, რომლითაც გველი მსხვერპლს და ზოგჯერ მტაცებელსაც გესლავს (იხ. სურ. 11.3).

4. ძველი თვისების მრავალი ფუნქციის დათმობა მას ფუნქციონალური შემლდევებისგან ათავისუფლებს, რამაც შეიძლება მისი დახვეწა გამოიწვიოს. მაგალითად, მრავალი „რეპტილის“ მოძრავი კუნთი ნეკნებზეა მიმაგრებული, რაც ცხოველს გაქცევისას სუნთქვაში ხელს უშლის. ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში კუნთების მიმაგრება მალეზღვა გადანაცვლებული, რის გამოც სუნთქვა და სირბილი (ან ფრენა) ერთმანეთთან კავშირში აღარ არის. ამის საშუალებით მრავალ ევოლუციურ შტოში სწრაფი გადაადგილებისთვის საჭირო თვისებები განვითარდა (Galis 1996). მკვლევრის (David Wake 1992) აზრით,



**სურ. 21.9.** დაკარგვის შემდეგ რთული სტრუქტურების აღდგენა არ ხდება, მაგრამ მათი ფუნქცია შეიძლება აღდგეს. (ა) გვიანი ცარცის პერიოდში მოზინადრე ზღვის ფრინველი ჰესერონისი თევზს კბილების მეშვეობით იჭერდა. (ბ) თევზით მკვებავი ფრინველის გველვისერას ნისკარტი. თანამედროვე ფრინველებს კბილები არა აქვს. (გ) თევზით მკვებავი იხვი ბატასინის ნისკარტზე კბილის ნაცვლად ჭლებია, რომელთა საშუალებით ფრინველი თევზებს იჭერს (ა courtesy of Larry Martin in Feduccia 1999; გ art by Nancy Haver.)

**სურ. 21.10** თვისების თანდათანობითი ევოლუცია, რომელიც შეიძლება მისი ჩასახვის მომენტიდან სელექციურად წარმატებული იყოს. ცხენებთან ნათესაური კავშირის მქონე გადაშენებული რქის მატარებელი ძუძუმწოვრების — ტიტანოთერების (*Brontotheriidae*) ცხირის წყვილი რქა. საგარაუდოდ, ცხოველი მას ბრძოლისთვის იყენებდა. ძვლის ნებისმიერი გასქელება შეჯახებიდან მიღებულ ზიანს ამცირებდა. უდიდესი ტიტანოთერისებო (როგორცაა *Brontotherium gigans*) მარტორქების ზომისა იყვნენ (From Osborn 1929.)

სალამანდრების უდიდეს ოჯახში (*Plethodontidae*) ფილტვების გაქრობამ ენის ევოლუციაზე ფუნქციონალური შებენიანი მოხსნა. სხვა სალამანდრებში ენის ძვლები ფილტვებში ჰაერის მოძრაობისთვისაც გამოიყენება, ამ ოჯახში კი ჰიობრანქიალური ჩონჩხი ფილტვებში ჰაერის მოძრაობისთვის საჭირო აღარ არის და მოგრძო ელემენტების სიმრავლედ გადაიქცა. ასეთი ცვლილების შედეგად სალამანდრები მსხვერპლის დაჭერას ენის გამოყოფით ახერხებენ. ერთ-ერთი (*Bolitoglossine*) კლადას წარმომადგენლები ძალიან გრძელ ენას ძალიან სწრაფად ამოძრავებენ. ასეთი სწრაფი მოძრაობა არც ერთ სხვა ხერხემლიანს არ ახასიათებს (სურ. 21.11)

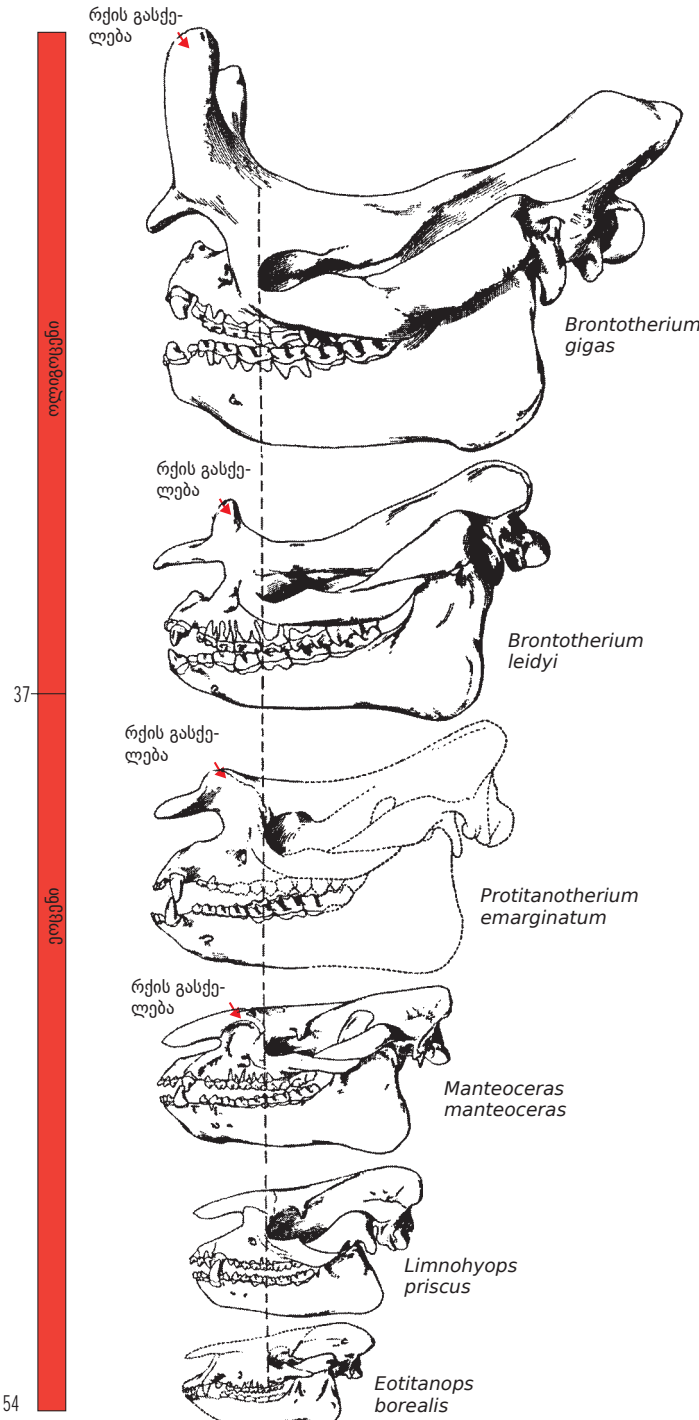
5. დუბლიკაცია დივერგენციასთან ერთად მორფოლოგიურ დონეზე მრავალფეროვნებას ისევე წარმოქმნის, როგორც გენების და ცილების დონეზე (იხ. მე-19 თავი). მაგალითად, ძუძუმწოვრებში კბილების მრავალფეროვნება უამრავ ფუნქციონალურ შესაძლებლობას იძლევა. ფესვიან კბილებს კუნჭა ან ღრუნა შეუძლია, ხოლო ეშვები მსხვერპლს ესობა. ზოგიერთი კბილი, როგორცაა სპილოს ეშვი, უფრო სოციალურ ურთიერთქმედებაში გამოიყენება, ვიდრე კვებისთვის.

6. თვისების ფუნქციის შეცვლა გადარჩევის რეჟიმზე აისახება და თვისების მოდფიკაციას იწვევს. ამ წესს უკვე დარწმინდა ალიარებდა. ეს მაკროევოლუციაში ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი წესია (Mayr 1960) და მის სისწორეს ორგანიზმების ყველა ჯგუფი ადასტურებს. ფუტურის ნესტარი შეცვლილი კვრცხსადებია. ალკების და წყლის სხვა ფრინველების ფრთები ჰაერში და წყალში ერთნაირად ფუნქციონირებს. პინგვინების ფრთები თითქმის სრულიად შეცვლილია და წყალქვეშ ფრენისთვის გამოდგება (იხ. სურ. 11.17). ელექტრულ გველთევზას (*Electrophorus electricus*) მსხვერპლის მოკვლა ან თავდაცვა დენის დარტყმით შეუძლია. ეს თვისება ხმალთევზას ოჯახის სხვა წევრების მსგავსი თვისების გაძლიერებული ვარიანტია. ხმალთევზების სხვა წარმომადგენლების ელექტრული ველი შედარებით სუსტია. თევზები მას მღვრიე წყალში ორიენტაციისთვის და ურთიერთობისთვის იყენებენ.

**რთული თვისებები**

დარვინის ევოლუციის საწინააღმდეგო არგუმენტს ხშირად „გადაუღახავ სირთულეს“ უწოდებენ. ამ არგუმენტის თანახმად, ორგანიზმის რთული თვისება მისი ყველა კომპონენტის ურთიერთშეთანხმებული მოქმედების გარეშე წარმატებით ვერ ფუნქციონირებს. ნებისმიერი კომპონენტის გაქრობა ან შეცვლა ორგანიზმის წარმატებას ამცირებს. ევოლუციის მოწინააღმდეგეები ამ არგუმენტზე დაყრდნობით თვლიან, რომ თვისებას ყველა კომპონენტი მისი ჩამოყალიბებისთანავე ესაჭიროება, რადგან სრული ფუნქციონალური კომპლექსი ერთი მუტაციური მოვლენის შედეგად ვერ წარმოიქმნება.

პირველმა ეს პრობლემა დარვინმა შეამჩნია და „სახეობათა წარმოშობაში“ დაწერა: „თვალი, ფოკუსის სხვადასხვა მანძილებზე გასწორებისთვის საჭირო შეუდარებელი მექანიზმებით, სხვადასხვა ხარისხის სინათლის მიღებით და სფერული თუ ფერადი აბერაციის კორექციით, ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ვერ ჩამოყალიბდებოდა და ამაზე ფიქრიც კი დიდი აბსურდია“. მოგვიანებით დარვინი ცხოველის თვალზე ამბობს: „თუ სრულყოფილი და რთული თვალიდან ძალიან არასრულყოფილ და მარტივ თვალამდე თანდათანობით გადასვლა არსებობს, რომლის თითოეული ნაბიჯი მფლობელისთვის სასარგებლო არის, და ამის დამტკიცება შესაძლებელია, თუ შემდგომ თვალი ოდნავ იცვლება და თითოეული ცვლილება მემკვიდრეობითია, რაც სინამდვილესთან ახლოსაა, და თუ ორგანოს ნებისმიერი ცვლილება ცხოველის საცხოვრებელი პირობების შეცვლისას სასარგებლოა, მაშინ რთული და სრულყოფილი თვალის ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად შექმნის დაჭერება საკმაოდ ადვილია“.



37

54



**სურ. 21.11.** უფილტვო სალამანდრა (*Hydromantes supramontis*) მსხვერპლს ძალიან გრძელი ენით იჭერს. სალამანდრა ჰიობრანქიალური აპარატის მეშვეობით ენას ძალიან სწრაფად გამოყოფს. ეს ორგანო სალამანდრების სხვა ოჯახებში ფილტვების განვითარების ფუნქციას ასრულებს (From Deban et al. 1997; courtesy of S. Deban.)



დარვინის მოსაზრება მოგვიანებით ჩატარებულმა კვლევებმა დაადასტურა (e.g., Osorio 1994; Nilsson and Pelger 1994). სხვადასხვა ცხოველის თვალები სინათლისადმი მგრძობიარე უკრედებიდან (ბრტყელი ჭიები, რგოლისებრი ჭიები და სხვები) და ჭიქის მაგვარი „მიკროკანალის კამერა“ თვალებიდან (კნიდარიები, მოლუსკები, თავქორდიანები და სხვები) „დახურულ“ თვალებამდე მერყეობს, რომელთაც მუსტი გამოსახულებების მიღება შეუძლიათ. ეს თვალები კნიდარიებში, ლოკოკინებში, ორსაგვლიანებში, ფეხსახსრიანებში და ხერხემლიანებში დამოუკიდებლად განვითარდა (სურ. 21.12). თვალის ევოლუცია არც ისე არარეალური ჩანს! ფოტორეცეპტორების თითოეული გრადაცია, უმარტივესიდან ურთულესამდე, ადაპტაციურ ფუნქციას ასრულებს. ნელა მოძრავ ან მიწის მოხრელ ცხოველებში მარტივი ეპიდერმული ფოტორეცეპტორები და ჭიქები გვხვდება, ხოლო აქტიურად მოძრავ ცხოველებს უფრო დახვეწილი სტრუქტურები ახასიათებს. საიდუმლოება, თუ როგორ შეიძლება მარტივი თვალი ადაპტაციური იყოს, არც ისე საიდუმლოა.

ანტიევოლუციური არგუმენტი იმ ფაქტს უარყოფს, რომ რთული სისტემების ევოლუციისას შუალედური ეტაპები არსებობს და მათ ადაპტაციური მნიშვნელობა აქვთ. ანტიევოლუცია არც იმას აღიარებს, რომ ფუნქციონალური კომპლექსის კომპონენტი (რომელიც დასაწყისში უბრალოდ სასარგებლო იყო) შესაძლოა აუცილებელი გახდეს, ვინაიდან სხვა თვისებები ვითარდება და მასთან *ფუნქციონალურ კავშირს* ქმნის. თუმცა მრავალი ცხოველის თვალს ლინზები არა აქვს, მაგრამ ასეთი ცხოველები ძლიერი მხედველობის გარეშე მშვენივრად არსებობენ. მაგრამ არწივისთვის ლინზები აუცილებელია, რადგან მას მსხვერპლის დაჭერა მხოლოდ ძლიერი მხედველობის საშუალებით შეუძლია. არწივებსა და ძუძუმწოვრებს რთული თვალის ელემენტებზე *შეძენილი* დამოკიდებულება ახასიათებს. ასეთი დამოკიდებულება ხშირად იკარგება. მაგალითად, ბევრ მიწის მოხრელ და გამოქვაბულებში მობინადრე ხერხემლიანს გადაგვარებული თვალები აქვს.

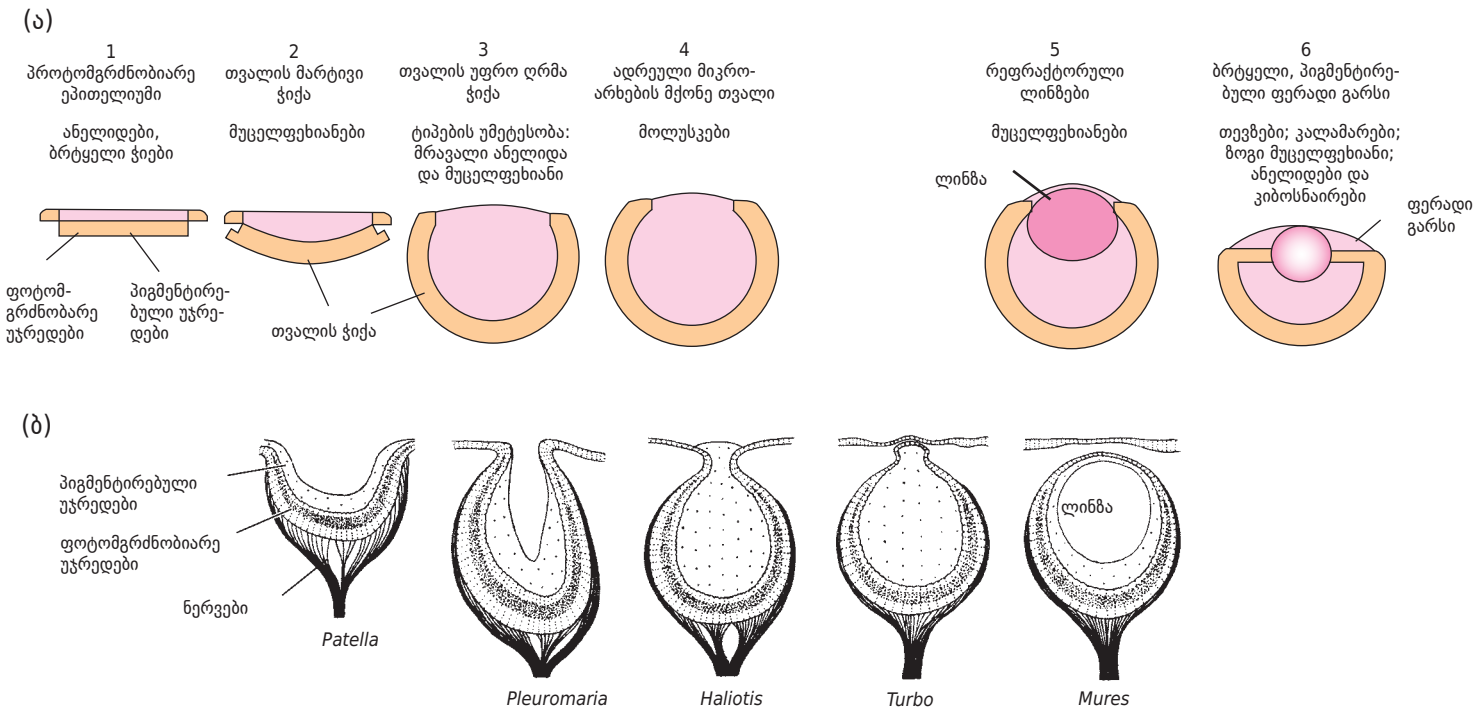
## ევოლუციის ტენდენციები და პროგრესი

„სახეობათა წარმოშობა“-ის გამოქვეყნებიდან რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში ევოლუციის მომხრეები მას პროგრესის კოსმიურ ისტორიად თვლიდნენ. ევოლუციის თეორიის ჩამოყალიბებამდე ითვლებოდა, რომ კაცობრიობა ყოფიერების დიდი ჯაჭვის ერთ-ერთი ყველაზე მაღალი რგოლია, რა თქმა უნდა, ანგელოზების შემდეგ (იხ. პირველი თავი). ამიტომ ადამიანს ევოლუციური პროცესის მთავარ მიღწევად ინერციით თვლიდნენ (ხოლო დასავლეთი ევროპელები ადამიანს ევოლუციის მწვერვალად თვლიდნენ). დარვინი თანამედროვეებისგან იმით გამოირჩევა, რომ ის ევოლუციაში პროგრესის ან გაუმჯობესების აუცილებლობას უარყოფდა (Fisher 1986). ის თითქმის ყველაზე პროგრესის ევოლუციის შინაგან და განმსაზღვრელ თვისებადაც კი თვლიდა. წიგნის მოცემულ ნაწილში ევოლუციის ტენდენციების არსს და შესაძლო მიზეზებს განვიხილავთ და იმ საკითხსაც შევხებით, თუ რამდენად მნიშვნელოვანია ევოლუციური პროგრესი.

**ტენდენცია** დროთა განმავლობაში მიმართულებების შეცვლაა, „პროგრესი“ კი აუცილებლად გაუმჯობესებას გულისხმობს, თუმცა უნდა განისაზღვროს, რა არის „უკეთესი“. ჩვენ ევოლუციურ „პროგრესზე“ ევოლუციის ტენდენციების განხილვის შემდეგ ვისაუბრებთ.

## ტენდენცია: ტენდენციების ტიპები და მათი მიზანმიმართულება

**ტენდენცია არის** დროთა განმავლობაში მიმდინარე კლადას თვისების საშუალო ან მაქსიმალური/ მინიმალური



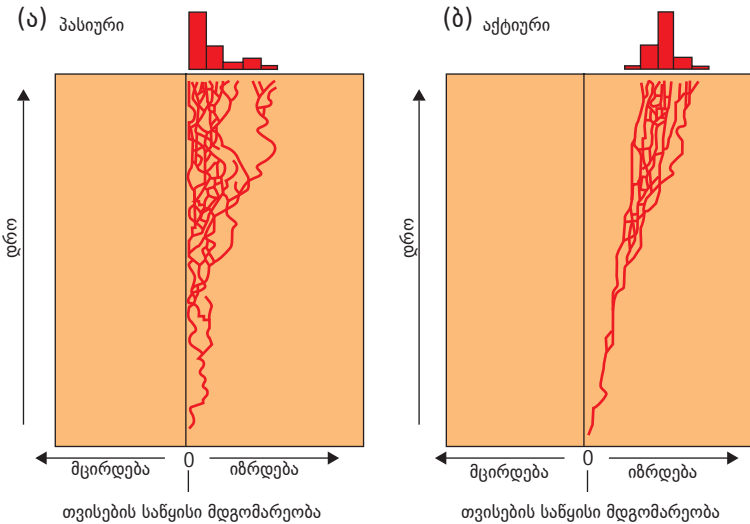
სურ. 21.12. რთული თვალის ევოლუციის შუალედური ეტაპები. (ა) სხვადასხვა ცხოველის თვალის განვითარების ეტაპების სქემა მარტივი ფოტომგრძობიარე ეპითელიუმიდან დაწყებული, თვალის ფოსოს გაღრმავებით დამთავრებული (რაც ცხოველს სინათლის წყაროს მიმართულების შესახებ სულ უფრო მეტი ინფორმაციის მიღების საშუალებას აძლევს). ხდება თანდათანობით ევოლუცია „მიკროკანალის-კამერის“ ტიპის თვალის განვითარების მიმართულებით. საბოლოო ჯამში თვალი გარდამტეხ ლინზებს და პიგმენტირებულ ფერად გარსს იძენს, რაც აუცილებელია ფოკუსირების სრულყოფისთვის. (ბ) მუცელფეხიანების სახეობებში თვალის განვითარების შუალედური ეტაპების უმეტესობა სახეზეა (ა after Osorio 1994; ბ after Salvini-Plawen and Mayr 1977.)

ლური სიდიდის მუდმივი, მიმართული ცვლილება. ინდივიდუალურ კლადაში ევოლუციის ფილოგენეტიკურად **ლოკალური ტენდენცია** არსებობს, ხოლო ევოლუციის **გლობალური ტენდენცია** მთლიან სიცოცხლეს ახასიათებს. ევოლუციის რამდენიმე ერთიანი ტენდენცია არსებობს ნიშნავს დროის ყოველ პერიოდში ყველა განვითარებადი ევოლუციური შტოს ერთი მიმართულებით ცვლილებას. ევოლუციის ჯამური ტენდენციები განსხვავდება. მიუხედავად იმისა, რომ თვისება ორივე მიმართულებით ვითარდება, ერთი მიმართულებით განვითარება უფრო ხშირია ვიდრე მეორე მიმართულებით.

არსებობს პასიური ან მართული ტენდენციები (McShea 1994). ევოლუციის **პასიური ტენდენციების** შემთხვევაში კლადას შიგნით განლაგებული ევოლუციური შტოები ორივე მიმართულებით თანაბარი ალბათობით ვითარდება, მაგრამ თუ ერთ მხარეზე დაუძლეველი დაბრკოლებაა (მაგალითად, სხეულის მინიმალური შესაძლო ზომა), მაშინ ევოლუციურ შტოებს შორის არსებული ცვალებადობა მხოლოდ სხვა მიმართულებით გაგრძელდება. ასეთ გამრდილ ცვალებადობას საშუალო და მაქსიმალური მნიშვნელობები აქვს (სურ. 21.13ა). საშუალო იზრდება, მაგრამ ზოგიერთი ევოლუციური შტო, თვისების წინაპრულ სიდიდეს ინარჩუნებს. ევოლუციის **მართული ტენდენციებისას** ევოლუციური შტოში ერთი მიმართულებით ცვლილება უფრო მოსალოდნელია (ანუ ერთი მიმართულებით „გადახრა“ არსებობს), ვიდრე სხვა მიმართულებით. თვისების როგორც მაქსიმალური, ასევე მინიმალური სიდიდე საშუალო სიდიდესთან ერთად იცვლება (სურ. 21.13ბ). ევოლუციის მართულ და პასიურ ტენდენციას რამდენიმე მიზეზი შეიძლება ჰქონდეს. *მუტაციით ან გენეტიკური დრეიფით* გამოწვეული ნეიტრალური ევოლუცია, ევოლუციურ შტოებს შორის ცვალებადობის მატებას იწვევს (იხ. მე-12 თავი) და ევოლუციის პასიურ ტენდენციას მაშინ წარმოქმნის, თუ ცვალებადობა (როგორც 21.13ა სურათზე) საზღვრებშია მოქცეული. *ინდივიდუალური გადარჩევა* შეიძლება პასუხისმგებელი იყოს ევოლუციურ შტოებში მომხდარ ყველა ცვლილებაზე და ევოლუციის პასიური ან მართული ტენდენციები წარმოქმნას, რაც იმაზე დამოკიდებული, მომგებიანია თუ არა წინაპრული თვისების ფორმა ზოგიერთი ევოლუციური შტოსთვის. კლადაში შემავალ სახეობებს შორის თვისების ფორმის საშუალო მნიშვნელობა, სახეობების წარმოქმნის ან გადაშენების სიჩქარესთან კორელაციის გამო, ასევე შეიძლება შეიცვალოს (იხ. სურ. 11.16). ზოგჯერ თვისებამ შეიძლება ამ სიჩქარეების განსხვავება გამოიწვიოს (სახეობების **გადარჩევა** ფართო გაგებით; იხ. მე-11 თავი), ან უბრალოდ სხვა თვისებასთან კორელირებდეს, რაც სიჩქარის სხვაობას იწვევს. ამ პროცესს **სახეობების აგტოსტოპი** ეწოდება (Levinton 2001). ის პოპულაციებში შეჭიდული გენების აგტოსტოპს წააგავს.

**ტენდენციების მაგალითები**

ტუქმწოვრების სხეულის ზომის მრდა ევოლუციის პასიური ტენდენციის მაგალითია. პალეონტოლოგებმა დიდი ხანია შენიშნეს, რომ ცხოველების მრავალი ჯგუფის სახეობების სხეულის მაქსიმალურ ზომას დროთა განმავლობაში მრდის ტენდენცია ახასიათებს. ამ ტენდენციას კოუპის წესი უწოდეს. ჩრდილოეთ ამერიკაში გვიან ცარცულ პერიოდში და კანინოზურ ერაში არსებული ტუქმწოვრების 1534 სახეობის ნამარხების სხეუ-



**სურ. 21.13.** კლადას დივერსიფიკაციის კომპიუტერული მოდელი. (ა) ევოლუციის პასიური ტენდენცია. თვისების ორივე მიმართულებით შეცვლას თანაბარი ალბათობა აქვს, თუმცა თვისების სიდიდე მარცხენა სამლვარს ვერ გასცდება. საშუალო სიდიდე იზრდება, მაგრამ მარჯვლი ევოლუციური შტო თვისების საწყის სიდიდეს ინარჩუნებს. (ბ) ევოლუციის მართული ტენდენცია. თვისების სიდიდეების სრული განაწილება მიმართულების ცვლილებაში არსებული გადახრის გამო გადაინაცვლებს, რაც ბუნებრივი გადარჩევის მსგავსი ფაქტორით არის გამოწვეული (After McShea 1994.)

ლის ზომის (სურ. 21.14ა) მათი არსებობის თარიღებზე დამოკიდებულების გრაფიკი, ევოლუციის პასიურ ტენდენციას ავლენს (Alroy 1998). K/T მასიურ გადაშენებამდე ძუძუმწოვრები პატარები იყვნენ. სხეულის ზომის ქვედა ლიმიტი შემდგომშიც არ შეცვლილა. მიუხედავად ამისა, სხეულის საშუალო და მაქსიმალური ზომა, განსაკუთრებით K/T გადაშენების შემდეგ, ძუძუმწოვრების სწრაფი დივერსიფიკაციის შედეგად გაიზარდა. მცენიერებმა ერთი და იგივე გვარის ახალი და ძველი სახეობების 779 წყვილის (წინაპარი/შთამომავალი წყვილები) სხეულის ზომის ცვლილებები ერთმანეთს შეადარეს და აღმოაჩინეს, რომ ცვლილება ორივე მიმართულებით მიმდინარეობდა, თუმცა ტენდენცია აშკარად სხეულის ზომის გამრღისკენ იყო (სურ. 21.14ბ). ამგვარი კანონზომიერება მიუთითებს, რომ ევოლუციის ტენდენცია ბუნებრივად გადარჩევამ განაპირობა და არა გენეტიკურმა დრეიფმა.

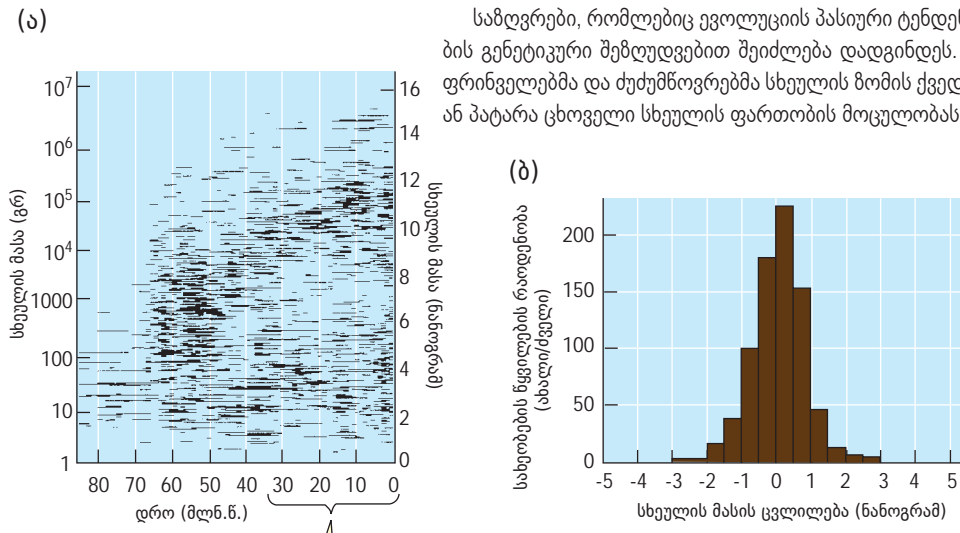
იმ დროს, როცა ყველა ძუძუმწოვარი ევოლუციის პასიურ ტენდენციას ავლენს, ცხენის ოჯახის (Equidae) სხეულის ზომა მართულ ტენდენციას ამჟღავნებს (McFadden 1986; McShea 1994). კანონზომიერი ერის განმავლობაში არა მხოლოდ მაქსიმალური და საშუალო, მაგრამ ასევე

მინიმალური ზომაც გაიზარდა (სურ. 21.15). წინაპარი/შთამომავალი წყვილი გაცილებით ხშირად მრდას აჩვენებს, ვიდრე შემცირებას.

ეს ტენდენცია შეიძლება დაგვაკავშირებელი იყოს ინდივიდუალურ გადარჩევასთან. გადარჩევით გამოწვეული ტენდენციის კარგი მაგალითია კანონზომიერი ერის მუცელფეხიანების რამდენიმე კლადაში არაპლანქტოტროფული სახეობების პლანქტოტროფულ სახეობებთან შეფარდების გაზრდა (სურ. 21.16). პლანქტოტროფული დისპერსიული სტადიის არმქონე სახეობები გადაშენებას უფრო ექვემდებარება, ვიდრე პლანქტოტროფული სტადიის მქონე სახეობები (სახეობები, რომელთა ლარვა პლანქტონით იკვებება). თუმცა კომპენსაცია სახეობათა წარმოშობის უფრო მაღალი სიხშირით ალბათ იმიტომ ხდება, რომ დისპერსიის მცირე სიხშირის გამო პოპულაციებს შორის გენების მიმოცვლაც შემცირებულია (Hansen 1980; Jablonski and Lutz 1983).

სახეობების ავტოსტოპით გამოწვეული ევოლუციური შტოების სორტირებაზე დამოკიდებული ტენდენციები ძალიან ხშირია, რადგან თუ ნებისმიერი ერთი თვისება ერთი კლადას სახეობების რაოდენობის სიჭარბეს მეორე კლადასთან შედარებით იწვევს (რაც შეიძლება გამოწვეული იყოს ამ თვისების გაგლენით სახეობათა წარმოშობის ან გადაშენების სიხშირეზე) მაშინ ამ კლადას ყველა სხვა თვისება სიხშირეს მომატების ტენდენციას ავლენს. მაგალითად, ხეული, განვითარებული წოვის უნარის მქონე მრდასრულის პირის აპარატი მწერებში ხშირია, რადგან ეს თვისება დამახასიათებელია ძალიან მრავალფეროვანი ქერლცფრთიანებისთვის (ლამის პეკლები და პეკლები). ქერლცფრთიანების მუხლუხო მცენარეებით იკვებება. მცენარეებით კვების თვისება მწერებში მუდმივად ასოცირებულია დივერსიფიკაციის მაღალ ხარისხთან (Mitter et al. 1988; იხ. მე-7 თავი). აქედან გამომდინარე, წოვის პირის აპარატის სიხშირის მრდა მცენარეებით კვებასთან ავტოსტოპით შეიძლება იყოს გამოწვეული.

საზღვრები, რომლებიც ევოლუციის პასიური ტენდენციებს აძლიერებს ან ფუნქციონალური, ან განვითარების გენეტიკური შემლედებით შეიძლება დადგინდეს. მაგალითად, შესაძლებელია, რომ ყველაზე პატარა ფრინველებმა და ძუძუმწოვრებმა სხეულის ზომის ქვედა ფუნქციონალურ ზღვარს მიაღწიეს, ვინაიდან ძალიან პატარა ცხოველი სხეულის ფართობის მოცულობასთან შეფარდების დიდი სიდიდის გამო, სხეულის ტემ-



ბიომოდალური განაწილება უკანასკნელი 30-40 მილიონი წლის განმავლობაში განვითარდა, ვინაიდან დიდი სხეულის მქონე ძუძუმწოვრების ევოლუციურ შტოებს ზომის ზრდის ტენდენცია ჰქონდა, პატარებს, კი არა.

**სურ. 21.14.** ევოლუციის პასიური ტენდენცია. კოუპის წესი გვიანი ცარცის პერიოდში მცხოვრები ძუძუმწოვრებისთვის. (ა) გრაფიკზე 1534 სახეობიდან თითოეული გამოხატულია მონაკვეთით, რომელიც მის დროში არსებობის ხანგრძლივობას და მის სხეულის მასას ასახავს (გამომილია კბილების ზომამდე დაყრდნობით). თუმცა პატარა ძუძუმწოვრები კანონზომიერი ფრაქციის არსებობდნენ, მაგრამ დიდი ზომის სახეობების რაოდენობა დროთა განმავლობაში იზრდებოდა. (ბ) გრაფიკზე ასახულია ერთი და იგივე გვარის ახალი და ძველი სახეობების 779 წყვილის სხეულის მასის ცვლილება (დადებითი ან უარყოფითი). ცვლილებების უმეტესობა დადებითია. ევოლუციის ზომის ზრდისკენ აქვს ტენდენცია, რაც ბუნებრივი გადარჩევით არის გამოწვეული (After Alroy 1998.)



პერატურის შენარჩუნებას ვერ შეძლებს. გარდა ამისა, განვითარების გზები ზოგჯერ **ratchet-ის** (მხოლოდ ერთი მიმართულებით მოძრაობა) ანალოგიურად მოქმედებს, რის შედეგადაც ევოლუციური შებრუნება ნაკლებად სავარაუდო ხდება. მაგალითად, მწერების მკერდის სეგმენტებს განვითარების ინდივიდუალური იდენტობა ახასიათებს. ისინი წინაპარი ფესხასხრიანების ჰომოგენურ მდგომარეობას აღარ უბრუნდებიან. ეპიგენეტიკური რეგულაციების ყველაზე მკვეთრი მაგალითებია რთული თვისებების ევოლუციური დაკარგვა. იგივე ფორმით მათი აღდგენა აღარ ხდება (დოლოს კანონი). ზოგიერთი ასეთი ევოლუციური ცვლილება *შუქცევალია* (Bull and Charnov 1985). მაგალითად, ხვლიკებსა და გველებში კვერცხის მდებელმა წინაპრებმა ცოცხალმშობიარე ინდივიდები მრავალჯერ წარმოქმნეს, თუმცა არც ერთი საპირისპირო მაგალითი არ არსებობს (Lee and Shine 1998).

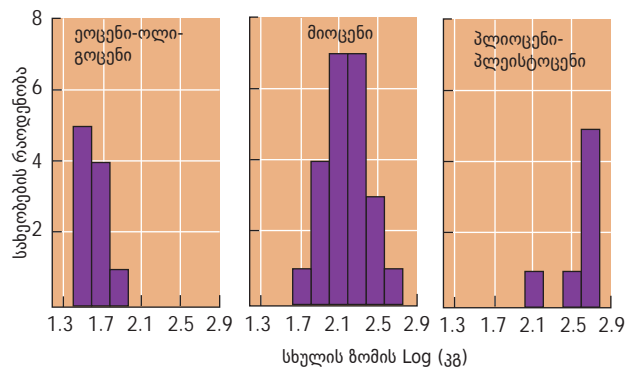
**არსებობს თუ არა სიცოცხლის ისტორიის ძირითადი ტენდენციები?**

ახასიათებს თუ არა მთელი სიცოცხლის ევოლუციური ისტორიის რაიმე მიმართულება ან ტენდენციები? მეცნიერების მიერ პოსტულირებული იყო მრავალი ტენდენცია, მაგრამ ჩვენ დანამდვილებით შეგვიძლია ვთქვათ, რომ არ არსებობს ევოლუციის ერთგვაროვანი, მართული ტენდენცია, ვინაიდან ყველა ტენდენციას გამონაკლისები აქვს. ჩვენ გაინტერესებს, არსებობს თუ არა რაიმე თვისება, რომელიც მუდმივად ერთი მიმართულებით ვითარდებოდა და რომლის შესახებ შეიძლება წარსულის სხვადასხვა დროის ეპიზოდებიან მსჯელობა (ამ ეპიზოდებზე კი შეგვიძლია ვთქვათ, რომელია უფრო ადრინდელი და რომელი გვიანია). ჩვენ რამდენიმე შესაძლებლობას განვიხილავთ (see McShea 1998; Knoll and Bambach 2000.)

**სირთულე.** განსხვავებულ ორგანიზმებში სირთულის განსაზღვრა, გამოშვება და შედარება რთულია, თუმცა ანატომიური სირთულე შეიძლება ორგანიზმის სხვადასხვა ტიპის შემადგენელი ნაწილების რაოდენობის და მათი განლაგების სისწორის პროპორციული იყოს (McShea 1991).

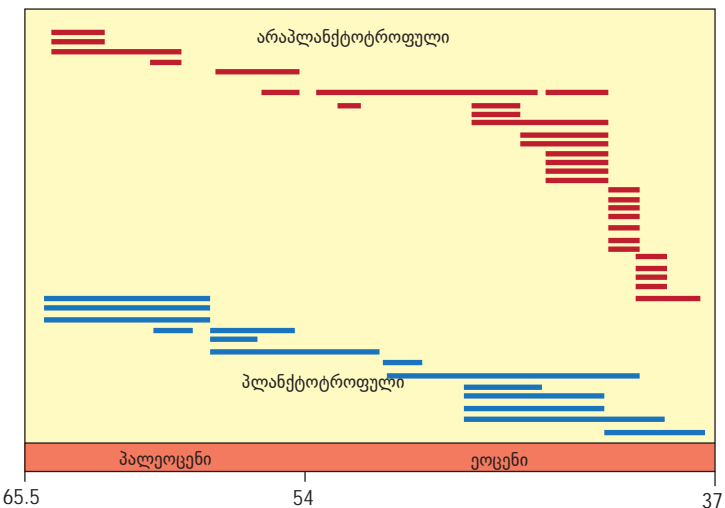
სიცოცხლის ყველა ფორმის შედარებისთვის გამოსადეგი რამდენიმე თვისებიდან აღსანიშნავია: დნმ-ის შემადგენლობა, დნმ-ში სხვადასხვა მაკოდირებელი თანმიმდევრობების (გენების) რაოდენობა და სხვადასხვა ტიპის უჯრედების რაოდენობა. Bacteria-ს და Archaea-ს გენომს დნმ-ის მცირე რაოდენობა აქვს და ფუნქციონალური გენების რაოდენობაც ეუკარიოტების უმეტესობაზე მცირეა. ბაქტერიებში გენომის ზომა უფრო მცირეა (0,6-დან 0,8 მგაფუძემდე) ვიდრე ეუკარიოტებში. გენომის უმცირესია ზომის მქონე ბაქტერიების ტაქსონების პარაზიტები ან ენდოსიმბიონტები არიან. მათ ძალიან ბევრი გენი დაკარგეს და მრავალ ფუნქციას მასპინძლების დახმარებით ახორციელებენ (Moran 2002). არ არსებობს მტკიცებულება, რომ პროკარიოტებში გენების დიდი რაოდენობისკენ მართული ტენდენცია არის. ეუკარიოტებში დნმ-ის შემადგენლობა 200000-ჯერ ცვალებადობს და ფენოტიპური სირთულის არც ერთ ინდიკატორთან არ კორელირებს. საფუარის და ნემატოდა *C. elegans*-ის მაგვარ ორგანიზმებს ხერხემლიანებზე პატარა გენომი აქვთ. ადამიანის გენომში (2910 მგაფუძე) დნმ-ია, რაც სალამანდრებთან შედარებით მხოლოდ 18%-ით მეტია, და აფრიკული ორმაგადმსუნთქვე თევზების დნმ-ზე მხოლოდ 2%-ით მეტია. ერთუჯრედიანი *Amoeba dubia*-ის გენომის ზომასთან (670000 მგაფუძე) შედარებით, ადამიანის გენომის ზომას საერთოდ სასაცილოა.

ეუკარიოტების სეკვენირებული გენომების რაოდენობა საკმარისი არ არის, რომ განვსაზღვროთ, რა ფილოგენეტიკური ტენდენციები აქვს განსხვავებული ფუნქციონალური გენების რაოდენობას. თუმცა ცხადია, რომ ეს რაოდენობა დნმ-ის საერთო შემადგენლობასთან არ კორელირებს (Saccone and Pesole 2002). საფუარი *Saccharomyces cerevisiae*, ნეტამოდა *C. elegans* და დროზოფილა *Drosophila melanogaster* გენების მცირე რაოდენობით ხასიათდება (შესაბამისად 5885, 19100 და 13600 გენი), თუმცა ხერხემლიანებში გენების რაოდენობა მეტ-ნაკლებად თანაბარია. ადამიანის გენომის ზომა (30000) თავისი (22444), ან თევზი ფუგუს (31000) გენომის ზომისგან დიდად არ განსხვავდება. მცენარეებს შეიძლება ცხოველებზე მეტი გენი ჰქონდეთ. მაგალითად ბრინჯში გენების რაოდენობა 32000-დან 50000-მდე მერყეობს. მცირეა იმის დამადასტურებელი მასალა, რომ განსხვავებული გენების რიცხვი ეუკარიოტების გენომში ხერხემლიანების, ან საერთოდ ცხოველების დივერსიფიკაციის დროიდან დიდად გაიზარდა. თუმცა განსხვავებული ტიპის უჯრედების რიცხვი ცხოველებში და მცენარეებში მეტია, ვიდრე უმარტივესებში და სოკოებში, შესაძლებელია, რომ ის ხერხემლიანებში მეტია, ვიდრე უხერხემლოების ტიპების უმეტესობაში (სურ. 21.17). ჩვენ არ ვიცით, იზრდებოდა თუ არა ეს თვისება ორგანიზმების ნებისმიერ



**სურ. 21.15.** მართული ტენდენცია. კოუპის წესი ცხვენებს Equidae ოჯახში. კაინოზოურ პერიოდში ამ ოჯახის წევრების სხეულის ზომის განაწილება დიდი ზომისკენ გადაინაცვლა (After McShea 1994.)

**სურ. 21.16.** სახეობების გადარჩევი გამოწვეული ტენდენცია. მონაკვეთები აჩვენებს Volutidae ლოკოკინების ნამარხი სახეობების სტრატეგრაფიულ გავრცელებას. თუმცა არაპლანქტოტროფულ სახეობებს ნაკლები გავრცელება ახასიათებს, მაგრამ სახეობათა წარმოშობის სიხშირე მაღალია. არაპლანქტოტროფული სახეობების პლანქტოტროფულ სახეობებთან შეფარდება დროთა განმავლობაში ამიტომ იზრდება (After Hansen 1980.)



ტიპში, კიდევ უფრო ნაკლები ვიცით ცხოველების სამეფოზე იმ დროიდან მოყოლებული, რაც პირველი ტიპი პრეკემბრიულ პერიოდში წარმოიქმნა.

თუ კემბრიული ორგანიზმების მორფოლოგიის დონეს პოსტკემბრიულებთან შევადარებთ, აღმოვაჩინო მეთი სირთულის მიმართულებით პასიურ ტენდენციებს. სიცოცხლის ისტორიის განმავლობაში ივრარქიული ორგანიზაციის მაქსიმალური დონე გაიზარდა, ვინაიდან წარმოიქმნენ ბიოლოგიური ერთეულები, რომლებიც შედგება დაბალი დონის ინდივიდების ფუნქციონალურად ინტეგრირებული ასოციაციებისგან (Maynard Smith and Szathmáry 1995; McShea 2001). მაგალითად, ეუკარიოტული უჯრედი პროკარიოტული უჯრედების ასოციაციისგან განვითარდა, სხვადასხვა ტიპის უჯრედების მქონე მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები ერთუჯრედიანი წინაპრების აგრეგაციის შედეგად წარმოიქმნენ, ხოლო მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების ჯგუფებმა კოლონიები შექმნეს (მაგალითად, სოციალური მწერები, ადამიანი). ეს ცვლილებები მხოლოდ რამდენიმე ევოლუციურ მოვლენას ასახავს, რომლებშიც ევოლუციური შტოების უმრავლესობა არ მონაწილეობს. კემბრიული პერიოდის ცხოველების ანატომიური სირთულე თანამედროვე ორგანიზმების სირთულეზე ნაკლები არ იყო. მრავალ თანამედროვე კლადაში ბევრი თვისება გამარტივდა ან სულაც გაქრა (იხ. მე-3 თავი). მაღალი რანგის ტაქსონში საერთო ევოლუციური ტენდენციის შემონახვისას გაირკვა, რომ ძუძუმწოვრების ხერხემალის სირთულე თანაბარი სიხშირით იზრდებოდა და მცირდებოდა (McShea 1993).

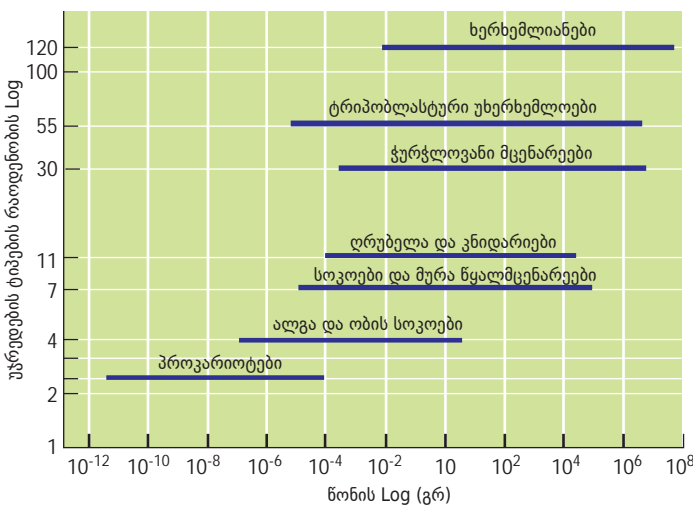
ანატომიის სირთულე მუდმივად არ იზრდება, მაგრამ იზრდება თუ არა ქცევის სირთულე? არსებობს თანამედროვე სახეობები, რომლებსაც ნამდვილად მეთის სწავლა, ან უფრო რთული სოციალური ქცევის გამოვლენა შეუძლიათ, ვიდრე კემბრიული პერიოდის ცხოველებს, მაგრამ ფილოგენეტიკური ანალიზის მონაცემები, რომლითაც გავიგებთ ქცევის სირთულის ცვლილებაზე, ძალიან მცირეა. ფრინველების რამდენიმე ჯგუფში, აგრეთვე ობობების და მწერების (სამოგადოებრივი მწერების ჩათვლით, რომელთაც სტერილური მუშათა კლასი აქვთ) ჯგუფებში სოციალური ქცევა უფრო მარტივი წინაპრული ინდივიდუალური ქცევით შეიცვალა (Wcislo and Danforth 1997). სამოგადოებრივი ქცევა სიფრიფანფრთიანებაში რამდენჯერმე განვითარდა, მაგრამ უფრო ხშირად დაიკარგა. მაგალითად, ფუტკრების გვარ *Lasiglossum*-ში სამოგადოებრივი ქცევა ერთხელ ჩამოყალიბდა და მინიმუმ ექვსჯერ დაიკარგა (Danforth et al. 2003). სამოგადოებრივი ქცევის, ან ნებისმიერი სხვა რთული ქცევის სარგებელის განვითარების შესაძლებლობა გარემოზე დამოკიდებულია. არ არსებობს გარანტია, რომ ის გაიზრდება.

**განვითარების უნარი.** ზოგიერთი მეცნიერის აზრით, განვითარების უნარი ანუ ცვალებად გარემოზე ევოლუციური შტოების ადაპტაციის უნარი შეიძლება თავადაც ვითარდებოდეს. მაგალითად, თვისებებს შორის არსებულმა გენეტიკურმა კორელაციამ ზოგიერთი თვისების ახალ ოპტიმუმამდე სწრაფი განვითარება შეიძლება შეზღუდოს (იხ. მე-13 თავი). ფუნქციონალურად დაკავშირებული თვისებები ზოგჯერ უფრო კორელაციური (ინტეგრირებული) ხდება და მათი ფუნქციები ერთმანეთს მაშინაც ემთხვევა, თუ თვისება ვარირებს. ამ შემთხვევაში თვისებებს დამოუკიდებელი ევოლუციის ნაკლები უნარი აქვს (ანუ „განვითარების უნარი“ ნაკლებია). მეორეს მხრივ, გადარჩევამ ზოგჯერ უპირატესობა შეიძლება მიანიჭოს თვისებების ერთიანი ქსელის (ფუნქციონალურად დაკავშირებული რამდენიმე თვისების) განსხვავებულ მოდულებად დანაწევრებას, და თითოეული მოდული სხვებისგან დამოუკიდებლად განვითარდება (სურ. 21.18). ზოგი მეცნიერი (Wagner and Altenberg 1996) თვლის, რომ მრავალუჯრედიანი ცხოველები მეთი მოდულარობისკენ განვითარების ტენდენციას ავლენენ, და ამიტომ განვითარების მეთი უნარი შეიძინეს. ეს მოსაზრება დადასტურებული არ არის.

განვითარების უნარი ზოგჯერ ევოლუციური დროის განმავლობაში მცირდება. მაგალითად, ეკოლოგიურად მაღალსპეციალიზირებულმა ევოლუციურმა შტოებმა შეიძლება დაკარგონ სხვადასხვა რესურსებზე ან გარემო პირობებზე ადაპტაციის უნარი (ანუ სპეციალიზაცია შეიძლება შეუქცევადი გახდეს) (Futuyma and Moreno 1988). ზემოთ უკვე აღვნიშნეთ, რომ ოლიგოცენის პერიოდიდან დაწყებული პელიკონიდი პეპლების მუხლუხოები სპეციალიზირებულია პასიფლორით კვებაზე (პასიფლორას ყვავილებზე). მიუხედავად ამისა, (მცენარეებით მკვებავი მწერების და სხვა ჯგუფების) ფილოგენეტიკური ანალიზი ადასტურებს, რომ შედარებით ხანმოკლე ევოლუციური დროის განმავლობაში ეკოლოგიურ სპეციალიზაციასა და გენერალიზაციას შორის გადასვლა, ორივე მიმართულებით თითქმის თანაბარი სიხშირით მიმდინარეობს (e., g. Nosil 2002). შედარებით ხანგრძლივი დროის განმავლობაში სპეციალიზაცია შეიძლება შეუქცევადი გახდეს, ვინაიდან ხშირად დაკავშირებულია სტრუქტურების ან ბიოქიმიური უნარების დაკარგვასთან. პარაზიტების უძველესი ევოლუციური შტოები გრძნობის, მოძრაობის და ბიოქიმიურ თვისებებს მუდმივად კარგავენ. როგორც ჩანს, იმის ალბათობა, რომ შორეულ მომავალში დელოფინები ან გვემაპები ხმელეთზე ცხოვრებას დაურუნდებიან ძალიან დაბალია.

განვითარების უნარის დაკარგვის კიდევ ერთი შესაძლო მიზეზია ის, რომ

**სურ. 21.17.** ორგანიზმთა სხვადასხვა ჯგუფებში განსხვავებული ტიპის უჯრედების რაოდენობის დამოკიდებულების გრაფიკი, სახეობების სხვადასხვა ჯგუფში სხეულის წონის დიაპაზონზე. ორივე ცვლადი ლოგარითმულ შკალაზეა გამოსახული. ზოგიერთ ჯგუფში, მაგალითად ხერხემლიანებში, სხვადასხვა ტიპის უჯრედების რაოდენობა მეთია, მაგრამ ამ რაოდენობის ევოლუციურ დროში მრდის მტკიცებულებები თითქმის არ არსებობს (After Bonner 1988.)



სხვადასხვა თვისებების გენეტიკური და განვითარების საფუძვლები დროის განმავლობაში შეიძლება უფრო ინტეგრირებული გახდეს (დანანევრების საპირისპირო მოვლენა; იხ. სურ. 21.18). ეს მეტ გენეტიკურ კორელაციას იწვევს, ან უფრო ხანგრძლივ, ან უფრო რთულ განვითარების გზას განაპირობებს. ევოლუციური დროის განმავლობაში განვითარების გზის ადრეული ეტაპები შეიძლება ფილოგენეტიკურად უფრო კონსერვაციული გახდეს, რადგან მათ მიმე „ტვირთი“ აწვრბა — გვიანი ეტაპები მათზე დამოკიდებული და ადვილად გადაიხრება, თუ ადრეული ეტაპები შეიცვლება (Riedl 1978; Wimsatt 1986). ამ ჰიპოთეზიდან გამომდინარე, კლადაში შემავალი სახეობების ფენოტიპური მრავალფეროვნება დროთა განმავლობაში იზრდება, მაგრამ მისი ზრდის სიჩქარე კლებულობს.

ევოლუციური დროის განმავლობაში განვითარების უნარის ცვლილების საკითხი დამატებით ვვლევებს საჭიროებს.

**ეფექტურობა და ადაპტაციურობა.** კონკრეტული ფუნქციების მქონე თვისებების გაუმჯობესების ურიცხვი შემთხვევა არსებობს. მაგალითად, ძუძუმწოვრების მაგვარი რეპტილიები ავლენდნენ კვებისა და მოძრაობის სტრუქტურების, მაღალ მეტაბოლიზმსა და აქტიურობის მაღალ დონესთან ასოციაციის ტენდენციას, რამაც კულმინაციას ძუძუმწოვრებისთვის დამახასიათებელ სხეულის აგებულებაში მიაღწია (იხ. მე-4 თავი). სწრაფად მოძრაი შევარდენი, მოლივილივე კონდორი და მოფარფავე კოლიბრი უფრო ეფექტურად დაფრინავენ, ვიდრე მათი წინაპარი მფრინავი დინოზავრები (მაგალითად არქეოპტერიქსი). ამასთან ერთად, მათი ფრენის სტილიც სრულიად შეიცვალა, რაც სხვადასხვა კვების რაციონზე და სიცოცხლის სტილზე დამოკიდებული. შეიძლება არსებობდეს ევოლუციის ეფექტურობის ზრდისკენ გლობალური ტენდენცია (Ghiselin 1995). წარმომებლობის და ეფექტურობის გამოწვევა რთულია, ისინი ყოველთვის დამოკიდებულია ორგანიზმის გარემოსა თუ სხვა ფაქტორებზე, რომლებიც სახეობებს შორის ცვალებადია.

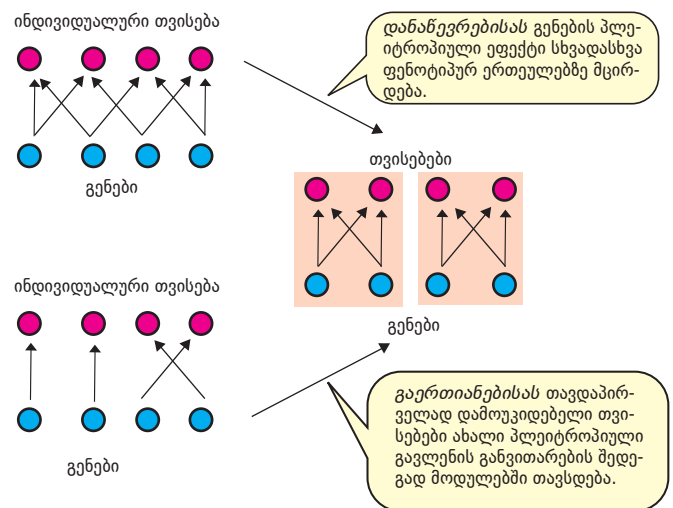
თუ დროთა განმავლობაში დიზაინის წარმოებულობა იზრდება, ნიშნავს თუ არა ეს, რომ თანამედროვე ორგანიზმი უკეთესად არის ადაპტირებული, ვიდრე მისი წინაპარი? დარვინი ამ შეკითხვას დადებითად პასუხობდა. მისი აზრით, თუ გადაშენებულ სახეობებს გავაცოცხლებთ და თანამედროვე სახეობებთან კონკურენციაში ჩავრთავთ, ისინი ბრძოლას პირწმინდად წააგებენ. კონკურენტუნარიანობის ამალღების ევოლუციის ფაქტები ნამარხებში მრავალადა და ახალი ტაქსონების მიერ ძველის კონკურენციით განღვინის მაგალითებიც ხშირია, თუმცა უფრო ხშირად ახალი ტაქსონები ძველებს გადაშენების შემდეგ ანაცვლებენ. პოპულაციებში მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევა საშუალო წარმატებას ზრდის (განსაკუთრებით ფარდობით წარმატებას), მაგრამ წარმატების სიდიდე ყოველთვის გარემოზე დამოკიდებული. ჩვენ ზვიგინის და შევარდენის ადაპტაციურობის ხარისხს ვერ შევადარებთ და ვერ შევადარებთ იგივე მაჩვენებელს ფრინველებზე მონადირე და ღამურებზე მონადირე შევარდენების შემთხვევაშიც, ვინაიდან ისინი სრულიად განსხვავებულ ამოცანებზე არიან ადაპტირებულნი. ასევე რთულია სახეობის და მისი გადაშენებული წინაპრის ადაპტაციურობის ხარისხის შედარება, რადგან მათზე საკმაოდ განსხვავებული სელექციური რეჟიმი მოქმედებს.

შეიძლება დავეუვათ, რომ სახეობის არსებობის ხანგრძლივობა ადაპტაციურობის ზრდის საზომია, თუმცა ყოველთვის ასე არ არის. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად პოპულაცია არსებულ გარემოზე ადაპტირდება და არა მომავალ გარემოზე, ამიტომ გადარჩევა სახეობას გარემოს მომავალი ცვლილების წინააღმდეგ ვერ შეიარაღებს. ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ მრავალ კლადაში შემავალი გვარის ან ოჯახის ასაკი მისი გადაშენების ალბათობაზე გავლენას არ ახდენს ანუ ევოლუციური შტო დროთა განმავლობაში გადაშენების მიმართ რეზისტენტული არ ხდება (იხ. სურ. 7.9). ისიც სიმართლეა, რომ ფანეროზოულ ერაში ტაქსონების გადაშენების „ფონური“ სიხშირე შემცირდა (იხ. სურ. 7.6), თუმცა აუცილებელი არ არის, რომ ეს მოვლენა ადაპტაციურობის მატებას ნიშნავდეს. მისი მიზეზი შეიძლება იყოს შედარებით ახალ ტაქსონებში სახეობების დიდი რაოდენობა, ან პალეობიოლოგურ პერიოდში გადაშენებისკენ მიდრეკილი კლადების გაქრობა. არც ერთი ჰიპოთეზა არ ადასტურებს, რომ ევოლუციურ შტოებში გადაშენებისადმი რეზისტენტულობა ვითარდება.

**მრავალფეროვნება და შუუთავსებულობა.** მრავალი მაღალი რანგის ტაქსონი გადაშენდა. რამდენიმე მასობრივმა გადაშენებამ მრავალფეროვნება დროებით შეამცირა, თუმცა დედამიწაზე არსებული ტაქსონების ჯამური რაოდენობა მემოზოური ერიდან დაწყებული გაიზარდა. ამ ზრდის სავარაუდო მიზეზებზე მე-7 თავში ვისაუბრებთ. გაითვალისწინეთ, რომ ევოლუციის ტენდენცია მრავალფეროვნების ზრდისკენ სიცოცხლის თვისებაა. ის თვისობრივად განსხვავდება ინდივიდუალური ორგანიზმების, ან სახეობების თვისებების ტენდენციისგან, როგორცაა სტრუქტურული სირთულის წარმოქმნა.

მრავალ კლადაში, არა მხოლოდ სახეობების და მაღალი რანგის ტაქსონების რაოდენობა, არამედ სახეობებს შორის ფენოტიპური ცვალებადობის

**სურ. 21.18.** ორი გზა, რომლითაც შეიძლება განვითარდეს გენებისა და თვისებების ფუნქციების ურთიერთქმედება პლეიტროპიული ეფექტის ცვლილების შედეგად. გენების პლეიტროპიული გავლენა სხვადასხვა ფენოტიპურ თვისებებზე დანანევრებისას მცირდება. მსგავსი ცვლილება ზრდის თვისების დამოუკიდებელი ევოლუციის ალბათობას. გაერთიანებისას გენების პლეიტროპიული გავლენა იზრდება და თავდაპირველად დამოუკიდებელ თვისებებს მოდულარულ კომპლექსებში ათავსებს. ეს ცვლილება შეიძლება შემზღუდვის სახით მოქმედებდეს, ვინაიდან დამოუკიდებელი ევოლუციის ალბათობა მცირდება (After G.P. Wagner 1996.)





დონეც გაიზარდა (Foote 1997). ტაქსონის ან კლადას ფენოტიპური მრავალფეროვნების ზრდა (რასაც ხშირად **შეუთავსებლობა** ეწოდება) კლადაში ტაქსონების რაოდენობის ზრდასთან ძლიერ კორელირებს, რაც შეუთავსებლობის მაჩვენებლად გამოდგება. თავის მხრივ, მორფოლოგიური შეუთავსებლობა ეკოლოგიურ შეუთავსებლობას ასახავს (ანუ ევოლუციური დროის განმავლობაში დაკავებული ადაპტაციური მონების მრავალფეროვნებას) (Knoll and Bambach 2000). კლადას ისტორიის საწყისს ეტაპზე შეუთავსებლობა უფრო სწრაფად მატულობს, ვიდრე მოგვიანებით. ცნობილი არ არის, განვითარების ინტეგრაცია იზრდება და დიდ ფენოტიპურ ცვლილებებს მოგვიანებით განვითარებისგან იცავს, თუ სახეობების მზარდი რაოდენობა ძირითად რესურსებს იკავებს და ახლად წარმოქმნილი სახეობების ეკოლოგიური და მორფოლოგიური დივერგენციისთვის ნაკლები ადგილი რჩება (Foote 1997).

### პროგრესის საკითხი

მრავალი ადამიანი, რომელიც ევოლუციის არსებობას აღიარებს, მას მიზანმიმართულ, პროგრესულ პროცესად თვლის, რომლის კულმინაცია ცნობიერების და ინტელექტის ჩამოყალიბებაა. ზოგიერთი ევოლუციური ბიოლოგიც კი ჩვენს ყველაზე ძვირფას თვისებებს — ინტელექტს ან თანაგრძობობის უნარს, პროგრესის კრიტერიუმად თვლის. უგულველყოფს, რა ასეთი თვისებების არმქონე უამრავი ევოლუციური შტოს არსებობას, ის ევოლუციას კაცობრიობის წარმოშობისკენ მიმართული პროგრესის ისტორიად მიიჩნევს (see Ruse 1996).

სიტყვა **პროგრესი** მიზნისკენ სვლას და კარგი თვისებების უფრო მეტ გაუმჯობესებას ნიშნავს. ევოლუციური პროცესები, როგორცაა მუტაცია და ბუნებრივი გადარჩევა, ევოლუციას მიზნით ვერ უზრუნველყოფს. ჩვენ არ შეგვიძლია ისეთი დაშვების გაკეთება, რომ ადამიანი, ან გონებრივი შესაძლებლობების მქონე ნებისმიერი სხვა ქმნილება, აუცილებლად უნდა წარმოქმნილიყო. ადამიანის ან ნებისმიერი სხვა სახეობის ხანგრძლივი ევოლუციური ისტორიის თითოეული ეტაპი გენეტიკურ და გარემოში მომხდარ მოვლენებზე დამოკიდებული, რომლებიც სხვა შემთხვევაში შეიძლება სრულიად განსხვავებულნი ყოფილიყვნენ (Gould 1989). ევოლუციური ბიოლოგები სწორედ ამიტომ უარყოფენ იმას, რომ კაცობრიობის წარმოშობა წინასწარ განსაზღვრული იყო და არც იმას აღიარებენ, რომ სამყაროში რაიმე ჰუმანიდი სახეობა შეიძლება ჩვენთან ახლოს არსებობდეს და მასთან შესაძლებელია კავშირის დამყარება (Simpson 1964; Mayr 1988b).

პროგრესის აღქმა გაუმჯობესებად მის სუბიექტურ შეფასებას ნიშნავს. ჩვენ უნდა ავერიოდოთ ანთროპოცენტრულ შეხედულებას, თითქოს ადამიანის თვისებები სხვა სახეობების თვისებებს ჯობია. ჩხრიალა გველს ან ხმალთეგზას ცნობიერება რომ ჰქონდეს, მათთვის ევოლუციური პროგრესის მაჩვენებელი შხამის წარმოქმნის სისტემა ან ელექტრული სიგნალებით კომუნიკაციის უნარი იქნება. ცხოველების ევოლუციური შტოების უმეტესობა ევოლუციის ტენდენციას „გონიერებისკენ“ არ ავლენს (მაგალითად, არც ერთი მცენარე, ან სოკო). გონიერება (რამდენადაც ის შეიძლება განისაზღვროს და გაიზომოს) უბრალოდ ცხოვრების ზოგიერთ სტილზე ადაპტაცია არის. ძნელია „გაუმჯობესების“ უნივერსალური კრიტერიუმის მოძებნა, რომელიც ადამიანის ფასეულობებზე დამყარებული არ იქნება.

ევოლუციური ბიოლოგების უმეტესობა თვლის, რომ პროგრესს ევოლუციურ ისტორიაში ობიექტურად ვერ განვსაზღვრავთ (Ruse 1996). როგორც უკვე ვიხილეთ, საკმაოდ ძნელია ობიექტური ტენდენციების დადგენა, განსაკუთრებით ნებისმიერი თვისებისთვის; იქნება ეს სირთულე, თუ ადაპტაციის უნარი, მართული ტენდენციების. ევოლუციის ისტორიისთვის ყველაზე მეტად დამახასიათებელია: სიცოცხლის ახალი ფორმების გამრავლება, ცხოვრების ახალი გზების შექმნა და თითქმის უსაზღვრო მრავალფეროვნება. დარვინი „სახეობათა წარმოშობა“-ის ბოლო ნაწილში „სიცოცხლის გრანდიოზულობაზე“ საუბრობს და ამბობს: „ჩვენი პლანეტა მიზიდულობის კანონის თანახმად ბრუნავს. ევოლუციის შედეგად კი მარტივი ფორმებიდან აქამდე უნახავი უმშვენიერიესი ფორმები წარმოიქმნება“.

### რეზიუმე

1. თვისებების უმეტესობის ევოლუციის საშუალო სიჩქარე ძალიან დაბალია, რადგან სწრაფი ევოლუციის ხანმოკლე ეპიზოდებს სტაბილური ხანგრძლივი პერიოდები ცვლიან, ან თვისების საშუალო მნიშვნელობა მიმართულების გრძელვადიანი შეცვლის გარეშე მერყეობს. ნამარხებში აღმოჩენილი თვისების ევოლუციის უმაღლესი სიჩქარე შეგვიძლია შევადაროთ თანამედროვე პოპულაციებში არსებულ სიჩქარეს. მათი ახსნა ჩვენთვის უკვე ცნობილი პროცესებით შეიძლება, როგორებიც არის მუტაცია, გენეტიკური დრეიფი, ბუნებრივი გადარჩევა და სახეობების წარმოშობა. სახეობების წარმოშობის ხანგრძლივობა საკმაოდ მცირეა იმისთვის, რომ სახეობათა მრავალფეროვნების ზრდის სიჩქარე გამოვთვალოთ.
2. ნამარხები, როგორც თადათანობითი ცვლილებების, ასევე პერიოდულად დარღვეული წონასწორობის (ანუ ერთი სტატიკური ფენოტიპიდან მეორეზე სწრაფი გადასვლის) მაგალითებს ავლენს. ჰიპოთეზა, რომელსაც ასეთი გადასვლა ითხოვს ანუ პერიპატრიული სახეობათა წარმოშობა, არ არის ფართოდ აღიარებული, ვინაიდან გადარჩევაზე საპასუხო რეაქცია სახეობების წარმოშობაზე დამოკიდებული არ არის.

3. სტაბილური შეიძლება: გენეტიკური შემდგომებით, მასტაბილიზირებული გადარჩევით (რაც საცხოვრებელი არეალის ტრეკინგით არის გამოწვეული), ან დივერგენციის გაქრობით ავსხნათ (რაც თვისების წინაპრული და შექმნილი ფორმების მქონე პოპულაციებს შორის გენების ეპიზოდური მასობრივი მიმოცვლის შედეგად ხდება).
4. მაღალი რანგის ტაქსონები არ წარმოიქმნება ერთი ნაბიჯით, მაკრომუტაციური ნახტომების შედეგად. მათი წარმოშობა გენეტიკურად დამოუკიდებელი თვისებების მრავალი ცვლილებით (მოზაიკური ევოლუციით) არის განპირობებული. ბევრი ასეთი თვისება თანდათანობით, შუალედური ეტაპების გავლით, ვითარდება. თუმცა ზოგიერთი თვისება წყვეტილადაც ყალიბდება საკმაოდ ძლიერი გავლენის მქონე მუტაციების შედეგად.
5. თვისებები შეიძლება ფილოგენეტიკურად კონსერვატიული იყოს, ცვალებადობის წარმოქმნაზე შემდგომების არსებობის გამო (გენეტიკური და განვითარების შემდგომებით), ან ნიშის კონსერვატიზმის (რაც მასტაბილიზირებულ გადარჩევაში აისახება) გამო.
6. ახალი თვისებები ხშირად თავიდანვე სასარგებლოა. ისინი ხშირად მანამდე არსებული თვისებების შეცვლის შედეგად ვითარდება და გამოკვეთილ ან ახალ ფუნქციებს ასრულებს. ხანდახან კი ისინი სხვა სტრუქტურების განვითარების გვერდითი პროდუქტია. ევოლუციური სიახლე ხშირად სტრუქტურის ორი ან მეტი ფუნქციის განცალკევების ან სტრუქტურების გაორმაგების და მათი დივერგენციის შედეგად ჩნდება.
7. თვალის მაგვარი რთული სტრუქტურები მცირე, ინდივიდუალურად სასარგებლო ეტაპების გავლით ყალიბდება. ზოგჯერ ისინი სხვა სტრუქტურებთან ფუნქციონალურ გაერთიანებას საჭიროებს.
8. ევოლუციის ხანგრძლივადიანი ტენდენციები ინდივიდუალური გადარჩევის ან სახეობების ავტოსტოპის შედეგია (თვისებების სხვა თვისებებთან ფილოგენეტიკური ასოციაციის, რომელიც სახეობების წარმოშობის ან გადაშენების სიხშირეზე მოქმედებს). მართული ტენდენციები (ანუ თვისების სიხშირეების განაწილება, შეცვლის თუ არა კლადას სახეობებს შორის დროთა განმავლობაში არსებულ ერთგვაროვან მიმართულებას) ნაკლებად გავრცელებულია, ვიდრე პასიური ტენდენციები. პასიური ტენდენციების შემთხვევაში სახეობებს შორის არსებული ცვალებადობა, და შესაბამისად კლადას საშუალო, სამღვართან ახლოს ლოკალიზებულ ძველ მდგომარეობას ცილდება. მაგალითად, კლადამ შეიძლება არსებობა სხეულის მინიმალური ზომით დაიწყოს.
9. არც ერთი თვისება ყველა ცოცხალი არსებისთვის საერთო ტენდენციას არ ავლენს. თვისებები, როგორცაა გენომის ზომა და სტრუქტურული სირთულე, პასიურ ტენდენციებს ავლენს. ამ დროს მაქსიმალური სიდიდე ევოლუციური ისტორიის ადრეული ეტაპიდან დაწყებული იზრდება. ასეთი თვისებები შედარებით იშვიათია და ევოლუციურ შტოებს შორის ერთგვაროვანი არ არის. განვითარების ან ადაპტაციის ტენდენციის ფაქტები არ არსებობს (მაგალითად სახეობების ან მაღალი რანგის ტაქსონების არსებობის პერიოდის გაზრდა). ევოლუციის ისტორიაში მიმართულების მქონე ცვლილების ყველაზე ცნობილი მაგალითია სახეობათა მრავალფეროვნებისა და ორგანიზმების ფენოტიპური და ეკოლოგიური დისბალანსის ზრდა (მრავალფეროვნება ხანდახან გადაშენებების გამო მცირდება).
10. თუ „პროგრესი“ მიმანს გულისხმობს, მაშინ ევოლუციაში პროგრესი არ არსებობს. თუ პროგრესში გაუმჯობესება იგულისხმება, მაშინ ძალიან ძნელია ობიექტური კრიტერიუმის დადგენა, რომლითაც დავამტკიცებთ, რომ ევოლუციის ისტორია „გაუმჯობესებისკენ“ ტენდენცია არის. თანამედროვე თვისებები საკუთარ ფუნქციებს უკეთესად ასრულებს, მაგრამ ასეთი ფუნქციები თითოეული სახეობის ეკოლოგიური გარემოსთვის სპეციფიკურია.

**ტერმინები და ცნებები**

|   |                                  |
|---|----------------------------------|
| შეუთავსებლობა                                   | ნიშის კონსერვატიზმი              |
| მართული ტენდენცია                               | პასიური ტენდენცია                |
| განვითარების უნარი                              | პროგრესი                         |
| გლობალური ტენდენცია                             | პერიოდულად დარღვეული წონასწორობა |
| ტრეკინგი (შეცვლა, ჰაბიტატის ცვლილება სთა ერთად) | ევოლუცია ნახტომებით              |
| ლოკალური ტენდენცია                              | ავტოსტოპი                        |
| მაკროეკოლომუსია                                 | სტაბილიზი                        |
| მიკროეკოლომუსია                                 | ტენდენცია                        |

## დამატებითი საკითხავი

- ევოლუციური სინთეზის კლასიკური ნაშრომებია *Tempo and mode in evolution*, by G. G. Simpson (Columbia University Press, New York, 1944), *Evolution above the species level*, by B. Rensch (Columbia University Press, New York 1959). ამ ნაშრომებში ავტორები მაკროევოლუციურ მოვლენებს ნეოდარვინისტულ თეორიასთან აერთიანებენ. პერიოდულად დარღვეულ წონასწორობას და სხვა მაკროევოლუციურ საკითხებს ეხება: Stephen Jay Gould's: *The structure of evolution theory* (Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2002).
- J. S. Levinton: *Genetics, paleontology, and macroevolution* (second edition, Cambridge University Press, Cambridge, 2001). ეს ნაშრომი ამ თავში განხილულ ბევრ საკითხს ეხება. D. W. McShea: „Possible largest-scale trends in organismal evolution: Eight „live Hypotheses“ (1998, Annual Review of Ecology and Systematics, 29:293-318) ევოლუციის მიმართულებების თანამედროვე კვლევების შესავალია.

## ამოცანები და სადისკუსიო თემები

1. Scrophulariaceae ოჯახში შემავალ გვარი *Antirrhinum*-ის წარმომადგენლებს და მათ ნათესავებს ორმხრივად სიმეტრიული ყვავილები აქვს. მათი წინაპრები რადიალურად სიმეტრიული ყვავილები იყვნენ. *cycloidea* გენის მუტაციის შედეგად მცენარის ყვავილები ისევ რადიალურად სიმეტრიული ხდება. *cycloidea* გენის სეკვენირების და დარღვევის შედეგად დადგინდა, რომ მცენარის განვითარებად ყვავილში ის ასიმეტრიულად ვლინდება. სავარაუდოდ, ის ყვავილის განვითარებაში მონაწილე სხვა გენებს არეგულირებს (Luo et al. 1996). არის თუ არა ეს გენი ყვავილის ამ ოჯახში ორმხრივი სიმეტრიის ევოლუციის პირველადი საფუძველი? როგორ განვითარდა ორმხრივი სიმეტრია: თანდათანობით, შუალედური ეტაპების გავლით, თუ ლოკუსზე მომხდარი ერთი წყვეტილი ცვლილების შედეგად?
2. ადამიანი და შიმპანზე ახლო ნათესავები არიან. მათი მორფოლოგიური თვისებების უმეტესობა გენეტიკურად ცვალებადია, მაგრამ შიმპანზესთვის დამახასიათებელი აგებულებით დაბადებული ბავშვები არავის უნახია. თუ ადამიანი ადამიანისმაგვარი მაიმუნებისგან წარმოიშვა, უნდა მოხდეს ასე, თუ არა? თუ არა, რატომ?
3. მოძებნეთ ევოლუციური ლიტერატურა, რომელიც ფრთების თანდათანობით, შუალედური ეტაპების გავლით, განვითარებას ეხება.
4. როგორ შეიძლება სტამბისის ამხსნელი, ამ თავში მოყვანილი სამი ჰიპოთეზის შემოწმება?
5. როგორ გავარკვიოთ, ევოლუციის ტენდენცია გამოწვეულია სახეობების გადარჩევით, თუ ინდივიდუალური გადარჩევით? როგორ გავარკვიოთ, ევოლუციის პასიური ტენდენცია ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია, თუ გენეტიკური დრეიფის?
6. პალეონტოლოგები და ზოგიერთი ბიოლოგი ფუნქციას და ქცევასაც ანატომიური დეტალების მეშვეობით ადგენს. მაგალითად, ჩონჩხის თვისებებს ხშირად გადააშენებული ძუძუმწოვრების (მაგალითად ადრეული ჰომინინების) ხეებზე ცხოვრების უნარის დასადგენად იყენებენ. ამ შემთხვევაში იღებენ დაშვებას, რომ ფორმა და ფუნქცია თითქმის სრულიად შეთავსებულია. სწორია, თუ არა ეს დაშვება?
7. განსხვავდებიან, თუ არა „ცოცხალი ნამარხები“ გენეტიკური ცვალებადობის დონით, თვისებებს შორის გენეტიკური კორელაციით, კანალიზაციით, ან „განვითარებაზე უნარზე“ გავლენის მქონე ნებისმიერი სხვა თვისებით, სხვა სახეობებისგან?
8. გაცვებთ თუ არა რომ ადამიანის გენომში განსხვავებული გენების რაოდენობა ზოგიერთი ცხოველის განსხვავებული გენების რაოდენობისგან დიდად არ განსხვავდება? რატომ, ან რატომ არა?
9. ჩამოთვალეთ სირთულის და პროგრესის რამდენიმე კრიტერიუმი. შემდეგ ამ კრიტერიუმების მიხედვით შეადარეთ ლობსტერი, მიწის ჭია, ფუტკრები, ცხვარი, ჩხრიალა გველი და ადამიანი. შესაძლებელია თუ არა ჩამოთვლილი ორგანიზმები ამ კრიტერიუმების მიხედვით რაიმე შკალის გასწვრივ დაგაჯგუფოთ? (შეიძლება დაგჭირდეთ მათი თვისებების გახსენება).
10. სტივენ ჯეი გულდის (1989) და სხვების აზრით, თვითშემეცნების მქონე გონიერი სახეობების (მაგალითად, ადამიანის) ევოლუცია ისტორიული შემთხვევითობაა. ისტორიული მოვლენები სხვაგვარად რომ განვითარებულიყო, ის არ მოხდებოდა. ფილოსოფოსი დანიელ დენნეტი (Daniel Dennett et al. 1995) ამ მოსაზრებას არ ეთანხმება. ის თვლის: -, ადამიანი რომ არ ჩამოყალიბებულიყო, კონვერგენტული ევოლუციის ფართო გავრცელების გამო, მსგავსი გონებრივი შესაძლებლობების მქონე სახეობას რაიმე სხვა ევოლუციური შტო წარმოქმნიდა. თქვენ რას ფიქრობთ? თუ გულდის მოსაზრება სწორია, რა ფილოსოფიური დასკვნები შეგვიძლია გამოვიტანოთ? და შეიძლება თუ არა რაიმე დასკვნის გაკეთება?







# ევოლუციური მეცნიერება, კრეაციონიზმი და საზოგადოება

# 22

**რ**ვენ სიცოცხლის ევოლუციური ისტორიის და ევოლუციის მექანიზმების მხოლოდ მცირე ნაწილის ცოდნაზე გვაქვს პრეტენზია. ევოლუციურ ბიოლოგებს ევოლუციის ისტორიასა და მექანიზმებზე განსხვავებული შეხედულებები აქვთ. მიუხედავად ამისა, უკანასკნელი საუკუნის განმავლობაში ევოლუციის (საერთო წინაპრისგან სახეშეცვლილი შთამომავლობის წარმოშობა) თეორია მეცნიერებისთვის რეალობაა და ისინი მას ეჭვქვეშ არ აყენებენ. ევოლუცია ისეთივე მეცნიერული



ფაქტია, როგორც არის ნივთიერების ატომური შემადგენლობა ან დედამიწის მზის გარშემო ბრუნვა. მრავალ ადამიანს არ სჯერა ევოლუციის არსებობის. ამერიკელების 40%-ზე მეტს მიაჩნია, რომ ადამიანს და სხვა პრიმატებს საერთო წინაპარი არა აქვთ. ღმერთმა ადამიანი ისეთი სახით შექმნა, რომლითაც ის დღეს არსებობს. ასეთ ადამიანებს **კრეაციონისტებს** უწოდებენ. ევროპელების უმეტესობა (იტალიელებიც, სადაც კათოლიციზმი სახელმწიფო რელიგია იყო) ევოლუციის რეალობას ეჭვქვეშ არ აყენებს. მათ ძალიან აკვირვებს მსოფლიოს ერთ-ერთი ყველაზე განვითარებული (ტექნოლოგიების და მეცნიერების თვალსაზრისით) ქვეყნის მოსახლეობის ანტიმეცნიერული შეხედულებები.

**მეტისმეტად რთულია?** ბომბარდირი ხოჭო (*Stenaptinus insignis*) შხამიან ნივთიერებას გამოყოფს და თავს ამით იცავს. ეს ნივთიერება მუცლის სპეციალურ განყოფილებაში, კატალიზატორი ფერმენტის თანმხლებით, მიმდინარე რეაქციის პროდუქტია. კრეაციონისტების აზრით, თავდაცვის ასეთი სისტემა მეტისმეტად რთულია. ევოლუციის შედეგად ასეთი რთული სისტემა ვერ განვითარდებოდა. ამ მოსაზრების უარყოფა იხ. 534-ე გვერდზე (Photo courtesy of Thomas Eisner.)

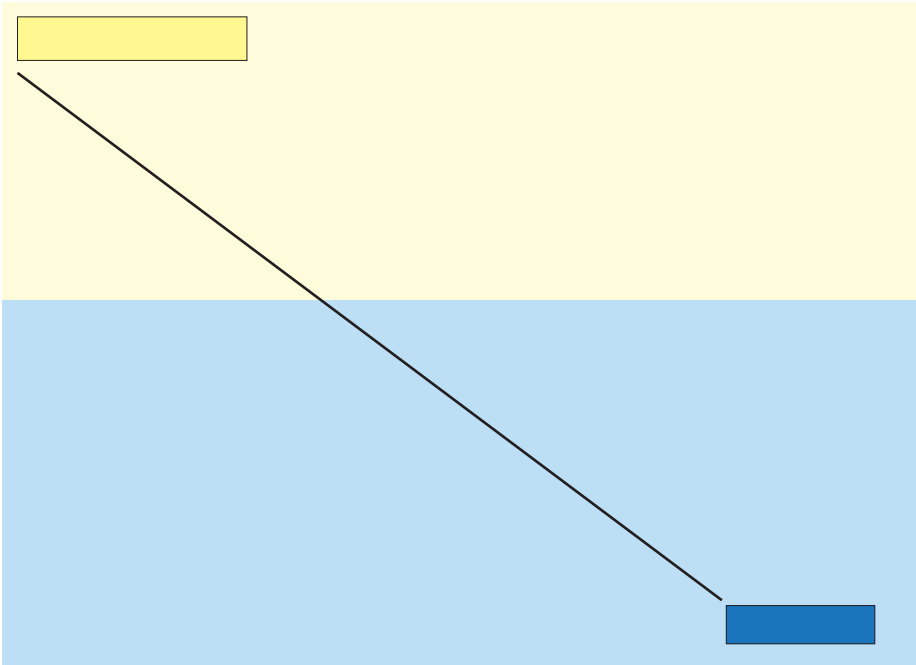


ამ თავში კრეაციონისტების ანტიევოლუციურ რწმენებსა და არგუმენტებს გავეცნობით და წიგნში მოყვანილ ევოლუციის ფაქტებს მიმოვიხილავთ. ასევე განვიხილავთ თანამედროვე საზოგადოების დამოკიდებულებას ევოლუციურ მოძღვრებაზე.

### კრეაციონისტები და სხვა სკეპტიკოსები

მრავალი ადამიანი (უმეტესობა) ევოლუციას უარყოფს. მათი აზრით ევოლუციასა და მათ რელიგიური რწმენას შორის კონფლიქტი არსებობს. ასეთი ადამიანების უმეტესობა ქრისტიანი, მუსლიმანი ან (უფრო იშვიათად) ებრაელი ფუნდამენტალისტებია. ისინი წმინდა ტექსტებს სიტყვა-სიტყვით იგებენ. ქრისტიანი და ებრაელი ფუნდამენტალისტების აზრით ევოლუცია ეწინააღმდეგება ბიბლიის აღქმას. ეს წინააღმდეგობა განსაკუთრებით პირველ ნაწილში — „დაბადება“ ში თვალსაჩინოა. ამ ნაწილში აღწერილია ღმერთის მიერ ზეცის, დედამიწის, მცენარეების, ცხოველების და ადამიანების ექვს დღეში შექმნა. მიუხედავად ამისა, დასავლეთი ევროპის მრავალი რელიგიური ადამიანი ხვდება, რომ ბიბლიური ისტორიები სიმბოლოების შემცველია და სიტყვა – სიტყვით, ან მეცნიერული ჭეშმარიტების სახით მათი აღქმა არ შეიძლება. ბევრ რელიგიურ ადამიანს სჯერა ევოლუციის არსებობის. ისინი ევოლუციას იმ ბუნებრივ მექანიზმად თვლიან, რომლის საშუალებით ღმერთის მიერ შექმნილი სამყარო ვითარდება. ზოგიერთი რელიგიური ლიდერი ევოლუციის არსებობას საჯაროდ აღიარებს. მაგალითად, რომის პაპმა იოანე-პავლე II-მ 1996 წელს ევოლუციის არსებობა აღიარა და ხაზი გაუსვა, რომ ევოლუციასა და კათოლიკური ეკლესიის რელიგიურ დოქტრინებს შორის წინააღმდეგობა არ არსებობს (რომის პაპის წერილი დაიბეჭდა მიმოხილვაში: *The Quarterly Review of Biology* 72: 381-406 [1977]). პაპის ეს შეხედულება **თეისტური ევოლუციის** ნიმუშია. ამ შეხედულების თანახმად, ღმერთმა ბუნებრივი კანონები (მაგალითად, ბუნებრივი გადარჩევა) შექმნა და შემდეგ სამყაროს დამატებითი ზეპუნებრივი ჩარევის გარეშე განვითარების საშუალება მისცა.

კრეაციონისტების რწმენა ძალიან განსხვავებულია (სურ. 22.1). ყველაზე რადიკალური ბიბლიურ ისტორიებს სიტყვა-სიტყვით იგებენ. მათ შორის არიან „ახალგაზრდა დედამიწის“ კრეაციონისტები. მათ **განსაკუთრებული ქმნილების** სწამთ (ამ რწმენის თანახმად ყველა სახეობა, ცოცხალი თუ გადაშენებული, ღმერთმა დამოუკიდებლად შექმნა). მათი აზრით, დედამიწა და სამყარო ახალგაზრდაა (10000 წელზე ნაკლები ასაკის). ოდესღაც დედამიწა წყლით დაიფარა და ნოემ კიდობანი ააგო. კიდობანში ნოემ ყველა ამჟამად არსებული სახეობა შეიყვანა. ასეთი ადამიანები არა მხოლოდ ევოლუციას, არამედ გეოლოგიასა და ფიზიკასაც უარყოფენ (მათ შორის რადიოაქტიური დათარიღების მეთოდებსა და სამყაროს სიძველის დამადასტურებელ ასტრონომიულ ფაქტებს). ზოგიერთი კრეაციონისტი რადიკალების მოსაზრებებს ნაწილობრივ იზიარებს. ისინი დედამიწის და სამყაროს სიძველეს არ უარყოფენ (ზოგი თვლის, რომ ბიბლიაში აღწერილი შემოქმედების ერთი დღე სინამდვილეში მილიონი წელია). სხვები მუტაციის და ბუნებრივი გადარჩევის არსებობასაც აღიარებენ და არც იმას უარყოფენ, რომ ძალიან მსგავსი სახეობები საერთო წინაპრისგან წარმოიშვნენ. თუმცა



**სურ. 22.1.** განსაკუთრებული ქმნილების და ევოლუციის კონტინუმი. „ახალგაზრდა დედამიწის“ მომხრეები ამტკიცებენ, რომ დედამიწის ასაკი რამდენიმე ათასი, და არა რამდენიმე მილიარდი, წელია. „განსაკუთრებული ქმნილების“ მომხრეები ბიბლიურ ისტორიებს სიტყვა-სიტყვით იჭერებენ (After Scott 1997.)

მაღალი რანგის ტაქსონების (გვარების, ოჯახების და ა.შ.) საერთო წინაპრისგან წარმოშობას უარყოფენ და მიაჩნიათ, რომ ღმერთმა ადამიანი საკუთარი თავის ხატად შექმნა. ეს არის მათი არგუმენტი ევოლუციის წინააღმდეგ.

ევოლუციის ზოგი მონინალმდევე, მათ შორის რამდენიმე მეცნიერი, ღმერთის მიერ განსაკუთრებული ქმნილების შექმნის იდეას არ იზიარებს. ზოგი ევოლუციის გარკვეულ ასპექტებსაც აღიარებს, მაგალითად სხვადასხვა სახეობების განვითარებას საერთო წინაპრისგან. მაგრამ ისინი მიიჩნევენ, რომ მრავალი ბიოლოგიური მოვლენა იმდენად რთულია, რომ ბუნებრივი პროცესების შედეგად ვერ წარმოიქმნებოდა და მათი ახსნა მხოლოდ გონიერი გეგმით შეიძლება. გონიერი გეგმის დამცველები ამბობენ, რომ ის არის მეცნიერული და არა რელიგიური კონცეფცია. თუმცა ამ გეგმის შემქმნელი, რომელსაც ისინი გულისხმობენ, უფრო მეტბუნებრივია (ანუ ღმერთის ტოლი არსება), ვიდრე მატერიალურია.

განსაკუთრებული ქმნილება ბრტყელი დედამიწა გეოცენტრიზმი ახალგაზრდა დედამიწის კრეაციონისტები რესტაურაციი კრეაციონისტები პროგრესივისტები გონიერი დიზაინი თეისტური ევოლუცია მატერიალისტური ევოლუცია ევოლუცია ახალგაზრდა დედამიწა ძველი დედამიწა

კრეაციონისტები ძირითადად ცდილობენ სკოლებში ევოლუციის სწავლის აკრძალვას, ან, როგორც მინიმუმ, კრეაციონიზმისთვის „იგივე დროის“ დათმობას. სახელმწიფოს მიერ რელიგიის სპონსორობა აშშ-ის კონსტიტუციით იკრძალება. კონსტიტუციის ამ მუხლზე დაყრდნობით სასამართლომ დადგინა, რომ საჯარო სკოლებში სიცოცხლის მრავალფეროვნების წარმოშობის ბიბლიური ან რაიმე სხვა აშკარა რელიგიური ვერსიის პროპაგანდა დაუშვებელია. დადგენილების შემდეგ კრეაციონისტმა აქტივისტებმა კამუფლიაჟს მიმართეს. კამუფლიაჟის ერთ-ერთი ფორმაა **მეცნიერული კრეაციონიზმი**, ან **კრეაციონიზმის მეცნიერება** იყო, რომელიც ძირითადად ევოლუციის საწინააღმდეგო არგუმენტებისგან შედგება. ამგვარი არგუმენტები საკმარისად ძლიერი არ არის, ვინაიდან მეცნიერული შინაარსი არა აქვთ და არც შეიძლება ჰქონდეთ. „გონიერული გეგმის თეორია“ კრეაციონისტების შედარებით თანამედროვე ქმნილებაა. ამ თეორიის თანახმად, ცოცხალი არსებების სირთულე მხოლოდ გონიერული გეგმის არსებობით შეიძლება აიხსნას, მაგრამ ღმერთს ისინი უშუალოდ არ ახსენებენ.

რამდენიმე შტატის საკანონმდებლო ორგანოში „კრეაციონისტული მეცნიერებისთვის“ თანაბარი დროის გამოყოფის მოთხოვნით კანონი შეიტანეს, მაგრამ 1987 წელს აშშ-ის უზენაესმა სასამართლომ ერთ-ერთი ასეთი კანონი არაკონსტიტუციურად ცნო, რადგან კანონი „მეტბუნებრივი ქმნილების მიერ კაცობრიობის შექმნის რელიგიურ რწმენას იცავს და რელიგიის პროპაგანდას ეწევა“. გარდა ამისა, ეს კანონი „ინვესტს სამეცნიერო კურსის დაქვემდებარებას კონკრეტულ რელიგიურ შეხედულებასთან“. ამის შედეგად ადგილობრივი და საშტატო საკანონმდებლო ორგანოებმა განსხვავებული და ერთი შეხედვით, უწყინარი ფრაზეოლოგიის გამოყენება იმ მიზნით დაიწყეს, რომ სკოლის მეცნიერულ კურსში კრეაციონიზმი შეეტანათ. მაგალითად, 2003 წელს მისურის საკანონმდებლო ორგანოში შეიტანეს კანონი რომელიც ითხოვს, რომ „თუ ბიოლოგიურ წარმოშობასთან დაკავშირებული სამეცნიერო თეორია ისწავლება, მაშინ უნდა ისწავლებოდეს როგორც ევოლუცია, ასევე ბიოლოგიური გონიერული გეგმის თეორია“ (თითქოს გონიერული გეგმა მეცნიერული თეორიაა, რაც სინამდვილეს არ შეეფერება). 2003 წელს კანზასის სენატში შეიტანეს კანონი, რომელიც სკოლებს ავალდებულებს „სიცოცხლის წარმოშობისა და მისი მრავალფეროვნების მეცნიერული ფაქტები ობიექტურად და ყოველგვარი რელიგიური, ნატურალისტური ან ფილოსოფიური ტენდენციების ან დაშვებების გარეშე ასწავლოს“. ეს ძალიან გასაგებად არის ნათქვამი, მაგრამ ანტიევოლუციონისტები, რომ მეცნიერებას სინამდვილეში „ნატურალისტური“ გადახრა ახასიათებს, ვინაიდან ის მოვლენებს ბუნებრივი პროცესებით და კანონებით ხსნის. იმასაც ამბობენ, რომ ევოლუცია რელიგიური დოგმაა.

## მეცნიერება, რწმენა და განათლება

ბიოლოგები და სხვა ადამიანები, რომლებიც სამეცნიერო კურსულში კრეაციონიზმის ნებისმიერი ფორმით-ყჩართვის წინააღმდეგ გამოდიან, არ გამოდიან სიტყვის თავისუფლების წინააღმდეგ და არც რელიგიური რწმენების განადგურებას ცდილობენ. ისინი უბრალოდ თვლიან, თუ კრეაციონისტული ისტორიების სწავლება მისაღებია, ვთქვათ, თანამედროვე საზოგადოების განვითარების ან ისტორიის კურსში, არც ერთი რწმენა არ არის *მეცნიერული* ჰიპოთეზა და მისი ადგილი *სამეცნიერო* კურსებში არ არის. სამწუხაროდ, ადამიანების უმეტესობას მეცნიერების არსი არ ესმის. სწორედ ეს უცოდინრობა დიდ როლს თამაშობს ევოლუციონისტების და კრეაციონისტების დავაში.

მეცნიერება არ არის ფაქტების უბრალო კრებული, როგორც ამას მრავალი ადამიანი თვლის. ის ბუნებრივი მოვლენების გააზრების *პროცესია*. ეს პროცესი ჰიპოთეზების წამოყენებას და კვლევების ან ექსპერიმენტების შედეგად მიღებული ფაქტებით მათ შემოწმებას მოიცავს. ჩვენ ბევრს ვსაუბრობთ ჰიპოთეზების „დამტკიცების“ შესახებ, თუმცა მრავალი მეცნიერი მეცნიერების ფილოსოფოსებს იმაში ეთანხმება, რომ ჰიპოთეზების აბსოლუტური დამტკიცება შეუძლებელია. მხოლოდ მათემატიკაშია შესაძლებელი აბსოლუტური, გარანტირებული

ლი მტკიცებულების მიღება, სხვა დარგებში ეს ნაკლებად რეალურია. ის ჰიპოთეზები, რომლებიც ამჟამად მონაცემებს საუკეთესოდ განმარტავს *პირობითად* მიღებულია და იგულისხმება, რომ შესაძლებელია მათი შეცვლა, განვრცობა ან უარყოფა, თუ ამის გაკეთებას ახალი მონაცემები გვაძლევს, ან ახალი, უკეთესი ჰიპოთეზა გვექნება. ზოგჯერ ძველ პარადიგმას რადიკალურად „ახალი“ პარადიგმა ცვლის. მაგალითად, 50-იან წლებში ფილების ტექტონიკის აღმოჩენამ გეოლოგიაში გადატრიალება მოახდინა. მანამდე მეცნიერებს მი-აჩნდათ, რომ კონტინენტები უძრავია. ხშირია ძველი ჰიპოთეზის შეცვლა და განვრცობა. მაგალითად, მენდელის ერთგვაროვნების და დათიშვის კანონები, რომლებმაც თანამედროვე გენეტიკას საფუძველი ჩაუყარა, შეიცვალა, როცა შეჭიდულობა და მეიოზური დრაივი აღმოაჩინეს, მაგრამ მისი მთავარი კონცეფცია მემკვიდრეობითობის ერთეულების (გენების) შესახებ დღემდე მუშაობს.

ეს პროცესი მეცნიერების ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან და ღირებულ თვისებას ასახავს, ცალკეული მეცნიერი გარკვეული ჰიპოთეზის ფანტიკოსიც რომ იყოს, სამეცნიერებო სამოგადოება რაიმე იდეის განუხრელი მომხრე ვერ იქნება. ის ჰიპოთეზის სანინალმდეგო ფაქტებს მიიღებს, თუ ეს ფაქტები დამაჯერებელია. მეცნიერები ამრს იცვლიან, თუ ამ ამრის სანინალმდეგო ფაქტებს პოულობენ. ეს ასეც უნდა იყოს. მეცნიერება დიდწილად უკვე გამოთქმულ და აღიარებულ მოსაზრებებში წინააღმდეგობების ძიებაა. რამდენიმე მცირე წარმატება მეცნიერის რეპუტაციას მეტად დააზარალებს, ვიდრე გავლენიანი ორთოდოქსული ჰიპოთეზის უზუსტობის დამტკიცება. მაშასადამე, მეცნიერება, როგორც სოციალური პროცესი, ძიებაა. ის ეჭვქვეშ აყენებს რწმენას და ავტორიტეტებს. ის მუდმივად ამოწმებს ფაქტებს. სინამდვილეში, მეცნიერული მტკიცებულებები ბუნებრივი გადარჩევის პროცესის შედეგია. მეცნიერებიც და მათი იდეებაც კონკურენებს ერთმანეთთან. ამის შედეგად სამეცნიერო იდეის არსი სულ უფრო გასაგები ხდება და ძალას იკრფის (Hull 1998). ამით მეცნიერება კრეაციონიზმისგან განსხვავდება. კრეაციონისტები იდეების შემოწმებას არ ცდილობენ. ფაქტებს არსებული რწმენის შერყევის უფლება არა აქვთ. ამის გამო კრეაციონისტებს ბუნებრივი სამყაროს ახსნის დახვეწა არ შეუძლიათ.

დავუშვათ „გონივრული გემის“ მომხრე ამტკიცებს, რომ მრავალუკრედიანი ორგანიზმები ერთუკრედიან ორგანიზმებთან შედარებით იმდენად რთულია, რომ ისინი გონიერი შემოქმედის ჩარევის გარეშე ვერ შეიქმნებოდა. თუნდაც არ ამტკიცებდეს, რომ ამაზე პასუხისმგებელი არამინიერი არსებები არიან, შემოქმედში იგულისხმევა ზებუნებრივი და არა მატერიალური არსება. ვინ არის შემოქმედი, როგორ შესძინა მან ორგანიზმებს ახალი თვისებები, რა დრო დაიკავა ამან და რატომ მოიქცა ასე? საბუნებისმეტყველო მეცნიერებას ამ შეკითხვებზე, სულ მცირე, მსჯელობა შეუძლია (მაგალითად, შესაძლებელია შუალედური ეტაპების ფილოგენეტიკური შემოწმება, განსხვავებული თვისებების მაკოდირებელი გენების თანმიმდევრობების განსხვავებების ანალიზი, ნამარხებზე დაკვირვება, მრავალუკრედიანი ორგანიზმების გასაუმჯობესებლად სელექციის ჩატარება). გონიერი შემოქმედის ჰიპოთეზა კი კვლევის იდეებს არ წარმოქმნის.

სამეცნიერო კვლევის ჩატარებისთვის აუცილებელია, რომ ექსპერიმენტზე ან კვლევაზე დაფუძნებული ჰიპოთეზის შემოწმების რამდენიმე გზა არსებობდეს. *მეცნიერული ჰიპოთეზის ყველაზე მნიშვნელოვანი თვისება მისი შემოწმების შესაძლებლობა*. ხანდახან ჰიპოთეზის შემოწმება შესაძლებელია პირდაპირი დაკვირვებით, თუმცა უმეტეს შემთხვევაში პროცესების ან მათი ცვიმების პირდაპირი დანახვა შეუძლებელია (მაგალითად, ელექტრონები, ატომები, წყალბადური ბმები, მოლეკულები და გენების ლიად არ ჩანს და დნმ-ის რეპლიკაციისას მიმდინარე მუტაციის დანახვა შეუძლებელია). ამ პროცესებს დაკვირვების ან ექსპერიმენტის დახმარებით ვიკვლევთ. კვლევისას სხვადასხვა ჰიპოთეზას გეყრდნობით. დასკვნა რომ გამოვიტანოთ, პროცესები **ბუნებრივ კანონებს** უნდა ექვემდებარებოდეს ანუ პოსტულატს, რომ კონკრეტული მოვლენა ან სტრუქტურა ყოველთვის კონკრეტულ პირობებში მოხდება. მაშასადამე, მეცნიერება ბუნებრივი მოვლენების მდგრადობაზე ან პროგნოზირებადობაზე დამოკიდებული (როგორც მინიმუმ სტატისტიკური თვალსაზრისით). ამის მაგალითებს ფიზიკის და ქიმიის კანონები გვაძლევს. ზებუნებრივი მოვლენები ან არსებები ბუნებრივ კანონებს არღვევს და მათ არ ემორჩილება. ამიტომ ასეთ მოვლენებზე მეცნიერებას დასკვნების გამოტანა არ შეუძლია და იმ ჰიპოთეზების სისწორეზე ვერ იმსჯელებს, რომლებშიც დაშვებულია ზებუნებრივი ძალების მონაწილეობა.

მნიშვნელოვანია იმის გააზრება, რომ ისევე, როგორც რელიგია ბუნებრივი მოვლენების მეცნიერულ, მექანიკურ ახსნას არ იძლევა, ასევე მეცნიერებას არ შეუძლია იმ კითხვებზე პასუხი, რომლებიც ბუნებრივ მოვლენებს არ ეხება. მეცნიერება ვერ გვიპასუხებს, რა არის სინამდვილეში მშვენიერება ან სიუშნოვე, ცუდი და კარგი, მორალური ან ამორალური. ის ვერ გვიპასუხებს რა არის სიცოცხლის არსი, და ვერც იმაზე მოგვცემს პასუხს, არსებობს თუ არა ზებუნებრივი არსება (see Gould 1999; Pigliucci 2002).

მეცნიერებს შეუძლიათ ზოგიერთი კრეაციონისტული მოსაზრების (მაგალითად, მსოფლიო წარღვნის არსებობის, ან იმის, რომ დედამიწა და ორგანიზმები 10000 წელზე ნაკლებ ხანს არსებობს) შემოწმება და გაბათილება. მაგრამ მეცნიერებას ღმერთის არსებობის ჰიპოთეზის შემოწმება არ შეუძლია. მას არც იმის შემოწმება შეუძლია, რომ ღმერთმა რაღაც შექმნა. მეცნიერებმა არ იციან რომელ მდგრად მოდელს შეიძლება ვარაუდობდეს ეს ჰიპოთეზა (შეეცადეთ გაიაზროთ ყველა შესაძლო დაკვირვება, რომელიც დანამდვილებით გამოიციხავს ზებუნებრივ შესაძლებლობებს). მეცნიერება იმ ამრს ეყრდნობა, რომ ბუნებრივ მოვლენებს ბუნე-



რივი მიზეზები განსაზღვრავს. ეს არ არის მეთაფიზიკური ნატურალიზმი (დაშვება, რომ ყველაფერი უჭველად ბუნებრივი და არა მეტაბუნებრივი მიზეზებით არის გამოწვეული). ეს არის **მეთოდოლოგიური ნატურალიზმი** (მუშა პრინციპი, რომ ჩვენ მეცნიერული ახსნის მოძიებისას მხოლოდ ბუნებრივი მიზეზების დაშვება შეგვიძლია). კრეაციონიზმის ფუნდამენტური შეხედულება, რომ ბიოლოგიური მრავალფეროვნება მეტაბუნებრივი ძალების მოქმედების შედეგია, შემონახვადი არ არის. იგივე ეხება „გონივრული გეგმის“ თეორიას. მას მეცნიერული მეთოდებით ვერ შევამოწმებთ.

ხშირად ვიყენებთ შემდეგ სიტყვებს: „ჰიპოთეზა“, „თეორია“ და „ფაქტი“. მათი მნიშვნელობის ზუსტი გააზრება ჩვენთვის აუცილებელია. **ჰიპოთეზა** არის შემოთავაზება ანუ ვარაუდი. იდეა, რომ დნმ არის გენეტიკური მასალა 1944 წლამდე სიმართლესთან ახლოს მყოფი ჰიპოთეზა იყო, თუმცა მისი მტკიცებულებები თითქმის არ არსებობდა. 1944 წლიდან მოყოლებული, ეს ჰიპოთეზა გაძლიერდა, რადგანაც მისი დამამტკიცებელი მასალის რაოდენობა გაიზარდა. დღეს ის ფაქტად გადაიქცა. **ფაქტი** არის ჰიპოთეზა, რომელიც იმდენად კარგად მტკიცდება მონაცემებით, რომ შეგვიძლია ჭეშმარიტებად ჩავთვალოთ. თუ სასამართლოს ტერმინოლოგიას გამოვიყენებთ, ფაქტი ეჭვს არ ექვემდებარება.

მნიშვნელობა, რომლითაც მეცნიერები სიტყვა **თეორიას** იყენებენ, დაუდასტურებელ სპეკულაციას ან ჰიპოთეზას არ გულისხმობს. თეორია არის „დიდი იდეა“ რომელიც სხვა იდეებს და ჰიპოთეზებს მოიცავს და მათგან ერთიან მასალას ქმნის. ის ერთმანეთთან დაკავშირებული მტკიცებულებების სისტემაა, რომელიც ფაქტებს და მსჯელობას ეფუძნება. „ოქსფორდის ლექსიკონში“ თეორიას ასე განმარტავენ: „იდეების და ფორმულირებების სისტემა ან სქემა, რომელიც კლასიფიკაციის, ან იდეების, ან მოვლენის ასახსნელად, ან შესაფასებლად გამოდგება; ..იმის ფორმულირება, რამაც ცნობილია, რომ ეს ზოგადი კანონების, პრინციპების ან რაიმე ცნობილის, ან ნახულის მიზეზია“. ასე, რომ ატომური თეორია, კვანტური თეორია, და ტექტონური ფილემების თეორია უბრალო სპეკულაცია, ან ამრი არ არის. ეს არის ძლიერი მტკიცებულებების მქონე იდეა, რომელიც მრავალ მოვლენას ხსნის. ბიოლოგიაში სულ რამდენიმე თეორია არსებობს და ევოლუციის თეორია მათ შორის მთავარია.

ისმის შეკითხვა: ევოლუცია ფაქტია თუ თეორია? მე მოთ მოყვანილი განსაზღვრებებიდან გამომდინარე, ევოლუცია მეცნიერული ფაქტია. ეს ნიშნავს, რომ საერთო წინაპრისგან სახეშეცვლილი შთამომავლობის წარმოშობა არის ჰიპოთეზა, რომელიც უკანასკნელი 150 წლის მანძილზე უამრავი მასალით მტკიცდება, და რომელმაც წარმატებით გაუძლო მრავალ შემოწმებას. ამჯერად ის ფაქტად არის აღიარებული. ევოლუციური ცვლილებების ისტორიას ევოლუციური თეორია ანუ მტკიცებულებების სიმრავლე ხსნის (ეს სიმრავლეებია: მუტაცია, გადარჩევა, გენეტიკური დრეფტი, განვითარების შემლუღვები და სხვა, რომლებიც ერთად ორგანიზმის სხვადასხვა ცვლილებას განაპირობებენ).

ამ მეთოდებით შეუძლებელია თანამედროვე ორგანიზმების მრავალფეროვნების და თვისებების კრეაციონისტული მეცნიერული ახსნა. ამიტომ კრეაციონიზმი მეცნიერების კურსში „იგივე დროის“ დათმობას არ იმსახურებს. იგივე ეხება ნებისმიერ არამეცნიერულ ან აშკარად არასწორ ჰიპოთეზას. ქიმიის მასწავლებლები ალქიმიას (ძველ ფსევდომეცნიერებას, რომელიც ერთი ლითონის, მაგალითად ტყვიის, მეორე ლითონად, მაგალითად ოქროდ, გარდაქმნას ცდილობდა) არ უნდა ასწავლიდნენ, დედამიწის შემსწავლელ გაკვეთილებზე არ უნდა საუბრობდნენ, რომ დედამიწა ბრტყელია. უამრავ ადამიანს ფსევდომეცნიერული მოსაზრებების, მაგალითად ასტროლოგიის, ბრმად სჯერა, მაგრამ ისტორიის ან ფსიქოლოგიის მასწავლებელი ისტორიული მოვლენების ან პიროვნების თვისებების ასტროლოგიურ განმარტებას ვერ გაიზიარებს. დემოკრატიის იდეალი მოსაზრებებზე არ ვრცელდება, რადგან ზოგიერთი მოსაზრება უბრალოდ არასწორია, რასაც პრაქტიკული მიზნებიდან გამომდინარე ვალიარებთ. ყოველდღიური ცხოვრებაში ჩვენ ვიღებთ და კიდევაც ვხელმძღვანელობთ მატერიალური, და არა მეტაბუნებრივი ახსნით. სეილემის (მასაჩუსეტსი) პურიტანებისგან განსხვავებით, ვინც 1692 წელს ჯადოქრობაში დადანაშაულებული ადამიანების დასჯა გადაწყვიტა, ჩვენ სერიოზულად არ აღვიქვამთ, თუ ვინმეს ჯადოქრობაში ან ეშმაკით შეპყრობილობაში ადანაშაულებენ. ჩვენთვის შეურაცყოფა იქნება, თუ დანაშაუვს იმიტომ არ დასჯიან, რომ „მას ეს დანაშაული ეშმაკმა ჩაადენინა“. ის, ვისაც ღრმად სჯერა, რომ ღმერთი მათ ფარავს და ცდის, პანიკაში ვარდება, როცა თვითმფრინავი მწყობრიდან გამოდის. ჩვენ დამოკიდებულნი ვართ მეცნიერულ ახსნაზე. ჩვენ ვიცით, რომ მეცნიერებამ მათი შესაძლებლობა გამოცადა, ეს ახსნები კარგად მუშაობს.

## ევოლუციის მტკიცებულებები

ევოლუციის მტკიცებულებებზე წიგნის წინა თავებში უკვე ვისაუბრეთ. ამ თავში მოყვანილი მაგალითები მრავალი მტკიცებულებების მხოლოდ მცირე ნაწილია. წიგნის ამ ნაწილში ევოლუციის მტკიცებულებების საწყისებს შევხებით, დეტალებისთვის კი წინა თავებს უნდა დაუბრუნდეთ.

## ნამარხები

ნამარხებიდან მიღებული მონაცემები ძალიან არასრულია. გეოლოგებმა ამის მიზეზები ვარაუდ იცინ (იხ. მე-4 თავი). მრავალი მაღალი რანგის ტაქსონის წარმოშობის გარდამავალი ეტაპები ჯერ აღმოჩენილი არ არის. კრეაციონისტები თვლიან, რომ ნამარხები საერთოდ არ მოიცავს შუალედურ ფორმებს. ეს სინამდვილეს ნამდვილად არ შეესაბამება. ნამარხებში მოიპოვება როგორც დაბალი, ასევე მაღალი რანგის ტაქსონების შუალედური ფორმების მრავალი მაგალითი. მაგალითად, მე-4 თავში აღვწერეთ ტეტრაპოდა ხერხემლიანების კლასების ევოლუციის რამდენიმე შემთხვევა. ძალიან მნიშვნელოვან შუალედურ ფორმებს მეცნიერები დღესაც პოულობენ. უკანასკნელი რამდენიმე წლის განმავლობაში ჩინეთში აღმოაჩინეს ნამარხები, მათ შორის ბუმბულიანი დინოზავრი, რომლებმაც ფრინველების წარმოშობაზე უამრავი მასალა მოგვანოდა. მეტიც, ნამარხებში დოკუმენტირებულია თვისების ევოლუციის ორი მნიშვნელოვანი ასპექტი: მოზაიკური ევოლუცია (ძუძუმწოვრების ევოლუციის შემთხვევაში, სხვადასხვა თვისებების მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებელი ევოლუცია) და ინდივიდუალური თვისებების თანდათანობითი ცვლილება (ჰომინინების თავის ქალას მოცულობის და სხვა თვისებების ცვლილება).

ნამარხები ფილოგენეტიკურ, ან სხვა სახის მონაცემებზე დაყრდნობით გამოთქმულ პროგნოზებს ადასტურებს. მაგალითად, უძველესი ჭიანჭველების ნამარხები აჩვენებს, რომ მათ კრამანების მსგავსი თვისებები ჰქონდა. ენტომოლოგები ამას ნამარხების აღმოჩენამდეც ვარაუდობდნენ. ბუმბულიანი დინოზავრების აღმოჩენა მეცნიერებისთვის დიდი მოულოდნელობა არ იყო, რადგან ფრინველებს მოდიფიცირებულ დინოზავრებად აქამდეც თვლიდნენ. თანამედროვე ორგანიზმების ფილოგენეტიკური ანალიზი მოიცავს განშტოებების თანმიმდევრობას და ამ განშტოებების დიაგნოსტიკური თვისებების წარმოშობის თანმიმდევრობას. ნამარხები პროგნოზირებულ თანმიმდევრობას ხშირად ემთხვევა (როგორც მე-4 და მე-5 თავებში ვნახეთ). მაგალითად, ნამარხებში პროკარიოტები ეუკარიოტულ ორგანიზმებამდე ადრე გვხვდება, ფრთიანი მწერები უფრო გვიან ქანებში გვხვდება, ვიდრე უფრო მწერები, ტეტრაპოდებზე ადრე თევზები ჩნდება, ჭურჭლოვან მცენარეებს წყალმცენარეები უსწრებენ, ხოლო ყვავილოვან მცენარეებზე ადრე გვიმრები და „შიშველთესლიანები“ არსებობდნენ.

## ფილოგენეტიკური და შედარებითი კვლევა

ფილოგენეტიკური კავშირების შესახებ დღესაც მრავალი გაუგებრობა არსებობს (მაგალითად, ფრინველების ძირითადი ჯგუფების განშტოებების თანმიმდევრობა უცნობია), მაგრამ ფილოგენეტიკა, რომელსაც თვისებების ერთი კლასი კარგად ადასტურებს, საკმაოდ კარგად შეესაბამება სხვა მონაცემებიდან დადგენილ კავშირებს. (იხ. მე-2 თავი). მაგალითად, მოლეკულური ფილოგენეტიკა მრავალ ისეთ კავშირს ადასტურებს, რომლებიც მორფოლოგიური მონაცემებიდან ადრეც ცნობილი იყო. მონაცემების ეს ორი სიმრავლე აბსოლუტურად დამოუკიდებელია (მოლეკულური ფილოგენეტიკა ხშირად ეფუძნება ბიოლოგიური ფუნქციის არ მქონე თანმიმდევრობებს). მათი შესაბამისობა კავშირების რეალობას ადასტურებს: ევოლუციური შტოები, რომლებიც მონოფილეთურ ჯგუფებს ქმნიან, მართლაც საერთო წინაპრებისგან წარმოიშვნენ.

უდიდესი მონოფილეთური ჯგუფი ყველა ორგანიზმს აერთიანებს. დარვინი თვლიდა, რომ სიცოცხლის მრავალფეროვნება ალბათ რამდენიმე საწყისი წინაპრისგან წარმოიშვა. დღეს კი ვიცით, რომ ყველა ცოცხალი არსება ერთი წინაპრისგან იღებს სათავეს, ვინაიდან მრავალი უნივერსალური თვისება ყველა ცოცხალ ორგანიზმს საერთო აქვს. ასეთი თვისებებია: გენეტიკურ კოდში შემავალი კოდონების უმეტესი ნაწილი, ნუკლეინის მჟავას რეპლიკაციის მექანიზმი, ტრანსკრიფციის და ტრანსლაციის მექანიზმი, მხოლოდ „მემარცხენე“ (L-იზომერი) ამინომჟავებისგან შემდგარი ცილები, და ფუნდამენტური ბიოქიმიის მრავალი სხვა ასპექტი. მრავალი გენი ყველა ორგანიზმისთვის საერთოა, სამი ძირითადი „სამეფოს“ (Bacteria, Archeae და Eukaryota; იხ. მე-4 და მე-19) სათავეებში არსებული ორგანიზმების ჩათვლით. ამ გენებს წარმატებით იყენებენ სიცოცხლის ხის ყველაზე ღრმა განშტოებების დასადგენად.

სისტემატიკოსებმა აჩვენეს, რომ ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებს შორის სხვაობა ხშირად წარმოქმნის თანმიმდევრულ ზოლს. ამ ზოლში სხვაობა მცირედან დიდ მნიშვნელობამდე მერყეობს და საფეხურებრივ შუალედებს მოიცავს (მაგალითად, სურ. 3.21). ასეთი შუალედების გამო ოჯახის ან რაიმე სხვა მაღალი რანგის ტაქსონის დადგენა ხშირად თავისუფალი არჩევანის საგანი ხდება: სახეობები რამდენიმე ტაქსონში უნდა გაერთიანდეს, თუ პირიქით, მრავალ ტაქსონზე გადანაწილდეს. სისტემატიკური კვლევები ერთიან წარმოშობას, ან ჰომოლოგიებს, ან ტაქსონებს შორის ცვალებად თვისებებს ავლენს. ამის ყველაზე გავრცელებული მაგალითია ტეტრაპოდა ხდერხემლიანებს შორის კიდურების რადიკალურად განსხვავებული ფორმები. სტრუქტურის ჰომოლოგია ხშირად უკეთ ვლინდება განვითარების ადრეულ სტადიებზე, ვიდრე მრავალფეროვან ორგანიზმებში. თანამედროვე განვითარების ბიოლოგია აჩვენებს, რომ Hox გენები და სხვა განვითარების მექანიზმები მილიარდი ამ მეტი წლის წინათ საერთო წინაპრიდან დიფერენცირებულ ცხოველების ტიპში საერთოა (იხ. მე-20 თავი.)

**ბანაზი და ბანოზი**

გადატრიპლების შედეგად, რომელიც მოლეკულურ ბიოლოგიაში და გენომიკაში მოხდა, ევოლუციის შესახებ გაცილებით მეტი მონაცემების მიღების საშუალება გაჩნდა, ვიდრე ოდესმე ადრე არსებობდა. ეს მონაცემები ყველა ცოცხალი არსების ერთობას მზარდად აჩვენებს. ერთობის არსებობის გამო გენების და გენომების აგებულება და ფუნქციები სახეობებს შორის შედარებით და ევოლუციური მოდელებით შეიძლება გაირკვას. მართლაც, მხოლოდ საერთო წინაპრისგან წარმოშობის გამო, შეგვიძლია ვიფიქროთ, რომ ადამიანის ბიოქიმია, ფიზიოლოგია ან ტვინის ფუნქცია (გაცილებით ნაკლები ხარისხით გენომის ფუნქცია), შეიძლება საფუარის, ბუმბის, ვირთაგვების ან კატების შესწავლით გაირკვას.

მოლეკულური კვლევები აჩვენებს, რომ ორგანიზმების უმრავლესობის გენომებს დიდი რაოდენობით აქვს მსგავსი ელემენტები, როგორცაა არამაკოდირებელი ფსევდოგენები და დნმ-ის სატელიტები. აგრეთვე მსგავსია გადაადგილებადი „ეგოსიტი“ ელემენტების სიჭარბე, რომლებიც, როგორც წესი, ორგანიზმისთვის არანაირ სარგებელს არ ატარებენ. ასეთი თვისებების არსებობის ახსნა შესაძლებელია ევოლუციური თეორიით, მაგრამ გონიერი, ყოვლისშემძლე შემოქმედისგან ამ თვისებების შექმნა ნაკლებად მოსალოდნელია. მოლეკულურ-ევოლუციური ანალიზის საფუძვლზე შეგვიძლია დეტალურად ავხნათ, როგორ წარმოქმნიან ახალი გენები არათანაბარი კროსინგოვერის მსგავსი პროცესების შედეგად და როგორ იყოფა გაორმაგებული გენების ფუნქციები, რაც გენეტიკურ რეპერტუარს ზრდის. (იხ. მე-19 თავი). დნმ-ის ზოგიერთი პოლიმორფიზმი სახეობებს საერთო აქვს. მაგალითად, ადამიანის ზოგი ქსოვილის შეთავსებადობის ძირითადი თანმიმდევრობები უფრო მსგავსია და უფრო ახლოს ენათესავება შიმპანზეს თანმიმდევრობებს, ვიდრე სხვა ადამიანის თანმიმდევრობებს (იხ. სურ. 12.23ბ). საერთო წინაპრისგან წარმოშობის უფრო აშკარა მტკიცებულების მოძებნა ნამდვილად რთულია.

ევოლუციის რეალურობის დამადასტურებელ მოლეკულურ კვლევებს შორის არის მოლეკულური საათი. ეს საათი აბსოლუტურად ზუსტი არ არის, მაგრამ სახეობებს შორის არსებული თანმიმდევრობების განსხვავება უხეშად კორელირებს სხვა მონაცემებით (ბიოგეოგრაფია და ნამარხები) შეფასებულ დროსთან, რომელიც საერთო წინაპრისგან დთიშვიდან გავიდა. (იხ. მე-2 და მე-4 თავი). არ არის აუცილებელი, რომ თანმიმდევრობებში არსებული განსხვავება ორგანიზმების ფენოტიპურ განსხვავებას ასახავდეს, თვით ფენოტიპური განსხვავებები გაცილებით ნაკლებად კორელირებს საერთო წინაპრიდან გასულ დროსთან. მხოლოდ ევოლუციის თეორიას შეუძლია სახეობებს შორის არსებული დნმ-ის სხვაობის ახსნა.

**ზიოგომოზია**

მე-6 თავში უკვე ვახსენეთ, რომ დარვინს ევოლუციის ბევრი მტკიცებულება ორგანიზმების გეოგრაფიულმა გავრცელებამ მისცა. ასეთ მტკიცებულებებს დღემდე ვიღებთ. მაგალითად, მრავალი ტაქსონის გავრცელება ისეთ გეოლოგიურ მოვლენებთან დაკავშირებულია, როგორც არის კონტინენტების მოძრაობა, მათ შორის კავშირების გაჩენა და შემდეგ გაქრობა. ჰავაიური სახეობების ფილოგენეზი კუნძულების გაჩენის თანმიმდევრობას შეესაბამება. ვნახეთ, რომ რეგიონის მრავალფეროვან ეკოლოგიურ ნიშებს ის ტაქსონები კი არ იკავებს, რომლებიც მსგავს ნიშებს მსოფლიოს სხვა ნაწილებში იკავებენ, არამედ განსხვავებული მონოფილეტური ჯგუფები, რომლებმაც დამოუკიდებელი ადაპტაციური რადიაცია განიცადეს (მაგალითად დიდი ანტილის კუნძულების ანოლისები). დარვინის მსგავსად ვნახეთ, რომ კუნძულის მაგვარი იზოლირებული რეგიონი, არ არის ყველა იმ ტიპის ორგანიზმით დასახლებული, რომელიც იქ უდარდელად არსებობას შეძლებდა. გონიერი შემქმნელი ორგანიზმებს ნამდვილად სწორ ადგილებში დაასახლებდა. სინამდვილეში კი პირიქით, ორგანიზმების მთელი ჯგუფებია გამოტოვებული. კუნძულებზე ხშირად დომინირებს ადამიანის მიერ ინტროდუცირებული სახეობები.

**გეგმის არსებობის არგუმენტის სისუსტე**

ვინაიდან ღმერთის უშუალოდ შეცნობა შეუძლებელია, ამიტომ თომა აკვინელის მსგავსი თეოლოგები, ღმერთის თვისებების გაცნობიერებას მისი შემოქმედებიდან ცდილობდნენ. თეოლოგების ამრით სამყაროს წესრიგი (მაგალითად, კოსმოსური სხეულების პროგნოზირებადი მოძრაობა) ნიშნავს, რომ მეთოდურმა და რაციონალურმა ღმერთმა სამყარო გეგმის მიხედვით შექმნა. ორგანიზმებს აქვთ თვისებები, რომლებიც მათ გადარჩენაში ეხმარება. ამ დაკვირვებიდან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ღმერთი რაციონალური, გონიერი და წარმატებული შემქმნელია. მან ცოცხალ არსებებს არსებობის უნარი უბოძა და შეიარაღა ისინი მათი ყველა მოთხოვნების დასაკმაყოფილებლად. ასეთი კეთილისმყოფელი ღმერთი არასრულყოფილ სამყაროს არ შექმნიდა. როგორც ფილოსოფოსი ლაიბნიცი ამბობს: „ჩვენი სამყარო შესაძლებელთაგან ყველაზე უკეთესია“ (ლაიბნიცის შეხედულება სინამდვილეში ასეთი მარტივი არ არის, მაგრამ ვოლტერმა „კანდიდში“ ის მაინც უმოწყალოდ გააშარჟა). დიდი ხნის განმავლობაში ორგანიზმების ადაპტაციური აგებულება გონიერი შემოქმედის არსებობის დამადასტურებელი საბუთად ითვლებოდა. უილიამ პეილის (1831) რწმენით: საათის გეგმა საათის ოსტატის არსებობას ადასტურებს, ორგანიზმის გეგმა კი შემოქმედის არსებობაზე მიუთითებს. „გეგმის არსებობის არგუმენტი“ კრეაციონისტებმა „გონიერული გეგმის“ თეორიად აქციეს. ყველაზე ხშირად



დმერთის არსებობას ისინი სწორედ ამ არგუმენტით ამტკიცებენ (Pigliucci 2002).

დარვინმა თეოლოგიური არგუმენტი გეგმის ბუნებრივი მექანიზმის — ბუნებრივი გადარჩევის — აღმოაჩენით დაძლია. დარვინმა და შემდგომმა ევოლუციურმა ბიოლოგებმა უამრავი მოვლენა აღწერეს, რომლებიც გონივრულ გეგმასთან შესაბამისობაში ნამდვილად არ მოდიან. ვოლტერმა კანდიდში აჩვენა, რომ მსოფლიოში გამეფებული ბოროტების და უბედურების გამო „ჩვენი სამყარო შესაძლებელთაგან ყველაზე უკეთესი“ ნამდვილად არ არის. ბიოლოგია კი ორგანიზმებში ბევრ არასრულყოფილებას და ანომალიას ავლენს. ეს მხოლოდ ისტორიული შემთხვევითობით აიხსნება. არსებობს უამრავი თვისება, რომელსაც აზრი მხოლოდ ბუნებრივი გადარჩევის პირობებში აქვს. თუ „კარგი გეგმა“ კეთილი, ყოვლისშემძლე შემოქმედის არსებობის დასტურია, ნიშნავს, თუ არა „ცუდი გეგმა“ ბოროტი, არაკომპეტენტური ან არასრულყოფილი შემოქმედის არსებობაზე?

რელიგიური ორგანოების არსებობა მხოლოდ ევოლუციური თეორიით აიხსნება. ასეთი ორგანოები: ვეშაპების პანანინა, გამოუსადეგარი მენჯი და ბარძაყი, ზოგიერთი უფროსი ხოჭოს რედუცირებული ფრთები, რომლებიც განლაგებულია შერწყმული ფრთების ქვეშ, მცენარეების უფენქციო მტვრიანები ან ბუტკობები, რომლებშიც განცალკევებული სქესების მდგომარეობა წინაპრული ჰერმაფროდიტული მდგომარეობიდან განავითარდა. მხოლოდ ისტორიული მიზეზებით შეიძლება ავსნთ, რატომ არის გენომი სავსე „ნამარხი გენებით“ ანუ ფსევდოგენებით, რომლებმაც საკუთარი ფუნქციები დაკარგეს. ზოგიერთი ადაპტაციის საჭევო ბუნება მხოლოდ ისტორიული შემთხვევითობის შედეგია. მაგალითად, ცივისხლიან ტეტრაპოდებს აორტის ორი რკალი აქვთ, ხოლო თბილსისხლიანებს მხოლოდ ერთი რკალი. განსხვავება ადაპტაციურია, მაგრამ ნუთუ ისტორიული შემთხვევითობა არ არის, რომ ფრინველებს მარჯვენა რკალი აქვთ, ხოლო ძუძუმწოვრებს მარცხენა?

თვისებები მანამდე არსებული თვისებებისგან ვითარდება. ხშირად ისინი ფუნქციას იცვლის. ამიტომ ზოგიერთი თვისება ცუდად „აწყობილია“, ვინც გამოსცადა სიბრძნის კბილის ან წელის ტკივილი, ამაში იოლად დაგვეთანხმება. იმის შემდეგ, რაც ხუთთითიანი კიდური განვითარების მხრივ შეიმუშადა, ტეტრაპოდებში ხითზე მეტი თითი არ განვითარებულა. ეს თვისება მაშინაც აარ განვითარდა, როცა ის სასარგებლო იქნებოდა. გიგანტური პანდას ზედმეტი თითი ნამდვილი არ არის. ის მოუქნელია, რადგან კიდურთან შესახსრება არა აქვს (იხ. სურ. 21.8). საკუთარი საკვების სინთეზის შესაძლებლობა ცხოველებისთვის უკეთესი იქნებოდა. მარჯნებს ენდოსიმბიონტი ალგას შეფარების მაგივრად ფოტოსინთეზი თვითონ რომ შეეძლოთ, მათთვის ეს უკეთესი იქნებოდა, მაგრამ არც ერთ ცხოველს ფოტოსინთეზი არ შეუძლია.

თუ შემოქმედმა სახეობები იმ თვისებებით აღჭურვა, რომელიც მას ცვალებადი გარემოს პირობებში გადარჩენისთვის ესაჭიროება, მაშინ აზრი აქვს ლამარკის მექანიზმის აღიარებას. ლამარკის მიხედვით გენეტიკური ცვლილება მხოლოდ მოთხოვნილებაზე პასუხია. სინამდვილეში კი, ადაპტაცია დაფუძნებულია შემთხვევითი პროცესების (მუტაციის) კომბინაციაზე. ძნელად დასაჯერებელია, რომ ადაპტაცია ყოველთვის საჭირო ცვლილებას გამოიწვევს (ხშირად არც იწვევს) იმ პროცესის შესაბამისად, რომელიც დაუდევრობით და ბოროტებით სავსეა (ბუნებრივი გადარჩევა ითხოვს, რომ ორგანიზმების უმეტესმა წინააღმდეგობა გადარჩენა ან გამრავლება ვერ შეძლოს). ბუნებრივი გადარჩევის ყველაზე ბოროტი მაგალითია ნამგლისებრი უკრედების ანემია. ადამიანის პოპულაციების ნაწილი მაღარისგან ათასობით სხვა ადამიანის ხარჯზე დასუსტებულია. ეს ადამიანები სასიკვდილოთ განწირულნი არიან, ვინაიდან ისინი მაღარის პარამიტის მიმართ მდგრადი გენების მიხედვით ჰომოზიგოტურები არიან. მაგრამ ჰომოზიგოტურ მდგომარეობაში ეს გენები ლეტალურია, და მათი მატარებელი ადამიანი კვდება. ჰეტეროზიგოტები კი მაღარით არ ავადდებიან. (იხ. მე-12 თავი). დარვინის ევოლუციის თეორია ბევრმა ადამიანმა სწორედ ასეთი შემადრწუნებელი ფაქტების გამო უარყო. ევოლუციის პროცესი სახეობებს გარემოს ცვლილებისგან არ იცავს. ოდესმე არსებული სახეობებიდან 99% გადაშენდა. იყვნენ თუ არა ისინი არაკომპეტენტური შემოქმედის პროდუქტი? ან მან ვერ გაითვალისწინა, რომ სახეობებს ცვალებად გარემოზე ადაპტაცია მოუწევთ?

მრავალი სახეობა კონკურენციის, მტაცებლობის და პარაზიტისგან გამო გადაშენდა. ზოგიერთი ასეთი ურთიერთქმედება ნამდვილად შემადრწუნებელია. დარვინი წერს: „რა შესანიშნავ წიგნს დაწერდა ეშმაკის მოციქული ბუნების საძაგელ, დაუდევარ, შეცდომებით სავსე და ძალიან ბოროტ მოქმედებაზე!“ დარვინმა კარგად იცოდა ლარვების შესახებ, რომლებიც ცხვრის ტვინამდე გზას ცხვრის გასასვლელებით იკვლევდნენ, ან კრამანების ლარვებზე, რომლებიც იკვებებიან ცოცხალი ორგანიზმებით და ამ ორგანიზმებიდან ფილმ „უცხოში“ ასახული მონსტრების მსგავსად გამოდიან. პარაზიტის სასიცოცხლო ციკლი (იქნება ეს კრამანა, თუ ადამიანის შიდსის ვირუსი) ცუდად შესაბამება გონიერი, კეთილი შემოქმედის კონცეფციას. სამაგიეროდ ბუნებრივი გადარჩევა მას შესანიშნავად ხსნის (იხ. მე-18 თავი).

არავის უნახია ნებისმიერი სახეობის ისეთი თვისება, რომელიც მხოლოდ სხვა სახეობების სარგებელს ემსახურება, ან ე.წ. ბუნების ბალანსს აძლიერებს. დარვინი ამბობს, რომ ასეთ თვისებას „ბუნებრივი გადარჩევა ვერ შექმნიდა“. ბუნებრივი გადარჩევა განსხვავებული რეპროდუქციული წარმატებაა, ამიტომ ის „ეგოსისტ“ გენებს და გენოტიპებს წარმოშობს, რომელთა მოქმედება გონივრული გეგმის ფარგლებში ვერანაირად ვერ თავსდება (იხ. მე-14 თავი). ჩვენ ვნახეთ, რომ გენომები სავსეა თანმიმდევრობებით, როგორცაა გადაადგი-

ლებადი გენეტიკური ელემენტები, რომლებიც მხოლოდ საკუთარი თავის ამრავლებენ და ორგანიზმისთვის არანაირი სარგებელი არ მოაქვთ. ჩვენ განვიხილეთ დედის მხრიდან გადაცემული ციტოპლაზმური გენები. ასეთი გენები მრავალ მცენარეში მამრის უნაყოფობას იწვევს. განვიხილეთ ბირთვული გენები, რომლებიც ციტოპლაზმური გენებს ძლევენ და მამრის ნაყოფიერებას აღადგენენ. გენომებში გენების კონფლიქტი ძალიან გავრცელებული მოვლენაა. ითვალისწინებს გონივრული გეგმის თეორია ამ მოვლენას? გეგმის არსებობის არც ერთი თეორია არ პროგნოზირებს და არ ხსნის თვისებებს, რომელთა ახსნა სქესობრივი გადარჩევით შეიძლება. მაგალითად, მამრის მიერ მდედრის რეპროდუქციული არხიდან სხვა მამრების სპერმის მოცილება, ან ქიმიური ნივთიერება, რომელიც მამრის რეპროდუქციულ წარმატებას ზრდის, მაგრამ ამავე დროს მისი მეწყვილის სიცოცხლის ხანგრძლივობას ამცირებს. სრულიად გაუგებარია, რატომ უნდა შეექმნა კეთილ შემოქმედს ეს და მრავალი სხვა ეგოსტური ქცევა, როგორცაა კანიბალიზმი და ნათესავების და ნაშიერების მკვლელობა. ბუნებრივი გადარჩევა კი ამ ქცევების წარმოშობას შესანიშნავად ხსნის.

**ევოლუცია და მისი მექანიზმები. მიმოხილვა.**

ერთი ჩვენთვის ნაცნობი მოვლენაა. მისი დანახვა ადვილია. ამჯერად გეოლოგებს შეუძლიათ კონტინენტური ფილების მოძრაობის სიქარის გამოვლა (ამ სილიდემ წელიწადში საშუალოდ 10 მილიმეტრი შეადგინა). ყველა გეოლოგმა იცის, რომ კონტინენტების მოძრაობა ადამიანის ერთი თაობის განმავლობაში ბევრს ვერაფერს შეცვლის, თუმცა მილიონობით წლის განმავლობაში ამ მოძრაობის გამო ჩამოყალიბდა დიდი კანიონი და სამხრეთ ამერიკა აფრიკას გამოეყო. გეოლოგების მსგავსად ბიოლოგები საკუთარი სიცოცხლის განმავლობაში ძუძუმწოვრების წარმოშობის მსგავს მოვლენას არ ელოდებიან, მაგრამ მათ დაადგინეს მექანიზმები, რომლებიც მილიონობით წლის განმავლობაში გრანდიოზულ ცვლილებებს იწვევს.

ევოლუცია გენეტიკურ ცვალებადობას საჭიროებს. ცვალებადობას მუტაცია წარმოქმნის. ლაბორატორიული პოპულაციების (თავდაპირველად ჰომოზიგოტური) ათწლეულების განმავლობაში მიმდინარე გენეტიკური კვლევებიდან ვიცით, რომ ახალი მუტაციები ყველა ფენოტიპური თვისების როგორც სუსტ, ასევე ძლიერ ცვლილებებს წვევს (იხ. მე-8 თავი). რაოდენობრივი თვისებების ცვალებადობას მუტაციები, როგორც ჩანს, ლიმიტის გარეშე იწვევს. ამ ცვალებადობას ათასწლეულების განმავლობაში ადამიანი შინაური მცენარეებისა და ცხოველების ჯიშების გამოსაყვანად იყენებს. ეს ჯიშები მორფოლოგიით ერთმანეთისგან მეტად განსხვავდება, ვიდრე ბუნებრივი ორგანიზმების ოჯახები. მიკროორგანიზმების პოპულაციების ლაბორატორიული კვლევებიდან ახალი მუტაციების წარმოქმნა ვნახეთ, რომლებიც სწრაფ ადაპტაციას უზრუნველყოფს ტემპერატურის ცვლილების, მომწამვლელი ნივთიერებების, ან გარემოს ცვლილების მიმართ. მოლეკულურ დონეზე ჩატარებულმა ლაბორატორიულმა კვლევებმა იგივე ტიპის მუტაციები გამოავლინა, რომლებიც ბუნებრივ პოპულაციებში არსებობს და სახეობებს განასხვავებს. ეს მუტაციები არის: ფუძე წყვილების ჩანაცვლებები, გენების გაორმაგება, ქრომოსომების გადაჯგუფება და გადაადგილებადი გენეტიკური ელემენტების გადატანა. გენეტიკოსები და მოლეკულური ბიოლოგები თანხმდებიან, რომ სახეობებს შორის გენებში და გენომებში განსხვავება მუტაციების ბუნებრივი პროცესის შედეგად წარმოიქმნა. დღეს ეს პროცესი კარგად შესწავლილია.

ვიცით, რომ ბუნებრივი პოპულაციების უმეტესობას გენეტიკური ცვალებადობა ახასიათებს. ეს თვისება ხელოვნურ ან ბუნებრივ გადარჩევამე სწრაფი რეაგირების საშუალებას იძლევა (იხ. მე-9, მე-11 და მე-12 თავები). ამ წიგნში განვიხილეთ ალელების სიხშირეების სხვაობა ახლად დაარსებულ პოპულაციებს შორის, რომელიც მხოლოდ გენეტიკური დრეიფით იყო გამოწვეული (იხ. მე-10 თავი). ევოლუციურმა ბიოლოგებმა აღრიცხეს ბუნებრივი გადარჩევის ასობით მაგალითი, რომელიც გენეტიკურ და ფენოტიპურ ცვალებადობაზე მოქმედებს (იხ. მე-12 და მე-13 თავი). მათ ასობით შემთხვევა აღწერეს, როცა პოპულაციამ მიმართულ გადარჩევამე საპასუხოდ გარემოს ახალი ფაქტორების მიმართ ადაპტირდა: ინსექტიციდების, ჰერბიციდების და ანტიბიოტიკების მიმართ რეზისტენტულობიდან დაწყებული, სხვადასხვა რაციონის ევოლუციით დამთავრებული (იხ. მე-13 თავი).

სახეობათა წარმოშობას ძალიან დიდი დრო სჭირდება, მაგრამ სახეობათა წარმოშობის ზოგი პროცესის დანახვა საკუთარი თვალთავე შეიძლება. ლაბორატორიულ პოპულაციებს შორის ავითარებენ შესამჩნევ რეპროდუქციულ იზოლაციას. შემდეგ მცენარეების იმ სახეობებს, რომლებიც ნამვილად პოლიპლოიდის და ჰიბრიდიზაციის შედეგად წარმოიქმნენ აჯვარებენ მათ მშობლიური ფორმებთან და სელექციის დახმარებით დიაგნოსტიკური თვისებების მქონე ახალ სახეობებს იღებენ და (იხ. მე-16 თავი).

დღესთვის ევოლუციის ძირითადი მიმემები კარგად ცნობილია და დოკუმენტირებული. ხანგრძლივადიანი ევოლუციის ორი ძირითადი კომპონენტია ანაგენიზი (ევოლუციურ შტოებში თვისებების ცვლილება) და კლადოგენეზი (საერთო წინაპრისგან ორი ან მეტი ევოლუციური შტოს წარმოშობა). ამ მოვლენების სინამდვილეს უამრავი წყაროდან მიღებული ფაქტი ადასტურებს (მოლეკულური ბიოლოგიიდან დაწყებული პალეონტოლოგიით დამთავრებული). უკანასკნელი საუკუნის განმავლობაში მეცნიერებმა მანამდე უცნობი მრავალი ევოლუციური პროცესი აღმოაჩინეს. ახლა ვიცით, რომ ზოგი სახეობა შეიძლება ჰიბრიდიზაციის შედეგად წარმოიშვას, რომ დნმ-ის ზოგი თანმიმდევრობა მოძრავია და შეიძლება სხვა გენების მუტაციები გამოიწვიოს. მაგრამ არც ერთმა მეცნიერულმა დაკვირვებამ ეჭვი არ შეიტანა ევოლუციის ძირითადი მექანიზმების (როგო-

რიც არის ბუნებრივი გადარჩევა) რეალობაში. ისევე, როგორც ძირითადი ისტორიული მოვლენების (მაგალითად, თვისებების ტრანზფორმაცია და სიცოცხლის ყველა ცნობილი ფორმის საერთო წინაპრისგან წარმოშობა) რეალობაში. შეადარეთ მტკიცებულებების მთელი ეს სიმრავლე ზეგუნებრივი შემოქმედის ან გონივრული გეგმის შესახებ არსებულ მონაცემებს, ასეთი მონაცემები უბრალოდ არ არსებობს.

## **კრეაციონისტული არგუმენტების გახატილება**

კრეაციონისტები მრავალფეროვანი ორგანიზმების და მათი თვისებების არსებობას სასწაულს ანუ ზეგუნებრივ ჩარევას მიაწერენ. როგორც უკვე ვთქვით, სასწაულების პროგნოზირება და ზეგუნებრივ პროცესებზე ექსპერიმენტების ჩატარება შეუძლებელია, ამიტომ კრეაციონისტები საკუთარი თეორიის დამამტკიცებელ კვლევებს არც ატარებენ. მაშასადამე, „კრეაციონისტული მეცნიერება“ მტკიცებულებების ძებნის მაგივრად, მთლიანად გადართულია ევოლუციური მეცნიერების მცდარობის დადასტურებაზე. კრეაციონისტები ცდილობენ იმის ჩვენებას, რომ ბიოლოგიური მოვლენები ყოველგვარი კამათის გარეშე, გონივრული გეგმის პროდუქტია. ქვემოთ ჩამოთვლილია კრეაციონისტების ყველაზე გავრცელებული არგუმენტები და შესაბამისი კონტრარგუმენტები.

1. **ევოლუცია მეცნიერების ფარგლებს სცილდება, ვინაიდან მასზე დაკვირვება შეუძლებელია.**  
 ევოლუციურ ცვლილებებზე დაკვირვება სინამდვილეში შესაძლებელია, რაც ამ თავის დასაწყისში ვნახეთ. ნებისმიერ შემთხვევაში მეცნიერება მხოლოდ პირდაპირ დაკვირვებაზე დამოკიდებული არ არის ის ჰიპოთეზების ვარაუდის დაკვირვებით შემოწმებაა. ამისთვის პროცესებზე ან ბიოლოგიურ ერთეულებზე პირდაპირი დაკვირვება აუცილებელი არ არის.
2. **ევოლუციის არსებობის დამტკიცება შეუძლებელია.**  
 მეცნიერებაში რაიმეს აბსოლუტური დამტკიცება მართლაც შეუძლებელია. „ფაქტები“ სინამდვილეში ძალიან სარწმუნო ჰიპოთეზებია. მათ სასარგებლოდ უამრავი მტკიცებულება მეტყველებს. ბიოლოგიის ნებისმიერი სფეროდან და პალეონტოლოგიიდან მიღებული უამრავი მტკიცებულება ევოლუციის არსებობას ადასტურებს, ევოლუციის საწინააღმდეგო მტკიცებულება კი არ არსებობს.
3. **ევოლუცია მეცნიერული ჰიპოთეზა არ არის, ვინაიდან მისი შემოწმება და დაკვირვების შედეგად უარყოფა შეუძლებელია.**  
 სინამდვილეში მრავალმა დაკვირვებამ შეიძლება ეჭვი შეიტანოს ევოლუციის სისწორეში. მაგალითად, ეს მოხდება, თუ მეცნიერები პრეკემბრიული პერიოდის ქანებში ძუძუმწოვრების ნამარხებს ნამდვილად აღმოაჩენენ. სამაგიეროდ, ბუნების ნებისმიერი საოცარი მოვლენა უსასრულო ძალაუფლებით ან ზეგუნებრივი გონიერებით შეიძლება აიხსნას. ამ ვარაუდის შემოწმება მართლაც შეუძლებელია.
4. **სამყაროს მოწესრიგებულობაც და ორგანიზმთა ადაპტაციებში არსებული წესრიგიც გონივრული გეგმის დასტურია.**  
 ბუნებაში არსებული წესრიგი, მაგალითად კრისტალების სტრუქტურა, ბუნებრივი მიზეზებით ყალიბდება და გონივრული გეგმის დასტური არ არის. ორგანიზმების აგებულებისა და ფუნქციების შესაბამისობა გენეტიკურ ცვალებადობაზე მოქმედი ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია. ეს მრავალ ექსპერიმენტულ და ბუნებრივ პოპულაციაზე დაკვირვების შედეგად დასტურდება (იხ. მე-13 და მე-14 თავები). დარვინის მოსაზრებით შემთხვევითი პროცესების (გენეტიკური ცვალებადობის წარმოქმნა) და კანონზომიერი პროცესების (ბუნებრივი გადარჩევა) კომბინაცია ადაპტაციას იწვევს. ცოცხალი სამყაროს გეგმა და დანიშნულება სწორედ ამით აიხსნება და არ საჭიროებს ზეგუნებრივი ძალების ჩარევას.
5. **უფრო რთული აგებულების ევოლუცია თერმოდინამიკის მეორე კანონს არღვევს, რომლის მიხედვით, ენტროპია (უწესრიგობა) იზრდება.**  
 ეს შეხედულება ფიზიკის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი კანონის არასწორი ინტერპრეტაციაა. თერმოდინამიკის მეორე კანონი მხოლოდ ჩაკეტილ სისტემებს მიესადაგება, მაგალითად მთელ სამყაროს. ადგილობრივ, ღია სისტემებში წესრიგი და სირთულე ენერჯის შემოდინების შედეგად შეიძლება გაიზარდოს. იგივე დასტურდება ინდივიდუალური ორგანიზმების განვითარებისას, რომლებშიც



ბიოქიმიურ რეაქციებს მზიდან მიღებული ენერგია წარმართავს.

**6. არაცოცხალი მატერიიდან სიცოცხლის უმარტივესი ფორმის წარმოშობა თითქმის შეუძლებელია. მხოლოდ 100 ფუძისგან შემდგარი ფუნქციონალური, ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობების შემთხვევითი დაჯგუფების ალბათობა 1/4100-ია, რაც მეტისმეტად მცირე რიცხვია. გარდა ამისა, მეცნიერებს არაცოცხალი მატერიიდან სიცოცხლე არასდროს მიუღიათ.**

მართალია, რომ ნუკლეინის მჟავების და რეპლიცირებული ფერმენტების სრულად თვითგამრავლებადი სისტემა, ლაბორატორიაში მარტივი, ორგანული ნაერთებიდან ნამდვილად არავის მიუღია, თუმცა მეცნიერული პროგრესის ისტორია ადასტურებს, რომ თუ მეცნიერებამ რაიმეს მიღწევა რამდენიმე ათწლეულის განმავლობაში ვერ შეძლო, ეს არ ნიშნავს, რომ ამ მიზანს შეუძლებელია ვერ მიაღწევს (და თუნდაც თუ ადამიანი თავისი შესაძლებლობების შემზღვევების გამო ამ მიზანს ვერ მიაღწევს, რატომ უნდა ჩავთვოთ აქ ზებუნებრივი ძალა?) სიცოცხლის სავარაუდო წარმოშობის გზების კრიტიკული ეტაპების დემონსტრირება ლაბორატორიულად შესაძლებელია. ეს ეტაპებია პურიფიკაციის, პირიმინიდინების და ამინომჟავების აბიოტური სინთეზი და მოკლე რნმ-ის თვითრეპლიკაცია (იხ. მე-5 თავი). არა გვაქვს საფუძველი ვიფიქროთ, რომ პირველ თვითრეპლიკაციურ ან პოლიპეპტიდების მაკოდირებელ ნუკლეინის მჟავებს აუცილებლად რაიმე კონკრეტული თანმიმდევრობა უნდა ჰქონოდათ. თუ ასეთი თვისებების მქონე მრავალი თანმიმდევრობა არსებობს, მაშინ მათი წარმოქმნის ალბათობა მკვეთრად იზრდება. გარდა ამისა, სიცოცხლის წარმოშობის პრობლემა სრულიად განსხვავდება სიცოცხლის მოდიფიკაციისგან და დივერსიფიკაციისგან, რომელიც სიცოცხლის ერთხელ წარმოიქმნის შემდეგ ხდებოდა. ჩვენ სიცოცხლის წარმოშობის შესახებ შეიძლება არაფერი ვიცოდეთ, მაგრამ საერთო წინაპრისგან სიცოცხლის სხვადასხვა ფორმების ევოლუციის გააზრება და დამტკიცება შეუძლოა.

**7. მუტაციები საზიანოა და ახალ, რთულ, ადაპტაციურ თვისებებს არ წარმოშობს.**

მუტაციების უმეტესობა მართლაც საზიანოა და ბუნებრივი გადარჩევა მათ პოპულაციებიდან რიცხავს. თუმცა, ზოგიერთი მუტაცია სასარგებლოა, რასაც მრავალი ექსპერიმენტი ადასტურებს (იხ. მე-8 და მე-13 თავი). როგორც წესი, რთული ადაპტაციები არა მხოლოდ ერთეულ მუტაციებზე დაფუძნებული, არამედ მუტაციების კომბინაციაზე, რომელთა სიხშირე ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ერთბაშად ან თანდათანობით იზრდება.

**8. ბუნებრივი გადარჩევა უვარგის მუტანტებს უბრალოდ გამორიცხავს, ახალ თვისებებს კი არ ქმნის.**

„ახალი“ თვისებები უმეტესად მანამდე არსებული თვისებების მოდიფიკაციაა. მათი ზომა, ფორმა, განვითარების დრო და ორგანიზაცია შეცვლილია (იხ. მე-3, მე-4 და 21-ე თავები). იგივე ხდება მოლეკულურ დონეზეც (იხ. მე-19 თავი). ბუნებრივი გადარჩევა ასეთ მოდიფიკაციებს რამდენიმე ან მრავალი ლოკუსის ალელების სიხშირეების გაზრდით ისე ქმნის, რომ აქამდე შეუძლებელი ალელების კომბინაციები (მათი იშვიათობის გამო) შესაძლებელი ხდება. როგორც ლაბორატორიულ, ასევე ბუნებრივ პოპულაციებზე ჩატარებული დაკვირვება და ექსპერიმენტი ბუნებრივი გადარჩევის ეფექტურობას ადასტურებს.

**9. რთულ სტრუქტურები შემთხვევით ვერ წარმოიქმნება.**

ეს არგუმენტი სწორია, მაგრამ ბუნებრივი გადარჩევა დეტერმინისტული და არა შემთხვევითი პროცესია. ევოლუციის შემთხვევითი პროცესები (მუტაცია და გენეტიკური დრეიფი) სირთულის ევოლუციას არ იწვევს. მართლაც, როცა ბუნებრივი გადარჩევა სუსტდება, რთული სტრუქტურები, როგორც არის გამოქვეყნებულში მობინადრე ცხოველების თვალი, ნელ-ნელა გადაგვარდება, რაც ნაწილობრივ გამოწვეულია გენეტიკური დრეიფის შედეგად ნეიტრალური მუტაციების დაფიქსირებით.

**10. რთული ადაპტაციები, როგორცაა ფრთები, თვალები და ბიოქიმიური გზები, თანდათანობით ვერ ჩამოყალიბდებოდა, ვინაიდან მათი განვითარების პირველი ეტაპები ადაპტაციური ვერ იქნებოდა. მსგავსი ადაპტაციის სრული სირთულე აუცილებელი პირობაა და ევოლუცია მას ერთი ნაბიჯის გავლით ვერ შექმნის.**

ეს იყო პიველი პროტესტი, რომელიც დარვინის „სახეობათა წარმოშობა“-ს დახვდა. გონივრული გეგმის თეორიის დამცველები ბოლო დროს მას „მინიმალურ სირთულეს“ უწოდებენ. პიველი: მრავალი რთული თვისება, როგორცაა ჰემოგლობინი ან თვალი, სხვადასხვა ორგანიზმებში სირთულის მრდის ეტაპებს ავლენს (იხ. მე-3, მე-4, მე-5 და 21-ე თავები). „ნახევარ თვალი“ ანუ თვალი, რომელსაც სინათლის სიბნელისგან გარჩევა შეუძლია, მაგრამ არ შეუძლია ობიექტის ფოკუსირება და ფორმის გარჩევა, უკეთესია, ვიდრე თვალის არარსებობა. გარდა ამისა, მრავალი სტრუქტურა ახალი ფუნქციების შესასრულებლად იცვლება (იხ. მე-3 და 21-ე თავები). დღეს ვხედავთ ამ ადაპტაციების „დასრულებულ ვარიანტს“, რომელიც მართლაც საჭიროებს მრავალი კომპონენტის მუსტ კოორდინაციას, რომ აშუა-

მინდელი ფუნქცია შესარულოს. მაგრამ განვითარების ადრეული ეტაპები, რომლებზეც განსხვავებული ან ნაკლებად რთული ფუნქციები უარესად სრულდებოდა, წინაპრულ ფორმასთან შედარებით გაუმჯობესება იყო. ძუძუმწოვრების თავის ქალას და ყბის ევოლუცია (იხ. მე-4 თავი) ამ მოვლენის კარგი მაგალითია.

ბომბარდიერი ხოჭოები (სურათი ამ თავის დასაწყისში) გონივრული გეგმის მომხრეების საყვარელი მაგალითია. მათი ამრით, ხოჭოს უნიკალური თავდაცვის სისტემა (ქიმიური ნივთიერებების გამოყოფა) უნიკალურია და ევოლუციის შედეგად ვერ განვითარდებოდა. სინამდვილეში, ხოჭოების ბევრ სახეობას ბომბარდიერი ხოჭოებისთვის დამახასიათებელი თავდაცვის სისტემის კომპონენტები აქვს. ბომბარდიერის მონათესავე სახეობები ამ რთული სისტემის ქიმიური და ანატომიური ელემენტების შუალედურ სტადიებს ავლენ. მარკ ისაკს ეკუთვნის საინტერესო საიტი [www.talkorigins.org/faqs/bombardier.html](http://www.talkorigins.org/faqs/bombardier.html), სადაც გონივრული გეგმის მომხრეების ეს არგუმენტი მთლიანად გაბათილებულია.

**11. თუ შეცვლილი სტრუქტურა, როგორც არის ჟირაფის გრძელი კისარი, სასარგებლოა, რატომ არა აქვს ასეთი სტრუქტურა ყველა სახეობას?**

ეს შეკითხვა საკმაოდ გულუბრყვილოა, ვინაიდან არ ითვალისწინებს, რომ სხვადასხვა სახეობები და პოპულაციები განსხვავებულ ეკოლოგიურ ნიშებში და გარემოში ცხოვრობენ, სადაც სხვადასხვა თვისებები ადაპტაციური. იგივე ეხება ყველა თვისებას, მათ შორის „გონიერებას“.

**12. თუ თანდათანობით ევოლუცია მიმდინარეობს, მაშინ სახეობებს შორის ფენოტიპური სიცარიელებები არ უნდა არსებობდეს და კლასიფიკაცია შეუძლებელი იქნება.**

ბევრი შეუთავსებელი ორგანიზმი შუალედური სახეობებით არის დაკავშირებული. ამ შემთხვევაში მაღალი რანგის ტაქსონებად კლასიფიკაცია მართლაც საკმაოდ პირობითია (იხ. მე-3 თავი). სხვა შემთხვევებში სიცარიელებები შუალედური ფორმების გადაშენების გამო არსებობს (იხ. მე-4 თავი). გარდა ამისა, თუმცა ევოლუციის დიდი ნაწილი თანდათანობით ხდება, მაგრამ ფენოტიპზე ძლიერი გავლენის მქონე ზოგიერთი სასარგებლო მუტაცია გარკვეულ როლს ასრულებს. ევოლუცია გრადუალურია თუ არა, ეს ემპირიული საკითხია და არა თეორიული აუცილებლობა.

**13. ნამარხები არ შეიცავს იმ გარდამავალ ფორმებს, რომლებიც სიცოცხლის ძირითადი ფორმების წარმოშობას ასახავს.**

ეს გავრცელებული არგუმენტი აბსოლუტურად არასწორია, ვინაიდან ნამარხებში ბევრი შუალედური ფორმა გვხვდება (იხ. მე-4 თავი). კრეაციონისტები ზოგჯერ რიტორიკულ ხრიკებს იყენებენ, მაგალითად, *Archaeopteryx*-ს ბუმბულების არსებობის გამო ფრინველად თვლიან და რეპტილიებსა და ფრინველებს შორის შუალედური ფორმების არარსებობას ამტკიცებენ.

**14. ნამარხები დროის მონაკვეთებს ობიექტურად არ ასახავს, ვინაიდან სტრატები ნამარხების შემცველობის მიხედვით არის კლასიფიცირებული და შემდეგ ევოლუციის არსებობის დაშვების საფუძველზე სხვადასხვა ასაკით თარიღდება.**

გეოლოგებმა, რომლებსაც ევოლუციის არ სჯეროდათ, ვინაიდან „სახეობათა წარმოშობა“ ჯერ გამოქვეყნებულიც არ იყო, იცოდნენ ნამარხების დროში განლაგების შესახებ. ამ ნამარხებით გეოლოგები სხვადასხვა პერიოდებს ახასიათებდნენ. გეოლოგიური პერიოდების უმეტესობა ამ ნამარხების მიხედვით დაასათაურეს. მოგვიანებით რადიოაქტიური დათარიღების და სხვა მუსტი მეთოდების საშუალებით გეოლოგიური სტრატების აბსოლუტური ასაკი დადინდა.

**15. რუდიმენტული თვისებები სინამდვილეში ფუნქციონალურია.**

კრეაციონისტების ამრით, გონიერ შემოქმედს მიზანი ან გეგმა მისი ქმნილების ყველა ელემენტში აქვს ჩადებული. მაშასადამე, ორგანიზმების ყველა თვისებას ფუნქცია უნდა ჰქონდეს. კრეაციონისტები ადაპტაციას ამ მოსაზრების დასაბუთებისთვის იყენებენ. თუ ევოლუცია სიმართლეა, მაშინ მოსალოდნელია უფუნქციო, არასრულყოფილი და ნაკლებად ადაპტაციური სტრუქტურების არსებობა. მათი გამოუსადეგრობის ან მაგნი თვისებად გადააქცევა შეეძლო ორგანიზმის გარემოს ან სიცოცხლის ნირის ცლილებას. როგორც აღვნიშნეთ, ორგანიზმებს მორფოლოგიურ და მოლეკულურ დონეზე ბევრი ასეთი თვისება ახასიათებს.

**16. ევოლუციის კლასიკური მაგალითები სიმართლეს არ შეეფერება.**

ზოგიერთი კრეაციონისტი თვლის, რომ ევოლუციის თითქმის ყველა სახელმძღვანელოში მოყვანილ კვლევებს შეცდომაში შეყვავართ. ევოლუციური ბიოლოგები კი უსირცხვილოდ ფარავენ ამ შეცდომებს. მაგალითად, კრეაციონისტების ამრით, ერნსტ ჰეკელმა მე-19 საუკუნეში ხერხემლიანების ემბრიონების

მსგავსება ხელოვნურად გააბუქა. ბიოლოგებს არა აქვთ საფუძველი, რომ ასეთი მსგავსებები ევოლუციის მტკიცებულებად ჩათვალონ. კიდევ ერთი მაგალითია ჰ.ბ.დ. კეტლველის მიერ არყის ხის პეპელაზე ჩატარებული ინდუსტრიული მელანიზმის კლასიკური ექსპერიმენტი. კეტლველმა მტაცებელი ფრინველების მიერ გამოწვეული ბუნებრივი გადარჩევის არსებობა დაამტკიცა. კრეაციონისტები კეტლველს ტყუილში ადანაშაულებენ.

დავუშვათ, ეს და ზოგიერთი სხვა ექსპერიმენტი მართლაც მცდარია. პირველ რიგში ეს არ ნიშნავს, რომ ამ სახელმძღვანელოს ავტორები ან სხვა თანამედროვე ბიოლოგები შეცდომას ხელოვნურად ფარავენ. მათ შესაძლოა უბრალოდ არ შეამოწმეს, ან არ გაანალიზეს ორიგინალური კვლევები და სხვა წიგნებს ან „მეორად“ წყაროებს დაეყრდნენ. ეს მეცნიერები შეიძლება ზარმაცები და დაუდევრები არიან, მაგრამ სახელმძღვანელოს ავტორს ყველა მოყვანილი კვლევის დაწვრილებით შესწავლა არ შეუძლია. ნებისმიერ შემთხვევაში სიცრუეში დადანაშაულება სწორი არ არის. მეორე; ევოლუციის ძირითადი მტკიცებულებების სისწორე ჰეკელის ან კეტლველის კვლევებთან კავშირში არ არის. სწორედ ევოლუციურმა ბიოლოგებმა (და არა კრეაციონისტებმა) გამოავლინეს, რომ ჰეკელმა ემბრიონების „ჩანახატები“ მართლაც თავისი მოსაზრების სასარგებლოდ შეცვალა. მაგრამ ხერხემლიანების მრავალ ემბრიონეს ბევრი საერთო თვისება (მაგალითად ნოტოქორდა, ან ფარინგიული ტომარაკები, მათ ხშირად შეცდომით ლაყუჩების რკალებს უწოდებენ) მართლაც აქვს და ემბრიონები ნამდვილად უფრო გვიან ერთმანეთს, ვიდრე სხვადასხვა ცხოველები განვითარების უფრო გვიან ეტაპზე. ამავე დროს გარეგანი აგებულების და განვითარების მექანიზმების მსგავსება არა მხოლოდ ხერხემლიანების ემბრიონებში გვხვდება, არამედ ცხოველების და მცენარეების მრავალ ჯგუფში. ბუნებრივი გადარჩევა და სწრაფი ევოლუციური ცვლილებები იმდენ სახეობაშია აღმოჩენილი, კეტლველის ისტორია სულაც რომ გამოგონილი იყოს, ბუნებრივი გადარჩევის პრინციპები არ დაზარალებულა კეტლველის იდეა, რომ ფრინველები გამორჩეულად ესხმიან მუქ და ღია პეპლებს მრავალ ექსპერიმენტზე დაფუძნებული. სხვა მკვლევრებმა ამ იდეას ბევრი რამ შემატეს. მათ აჩვენეს, რომ ამ სახეობაში მელანიზმის დაკარგვის ევოლუციაზე სხვა გადარჩევითი ფაქტორები მსგავსად მოქმედებს. რამდენიმე ძველ კვლევაში მართლაც შეიძლება ბევრი შეცდომა იყოს დაშვებული, მაგრამ მეცნიერების მიერ მომდევნო ათწლეულებში ჩატარებულ კვლევებს ისინი ვერ დაჩრდილავენ.

შეცდომებზე და ტყუილებზე მოსაუბრე კრეაციონისტებმა კარგად იციან, რომ ევოლუციური ბიოლოგიის ძალა მხოლოდ ამ კვლევებით არ შემოიფარგლება. მათი უმეტესობა ბუნებრივ გადარჩევას და „მიკრო-ევოლუციას“, როგორცაა პეპლების შეფერილობის ცვლილება, აღიარებს. კრეაციონისტების იერში გათლილია იმაზე, რომ მათი მკითხველები ევოლუციის სისწორეზე ვერ იმსჯელებენ. კრეაციონისტები უბრალოდ ცდილობენ ევოლუციური მეცნიერების სიმართლე ეჭვქვეშ დააყენონ და არ მისცენ თავიანთ მიმდევრებს ევოლუციის არსებობა — არარსებობის გააზრების საშუალება. გვახსოვდეთ, რომ თუნდაც ზოგიერთი მეცნიერი სულელი (რაც იშვიათია) ან მატყუარა (რაც ამჯერად თითქმის გამორიცხულია) იყოს, მეცნიერების სოციალური პროცესი შეცდომებს აუცილებლად გამოავლენს და ძირითადი მტკიცებულებებისადმი რწმენას კვლავ აამაღლებს.

**17. ევოლუციურ ბიოლოგებს შორის არსებული უთანხმოება ადასტურებს, რომ დარგინი ცდებოდა. ყველაზე ცნობილმა ევოლუციონისტებმაც კი მიატოვეს ბუნებრივი გადარჩევის თეორია. ევოლუციის მოძღვრება მთლიანად ჩიხშია მოქცეული.**

მეცნიერებს შორის უთანხმოება დამახასიათებელია ნებისმიერი დარგისთვის. ეს თვისება მეცნიერულ პროგრესს განაპირობებს. უთანხმოება კვლევის სტიმულს აჩენს და მეცნიერების სიცოცხლის ნიშანია. კრეაციონისტები ევოლუციური ბიოლოგების მოსაზრებებს არასწორად იგებენ ან მათ არასწორ ინტერპრეტაციას აკეთებენ. ევოლუციონისტები იმაზე კამათობენ, რომ: (ა) ნამარხებში მკვთარი გადასვლები უფრო ხშირია, ვიდრე თანდათანობითი ცვლილება (პერიოდულად დარღვეული წონასწორობა); (ბ) სახეობების მრავალი თვისება შეიძლება ადაპტაციური არ იყოს; (გ) ევოლუცია როგორც დიდი, ასევე მცირე გავლენის მქონე მუტაციებს მოიცავს და (დ) ბუნებრივი გადარჩევა სიცოცხლის ისტორიაში ბევრი ძირითადი მოვლენის და მიმართულების მიგმს ვერ ხსნის. ყველა ევოლუციური ბიოლოგი თანხმდება, რომ ადაპტაციური თვისება შემთხვევით მუტაციებზე ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად ვითარდება. მთელი ეს დებატები ეფუძნება ევოლუციაზე გავლენის მქონე ფაქტორების შეფარდებითი სიხშირის და მნიშვნელობის შესახებ არსებულ განსხვავებულ აზრს. ეს ფაქტორებია: დიდი ან მცირე ეფექტის მქონე მუტაციები, გენეტიკური დრეიფი, ან ბუნებრივი გადარჩევა. მეცნიერებს აინტერესებს რა არის უფრო ხშირი და მნიშვნელოვანი: ძლიერი მუტაცია თუ სუსტი მუტაცია, გენეტიკური დრეიფი ან ბუნებრივი გადარჩევა, ინდივიდუალური გადარჩევა ან სახეობების გადარჩევა, ადაპტაცია თუ შემლუღვა (იხ. მე-11, მე-20 და 21-ე თავები). სხვადასხვა პროცესების მნიშვნელობის შესახებ ამოთქმული არგუმენტები ევოლუციის ისტორიულ ფაქტს ეჭვქვეშ არ აყენებს. საერთო წინაპრისგან სახეშეცვლილი შთამომავლობის წარმოშობა რეალური მოვლენაა. ამ საკითხზე ევოლუციურ ბიოლოგებში უთანხმო-



ება არ არსებობს.

**18. ადამიანისმაგვარ მაიმუნებსა და ადამიანს შორის შუალედური ნამარხები არ არსებობს. აგსტრალოპითეკუსები სინამდვილეში უბრალოდ მაიმუნები არიან. ადამიანებსა და ცხოველების შემეცნების უნარს შორის გადაულახავი უფსკრულია.**

ეს შეხედულება ევოლუციური ისტორიის ერთ კონკრეტულ შემთხვევას ეხება, მაგრამ ეს შემთხვევა კრეაციონისტებისთვის ყველაზე მნიშვნელოვანია. ეს შეხედულება უბრალოდ მცდარია. ჰომინიდების ნამარხები თვისებების ევოლუციის შუალედურ სტადიებს აგლენს: ხელების, ფეხების, კბილების, სახის სტრუქტურის, ქალას მოცულობის შუალედური ფორმების არსებობის მტკიცებულებები დღეისთვის ნაპოვნია. ადამიანების და აფრიკული ადამიანისმაგვარი მაიმუნების დნმ-ის არაფუნქციონალური თანმიმდევრობები ძალიან მსგავსია და საერთო წინაპრის არსებობაზე მიუთითებს. ადამიანის გონებრივი შესაძლებლობები სხვა სახეობების შესაძლებლობებს ნამდვილად აღემატება, თუმცა ბევრი მეტალოგიური თვისება პრიმატებში და ძუძუმწოვრებში ჩანასახოვანი ფორმით გვხვდება.

**19. სამართლიანობა მოითხოვს, რომ მოსწავლეებმა ალტერნატიული თეორიები, როგორებიც არის მეზუზები და გონივრული გეგმის თეორიები, ასევე შეისწავლონ და შემდეგ დასკვნები თვითონ გამოიტანონ.**

ამ მსჯელობის ლოგიკას თუ მიყვებით, მასწავლებელმა მოწაფეებს სამყაროს შექმნის ათასობით მითი იმ ხალხის შიშით უნდა ასწავლოს, ვისაც ეს მითები სჭერა. ასტრონომიის, ქიმიის, ფიზიკის და სხვა ნებისმიერი მეცნიერული დარგის მასწავლებლებმა მეზუზები და გონივრული გეგმის თეორიები არსებობა უამრავი პროცესის ასახსნელად უნდა გამოიყენოს. მოწაფეების სწავლებისას ასეთი მიდგომის გამოყენება იგივეა, რაც ფედერალური სააგენტოების თანამშრომლებს საჰაერო კატასტროფის ასახსნელად მექანიკური გაუმართაობის, ტერორიზმის ან რაკეტის შეჭახების მაგივრად მეზუზები და გონივრული გეგმის თეორიები ჩაიხედონ (Alters and Alters 2001).

საბუნებისმეტყველო საგნების მასწავლებლებმა თანამედროვე მეცნიერების შინაარსი უნდა ასწავლონ მოწაფეებს (კარგად დადასტურებული ჰიპოთეზები და განხილვის სტადიაში მყოფი იდეები). მათ მოსწავლეს უნდა გააცნონ მეცნიერის საქმიანობა. რამდენიმე მეცნიერმა გადანწყობა სამეცნიერო ლიტერატურის გადამოწმება და იმ სტატიების მოძებნა, რომლებიც გონივრული გეგმის მომხრე მეცნიერებმა კრეაციონისტებმა გამოაქვეყნეს. ამ მეცნიერებმა ვერაფერი მოძებნეს. არ არსებობს იმის ნიშანი, რომ კრეაციონისტმა მეცნიერებმა თავიანთი კვლევები დასაბუთებლად წარადგინეს და არაობიექტურმა სამეცნიერო საზოგადოებამ მათ გამოქვეყნებაზე უარი თქვა. როგორც უკვე ვთქვით, მეზუზები და გონივრული გეგმის თეორიების ჰიპოთეზის შემოწმება შეუძლებელია, ამიტომ ამ საგანზე სამეცნიერო კვლევა ვერ ჩატარდება. ეს ნიშნავს, რომ ამ საგანს სამეცნიერო კურსში ვერ ვასწავლით.

### ევოლუციის დასაცავად

ჩვენი წიგნი ევოლუციურ მეცნიერებას ეხება, თუმცა საზოგადოების დარწმუნება ევოლუციის სიმართლეში ჩვენი მიზანი არ არის. ამ საკითხს ეხება წიგნი: Brian and Sandra Alters – *A Guide to the Creation/Evolution controversy* (2001). ავტორების აზრით, უამრავი ადამიანისთვის რელიგიური რწმენა მეცნიერულ ფაქტებზე უფრო ძლიერია. განსაკუთრებით იმათთვის, ვინც დარწმუნებულია, რომ მარადიულ ცხოვრებაში მათი ბედი დამოკიდებულია რწმენის რაიმე სისტემის მიმართ მორჩილებაზე. ამ თავში მოყვანილი არგუმენტები ასეთ რწმენას ვერ შეარყევს. მიუხედავად ამისა, წიგნში აღწერილი მეცნიერების არსი და ევოლუციის დამადასტურებელი ფაქტები სიმართლის მაძიებელ ადამიანზე ნამდვილად იმპოქმედებს. მაგრამ მნიშვნელოვანია ის გზა, რომლითაც ხდება ამ ფაქტების მოწოდება. ალტერსები ამას თავიანთ ნაშრომშიც აღნიშნავენ. ყველა, ვინც კრეაციონისტებთან საჯარო დებატებში მონაწილეობას გადანწყობს, კარგად უნდა გაეცნოს მათ არგუმენტებს და სტრატეგიას. განსაკუთრებით გონივრული გეგმის არსებობის მოძრაობას, რომელიც საკუთარ თავს მეცნიერებად აცხადებს, რაც სინამდვილეს არ შეესაბამება. წიგნში: *Creationism's Trojan Horse: The Wedge of Intelligent Design* (Barbara Forrest and Paul Gross 2004) ავტორები წერენ, რომ ეს მოძრაობა საკლასო ოთახებში ევოლუციურ თეორიასთან ერთად გონივრული გეგმის თეორიის დამკვიდრებას ცდილობს. მისი საბოლოო მიზანი კი არის საბუნებისმეტყველო მეცნიერების რელიგიურ ჩარჩოებში მოქცეული მეცნიერებით ჩანაცვლება.

### რატომ უნდა ვისწავლოთ ევოლუცია?

თუ ევოლუცია ამდენად წინააღმდეგობრივია, რატომ უნდა შევიწუხოთ თავი მისი სწავლებით? რატომ არ ამოვიღოთ ევოლუციის მოძღვრება სკოლის სამეცნიერო კურსიდან? ბოლოს და ბოლოს ევოლუცია აკადემიური საგანია და ადამიანთა ყოველდღიურ ცხოვრებაზე არ აისახება. ასე არ არის? ნამდვილად არა! ევოლუცია

მთელი ბიოლოგიის საფუძველია. ევოლუციის გააზრებას ყოველდღიურ ცხოვრებაზე ისეთივე გავლენა აქვს, როგორც ფიზიკას ან ქიმიას. ევოლუციური ბიოლოგიის კვლევა ჩვენს ყოველდღიურ ცხოვრებაზე პირდაპირ და არაპირდაპირ აისახება.

ადამიანთა საქმიანობაში მეცნიერების წარმატებული მონაწილეობა ფუნდამენტური მეცნიერების განვითარებას ემყარება. საბჭოთა კავშირში 30-60-იან წლებში ფუნდამენტური მეცნიერების უგულვებელყოფამ და დამახინჯებამ ტრაგიკული შედეგები გამოიწვია. ამ დრომდე რუსეთს და საბჭოთა კავშირს გენეტიკის და ევოლუციური გენეტიკის სფეროში წამყვანი როლი ეჭირა. სტალინის პერიოდში მენდელიზმი და დარვინიზმი არასასურველ და სახიფათო დასავლურ იდეოლოგიად აღიარეს. სტალინის ფავორიტმა აგრონომმა — ტროფიმე ლისენკომ გენეტიკა სახელმწიფოსთვის კაპიტალისტურ, ბურჟუაზიულ საფრთხედ გამოაცხადა. ის გაუძღვა გენეტიკოსების დევნის და დაპატიმრების კომპანიას. გენეტიკური კვლევა და სწავლება აიკრძალა. ლისენკო ადაპტაციის მენდელ-დარვინიანულ ხედვას უარყოფდა და ლამარკის მოძღვრებას იზიარებდა. ლამარკის მოძღვრების თანახმად, გარკვეული გარემო პირობები, მაგალითად დაბალი ტემპერატურა ორგანიზმების შთამომავლობაში მემკვიდრეულ ადაპტაციურ ცვლილებებს იწვევს. ლისენკომ საბჭოთა სოფლის მეურნეობა მთლიანად შეცვალა და ამ პრინციპზე დააფუძნა. შედეგი საბჭოთა კავშირის კვების მრეწველობისთვის და ადამიანებისთვის გამანადგურებელი აღმოჩნდა. მეტიც, საბჭოთა კავშირის კვების მრეწველობა დასავლეთის მეცნიერების აღმოჩენების გარეშე დარჩა (Soyfer 1994). არ არსებობს თავისუფალი მენიერული კვლევის მნიშვნელობის უფრო დრამატული გაკვეთილი. საბჭოთა კავშირი იმ მიანის მაგალითია, რომელიც მეცნიერების იდეოლოგიურ კონტროლს შეუძლია საზოგადოების კეთილდღეობას მოუტანოს.

სტუდენტებმა ევოლუციის შესწავლისას არა მხოლოდ ევოლუციური პროცესების წესებს, ფაქტებს და ისტორიას უნდა გაეცნონ, არამედ ევოლუციურ მეცნიერებაში გამოყენებული ცნებები და ჰიპოთეზების შემოწმების მეთოდებიც უნდა იცოდნენ. მაგალითად, ევოლუციური ბიოლოგები სახეობებში და სახეობებს შორის ცვალებადობის შესწავლაზე ამხვილებენ ყურადღებას. მათ მიერ გამოყენებული მიდგომები და მეთოდები ფართოდ გამოიყენება. გენეტიკურ და არაგენეტიკურ ცვალებადობას შორის განსხვავების ცოდნა, თუნდაც ჯანდაცვაშია სასარგებლო: ექიმმა და პაციენტმა უნდა იცოდნენ, რომ სხვადასხვა ადამიანი წამალზე (ან დავადებაზე) სხვადასხვანაირად რეაგირებს. გენეტიკურ და არაგენეტიკურ ცვალებადობას შორის არსებული განსხვავების ცოდნა ეთნიკური ან „რასობრივი“ ჯგუფების განსხვავებების ინტერპრეტაციაში გვეხმარება (იხ. მე-9 თავი). ევოლუციური ბიოლოგია აჩვენებს, რომ თვისება შეიძლება ძლიერ მემკვიდრეული იყოს, მაგრამ გარემოს შეცვლის შედეგად მაინც შეიცვალოს.

ჩვენ ევოლუციური ბიოლოგიის გამოყენების სფეროებს მოკლედ მიმოვიხილავთ.

### ჯანმრთელობა და მედიცინა

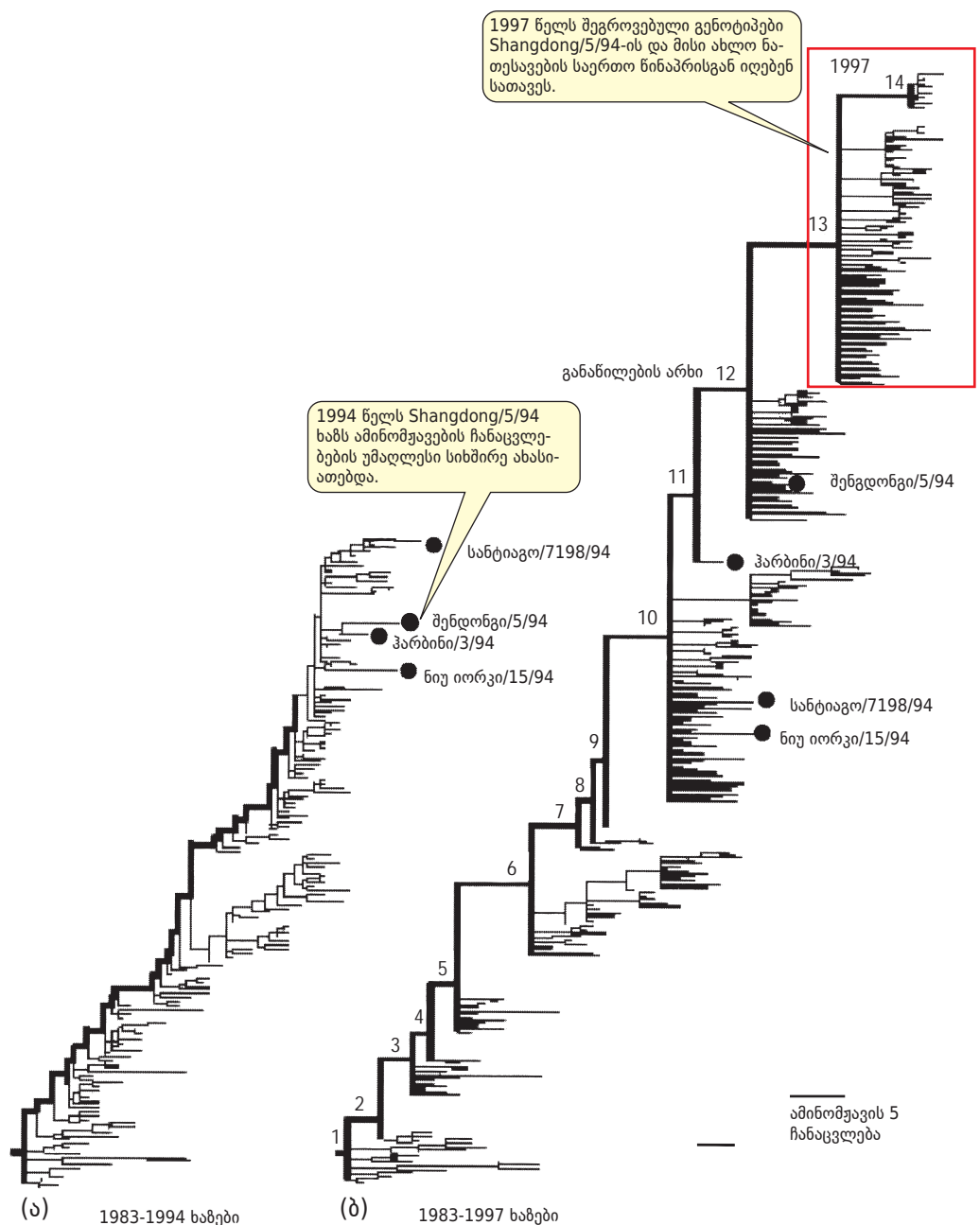
გენეტიკურ დაავადებებს გენების ან ქრომოსომების ცვლილება იწვევს. პოპულაციის გენეტიკის კვლევებით (მაგალითად, ჰემოგლობინების და G6PD ლოკუსის ცვალებადობა; იხ. მე-12 თავი) საფუძველი ჩაეყარა გენეტიკურ კონსულტაციას. გენეტიკური კონსულტაცია ადამიანს გენეტიკურად დაავადებული ბავშვის დაბადების ალბათობაზე ატყობინებს. კონკრეტული მუტაციის ინდივიდში დასადგენად, პიველ რიგში უნდა გენის და მუტირებული ადგილის რუკა შედგეს. ყველაზე ხშირად გამოიყენება არასწონასწორული შეჭიდულობის რუკის აგების მეთოდი (სამიანო ალელის და შეჭიდული მარკერის კავშირის მუდმივობის გამოყენებით; იხ. მე-9 თავი), რომელიც პოპულაციის გენეტიკას ეფუძნება. ევოლუციურ ბიოლოგებს დნმ-ის თანმიმდევრობაზე ბუნებრივი გადარჩევის მემოქმედების ადგილის განსაზღვრელი მეთოდებიც აქვთ შემუშავებული (იხ. მე-12 და მე-19 თავები). ეს პირველი ნაბიჯია გენის და მისი ცილის არასწორი ფუნქციონირების წარმოქმნის გააზრებაში. სახეობების შედარება ასევე ძალიან სასარგებლოა. ადამიანებში გენეტიკური დაავადების გამომწვევი მუტაციები ამინომჟავების იმ ადგილებზე ხდება, რომლებიც ცხოველების ტიპებში ერთი და იგივეა. მუტაციები ამინომჟავის ფუნქციონალურად უფრო რადიკალურ ცვლილებებს იწვევს, ვიდრე ამას სახეობებს შორის არსებული ცვალებადობა იძლევა (Miller and Kumar 2001). მამასადაც, სახეობების გენეტიკური შედარება გენეტიკური დაავადებების მიზეზების მოძიებაში გვეხმარება.

ევოლუციური ბიოლოგიის როლი გადამდები დაავადებების შესწავლაში და მათთან ბრძოლაში ძალიან დიდია. მისი მეშვეობით ავადმყოფობის გადამდანი ორგანიზმების გამრავლების მეთოდებს, პოპულაციის სტრუქტურას, გენეტიკურ ცვალებადობას და რაც ყველაზე მნიშვნელოვანია, მრავალი პათოგენური მიკროორგანიზმის ვირულენტობას და ანტიბიოტიკებისადმი რეზისტენტულობას ვსწავლობთ (იხ. მე-12 და მე-18 თავები). ევოლუციური კვლევები ვაქცინების შექმნისთვისაც მნიშვნელოვანია, ვინაიდან მუდმივად ჩნდება არსებული ვაქცინების მიმართ მდგრადი პათოგენების ახალი ხაზები. მეცნიერებმა (Robin Bbush et al. 1999) აღმოაჩინეს, რომ გრიპის A ვირუსი იმიტომ ვრცელდება, რომ მისი წარმატება ჰემაგლუტინინის გენის კოდონებზე არსებული მუტაციის შედეგად იზრდება (ადამიანის ანტისხეულების მთავარი სამიზნე). ამ მუტაციებს პოზიტიური გადარჩევა ახასიათებს. ასეთი ხაზების წინააღმდეგ საჭიროა ახალი ვაქცინების შემუშავება. ბუშმა ვირუსის 1993-1994 წლის ხაზებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირები განსაზღვრა და ის ხაზები დაადგინა (მაგალითად, Shangdong/5/94), რომლებმაც ჰემაგლუტინინის გენის პოზიტიურად გადარჩევად საიტზე მეტი

ამინომეავური ჩანაცვლებები განიცადეს (სურ. 22.2ა). მისი პროგნოზით, Shangdong/5/94 და მისი ნათესავები მოგვიანებით გავრცელებული ვირუსების წინაპრები არიან. პროგნოზი გამართლდა (სურ. 22.2ბ). ამ მეთოდის საშუალებით შესაძლებელია იმის დადგენა, თუ რომელი იშვიათი თანამედროვე ხაზები ახალ ეპიდემიურ ხაზებს წარმოქმნიან. ახალი ვაქცინების მომზადება შესაძლებელი გახდება ახალი ხაზების გავრცელებამდე.

ზოგიერთ შემთხვევაში შესაძლებელია ახალი ინფექციური დაავადების წარმოქმნის ადგილის და დროის დადგენა. მაგალითად, დღეს არსებობს ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსის ორი ძირითადი სახეობა. HIV-2 ვირუსი, რომელიც ლოკალიზებულია დასავლეთ აფრიკაში, და HIV-1 ვირუსი, რომელიც მთელს მსოფლიოშია გავრცელებული. ორივე ტიპი ხაზების რამდენიმე განსხვავებულ ჯგუფს მოიცავს. HIV-1 ვირუსის M ჯგუფი, რომელიც თავადაც რამდენიმე ქვეჯგუფს მოიცავს, დაავადების ძირითადი გამომწვევია. ამ ვირუსის სულ მცირე 18 მონათესავე ვირუსი (ლენტივირუსები) აფრიკული პრიმატების დაახლოებით 20 სახეობას აავადებს. ყოველი სახეობა განსხვავებული ვირუსის მატარებელია. ფილოგენეტიკურმა ანალიზმა აჩვენა, რომ HIV-2 ვირუსი მაიმუნის იმუნოდეფიციტის SIVsm ვირუსიდან წარმოიშვა, რომელიც შავ მანგაბების აავადებს, ხოლო HIV-1 ვირუსი შიმპანზეს ორი ქვესახეობის SIVcpz ვირუსიდან რამდენჯერმე წარმოიშვა (სურ. 22.3). HIV გენე-

**სურ. 22.2.** გრიპის A ვირუსის ეპიდემიური ხაზების პროგნოზი ფილოგენეტიკური ანალიზის შედეგად. (ა) გრიპის ვირუსის სახეობების ფილოგენეზი 1983 წლიდან გრიპის 1993-1994 სეზონამდე. სქელი ხაზი ერთ ევოლუციურ შტოს ასახავს, რომელიც ამ პერიოდში შთამომავლობის დატოვებაში წარმატებული იყო. დასათაურებელი წერტილები იმ შტოებს აღნიშნავს, რომლებიც ამინომეავების ჩანაცვლებების განსაკუთრებით მაღალ სიხშირეს ჰქმნაგლუტინინის გენის პოზიტიურად სელექციურ საიტებზე ავლენს. ჩანაცვლების უმაღლესი სიხშირე Shangdong/5/94-ს აქვს. მეცნიერებმა ივარაუდეს, რომ მომავალი ეპიდემია სწორედ ამ ან მისი მონათესავე ევოლუციური შტოს ბრალი იქნება. (ბ) ვირუსის ხაზების ფილოგენეზი 1983 წლიდან გრიპის 1996-1997 წლის სეზონამდე. ამ წლებში შეაგროვეს მე-13 და მე-14 კვანძებიდან წარმოშობილი გენოტიპები. ეს გენოტიპები მე-12 კვანძის გენოტიპის შთამომავლებია. მე-12 კვანძი Shangdong/5/94-ის და მისი ახლო ნათესავების საერთო წინაპარია. მეცნიერების პროგნოზი გამართლდა (From Bush et al. 1999 © AAAS.)





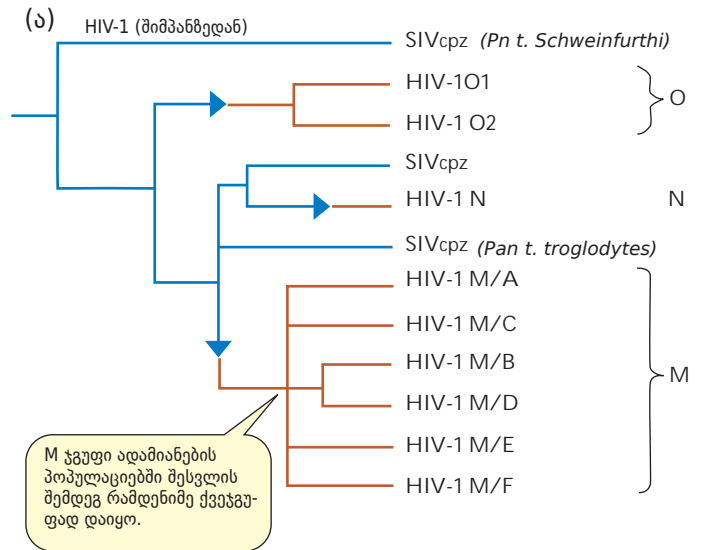
ბის თანმიმდევრობის ევოლუციის სიჩქარე საკმაოდ ზუსტად არის ცნობილი. ამის საშუალებით მკვლევრები HIV-1 ვირუსის M ჯგუფების საერთო წინაპარს მე-20 საუკუნის 30-იან წლებით ათარიღებენ. ეს დასკვნა არ შეესაბამება ჰიპოთეზას, რომ ადამიანის HIV-1 ვირუსი 1957-1960 წლებში პოლიოვირუსის ვაქცინების გამოცდისას დაშვებული შეცდომების შედეგად წარმოიშვა. ის შესაბამება ჰიპოთეზას, რომლის მიხედვით აფრიკაში HIV-1 ვირუსი ადამიანს შიმპანზეებიდან რამდენჯერმე გადაეცა. (ალბათ იმ შიმპანზეების სიხლიდან, რომლებსაც ბრაკონიერები კლავენ და საკვებად ყიდიან (Hahn et al. 2000; Korber et al. 2000). ჯვარედინ-სახეობრივი ინფიცირება პრიმატების სხვა ლენტივირუსებისთვისაც ცნობილია. მომავალში ადამიანმა სხვა ასეთი ვირუსები შეიძლება შეიძინოს.

ევოლუციური კვლევების საშუალებით შესწავლილია მრავალი ჩვეულებრივი ფიზიოლოგიური ფუნქცია. ამის მაგალითია ქსოვილების შეთავსებადობის გენების კომპლექსის ფუნქცია (იხ. მე-12 თავი). დარვინისეული მედიცინა ვითარდება და ადამიანის სწორი და არასწორი ფუნქციების ჰიპოთეზებს ამოწმებს. მაგალითად, დამტკიცებულია, რომ მაღალი სიცხე ადაპტაციური რეაქციაა, რომლის საშუალებით ორგანიზმი დაავადებას ებრძვის (Nesse and Williams 1994.) (*On evolution and medicine*, see also Trevathan et al. 1999; Stephens and Price 1996.)

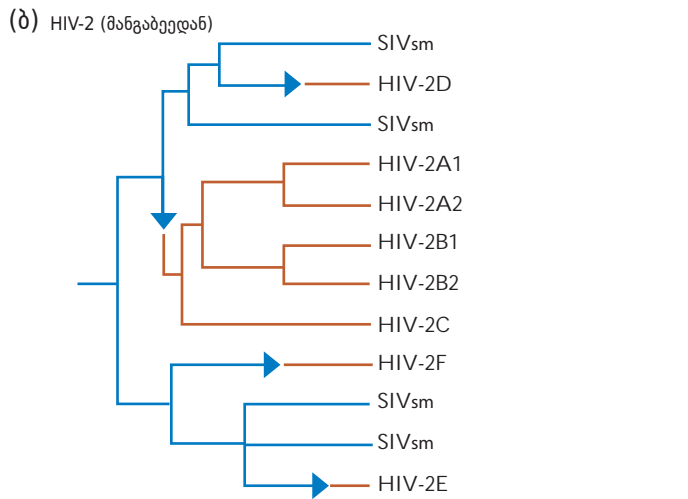
**სოფლის მეურნეობა და გუნებრივი რისკისაღი**

მოშიანურებული მცენარეების და ცხოველების გაუმჯობესებული ჯიშების გამოყვანა ხელოვნური გადარჩევის შედეგად ხდება. საუკუნეზე მეტია, რაც ევოლუციურ გენეტიკას და ცხოველების თუ მცენარეების შეჯვარებას მჭიდრო ურთიერთმომგებიანი კავშირი აქვს. ევოლუციის თეორიული მეთოდები და *Drosophila*-ს და სხვა ექსპერიმენტული ორგანიზმების კვლევები ტრადიციულ შეჯვარებას და თანამედროვე QTL ანალიზს აუმჯობესებს. QTL ანალიზი საინტერესო თვისებებზე ზეგავლენის მქონე გენების ადგილმდებარეობის დადგენა და დახასიათებაა (იხ. მე-13 თავი).

აგრონომებმა მწარე გამოცდილების ნიადაგზე ისწავლეს ის, რაც ევოლუციურმა გენეტიკოსებმა დიდი ხანია იცოდნენ: გენეტიკური მრავალფეროვნება პოპულაციის გრძელვადიანი წარმატებისთვის აუცილებელია. მაგალითად, 60-იანი წლების მიწურულს აშშ-ში დათესილი მარცვლეული მცენარეების 85%-ს ჰქონდა გენეტიკური ფაქტორი, რომელიც მამრი ყვავილების განვითარებას ზღუდავდა (ეს გენეტიკურად ერთგვაროვანი ჰიბრიდების გამოყვანისთვის იყო სასარგებლო). ამ ფაქტორის გამო მარცვლეული კულტურები სოკოების მუტანტი რასის მიმართ მგრძობიარე გახდა, რის გამოც 1970 წელს ამერიკის ეკონომიკამ 1 მილიარდი დოლარის ზარალი მიიღო. ეს მაგალითი სხვადასხვა მარცვლეული მცენარეების „ჩანასახოვანი პლაზმის“ საცავების არსებობის აუცილებლობას აჩვენებს. ასეთი საცავები შეიცავენ სხვადასხვა თვისებების გენების შემცველ მარცვლეულის ხაზებს, მაგალითად, დაავადების რეზისტენტულობის. სასარგებლო გენები შეიძლება მოიძებნოს მარცვლეული მცენარეების მონათესავე ველურ სახეობებში. ტომატის გენეტიკური და ევოლუციური კვლევების ჩატარებისას მეცნიერებმა სამხრეთ ამერიკაში გავრცელებული ტომატის მონათესავე სახეობების კვლევა დაიწყეს. ამ სახეობებში სხვადასხვა დაავადებისადმი რეზისტენტულობის 40-მდე გენი აღმოჩნდა. მეცნიერებმა ამ გენებიდან 20 გენი კულტივირებულ ტომატში შეჯვარების გზის შეიტანეს. ველური სახეობების სხვა თვისებების გენების კვლევა, მაგალითად, გვალვის ან მარილიანობის მიმართ ტოლერანტობის თვისების, ღვინოსა და გრძელდება. ეს კვლევა ფილოგენეტიკას, ევოლუციურ გენეტიკას და



M ჯგუფი ადამიანების პოპულაციებში შესვლის შემდეგ რამდენიმე ქვეჯგუფად დაიყო.



სურ. 22.3. ადამიანის იმუნოდეფიციტის ორი ძირითადი ტიპის HIV-1 და HIV-2 ვირუსების ჯგუფების ფილოგენეტიკური კავშირების სქემა. ორივე ვირუსი ადამიანს შიმპანზეებიდან და მანგაბეებიდან (*Cercocebus atys*) მრავალჯერ გადაეცა. ლენტივირუსი SIV<sub>cpz</sub> ნაპოვნია შიმპანეს ორ ქვესახეობაში (*Pan troglodytes troglodytes* და *Pan troglodytes schweinfurthi*). HIV-1 ვირუსის სამი განსხვავებული ჯგუფი (O, N და M) SIV<sub>cpz</sub> წინაპრისგან წარმოიშვა და ადამიანებს დამოუკიდებლად გადაეცა (ისრები განშტოებების გასწვრივ). HIV-2 ვირუსი SIV<sub>sm</sub>-სგან წარმოიშვა და ადამიანებს სულ მცირე ოთხჯერ გადაეცა (After Hahn et al. 2000.)

ევოლუციურ ეკოლოგიას ეფუძნება.

ველური სახეობების გენები მარცვლოვან კულტურებში შეიძლება გენური ინჟინერიის მოლეკულური მეთოდების გამოყენებით გადავიტანოთ. აგრონომიის ამ რევოლუციაში ევოლუციური ბიოლოგია გენების რუკების აგების მეთოდების დამუშავებით მონაწილეობს, აგრეთვე სასარგებლო თვისებების გენების სავარაუდო წყაროებს და ტრანსგენური ორგანიზმების არსებობის სავარაუდო რისკებს განსაზღვრავს. გენური ინჟინერია საკმაოდ წინააღმდეგობრივი სფეროა. მაგალითად, ტრანსგენები მარცვლეულ კულტურებიდან ველურ სახეობებზე შეიძლება გადავიდეს, რაც ველურ სახეობებს უფრო ძლიერ სარეველად აქცევს. ფილოგენეტიკური კვლევებდან ვიგებთ, რომელი ველური სახეობების და მარცვლეული კულტურების ჰიბრიდიზაცია შესაძლებელია, ხოლო პოპულაციის გენეტიკის მეთოდებით ვადგენთ ტრანსგენების წარმატების ეფექტს და მცენარის ბუნებრივ პოპულაციებში გენების მიმოცვლის შანსებს (Ellstrand 2003).

მწერები, სარეველა მცენარეები და სხვა ორგანიზმები მარცვლეული კულტურების დანაკარგს და შედეგად მილიარდობით დოლარის ზარალს იწვევს. დანაკარგების დიდი ნაწილი ქიმიურ ინსექტიციდების და პერბიციდების მიმართ პარაზიტების რემისტენტულობის ევოლუციით არის გამოწვეული (იხ. მე-12 თავი). რემისტენტულობა არა მხოლოდ სოფლის მეურნეობის დანახარჯებს ზრდის, არამედ ლანდშაფტში გაბნეული მომწამვლელი ქიმიური ნივთიერებების რაოდენობაც (ზოგიერთი მათგანი ადამიანების სისხლის მიმოქცევის სისტემასაც ავნებს). სწორედ ამიტომ მარცვლეული კულტურების ბევრი პარაზიტის კონტროლი პარაზიტების ერთიანი მენეჯმენტით ხდება (**Integrated Pest Management IPM**), რომელიც ქიმიურ პესტიციდებს და არაქიმიურ მეთოდებს ერთდროულად იყენებს მაგალითად, პარაზიტების ბუნებრივი მტრების გამრავლებას (ბიოლოგიური კონტროლი). ზოგიერთ ტერიტორიაზე პესტიციდების გამოყენების რეგულირება ევოლუციური ბიოლოგიების რეკომენდაციებით ხდება. ბიოლოგების რჩევით აკონტროლებენ პარაზიტების პოპულაციებს და მათ რემისტენტულობას პესტიციდების მიმართ (see Gould 1998; Gould et al. 2002). ბიოლოგიური კონტროლის განვითარება ევოლუციური ანალიზის დამსახურებაც არის. როდესაც მწერის ახალი სახეობა მარცვლეულ კულტურას მოულოდნელად ესხმის, ფილოგენეტიკური სისტემატიკის დახმარებით ხდება პარაზიტის იდენტიფიცირება და იმ ადგილის დადგენა, საიდანაც ის გავრცელდა. ამ ადგილზე ენტომოლოგები პარაზიტის ბუნებრივ მტრებს ეძებენ. იკვლევენ პარაზიტების ახალი სახეობების ცნობილი მტრების მონათესავე სახეობებს. მცენარეებით მკვებავი მწერების გამოყენებისას დარმუნებულნი უნდა ვიყოთ, რომ ისინი მხოლოდ სარეველებს ან სხვა აგრესიულ მცენარეებს აზარალებენ და არ ავნებენ მარცვლეულ კულტურებს. კარგი იქნება წინასწარ განვსაზღვოთ, აქვთ თუ არა მათ სამიზნე სახეობების მონათესავე სახეობით ვვების გამოდუშავების პოტენციური (Futuyma 2000).

ევოლუციური ბიოლოგიის მეთოდი სხვა ბიოლოგიური რესურსების კონტროლსა და განვითარებასაც უწყობს ხელს. მაგალითად, სამრეწველო თევზაობის შემსწავლელმა ბიოლოგებმა გენეტიკური მარკერების და პოპულაციური გენეტიკის მეთოდების დახმარებით არჩვევენ თევზების გუნდებს, რომლებიც გამოჩეკვის სხვადასხვა ადგილებიდან მიგრირებენ (ამას დიდი პოლიტიკური და ეკონომიკური მნიშვნელობა აქვს). გენეტიკური ანალიზი მეტყვეობაშიც მნიშვნელოვანია, მაგალითად წიწვოვანების კომერციული ჯიშების გამოსაყვანად.

## გარემო და კონსერვაცია

ევოლუციურ ბიოლოგიას ზოგჯერ გარემოსა და დეგრადირებული მიწების აღდგენისთვის იყენებენ. მაგალითად, ნიკელის და სხვა მძიმე ლითონების ამტანი ბალახების პოპულაციები (იხ. მე-13 თავი) დაზიანებული მიწის აღდგენისთვის შეგვიძლია გამოვიყენოთ, ხოლო ზოგიერთი მცენარე ნაიდაგს და წყალს ნარჩენებისგან წმენდს.

ადამიანის ცხოველქმედება გარემოს ყველა ასპექტზე აისახება. თანამედროვე გადაშენების პროცესი დიდწილად ამით არის განპირობებული. ბუნების კონსერვაციის მნიშვნელობა ნათელია და ითხოვს პოლიტიკურ, საკანონმდებლო და ეკონომიკურ ექსპერტიზას. აუცილებელია ბუნებრივი ჰაბიტატების ნაკრძალებად გამოცხადება, თევზების პოპულაციების გამოყენების ლიმიტის დაწესება, გამონაბოლქვის შემცირება და გლობალური დათბობის წინააღმდეგ ბრძოლა. ბიოლოგები, მათ შორის ევოლუციონისტები ასევე მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ბუნების შენარჩუნების პროცესში. ფილოგენეტიკური ინფორმაციის დახმარებით მეცნიერები ბუნებრივი ნაკრძალების შექმნის ადგილებს ისე ირჩევენ, რომ იშვიათი სახეობების უმეტესობა დაცული იყოს. მაგალითად, მეცნიერები ევოლუციური ბიოგეოგრაფიის საშუალებით ენდემური სახეობებით მდიდარ რეგიონს განსაზღვრავენ (მაგ. მადაგასკარი). ისინი იყენებენ გენეტიკურ მეთოდებსა და თეორიას იშვიათ სახეობებში ინბრიდინგის დეპრესიის ასარიდებლად და გენეტიკურად უნიკალური პოპულაციების განსაზღვრისთვის. გენეტიკურ მარკერებს გადაშენების საშიშროების ქვეშ მყოფი სახეობების არალეგალური ვაჭრობის გასაკონტროლებლად იყენებენ (see Baker et al. 2000).

## ბუნების და კაცობრიობის ცოდნა

ოსკარ უაილი ამბობს: „ყოველგვარი ხელოვნება სრულიად უსარგებლოა“. მწერალი გულისხმობდა, რომ ხელოვნება ადამიანის ქმნილებაა, რომელსაც სამომხმარებლო დანიშნულება არა აქვს. ხელოვნება უბრა-

ლოდ კაცობრიობის თვითგამოხატვის ფორმაა.

ჩვენთვის ძალიან მნიშვნელოვანი მოვლენები „სრულიად უსარგებლოა“ — მუსიკა, მზის ჩასვლა, ზღვის სუფთა სანაპიროზე სეირნობა, ბეისბოლი, ფეხბურთი, ფილმები, ბალების მოვლა, სულიერი შთაგონება, ამროვნება... რომელს აქვს რაიმე მომხმარებლური დანიშნულება? მათემატიკის, ბუნებრივი სამყაროს, ფილოსოფიის თუ ადამიანის ბუნების გააზრების მცდელობა თავისთავადაც ღირებულია. პრაქტიკული შედეგები მთავარი არ არის.

ორგანიზმთა მრავალფეროვნების, უკრედის რთული აგებულების, ადამიანის ტვინის განვითარების და მსგავსი საოცრებების ცოდნა ცნობისმოყვარეობის და ამროვნების უნარის მქონე ნებისმიერი ადამიანისთვის მნიშვნელოვანია. ასეთი ცოდნის მიღების შესაძლებლობა ისევე, როგორც მეცნიერული და ტექნოლოგიური აღმოჩენები, კაცობრიობის უდიდესი მიღწევაა. მრავალ ადამიანს აინტერესებს, რას წარმოადგენს ადამიანი ზოგადად და როგორ წარმოიშვა იგი. ჩვენი ევოლუციური შტო თითქმის 3,5 მილიარდ წელს ითვლის. ძალიან საინტერესოა როგორ, რატომ და სად ჩამოყალიბდა ჩვენს წინაპრებში გარკვეული თვისებები, რომლებმაც ადამიანის თანამედროვე სახეობის განვითარებას საფუძველი ჩაუყარა. როდის და რატომ წამოვიდა ადამიანი აფრიკიდან და დასახლდა დედამიწის დანარჩენ ნაწილში, რატომ ვართ გენეტიკურად ასეთი მსგავსნი და ამავე დროს განსხვავებულები. „ადამიანის ბუნების“ შეცნობა ერთდროულად საინტერესო და მნიშვნელოვანია. საინტერესოა, როგორ განსაზღვრავს ჩვენს ქცევას გენები, ევოლუციური წარსული, კულტურა, სოციალური ძალები და სწავლისა და გამოცდილების მიღების ჩვენი უნიკალური თვისება.

ადამიანის ბუნებას და ისტორიას მეცნიერული მეთოდების, მათ შორის ევოლუციის გამოყენების გარეშე სრულყოფილად ვერ შევიცნობთ. საუბედუროდ მეცნიერული იდეები სოციალური უთანასწორობის და ჩაგვრის გასამართლებად ადამიანმა ისევე გამოიყენა, როგორც იყენებდა ბიბლიას ჯვართსნული ომების, ინკვიზიციის და კუდიანებზე ნადირობის გასამართლებლად. ევოლუციური მოძღვრება „სოციალური დარვინიზმის“ სახელით ადამიანმა რასიზმის, იმპერიალიზმის, პოლიტიკური და ეკონომიკური ძალაუფლებიდან ქალების ჩამოშორების და სხვა ამგვარი მოვლენების გასამართლებად გამოიყენა. გარდა ამისა, სოციალური დარვინიზმის დახმარებით სილატაკე, გაუნათლებლობა და დანაშაული სოციალურ გარემოს კი არ მიაწერა, რაც საზოგადოებაში განათლების და ეკონომიკური სახსრების არარსებობის ნამდვილი მიზეზია, არამედ ზოგიერთი რასის გენეტიკური უპირატესობით (Hofstadter 1955). ევოლუციით გაამართლეს ამერიკული ეგვიპტური მოძრაობა, რომლის იდეა „უკეთესი“ ადამიანის გამრავლება და „უარესის“ სტერილიზაცია არის. მსგავსი პრინციპით გამართლდა აშშ-ს საიმპერატორო პოლიტიკაში დისკრიმინაციული ქვოტების არსებობა და ნაცისტურ გერმანიაში რასიზმის საზარელი გამოვლინება. ზემოთ ჩამოთვლილი მოვლენები ევოლუციის თეორიის და გენეტიკის არასწორ აღქმას, ან მონაცემების დამახინჯებას ეფუძნება. ევოლუციური ბიოლოგიის და ნებისმიერი სხვა მეცნიერების ბოროტად გამოყენების ასარიდებლად, მისი სწორი გაგებაა საჭირო.

ევოლუციური ბიოლოგია „ადამიანური მეცნიერებების“, კერძოდ მედიცინის, ფსიქოლოგიის და სოციოლოგიის მნიშვნელოვანი საფუძველია. ფსიქოლოგები და ანთროპოლოგები „ადამიანის ბუნების“ განმარტებაში ევოლუციის როლზე ვერ თანხმდებიან, თუმცა ზოგიერთი ევოლუციური წესის ცოდნის აუცილებლობაზე არაფერს დაგობს. ევოლუციური ბიოლოგები და სოციოლოგები სოციალურ პოლიტიკას არ ქმნიან, მაგრამ მათ მეცნიერების არასწორი გამოყენებისგან დაცვა შეუძლიათ. მაგალითად, მეცნიერები უარყოფენ „ნატურალისტურ სოფიზმს“, რომლის თანახმად ყველაფერი ბუნებრივი კარგია და ადამიანის ქცევა ამ პრინციპით უნდა ხელმძღვანელობდეს. სოციალური დარვინიზმი სწორედ ასეთ სოფიზმს ეფუძნება. ამ სოფიზმის შესაბამისად ითვლება, რომ რადგან გამრავლება არ ხდება, ჰომოსექსუალიზმი მორალურად არასწორია, ხოლო ქალები კაცებს უნდა ექვემდებარებოდნენ, რადგან სქესების ფუნქციები „ბუნებრივად“ ასეა განაწილებული.

ევოლუცია მორალურ შინაარსს მოკლებულია, ხოლო ევოლუციური ბიოლოგია ესთეტიკის ან ეთიკის ფილოსოფიურ საფუძველს არ ქმნის. მიუხედავად ამისა, ევოლუციურ ბიოლოგიას, როგორც სხვა ნებისმიერ ცოდნას კაცობრიობის ავადმყოფობებისგან და შიმშილისგან დაცვა შეუძლია. ის გვეხმარება კაცობრიობის ერთიანობის და ამავე დროს მრავალფეროვნების გააზრებაში. ეს ყველაფერი ადამიანის ღირსების გრძნობის განვითარებას და თავისუფლებას ხელს უწყობს. ევოლუციური ბიოლოგია მრავალფეროვანი სიცოცხლისადმი პატივისცემით განგვაწყობს. დარვინი ამბობს: „სიცოცხლე უმშვენიერესი, ულამაზესი და უსასრულო ფორმებია“.

## რეზიუმე

1. ევოლუცია ფაქტია ანუ მრავალი მტკიცებულებით დადასტურებული ჰიპოთეზაა. ევოლუციის თეორია არ არის სპეკულაცია, ის კარგად დამტკიცებული ჰიპოთეზების რთული სიმრავლეა, რომელიც ევოლუციის მიმდინარეობას განმარტავს.
2. ბევრი ადამიანი არ თვლის რომ ევოლუციას და რელიგიას შორის აუცილებლად შეუთავსებლობა არსებობს, სხვები ევოლუციას უარყოფენ და აცხადებენ, რომ სამყარო ღმერთის მიერ არის შექმნილი. ისინი



თვლიან, რომ ევოლუცია კონფლიქტშია მათ რელიგიურ რწმენებთან. სხვადასხვა კრეაციონისტების შეხედულებები დედამიწის ასაკზე და სიცოცხლეზე განსხვავებულია.

3. მეცნიერება ცდაზე დაფუძნებული, მეცნიერები ჰიპოთეზას დროებით იღებენ და თუ ახალი მტკიცებულებები მოიძებნა ცვლიან ან სრულებით უარყოფენ. მეცნიერება მხოლოდ შემონმებად ჰიპოთეზებს მოიცავს. ის დაკვირვებას და ემპირიულ კვლევებს ეყრდნობა, რომელთა შემონმება და განმეორება სხვა ადამიანებსაც შეუძლიათ. ზებუნებრივი ჰიპოთეზების შემონმება შეუძლებელია. კრეაციონიზმს მეცნიერების რაიმე თვისება არ აქვს და ამიტომ სამეცნიერო კურსში მისი შეტანა მიზანშეწონილი არ არის.
4. ევოლუციის მტკიცებულებები ბიოლოგიის და გეოლოგიის ნებისმიერ სფეროში გვხვდება. ეს სფეროებია: მორფოლოგია, განვითარებისა და სასიცოცხლო ციკლი შედარებითი კვლევები, მოლეკულური ბიოლოგია, გენომიკა, პალეონტოლოგია და ბიოგეოგრაფია. ევოლუციის წესებით შესაძლებელია ორგანიზმის იმ თვისებების ახსნა, რომელთა ახსნა გონიერი, კეთილმოყვანილი შემოქმედის მოღვაწეობით შეუძლებელია. ასეთი თვისებებია: არასრულყოფილი ადაპტაცია, გამოუსადეგარი ან რუდიმენტული ორგანოები, გადაშენება, ეგოისტი დნმ, სქესობრივად სელექციური თვისებები, გენომში შემავალი გენების კონფლიქტი, ნათესავების და ნაშიერების მკვლელობა და მრავალი სხვა. გარდა ამისა, ევოლუციის მექანიზმები დანვრილებით არის დოკუმენტირებული და ევოლუციაზე დაკვირვება შესაძლებელია.
5. კრეაციონისტების არგუმენტები ლოგიკურად ბათილდება და მონაცემებთან წინააღმდეგობაში მოდის.
6. ევოლუციის გააზრება ძალიან მნიშვნელოვანია. ის აისახება ჩვენს შეხედულებებზე ბუნებასა და კაცობრიობაზე. გარდა ამისა ევოლუციურ მოძღვრებას ვიყენებთ მედიცინასა და საზოგადოებრივი ჯანმრთელობის, სოფლის მეურნეობისა და ბუნებრივი რესურსების მართვის, პარამიტების კონტროლის და ბუნების დაცვის მრავალ სფეროში.

## ჭირბინჯი და ცნებები

კრეაციონისტები

ფაქტი

ჰიპოთეზა

გონივრული გეგმა (ID)

ბუნებრივი კანონები

“მეცნიერული კრეაციონიზმი“

განსაკუთრებული ქმნილება

თეისტური ევოლუცია

თეორია

## დავალებითი საკითხავი

ევოლუციის შესახებ რამდენიმე შესანიშნავი საიტი არსებობს: University of California Museum of Paleontology: „Understanding Evolution“ (<http://evolution.berkeley.edu>), ეს საიტი ნებისმიერი დონის მასწავლებლისთვის მნიშვნელოვანი წყაროა. „Evolution“ ([www.pbs.org/wgbh/evolution](http://www.pbs.org/wgbh/evolution)) ავტორიტეტული და სასიამოვნოდ წასაკითხი საიტი და ბევრ ევოლუციურ საკითხს ეხება, მათ შორის რელიგიურ საკითხებს და ევოლუციის პრაქტიკულ მნიშვნელობას. საიტი: Public Broadcasting System-ის WGBH/NOVA პროგრამების სერიას ეფუძნება. საიტი კომპაქტ-დისკზეც არსებობს რომლებიც მისაწვდომია შემდეგი მისამართით: WGBH, 125 Western Avenue, Boston, MA, 12134, The National Center for Science Education (P. O. Box 9477, Berkeley, CA 94709-0477; [www.ncseweb.org](http://www.ncseweb.org)) ეს საიტი ევოლუციის სწავლებას ხელს უწყობს და კრეაციონიზმს ეწინააღმდეგება. მითითებული საიტი ინფორმაციის სასარგებლო წყაროა და საინფორმაციო ბიულეტენსაც აქვეყნებს, რომელსაც NCSE Reports ეწოდება.

მეცნიერული განათლების ეროვნული ცენტრის დირექტორი ეუკინ სკოტი ევოლუციის და კრეაციონიზმის დაპირისპირებაში კარგად არის გარკვეული. მას ეკუთვნის ნაშრომი: *Evolution vs. creationism: An introduction* (Greenwood Press, Westport, CT, 2004) წიგნი: *Defending evolution in the classroom: A guide to the creation/evolution controversy* by B. J. Alters and S. M. Alters (Jones and Barlett, Sudbury, MA 2001) ევოლუციის სწავლების მეთოდის დეტალური ანალიზია.

მეცნიერების ეროვნულმა აკადემიამ მასწავლებლებისთვის და უმაღლესი თანამდებობის პირებისთვის ორი დოკუმენტი გამოაქვეყნა: *Teaching about evolution and the nature of science* (National Academy Press, Washington, DC 1998) მეცნიერების ლიდერებს ეკუთვნის. მასში შესულია ევოლუციის სწავლებისას გამოყენებული „დიალოგები“, სტუდენტებისთვის მისაწვდომი ინფორმაცია, ასევე ევოლუციის სწავლების შესახებ სასამართლოს მიერ მიღებული გადაწყვეტილებები და სხვადასხვა ორგანიზაციების განცხადებები. დოკუმენტში: *Science and creationism: A view from the National Academy of Science* (second edition, National Academy Press, Washington, DC, 1999) თავმოყრილია ევოლუციის მტკიცებულებები, ახ-

სწილია მეცნიერების და ადამიანის სხვა საქმიანობის განსხვავების არსი, და გაანალიზირებულია კრეაციონისტების არგუმენტები. ორივე დოკუმენტი ხელმისაწვდომია შემდეგი მისამართით: Press at 2101 Constitution Avenue, NW, Box 285, Washington, DC 20055, or [www.nap.edu](http://www.nap.edu))

M. Pigliucci's *Denying evolution: Creationism, scientism, and the nature of science* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002) კრეაციონიზმი და მეცნიერება ბიოლოგიის და მეცნიერების ფილოსოფიის კუთხით არის გაანალიზებული. წიგნი: *Tower of Babel: The evidence against the new creationism*, by R. T. Pennock (MIT Press, Cambridge, MA, 1999) თანამედროვე კრეაციონიზმი, დიდწილად ფილოსოფიის დახმარებით, დეტალურად არის გაკრიტიკებული. წიგნი: *Intelligent design and its critics: Philosophical, theological, and scientific perspectives*, edited by R. T. Pennock (MIT Press, Cambridge, MA, 2001) თავმოყრილია „გონივრული გეგმის“ მონიშნულმდეგების და მომხრეების ნარკვევები.

ერთ-ერთ ნამყვან უნივერსიტეტში მოღვაწე უკრედეების ბიოლოგის სპეციალისტის მილერის ნაშრომი: *In Finding Darwin's God: A scientist's search for common ground between God and evolution* (Harper-Collins, New York, 1999) ავტორი ამტკიცებს, რომ ევოლუციის და რელიგიის შეთავსება შესაძლებელია.

“Applied evolution,” by J. J. Bull and H. A. Wichman (2001, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 183-217) ევოლუციური ბიოლოგიის სოციალური გამოყენების სფეროების (მედიცინიდან დაწყებული კომპიუტერული ტექნოლოგიებით დამთავრებული) მოკლე და ინფორმაციით სავსე მიმოხილვაა. ამ საკითხზე ინფორმაციის კიდევ ერთი წყაროა: „Evolution, Science and Society,” at <http://www.amnat.org> or in *The American Naturalist* [2001, 158: S1-S47].

