

Ю. М. Олійник

Теріологія з основами популяційної морфології.
Розділ Популяційна морфологія

МЕТОДИЧНІ ВКАЗІВКИ



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені І. І. МЕЧНИКОВА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Ю. М. Олійник

Теріологія з основами популяційної морфології.
Розділ Популяційна морфологія

МЕТОДИЧНІ ВКАЗІВКИ

для студентів 4-го курсу біологічного ф-ту
денної форми навчання спеціальність 091 Біологія

ОДЕСА
ОНУ
2019

УДК 591 (078)
О-532

Рекомендовано до друку вченою радою
біологічного факультету ОНУ імені І. І. Мечникова.
Протокол № 2 від 10 жовтня 2019 р.

Рецензенти:

- О. Л. Січняк**, кандидат біологічних наук, доцент кафедри генетики та молекулярної біології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова;
- В. О. Лобков**, доктор біологічних наук, доцент кафедри гідробіології та загальної екології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

Олійник Ю. М.

О-532 Теріологія з основами популяційної морфології. Розділ Популяційна морфологія : метод. вказівки для студентів 4-го курсу біол. ф-ту денної форми навчання спеціальності 091 «Біологія». – Одеса : Одес. нац. ун-т ім. І. І. Мечникова, 2019. – 46 с.

Методичні вказівки визначають предмет, методологічний підхід і термінологію популяційної морфології; систематизують уявлення про властивості та структуру природних популяцій; фокусують увагу на класифікації мінливості, вимогах до її вивчення і методах оцінки морфологічної мінливості і різноманітності неметричних ознак в популяціях; принципах вибору морфологічних ознак-маркерів, прикладах використання їх мінливості для вирішення практичних завдань.

Для студентів вузів, викладачів, зоологів і екологів, які займаються проблемами популяційної біології.

ВСТУП

Методичні рекомендації, які розглядаються, укладені для студентів біологічного факультету очної форми навчання (що спеціалізуються на кафедрі зоології).

Вони призначені для надання допомоги в самостійній підготовці до освоєння розділу "Основи популяційної морфології" спеціального курсу "Теріологія з основами популяційної морфології", одного з профільюючих спеціальних курсів кафедри зоології. Розвиток сучасної науки в нинішніх умовах відбувається за кількома напрямками. Одним з таких шляхів є дослідження процесів, що відбуваються на рівні внутрішньовидових стійких угруповань – популяцій. На цьому рівні протікають елементарні еволюційні процеси, пізнання і оволодіння якими становлять неодмінними умовами переходу до "керованої еволюції".

Класична морфологія до середини ХХ століття за своєю суттю залишалася макроеволюційною (вид представлявся найменшою одиницею еволюції), тобто спиралася на вивчення морфологічної форми індивідуума. З переходом до дослідження надорганізмених систем стало недостатньо використання знань, які були отримані при вивченні окремого організму. Знадобилося визначити нові методи, підходи до вивчення варіабельності морфологічної форми в популяції, що знайшло своє відображення у формуванні нового розділу популяційної біології – популяційної морфології.

Розділ "Основи популяційної морфології" розглядається як подальший розвиток і поглиблення знань в області морфології, отриманих студентами при вивченні відповідного розділу загальних курсів "Зоології безхребетних" та "Зоології хребетних", "Анатомії людини". Нерозривний зв'язок морфологічної форми, її мінливості з генотипом, роблять необхідним в процесі вивчення даного спеціального курсу звернутися до деяких розділів загального курсу "Генетика". Дослідження в області популяційної морфології спирається на вивчення не тільки якісних, а також кількісних характеристик. Їх аналіз неминуче потребує від студентів-зоологів

відновити в пам'яті знання про методи біологічної статистики, які були розглянуті під час читання курсу "Методи біологічної статистики". І звичайно ж, необхідною зоологічною основою для вивчення морфологічної мінливості стануть знання, які отримані студентами при вивченні спеціальних курсів "Ентомологія", "Загальна орнітологія" та інш.

Відносна молодість популяційно-морфологічного напрямку, динамічність його розвитку не дозволяє рекомендувати в якості єдиного навчального посібника якийсь один посібник. В цьому випадку першим, але не єдиним може служити посібник О. В. Яблукова і Н. І. Ларіної "Введение в фенетику популяций" (Яблоков, Ларина, 1985) з досить об'ємною загальнопопуляційною частиною. Істотну допомогу при вивченні окремих загальнопопуляційних питань можуть надати монографії О. В. Яблукова "Популяционная биология" (Яблоков, 1987), Ю. Одума "Экология" (Одум, 1986). Допомогу у вивченні спеціальних розділів курсу можуть надати "Краткий очерк теории эволюции" М. В. Тимофеева-Ресовського, М. М. Воронцова, О. В. Яблукова (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), "Изменчивость млекопитающих" О. В. Яблукова (Яблоков, 1966), "Асимметрия животных" В. М. Захарова (Захаров, 1987), а також збірники статей "Фенетика популяций" (1982), "Фенетика природных популяций" (1985, 1988). Не слід забувати про періодичні наукові видання, що містять новітні наукові факти, які не ввійшли в рекомендовані посібники.

Необхідно мати на увазі, що при підготовці до курсу слід користуватися програмою, методичними вказівками, використовуючи рекомендовану літературу або інші додаткові джерела, які рецензовані фахівцями.

ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ПРО НАВЧАЛЬНУ ДИСЦИПЛІНУ

Розділ "Основи популяційної морфології" є складовою частиною навчальної програми спеціального курсу "Теріологія з основами популяційної морфології" і складений відповідно до освітньо-професійної/освітньо-наукової програми підготовки до першого рівня вищої освіти (бакалаврський) спеціальності 091 "Біологія".

Мета розділу "Основи популяційної морфології" – отримати уявлення про морфологію тварин, вивчення і аналіз їх мінливості на популяційному рівні організації живого.

Завдання:

- Довести до відома студентів основні етапи становлення популяційної морфології і її зв'язок з іншими напрямками вивчення популяцій.
- Охарактеризувати основні питання взаємовідносин морфології і популяційної морфології: рівні дослідження, методичні підходи.
- Викласти сучасні уявлення про властивості, типи та структуру популяцій.
- Ознайомити студентів з основними методами аналізу внутрішньовидової фенотипічної мінливості морфологічних ознак як всередині популяцій, так і між різними популяціями та їх групами.
- Сформувати вміння та навички вибору морфологічних ознак – маркерів.

На вивчення розділу основи популяційної морфології відводиться 51 година, що відповідає 1,5 кредитам ЄКТС і розподілених наступним чином: лекцій – 22 години, 4 години лабораторних занять і 25 годин, відведених на самостійну роботу.

Основні теми, що розглядаються при вивченні основ популяційної морфології:

Тема 1. Історичний розвиток ідеї про використання дискретної ознаки в зоологічних дослідженнях.

Тема 2. Методи досліджень в популяційній морфології.

Тема 3. Поліморфізм. Типи, прояви та форми мінливості.

Тема 4. Морфологічні ознаки-маркери та їх динаміка.

Тема 5. Практичне значення популяційної морфології.

МЕТА, ЗАВДАННЯ І МЕТОДОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ

Розвиток і формування будь-якого нового напрямку, його самостійність, пов'язана з визначенням мети, об'єкта, методів дослідження, а також появою нового методологічного підходу до дослідження природних популяцій.

Основою популяційної морфології є вивчення фенотипічної мінливості всередині виду. Об'єктом популяційної морфології є прояви фенотипічної мінливості морфологічних ознак як всередині окремих популяцій, так і в різних популяціях одного виду. Мета – вивчення популяцій для більш глибокого розуміння процесу мікроеволюції, рішення проблем внутрішньовидової систематики та прикладної біології. Методами служать різні способи виявлення та аналізу внутрішньовидової фенотипічної мінливості морфологічних ознак.

Перш, ніж перейти до формулювання новизни методологічного підходу в популяційній морфології, слід послідовно визначити, що є об'єктом дослідження в класичній морфології, які рівні організації живого охоплені морфологічними дослідженнями, усвідомити макроеволюційність методологічного підходу класичної морфології (вивчення усередненої, типової морфологічної форми, яка відображає спільність морфофізіологічних ознак у особин конкретного виду).

Щодо визначення новизни методологічного підходу в популяційній морфології слід звернути увагу на відомі факти про генетичну неоднорідність населення в межах популяції, вказати на джерела генотипічної мінливості (мутагенез і рекомбінації, потік генів і т. ін.). Слід також згадати, що всі стійкі морфофізіологічні особливості популяції визначаються генетичними структурами та взаємодією генотипів окремих особин, які належать до цієї популяції. Тільки зрозумівши нерозривний зв'язок зовнішніх ознак з генотиповим складом угруповань, можливо підійти до формулювання особливостей методологічного підходу даного напрямку морфологічних досліджень.

Цей підхід полягає у виявленні та вивченні дискретних варіацій будь-яких морфологічних ознак, які маркірують генетичні особливості різних груп особин всередині виду.

Необхідно також визначити, що дає в методологічному аспекті розвиток популяційно-морфологічного підходу (посилення уваги до проблеми специфічності, мінливості), в практичному плані (– визначення меж популяцій, – визначення структури популяцій, – визначення ступеня самостійності окремих популяцій, – визначення подібності-відмінності між різними популяціями та іншими внутрішньопопуляційними угрупованнями, – виділення окремих ознак, що знаходяться в стані підвищеної або зниженої мінливості, – виявити дію окремих елементарних еволюційних факторів).

Контрольні питання

1. Яка мета і об'єкт досліджень у популяційній морфології?
2. У чому особливість методологічного підходу в популяційній морфології?

ВИНИКНЕННЯ "ПОПУЛЯЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ". МІСЦЕ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ В СИСТЕМІ БІОЛОГІЧНИХ НАУК

Студенти при підготовці питання про тенденції формування нових напрямків в біології повинні звернути увагу на те, що цей процес не однозначний.

З одного боку, активно формуються нові загальні підходи до вивчення популяцій, що виражається, зокрема, в розвитку популяційної біології, генетики популяцій, фенетики. З іншого боку, розвиваються спеціальні напрямки досліджень популяцій: популяційна екологія, популяційна генетика, завершується формування популяційної морфології; здійснюється багато досліджень, які слід віднести до розділів популяційної фізіології, біохімії і т. ін.

Серед напрямків біологічної науки, що мали істотний вплив на формування даного розділу популяційної біології, виділяють:

1) популяційну генетику; 2) популяційну екологію; 3) внутрішньовидову систематику; 4) мікроеволюційне вчення.

Студентам необхідно познайомитися з основними завданнями тих напрямків, які визначили появу популяційної морфології. Тільки виконавши цю роботу, стане ясно чому "популяційну морфологію" О. В. Яблуков (1966, 1976, 1980, 1987) пропонує розглядати як "симбіоз" генетики, екології, систематики при провідній участі морфології.

Хоча популяційна морфологія відносно молодий науковий напрямок, використання принципу дискретної ознаки, що лежить в основі методологічного підходу даного напрямку, має давню історію. Ознайомитися з нею студенти можуть в посібнику О. В. Яблукова і Н. І. Ларіної "Введение в фенетику популяций" (Яблоков, Ларина, 1985).

При вивченні нової дисципліни важливо, щоб студент мав конкретне уявлення про те, в яких взаєминах вона знаходиться з іншими науками. Для кращого розуміння цієї проблеми бажано познайомитися з основними в цьому відношенні роботами К. Л. Паавера "Проблемы развития теоретической морфологии" (Паавер, 1982) і О. В. Яблукова "Популяционная морфология – пути развития и очередные задачи" (Яблоков, 1982).

Студенту належить, перш за все, отримати конкретне уявлення про предмет, завдання, методи морфології; про те, яка її внутрішня структура (теоретична морфологія, функціональна, екологічна і т. ін.); методологічні принципи, на яких побудовані морфологічні дослідження (принцип історичності і системної організованості форми). Варто окремо зупинитися на тому, що область біоморфології починається з субмолекулярного рівня, – елементарних структур, здатних до збереження структурно-функціональної самостійності в процесі безперервного самооновлення.

Аналізуючи питання про предмет морфології, слід мати на увазі, що його можна розглядати як з позицій вузького, так і

широкого розуміння морфологічної (органічної) форми. У вузькому сенсі – це сукупність всіх видимих структурних особливостей організму і його підсистем. В широкому – це розвиток зовнішньої конфігурації і внутрішньої будови в онтогенезі і еволюційній динаміці з урахуванням його адаптаційного значення. В широкому сенсі предмет морфології включає в собі крім структурних особливостей, ще й морфопроеес (динаміку форми). Обґрунтування необхідності включення морфопроеесу в об'єкт морфології студенти можуть знайти в роботах І. І. Шмальгаузена "Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии" (Шмальгаузен, 1938), В. М. Беклемішева "Основы сравнительной анатомии беспозвоночных" (Беклемишев, 2015).

Чи є "популяційна морфологія" розділом морфології, або це лише застосування морфологічного методу для пізнання популяцій і внутрішньовидової еволюції?

Відповідь на це та деякі інші питання можна отримати, познайомившись з низкою статей зі збірника "Состояние и перспективы развития морфологии" (1979), "Проблемы развития морфологии животных" (1982). При цьому слід мати на увазі, що вирішальним моментом при встановленні належності до одного з розділів морфології повинно стати визначення вкладу популяційної морфології в пізнання біологічної (органічної) форми. Розглядаючи це питання, студенти можуть залучити дані власних досліджень або дані літератури з описової і порівняльної морфології тих груп тварин, які вони вивчають в ході виконання дипломного (курсового) проекту.

Приклади деталізації морфологічних ознак приведені в роботі О. В. Яблукова (Яблоков, 1982), де наводяться факти виділення понад 200 неметричних варіацій черепа ластоногих для різних морфологічних ознак, роботи Н. І. Ларіної і І. В. Єрьоміної "Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов" (Ларина, Еремина, 1982), дослідження Е. П. Климець (Климец,

1997), що виділила і описала 157 варіантів рисунка покриву колорадського жука.

Чим краще відомі власні морфологічні закономірності мінливості органічної форми, тим ширше можуть бути використані морфологічні методи при вирішенні завдань, як в популяційній біології, так і в інших розділах біологічної науки.

Остання, яка розглядає популяцію як природну генетико-еволюційну структуру, розвивається в двох напрямках: 1) каузальному, який полягає в з'ясуванні механізму явища в популяції і 2) феноменологічному, заснованому на з'ясуванні різноманітності популяційних структур і явищ. Саме з феноменологічним шляхом пізнання популяції пов'язують популяційну морфологію, яку об'єднує з популяційною біологією спільність методологічного (генетико-еволюційного) підходу (див. Розділ 1).

Обов'язково слід зупинитися на стосунках популяційної морфології і фенетики, оскільки остання, в нинішньому її вигляді, ґрунтується на популяційно-морфологічних дослідженнях. Це призводить до того, що ставиться знак рівності між цими двома напрямками. Щоб з'ясувати існуючу різницю між цими розділами популяційної біології, необхідно, перш за все, звернутися до посібника О. В. Яблокова і Н. І. Ларіної "Введение в фенетику популяций" (Яблоков, Ларина, 1985), де визначені мета і завдання фенетики. Зіставляючи останні з метою, завданнями популяційної морфології, студентам доведеться переконатися в розпливчастості межі між популяційною морфологією і фенетикою, звернути увагу на різний ступінь охоплення досліджуваних ознак (у фенетиці не тільки морфологічні, але і еколого-етологічні), різні види ознак, які використовуються для досліджень (популяційна морфологія вивчає не тільки дискретні, переривчасті (типу фенів), але і безперервні, якісні ознаки). Більш детально з історією фенетики, її місцезнаходженням у популяційній біології, методами дослідження та їх використанням для вирішення практичних завдань можна

познайомитися в монографіях А. Г. Васильєва (Васильєв, 2005), А. Г. Васильєва з співавт. (Васильєв и др., 2007).

Контрольні питання

1. Як виникла і розвивалася ідея дискретної ознаки в біології, популяційній морфології?
2. Охарактеризувати предмет, завдання та основні напрями морфології.
3. Вузьке та широке розуміння предмета морфології. Методологічні засади морфологічних досліджень.
4. Визначити місце популяційної морфології в морфології.
5. Фенетика і популяційна морфологія, їх місце в системі популяційної біології. Риси подібності та відмінності.
6. У чому полягає взаємозв'язок популяційної морфології із суміжними розділами популяційної біології?

ТЕРМІНОЛОГІЯ І МЕТОДИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ

Популяційні дослідження висувають суворі вимоги до основних термінів, які необхідні щоб розуміти викладений матеріал. Студентам потрібно розібратися з визначеннями таких основних понять як вид, популяція, ознака, "фен", зрозуміти різницю, яка існує між категоріями "мінливість" і "зміна", розібратися у смисловому навантаженні та співвідношенні термінів "внутрішньовидова", "видова", "внутришньопопуляційна" і "міжпопуляційна" мінливість. Для цього можуть бути використані такі джерела як "Краткий очерк теории эволюции" М. В. Тимофеева-Ресовського, М. М. Воронцова, О. В. Яблукова (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), "Изменчивость млекопитающих" О. В. Яблукова (Яблоков, 1966), "Популяционная морфология ластоногих" Є. І. Соболевського (Соболевский, 1988), "Уровни организации биологических систем" (1980). Однак слід розуміти, що в ході аналізу літератури студент може зіткнутися з дещо іншим формулюванням вже відомих термінів, які пропонуються різними авторами, наприклад, О. М. Тиходєєвим (Тиходеев, 2018).

У біологічному енциклопедичному словнику вид розглядається як "сукупність популяцій особин, здатних до схрещування з утворенням плідного потомства, які населяють певний ареал, мають низку загальних морфофізіологічних ознак і типів взаємин з абіотичним і біотичним середовищем і відокремлених від інших таких же груп особин практично повною відсутністю гібридних форм".

М. В. Тимофєєв-Ресовський з співавт. (Тимофеев-Ресовский и др., 1977) дає більш широке визначення даної систематичної категорії:

Вид – це сукупність особин, що утворюють географічно або екологічно вікаріруючі популяції, мають схожі морфофізіологічні ознаки, здатні в природних умовах до схрещування один з одним (що веде до виникнення перехідних популяцій). У сукупності займають загальний суцільний або частково розірваний ареал; від інших видів кожен вид відокремлює в природних умовах практично повна біологічна ізоляція, завдяки чому можливе повне або часткове перекривання видових ареалів.

Однак слід мати на увазі, що не всі умови даного визначення можуть бути виконані внаслідок ряду обмежень: можна застосовувати тільки для організмів з нормальним статевим розмноженням (протягом усього онтогенезу або хоча одного разу в житті), а також труднощів, пов'язаних зі слабкою вивченістю видів, неможливістю перевірити критерій схрещування без застосування експерименту в разі алопатричних видів, або так званих "видів-двійників", коли систематик майже позбавлений можливості користуватися найбільш простим та зручним морфологічним критерієм.

Відносно визначення поняття **популяція** існує кілька історично сформованих підходів (генетичний, екологічний і т. ін.) (Яблоков, 1987). Синтез цих поглядів з точки зору синтетичної (генетико-еволюційної) теорії виду реалізований в наступному розгорнутому визначенні:

Популяція – це досить численна сукупність особин певного виду, що протягом тривалого часу (великого числа поколінь) населяють певну ділянку географічного простору, у якому практично здійснюється та чи інша ступінь випадкового вільного схрещування, панміксії, і немає помітних ізоляційних бар'єрів. Вона відокремлена від сусідніх таких же сукупностей особин цього виду тою чи іншою перепорою, що перешкоджає вільному схрещуванню.

Враховуючи, що об'єктом популяційної морфології є вивчення фенотипічної мінливості, обов'язковим є визначення поняття **мінливості**. **Мінливість** (англ. variability) – "Наявність відмінностей між особинами в межах популяції, яка схрещується або здатна схрещуватися в кожен конкретний момент часу" (Симпсон, 1948). Мінливість проявляється не як властивість організму, а як властивість або характеристика груп особин (популяцій). Необхідно провести аналіз робіт, в яких пропонується розглядати з використанням інших методологічних підходів поняття мінливості (Тиходеев, 2018) і термінів, відповідно з нею пов'язаних (Сейц, Захарова, 2016).

"Внутрішньовидова" або просто "видова" мінливість виявляється як така, що об'єднує явища різного порядку: мінливість внутрішньопопуляційну (індивідуальну) і мінливість міжпопуляційну (групову), причому остання категорія мінливості виявляється ширше поняття "видова" і "внутрішньовидова" мінливість (так як може мати на увазі порівняння популяцій, що відносяться до різних видів) (Яблоков, 1966).

Під терміном "**зміна**" (англ. – variation) слід розуміти зміну окремої ознаки в однієї особини (або в будь-якій біосистемі, що розглядається як єдине ціле) в процесі її індивідуального розвитку (онтогенезу).

Ознака розуміється "як показник, сторона предмета або явища, по якій можна дізнатися, визначити або описати предмет або явище". Ознака може бути вивчена і виражена не тільки в кількісних одиницях (лінійних, вагових, об'ємних і т. ін.), але і в якісних

"неметричних" значеннях (інтенсивність забарвлення, характер з'єднання швів на черепі та ін.).

Поняття "фен" включає "дискретні, альтернативні варіації якоїсь ознаки або властивості, які на всьому наявному (обов'язково численному) матеріалі далі не можуть бути поділені без втрати якості. Фени відображають генотипічну конституцію особини, а частота їх зустрічальності – генетичні особливості групи особин" (Яблоков, Ларина, 1985, с.6). У практичній діяльності важливо розрізняти фени та їх композиції. На думку О.Г.Васильєва (Васильєва, 1992), композиції фенів – це дискретність другого порядку. Композиції фенів, які є сталими, умовно можна називати аналогом "фена" (морфотип). Імовірно таким стійким комбінаціям (композиціям фенів) відповідає поняття "морфа" (Васильєв, 1992).

Морфа – (від грец. *morphe* – форма), два або більше альтернативних фенотипів в популяції, які регулярно зустрічаються з певною частотою, характеризуються стійкими композиціями фенів (не є їх випадковою "мозаїкою") і являють собою результат реалізації стійких траєкторій (шляхів) розвитку. Морфами Е. Майр (1968) пропонував називати композиції, які зустрічаються з частотою не менш 10%.

Пропонується студентам розібратися з використанням термінів "фенодевіанти" і "аберації", що характеризують відхилення від норми, але різних за своєю природою. Необхідно провести чітку межу між такими близькими поняттями як "мінливість" і "біорізноманіття" (Васильєв, 2005, с. 171).

При вивченні мінливості ознак в популяційній морфології використовуються різні способи її опису з подальшою статистичною обробкою. Незважаючи на згадану простоту, опис ознак (перш за все альтернативних, якісних) має бути складовою частиною дослідження. Методи опису можуть бути умовно розділені на дві групи: буквено-чисельні і графічні. Перша дає уявлення про якісний набір ознак та їх варіаціях, тоді як друга (графічна) – про кількісний (частоту зустрічальності).

З огляду на те, що в популяційній морфології, щодо першої групи, поки що не виробилися єдині підходи до опису ознак, необхідно ознайомитися з різноманітністю використовуваних методів: буквено-символьним кодуванням варіацій та іншими, використовуючи посібник О. В. Яблокова, Н. І. Ларіної "Введение в фенетику популяций "(Яблоков, Ларина, 1985). Прикладом застосування опису варіацій неметричних (якісних) ознак можуть служити дослідження Н. І. Ларіної і І. В. Єрьоміної (Ларина, Еремина, 1988), П. Н. Корабльова з співавт. (Кораблев и др., 1997), Е. П. Климець (Климец, 1997).

Серед методів графічного опису неметричних ознак найпростіший – *гістограма*. При цьому слід пам'ятати, що розміщувати ознаки на графіку необхідно в одній і тій же послідовності. Це дозволить при першому ж погляді виявити відмінності частоти зустрічальності однієї і тієї ж ознаки в різних вибірках (популяціях), якщо такі є. Ще одним способом графічного відображення кількісного співвідношення ознак та їх варіацій є секторіальні графіки. Цей тип графічного представлення частоти зустрічальності можна розділити на 2 групи: 1) – графіки з поданням групи ознак однієї розмірності (колір або об'єм, і т. ін.); 2) – графіки для аналізу ознак різної природи ("роза вітрів") (Яблоков, Ларина, 1985).

При вивченні мінливості якісних та кількісних ознак в популяційній морфології використовуються різні способи її аналізу, які широко відомі серед біологів. Завдання студентів вивчити методи, які найчастіше застосовуються, визначити їх "плюси" і "мінуси", обмеженість застосування окремих методів. Для вивчення метричних ознак може бути рекомендована низка методів, що є простими (використання амплітуди мінливості (Lim), відношення максимального значення ознаки ряду до найменшого, визначення числа аберантних форм в перерахунку на певну чисельність особин), так і більш складних (середнє відхилення, коефіцієнт варіації), а також методи, що дозволяють аналізувати мінливість відразу кількох

ознак (метод потоку мінливості, метод морфофізіологічних індикаторів і т. ін.). Допомогу в оволодінні даними методами можуть надати як спеціальні посібники, наприклад, Г. Ф. Лакіна "Биометрия" (Лакин, 1990), так і окремі розділи монографій Ю. А. Філіпченко "Изменчивость и методы ее изучения" (Филипченко, 1978) та О. В. Яблокова "Изменчивость млекопитающих" (Яблоков, 1966).

Для опису неметричних (якісних) ознак використовується номінативна шкала, яка має дуже обмежені можливості щодо дослідження вибірок (популяцій) статистичними методами. Використання цих методів дозволяє отримати уявлення скоріше не стільки про мінливість, скільки про подібність-відмінність популяцій, величину їхньої різноманітності. Часто така ситуація виникає при необхідності порівняти ряди цифр (частоти варіацій ознак, часткою ознак) і зробити висновок про те, чи можуть ці ряди цифр ставитися до однієї генеральної сукупності або вони з високим ступенем достовірності належать різним сукупностям. Одним з методів, який найбільш часто використовується в даному випадку, є χ^2 критерій Пірсона або ϕ перетворення Фішера (кутове перетворення Фішера). З докладним описом цих методів можна познайомитися в спеціальних посібниках Г. Ф. Лакіна "Биометрия" (Лакин, 1990), Е. В. Ивантера, А. В. Коросова "Элементарная биометрия" (2010), Л. О. Атраментової, О. М. Утевської "Биометрия" (2007).

Комплексну оцінку різноманітності ознак можна отримати, використовуючи низку показників, які розроблені Л. А. Животовським (Животовский, 1980, 1982): показник внутрішньо-популяційної різноманітності, показник подібності популяцій, частка рідкісних фенів в популяціях. Перший з цих показників дає оцінку середньому числу варіацій ознаки в популяції (ступінь різноманітності), показник "частка рідкісних фенів" дозволяє оцінити структуру різноманітності фенофонда. Вивчити алгоритм обчислень можна, ознайомившись з розділами глав IV (с. 118-119) і V (с. 128-129) навчального посібника О. В. Яблокова, Н. І. Ларіної "Введение в фенетику популяций" (Яблоков, Ларина, 1985). Детальна

математична інтерпретація показників наведена в роботах Л. А. Животовського (Животовский, 1980, 1982).

Контрольні питання

1. Надати визначення популяції. У чому відмінність і схожість характеристик популяції та виду?
2. Поняття "мінливість" і "зміна": в чому різниця між ними?
3. Охарактеризувати основні статистичні методи, які використовуються в популяційній морфології.
4. Які існують методи графічного представлення характеристик морфологічних ознак в популяції?
5. Які є методи опису неметричних морфологічних ознак в популяціях? Буквено-числове кодування.

ПРИРОДНІ ПОПУЛЯЦІЇ І ЇХ СТРУКТУРА.

ЕЛЕМЕНТАРНІ ФАКТОРИ ЕВОЛЮЦІЇ

Термін "популяція" часто застосовується для визначення статусу угруповань тварин різної чисельності (від сотень і десятків тисяч до декількох десятків).

Чи правильно чинить дослідник, називаючи будь-яке угруповання "популяцією"? Які критерії виділення популяції? Якоюсь мірою відповідь на це досить складне питання можна отримати, проаналізувавши наведене в попередньому розділі визначення популяції (наявність певного ареалу, тривалість існування, необхідність тією чи іншою мірою панміксії, відносна чисельність, ізоляція в тій чи іншій формі від інших угруповань даного виду). Аналіз різних визначень поняття "популяція", а також наслідки зміни визначення цього поняття, доцільність деяких з цих визначень можна знайти в роботі М. Н. Міна "Популяции и виды в теории и природе" (Уровни организации ..., 1980). Наочне уявлення того, яке угруповання можна вважати популяцією, дає таблиця з монографії О. В. Яблукова "Популяционная биология" (Яблоков, 1987).

Популяція є складною ієрархічною структурою. (Ієрархія – в біологічному контексті означає наявність множинного поділу, структурованості досліджуваних сукупностей). В основу ієрархічності можуть бути покладені структурні підрозділи, засновані на демографічних показниках, просторовому розподілі, генетичних та екологічних особливостях (панміктичний, клональний, клонально-панміктичний), тривалості існування (тимчасові і постійні), здатності до самовідтворення (незалежні, напівзалежні, залежні, геміпопуляції) і т. ін. Прикладом подібної ієрархічності популяції може послужити система, побудована М. П. Наумовим на основі розподілу особин в просторі: географічна, екологічна, локальна (елементарна), парцела, колонія, стадо (згряя), сім'я (Новиков, 1979). Інший погляд на популяцію, як ієрархічну систему, відображений в роботі В. М. Беклемішева "Пространственная и функциональная структура популяций" (Беклемишев, 1960).

З метою систематизації, структуризації знань про популяцію прийнято виділяти вікову, статеву, просторову, генетичну і екологічну структури. Студентам належить вивчити, що вони відображають і чим характеризуються, навести конкретні приклади динамічності цих структур. Особливу увагу слід звернути на такий показник як радіус репродуктивної активності, з яким пов'язана можливість визначення меж і величини ареалу популяції. Суттєву допомогу роботі в цьому напрямку надасть навчальний посібник "Популяционная биология" О. В. Яблокова (Яблоков, 1987).

Одним з основних підсумків робіт, пов'язаних з вивченням популяції, стало виникнення концепції, що розглядає популяцію як елементарну еволюційну одиницю, що володіє власною еволюційною долею. Студентам належить визначити, чому саме популяція, а не особина, стадо, сім'я є такою еволюційною одиницею. При цьому слід звернути увагу на ряд положень популяційної генетики. По-перше, виявилось, що більшість фенотипічних ознак тварин визначається не одним геном, а їх комплексом (в цьому випадку малі мутації не роблять видимого впливу на життєздатність організму, але

створюють умови для накопичення в загальному генофонді популяції). По-друге, встановлено підвищену життєздатність гетерозигот (при цьому навіть шкідлива мутація не зникає з популяції, що збагачує генофонд популяції). Тим самим популяція, забезпечуючи збереження і накопичення малих мутаційних змін в результаті рекомбінації, існуючи досить тривалий історичний час, стає елементарною еволюційною одиницею. Необхідно вивчити елементарні еволюційні фактори, які впливають на популяцію (мутаційний процес, коливання чисельності ("хвилі життя"), ізоляцію, природний відбір) і визначити їх роль в еволюційному процесі. Розгляд характеру і особливостей дії елементарних еволюційних сил можна знайти в роботах: О. Солбриг, Д. Солбриг, (Солбриг, Солбриг, 1981), В. Грант (1980), М. В. Тимофєєва-Ресовського та ін. (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

На завершення відзначимо, що необхідно критично підходити до ототожнення впливу еволюційних факторів на частоту зустріч варіантів ознаки (фена) з протіканням еволюційної події. Остання являє собою незворотний процес зміни живого. У тих же випадках, коли протягом досить великого відрізка часу зміни частот варіанти (фена) повертаються назад, дослідник має справу з гомеостатичними перетвореннями в популяції, а не еволюційною подією (див. С. С. Шварц, 1969 – "Эволюционная экология животных").

Контрольні питання

1. Охарактеризувати сучасні уявлення про популяцію.
2. Що означає термін структура популяцій? Які критерії використовуються при структуруванні популяцій?
3. Які фактори відносять до елементарних еволюційних факторів?
4. Що таке біологічний поліморфізм? Адаптивність поліморфізму.

МІНЛИВІСТЬ. ЇЇ КЛАСИФІКАЦІЯ ТА ЗАГАЛЬНІ ПІДХОДИ ДО ВИВЧЕННЯ МІНЛИВОСТІ

У найбільш загальному вигляді під мінливістю зазвичай розуміють явище деякої відмінності, розбіжності між собою особин і груп особин (Симпсон, 1948). Однак оскільки в біологічних дослідженнях часто аналізуються відмінності між структурними елементами в межах індивідуума (особини), то, мабуть, доцільно розглядати мінливість як явище відмінності, розбіжності між розглянутими біологічними системами.

З огляду на складність і різноманітність явищ мінливості говорити про єдину загальновизнану класифікацію не доводиться. Тим більше, що при класифікації явищ мінливості використовуються і різні підходи.

Вивчаючи питання про класифікацію явищ мінливості, необхідно перш за все звернутися до роботи Ю. А. Філіпченко "Изменчивость и методы ее изучения" (Филипченко, 1978). Їм було запропоновано розрізняти два елементи мінливості: чисто статистичний і динамічний, тобто мінливість як стан (*variability*) і мінливість як процес (*variation*), або власне мінливість і зміни. Таким чином, слід розуміти під мінливістю як стан сам факт відмінності, розбіжності, а мінливістю як процес – виникнення відмінності, що має на увазі причинну обумовленість. Слід пам'ятати, що саме до останньої відноситься розподіл мінливості на спадкову або неспадкову, що відображає відмінності в причинній обумовленості спостережуваних явищ.

Використовуючи ці загальні підходи, запропонована схема підрозділу фенотипічної мінливості (Захаров, 1987).

Виходячи із запропонованого поділу мінливості, перш за все необхідно розрізняти два аспекти. Перший – це виявлення різноманітності об'єктів, що є метою описового підходу до дослідження мінливості. В ході такого аналізу оцінюється несхожість, величина різноманітності, проводиться порівняння між біологічними об'єктами. Другий – це виявлення здатності до появи

несхожості між об'єктами. У цьому випадку є можливість дати відповідь на питання про те, з якими причинами пов'язана спостережувана різноманітність об'єктів, яка виявляється при аналізі феномену несхожості. Зрозуміло, що дослідження в плані вивчення феномену несхожості між об'єктами є основою популяційної морфології, тоді як причинна обумовленість вирішується із залученням даних експериментальних наук (в першу чергу генетики, біології розвитку). Зв'язати ці два напрямки можна з використанням суміжних популяційно-феногенетичних підходів.

Подальший поділ мінливості як стану (об'єкт популяційної морфології) може бути представленим в такий спосіб: внутрішньоіндивідуальна (відмінності між частинами одного індивідуума), індивідуальна (відмінності між особинами) і надіндивідуальна (групова, тобто відмінності між різними групами особин).

Слід особливо звернути увагу на те, що як зміна норми реакції генотипу (фенотипічні відмінності, які є наслідком змін в генотипі), так і зміни в межах норми реакції генотипу (фенотипічні зміни, пов'язані з відмінностями у зовнішніх умовах або змін експресії генів) можуть бути причиною, яка обумовлює відмінність одного біологічного об'єкта від іншого.

Важливим наслідком із цієї загальної класифікації мінливості для дослідника повинен стати висновок про те, що неможливо однозначно визначити якою мірою фенотипічна схожість (або відмінність), що спостерігається, визначає генотипічну. Отже необхідно дуже обережно використовувати фенотипічні відмінності в якості показника генотипічної подібності та спорідненості.

Представлена схема мінливості природно передбачає її подальше дроблення відповідно до напряму досліджень. Мінливість, як стан з урахуванням ієрархічності популяцій, може аналізуватися від дрібних внутрішньопопуляційних угруповань до підвидового рівня (надіндивідуальні відмінності). Аналогічний розподіл можливо

провести і щодо внутрішньо-індивідуальної мінливості (окремі морфологічні структури, органи і системи органів).

Традиційним є поділ індивідуальної мінливості на *кількісну* (*безперервну*, яка представлена пластичними ознаками, і *дискретну*, яка заснована на меристичних ознаках) і *якісну* (альтернативну). Тут необхідно звернути увагу на те, що такий розподіл не завжди відображає специфіку варіювання, будучи лише різними підходами до аналізованих явищ. Так, забарвлення об'єкта може оцінюватися як з кількісної сторони (площа плям і т. ін.), так і з якісної (колірна гамма: червоне – чорне і т. ін.). Тобто, при аналізі безперервного ряду можливий його поділ на окремі класи (не менш двох класів), а при дискретній або альтернативній мінливості проміжні варіації ознаки перетворюють цей тип відмінностей в безперервний.

Класифікацію генотипічної мінливості з феноменологічного погляду як різноманітності на різних рівнях (починаючи з точкових перебудов) і з погляду причинної обумовленості студентам пропонується провести самостійно, використовуючи зокрема підручник "Генетика с основами селекции" С. Г. Инге-Вечтомова (Инге-Вечтомов, 1989).

Проте, класифікація явищ фенотипічної мінливості як стану може носити і більш поодинокий характер. Однією з таких систем є класифікація мінливості, яка запропонована О. В. Яблуковим (Яблоков, 1966). Вона створена на основі врахування рис, за якими виявляються відмінності (структурні, функціональні та ін.), проявів мінливості (вагова, лінійна, меристична і т. ін.), а також форми мінливості (хронографічна, статева і ін.). У роботах відомих біологів можна знайти класифікації мінливості, які створені стосовно окремих аспектів її аналізу – екологічним (Шварц, 1980), еволюційним (Майр, 1968).

Отже, з огляду на складність питання про класифікацію явищ фенотипічної мінливості, відмінностей у підходах, методах аналізу стає зрозумілою необхідність вироблення деяких загальних положень (схем) збору матеріалу при вивченні феномену мінливості, аналіз яких представлений в монографії Є. І. Соболевського (Соболевский, 1988).

Для виконання завдання, яке поставлено перед популяційною морфологією – отримати об'єктивну характеристику популяції як елементарної еволюційної єдності, потрібен якомога широкий, комплексний облік як змін, так і мінливості всіх систем органів тварин, що становлять популяцію. У практичному плані це дозволяє відокремити з великого числа ознак ті, що найбільш чутливі до факторів середовища, які на них впливають. Однак при цьому слід виходити з того, що вивчення всіх ознак в популяції абсолютно нереально і практично неможливо.

З огляду на передбачувану обмеженість числа ознак, які використовуються для вивчення мінливості, при вивченні загальних закономірностей мінливості можливе і необхідне деяке нівелювання ознак (наприклад, для кожного елемента скелета характерна певна величина мінливості, а всі вони визначають мінливість скелетної системи як єдиного цілого – приблизно 5 %).

Вивчення мінливості може мати два головних напрямки: 1) для екологічного, функціонального аналізу окремих ознак, і 2) для визначення ступеня відмінностей між популяціями. В останньому випадку слід бути готовим до того, що навіть при виконанні всіх методичних вимог до збору матеріалу доведеться зіткнутися з тим, 1) що є ознаки, які є загальними при розгляді різних популяцій конкретного виду та характеризуються високою мінливістю і придатні для вирішення різних проблем популяційної біології; 2) що є ознаки, які в більшості розглянутих популяцій не "проявляють" себе, тому їх подальше практичне застосування в роботі недоцільно. Виконання екологічного аналізу мінливості ознак може бути обмежене через їх присутність тільки у конкретного виду (порізані облямівки передніх ластів у котиків, жовта пляма у лісових мишей та ін.).

Насамперед необхідно чітко визначити, з проявом яких типів і форм, яких проявів мінливості доводиться мати справу. Залежно від мети дослідження виділити ознаки, схильні до мінливості. Наприклад, у хребетних недоцільно вивчати кількість очей або

кінцівок, але у комах кількість фасеток в складних очах або кількість параподій у багатощетинкових черв'яків – варіабельна ознака.

Одна з основних вимог до досліджуваних ознак – їх визначеність. Досить просто і надійно можна порівнювати тварин по мінливості забарвлення, пропорціям тіла, меристичним ознакам. У той же час використання ознак, які важко фіксуються і не можуть бути відтворені у точності іншим дослідником, навряд чи доцільно.

При виборі ознак для порівняння необхідно також прагнути використовувати ознаки різної розмірності (лінійні, вагові, меристичні, об'ємні та ін.) того чи іншого біологічного об'єкта, що характеризують цей орган з різних сторін. Важливість такого підходу пов'язана з тим, що характер і величина мінливості залежать від розмірності ознаки. Наприклад, співвідношення величини мінливості об'єму : площі : довжини теоретично становить 3:2:1. Якщо які-небудь конкретні показники знаходяться в іншому співвідношенні, виникає реальна можливість аналізу спостережуваних відхилень з екологічного погляду.

Для того, щоб обрані ознаки проявили себе досить чітко в роботі, необхідно брати матеріал з різних районів. Помилка багатьох дослідників полягає в тому, що морфологічний матеріал збирався в якомусь одному районі. Це позбавляло можливості в подальшому вивченні мінливості обраних ознак, і ціла низка морфологічних ознак може опинитися "неробочими".

При цьому, необхідно прагнути не об'єднувати в одну вибірку тварин з угруповань, які приурочені до біотопів з різними умовами існування. Для проведення хронографічних порівнянь в популяції потрібно збирати матеріали в одному локальному біотопі і в ті самі сезони.

Важливо, щоб вибірка досліджуваних тварин була досить однорідна за складом (вік, стать, фізіологічний стан), репрезентативна (тобто всі особини, які несуть різні варіанти відповідної ознаки, повинні мати рівну ймовірність бути врахованими) і досить численна (мала вибірка дає не частоти ознак, а

ефемерні варіації). Дотримання умов репрезентативності та об'єму вибірки є важливим етапом в кожному дослідженні, оскільки тільки в цьому випадку отримані результати про мінливість характеризують генеральну сукупність. Якщо знехтувати цими вимогами справжня величина мінливості може бути і не встановлена. Наочним прикладом цього можуть послужити запозичені нами цифри з роботи О. В. Яблукова "Популяционная биология" (Яблоков, 1987), які показують 1) при якій чисельності вибірки і 2) з яким потрібним ступенем вірогідності можна виявити рідкісні ознаки (табл. 1).

Таблиця 1

Співвідношення об'єму вибірки і частоти ознаки, що зустрічається у вибірці

<i>Частота зустрічальності ознак</i>	<i>$P < 0,95$</i>	<i>$P < 0,99$</i>
0.5	6	8
0.3	11	15
0.2	21	28
0.1	51	66
0.08	65	84
0.008	979	1174

Вибірки невеликого об'єму дають уявлення про найпоширеніші варіанти, тоді як більш рідкісні залишаються поза увагою. Але саме ці рідкісні варіанти визначають морфологічну різноманітність конкретного угруповання.

Контрольні питання

1. Що таке мінливість організмів? Які існують класифікації явищ мінливості?
2. Які явища відносяться до "проявів" мінливості?
3. Які форми мінливості відомі?

МОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ-МАРКЕРИ. ЇХ ВЛАСТИВОСТІ І ПРОЯВИ У ТВАРИН

Для найбільш повної характеристики популяції необхідно використовувати якомога більше різноманітних ознак, що характеризують найрізноманітніші органи або системи органів тварин. Стикаючись з таким завданням, дослідник повинен задатися питанням: які ж власне ознаки можна використовувати і що дає вивчення тих чи інших ознак (кількісних або якісних).

Ясно, що не всі ознаки, на які спирається традиційна морфологія, можуть використовуватися в популяційній морфології. До останніх відносяться, перш за все, інваріантні на видовому рівні ознаки, наприклад, кількість кінцівок у ссавців. Тому цілком природно, що провести роботу з виявлення ознак, придатних для популяційно-морфологічних досліджень, завдання нелегке, і істотну допомогу в цьому питанні можуть надати як численні статті, так і спеціальні посібники і каталоги за окремими групами тварин. При цьому слід звернути увагу на значно більшу широту охоплення ознак в класі ссавців (Яблоков, Ларина, 1985; Ларина, Еремина, 1988; Соболевский, 1988): в цілому у ссавців відомо не менше кількох тисяч спадково детермінованих морфологічних ознак. Серед них форма і розмір тіла (карликовість і гігантизм; укорочені кінцівки; різке скорочення або подовження морди та ін.), забарвлення (плями різного кольору, відтінку і форми – до 100 дискретних ознак, які визначаються 6 головними і багатьма додатковими генами), різні краніологічні ознаки (поява (подвоєння або множення) додаткових отворів, зміна їх розташування); виявлення або зникнення швів на черепі, зміни їх форми; поява додаткових кісточок; варіації в розташуванні (наявності) різних дрібних отворів в кістках черепа, які формуються для проходження нервів і кровоносних судин, а також форми великих отворів у базальній і потиличній частинах мозкового черепа – всього виділено близько 100 спадкових змін; зуби – структура жувальній поверхні (додаткові горбики; редукція, злиття, переміщення, поява емалевих петель між горбками); кількість і

розташування коренів зубів; вібриси (їх кількість і розташування), волосяний покрив, похідні шкірного покриву (луски на хвості, папілярні лінії у приматів, кількість піднебінних валиків та ін.), а також мінливість систем внутрішніх органів і каріотипу, які надають дослідникам широке поле діяльності по вивченню різних природних угруповань ссавців (рис. 1).

У птахів мінливість морфологічних ознак вивчена слабкіше. Наявні дані відносяться перш за все до забарвлення і рисунку пір'яного покриву, будови та забарвлення дзьоба. Мінливість оологічного матеріалу передбачає розгляд рисунка та забарвлення яєць. При цьому враховується забарвлення (загальне) фону яєць, на якому розташовується рисунок, і зв'язок його з формою і розмірами плям, щільністю і особливостями їх розподілу в різних зонах. Дослідження фолідозу у птахів включає розгляд кількості щитків в межах виділених зон гомілки і пальців, а також форму окремих щитків.

В межах класу рептилій також широко використовуються морфологічні варіації рогового покриву: кількість і форма лусок, рисунок і колірні варіації забарвлення (рис. 2). В якості додаткових ознак рогового покриву, для яких можливо кількісне морфологічне дослідження, можуть виступати кількість стегових пір, кількість черевних і розташування анальних щитків та ін.

У амфібій показана можливість використання в якості ознак-маркерів таких ознак, як забарвлення (колір і рисунок), будова шкіряних покривів (характер складчастості, грудкуватість і т. ін.). Відомо використання дискретних варіацій ознак в скелеті, характер складчастості слизової шлунку, структурних елементів нервових закінчень.

Серед морфологічних ознак-маркерів у риб, які використовуються при вивченні різновидів карася, коропа, багатьох акваріумних риб, численні варіації забарвлення і рисунка, наявність та кількість лусок (лускати, голі, дзеркальні з багатьма варіантами - розкидані, лінійні та ін.), будови плавців (кількість променів, форма

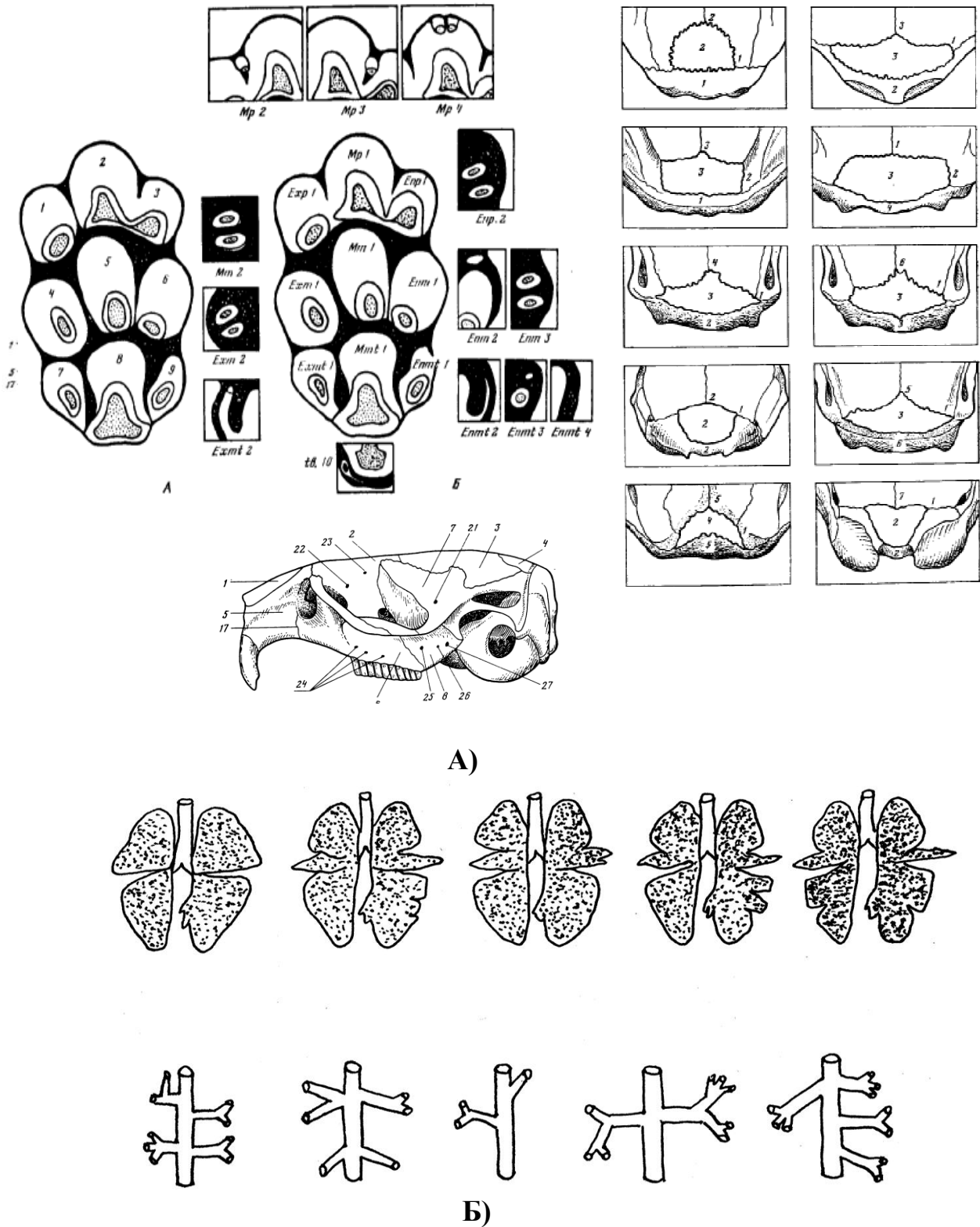


Рис. 1. Приклади варіабельності ознак у ссавців:

А – жувальна поверхня М¹, мінливість міжпотилочної кістки, отвори на черепі (Ларина, Еремина, 1988); Б – форма легень і розгалуження ниркових артерій тюленя (Соболевский, 1988)

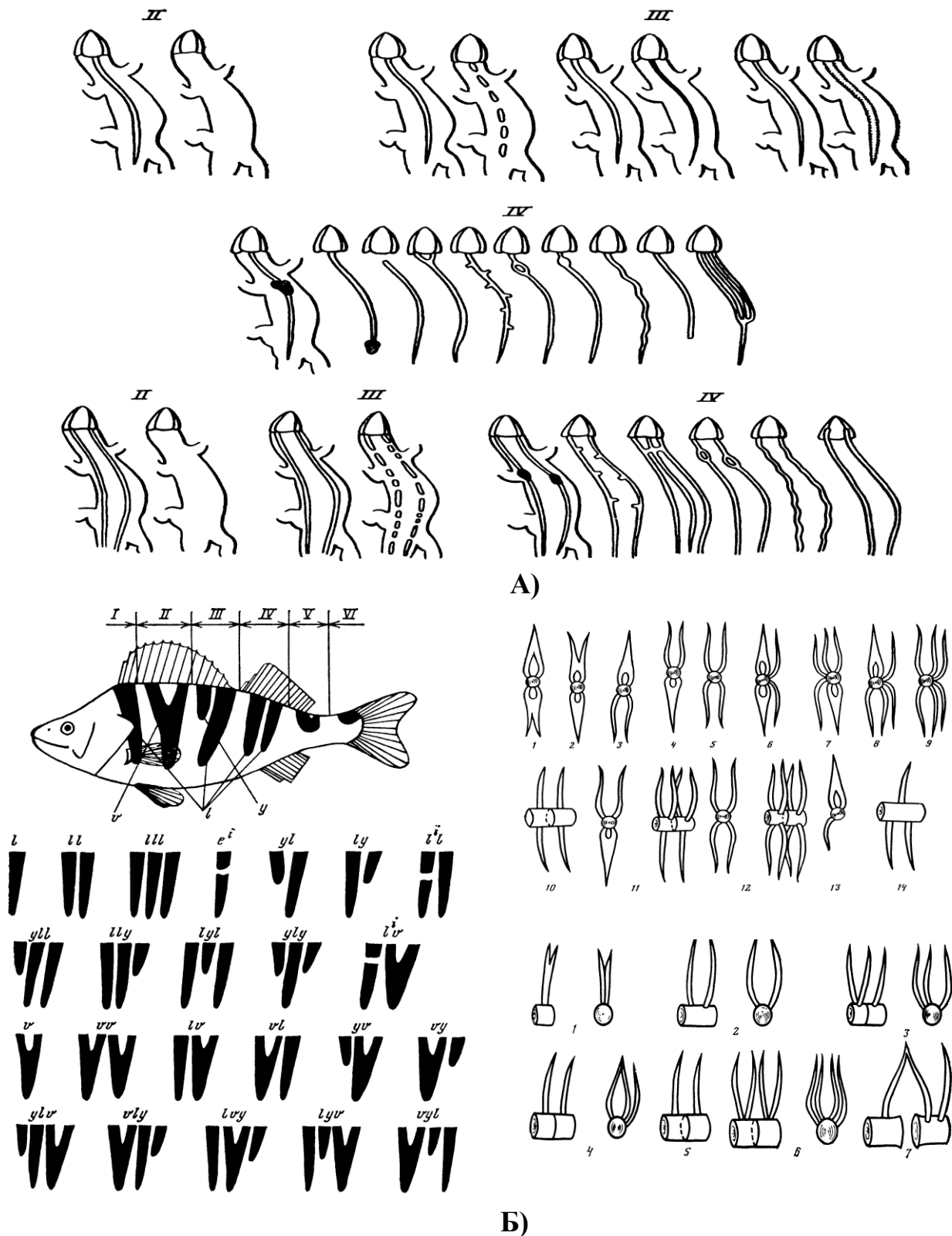
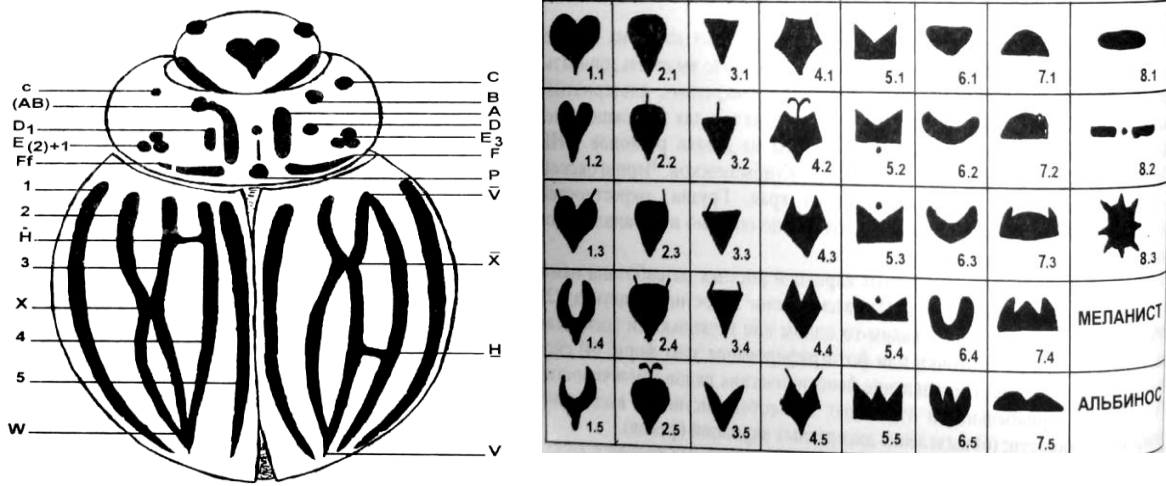
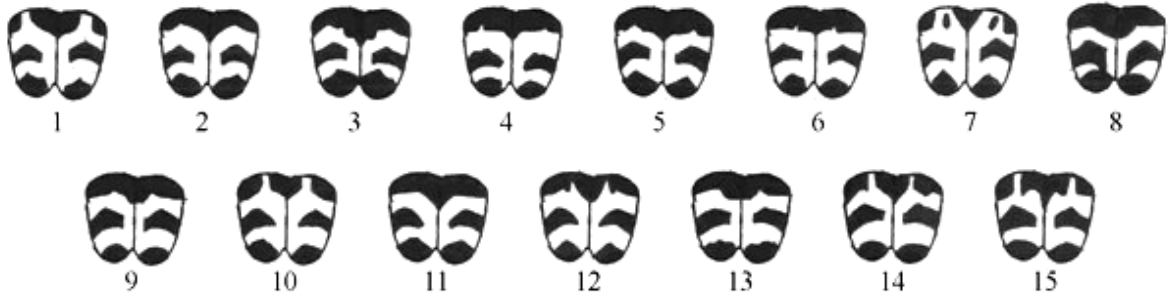


Рис. 2. Мінливість ознак рептилій (А) і риби (Б):

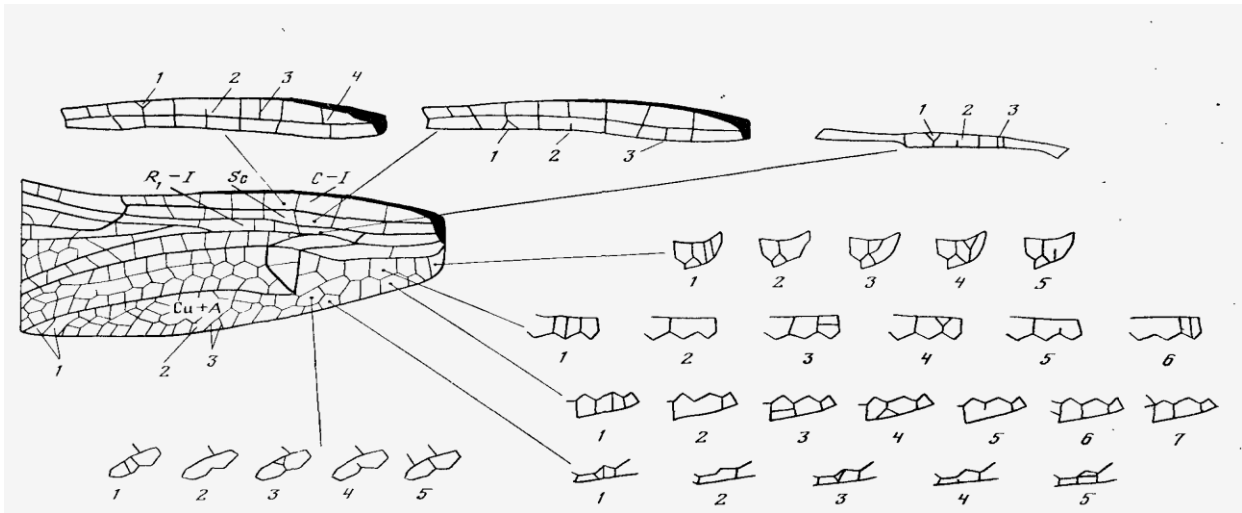
А – ієрархічна система варіацій дорзальної смуги прудкої ящірки (Баранов, 1982); Б – фени забарвлення звичайного окуня і хребців осьового скелета



А)



Б)



В)

Рис. 3. Мінливість ознак безхребетних:

А – Елементи рисунка і варіабельність плями на голові колорадського жука (Климец, 1997); Б – варіації рисунка надкрил у восковика *Trichius fasciatus*, В – приклад відхилення жилкування переднього крила бабок роду *Sympetrum* (Захаров, 1987).

плавців та ін.), різних елементів скелета (рис. 2), глоткових зубів (варіації кількості і рядності). Дискретні варіації в області вивчення поліморфізму білків, кариотипу у риб.

З огляду на видове різноманіття безхребетних, яке значно перевищує таке у хребетних, можна припустити, що популяційно-морфологічне вивчення цієї групи тварин виявиться дуже плідним (рис. 3). Підтвердженням цього може служити різноманітність спадкових варіацій, відома для дрозофіли: форма крила, особливості жилкування крил (зникнення окремих поздовжніх або поперечних жилок, розгалуження, потовщення, поява додаткових жилок); особливості щетинок (макрохет); забарвлення тіла; видозміна вусиків, черевних сегментів, очей. Подібні приклади відомі і для інших видів тварин. Особливо численні приклади застосування популяційно-морфологічного підходу для комах і молюсків, для багатьох з яких досить чітко встановлена генетична детермінація ознак небагатьма генами: рисунок елітр сонечки двокрапкової (темне забарвлення або світле забарвлення без плям, додаткові плями, злиття плям і ін.), рисунок голови і переднеспинки колорадського жука, жилкування крил у рапсового листоїда, забарвлення раковини у деяких гастропод *Littorina* (рівномірна, шашечна, смугаста) та ін. (Популяционная фенетика, 1997). Навіть невелика кількість наведених вище прикладів показує, наскільки велика може бути кількість морфологічних ознак-маркерів, які використовуються для аналізу генотипічної структури популяцій і список яких пропонується самостійно розширити студентам, користуючись роботами О. В. Яблокова і Н. І. Ларіної, (Яблоков, Ларина, 1985), збірниками "Фенетика популяцій" (1982), "Фенетика природних популяцій" (1988), "Популяционная фенетика" (1997), численними окремими публікаціями, що стосуються проблеми мінливості морфологічних ознак тварин.

Різноманітність варіацій морфологічних ознак, яка виявляється в результаті досліджень, не завжди поки може бути поясненою з погляду біологічної доцільності. Але в будь-якому випадку їх прояв

вказує на зміну конституції, нове співвідношення частин, зміни корелятивних зв'язків між ознаками. Швидше за все, це пов'язано зі змінами генетичних властивостей організмів. Однак слід нагадати, що детермінація ознаки залежить від багатьох процесів: мультігенних, епістазу, епігенетичних змін під впливом зовнішнього середовища, мутаційного процесу і навіть чисто стохастичних явищ (рис. 4). Це ускладнює, без додаткових досліджень, використання варіабельності ознаки для характеристики генетичної структури популяції.

Використання морфологічної (фенотипічної) мінливості для характеристики генетичної структури популяції реалізується поки у відносно небагатьох випадках. Однак накопичення даних про морфологічну мінливість залишається актуальним завданням, оскільки допомагає вирішити ряд інших, не менш важливих проблем.

Виконання цього завдання можливе на різних рівнях фенотипічної мінливості: 1) вивчення внутрішньоіндивідуальної мінливості, наприклад, прояви білатеральної асиметрії; 2) вивчення міжіндивідуальної мінливості якоїсь ознаки всередині популяції; 3) вивчення різних ознак всередині однієї популяції або в різних популяціях.

В основі вивчення внутрішньоіндивідуальної мінливості лежить порушення білатеральної симетрії, яка широко поширена серед активно пересуваючих організмів. Розглянувши різні типи порушень симетрії (спрямована асиметрія, антисиметрія і флуктуаційна асиметрія), студенти повинні переконатися, що для популяційної морфології важливим є вивчення саме ненаправлених змін в організмі, які порушують строгу білатеральну симетрію в прояві ознаки. Основною феноменологічною рисою даного явища (яка позначається як флуктуаційна асиметрія) є відмінність між правою і лівою половиною тіла з присутності якихось білатеральних структур (щетинки, лусочки, отвори для виходу кровоносних судин, елементи забарвлення та ін.). З причинного боку флуктуаційна мінливість розглядається як наслідок випадкової мінливості процесу розвитку.

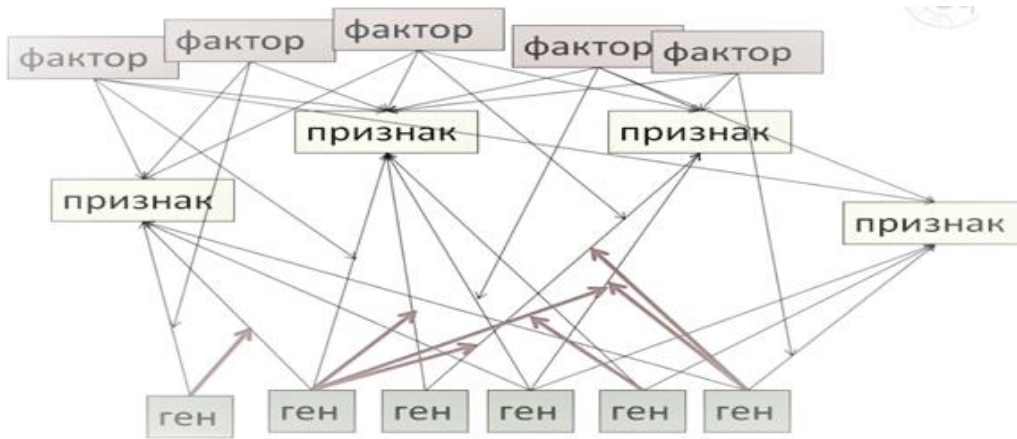


Рис. 4. Вплив різних факторів на формування ознаки

При цьому на перший план виступає не присутність/відсутність якогось певного гена, а збалансованість генотипу, що забезпечує, зокрема, симетричний розвиток однакових структур на різних сторонах тіла. Ця залежність робить дослідження флуктуаційної асиметрії як внутрішньоіндивідуальної фенотипічної мінливості перспективною для оцінки стабільності розвитку організмів у популяції в межах тих умов, в яких ця популяція існує. Для більш детального знайомства з цією формою внутрішньоіндивідуальної мінливості, обґрунтуванням її загальної біологічної значущості, чітким визначенням кола явищ, які до неї відносяться, методами її обліку необхідно звернутися до монографії В. М. Захарова (1987).

Аналіз міжіндивідуальної та міжпопуляційної мінливості може бути виконаним в 2-ох головних напрямках: 1) вивчення мінливості окремої ознаки; 2) вивчення ряду ознак.

При вивченні мінливості окремо взятої ознаки всередині популяції головним завданням є визначення її дійсної величини мінливості ("норми"). Остання складається з аналізу даних по окремим внутрішньопопуляційним угрупованням. Якщо в подальшому дослідник стикається зі значним відхиленням мінливості ознаки від "нормальної", це може бути вказівкою на незвичайність дії якихось умов середовища в межах популяції.

Слід звернути увагу, що порівняння величини мінливості ряду ознак дає в руки дослідника більш ефективний інструмент аналізу

дійсної величини мінливості різних ознак, ніж вивчення мінливості однієї ознаки (хоча б і з багатьох популяційних вибірок). Для аналізу сукупності ознак в межах популяції існує кілька методів: аналіз сполученої мінливості, лінійно-вагових відносин, метод потоку мінливості, докладний опис яких можна знайти в монографіях О. В. Яблукова (Яблоков, 1966; 1987). Використання методу потоку мінливості дозволяє, зокрема, серед однорідної, на перший погляд, сукупності ознак виділити ті, які знаходяться в особливих відносинах з діючими на популяцію факторами. Нанесені на графік значення коефіцієнта варіації різних ознак (ранжируваних за величиною середнього арифметичного значення) утворюють безперервний ряд. В межах цього ряду виділяються ознаки як такі, що сильно варіюють, так і ознаки, що розташовуються на нижній межі потоку мінливості. І якщо стосовно останніх справедливо припустити сильний тиск стабілізуючого відбору, то розташування ознаки біля верхньої межі потоку мінливості не настільки виразно.

Для порівняння різних популяцій (міжпопуляційна мінливість), а також внутрішньопопуляційних угруповань всередині однієї популяції необхідно познайомитися з рядом методів. Серед останніх можна виділити методи, які успішно використовуються для графічної інтерпретації фенотипічної подібності різних угруповань, і не потребують додаткової математичної обробки: метод морфологічних профілів, метод скаттер-діаграми, метод контурних діаграм. Більш повну характеристику популяції можна отримати, використовуючи машинні методи обробки результатів за багатьма ознаками в кількох угрупованнях: метод побудови морфологічного ландшафту або контурних діаграм. Однак слід звернути увагу на складності інтерпретації в цьому випадку отриманої графічної інформації. Найбільшу популярність серед методів, використовуваних для аналізу популяцій, придбав метод морфофізіологічних індикаторів. Безсумнівна перевага цього методу – можливість більш-менш ясної екологічної інтерпретації відмінностей між популяціями за індексами (наприклад, маси) різних внутрішніх органів. Однак застосування

цього методу має ряд обмежень, неуважне ставлення до яких здатне звести нанівець зусилля дослідника і дискредитувати сам метод. Ці обмеження засновані на тому, що стан морфофізіологічних ознак багаторазово коливається протягом декількох десятків хвилин у відповідь на вплив факторів середовища. Відповідно до цього порівняння можна проводити лише для матеріалу, отриманого в строго певні проміжки часу після піймання тварини. Нерозуміння (або ігнорування) цього моменту призводить до того, що дослідник отримує ефемерну характеристику популяції, одне з багатьох значень в межах норми реакції. Таким чином, лише після уважного знайомства з даним методом (Шварц и др., 1968), його перевагами і методичними труднощами, стає можливим його застосування в популяційно-морфологічних дослідженнях.

Аналіз морфологічних ознак не обмежується тільки виділенням ознак, що знаходяться в стані зниженої (або підвищеної) мінливості в досліджуваній вибірці (таке важливе як для визначення функціональної значимості ознаки, так і для з'ясування тиску елементарних еволюційних факторів), визначенням подібності-відмінності між популяціями, або іншими внутрішньовидовими угрупованнями особин.

У разі присутності в популяції морфологічних неметричних ознак-маркерів, прояв яких пов'язаний з певними генами (приклади див. вище), стає можливим: 1) визначати самостійність окремих угруповань; 2) знаходити межу популяцій і груп популяцій; 3) вивчати внутрішньопопуляційну структуру. Однак при цьому слід враховувати складну взаємодію генів, можливі травматичні зміни, які створюють деяку невизначеність висновків популяційного аналізу.

Залучаючи для популяційно-морфологічних досліджень ознаки-маркери (фени), необхідно визначити їх основні властивості: дискретність; адаптивність; масштаб; частоту. Саме вимога щодо дискретності уможливорює використання ознак-маркерів як інструмент пізнання впливу середовища на особин в популяційних роботах. Частота зустрічальності морфологічного фена-маркера є тим

критерієм, який забезпечує як визначення межі між популяціями, так і сприяє реконструкції історії становлення популяцій. Структурування популяції з виділенням угруповань різного рангу безпосереднім чином пов'язано з такою властивістю морфологічних ознак-маркерів як масштаб, а оцінка напрямку природного добіру пов'язана з поняттям адаптивності ознаки. Не зупиняючись тут докладно на характеристиці властивостей фенів, численних прикладах прояви цих властивостей, а також процесу виділення ознак-маркерів ми, тим не менше, відсилаємо для ознайомлення з ними до робіт О. В. Яблукова, Н. І. Ларіної (Яблоков, Ларина, 1985), А. С. Баранова (1988) і С. О. Сергіївського (Сергиевский, 1988).

Контрольні питання

1. Що таке внутрішньоіндивідуальна мінливість і методи її вивчення?
2. Які методи використовують для вивчення міжіндивідуальної і міжпопуляційної мінливості?
3. Надати характеристику основних властивостей морфологічних ознак-маркерів.
4. Яких принципів потрібно дотримуватися при виборі ознак-маркерів?
5. Охарактеризувати різноманітність ознак-маркерів у ссавців.
6. Опишіть відомі ознаки-маркери у птахів, амфібій і рептилій.
7. Наведіть приклади ознак-маркерів у безхребетних та використання таких маркерів в популяційній морфології.

РОЛЬ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ У ВИРІШЕННІ ПРАКТИЧНИХ ЗАВДАНЬ

Результати популяційно-морфологічних досліджень, які отримані з урахуванням викладених у попередніх розділах положень, дозволяють вирішувати найскладніші завдання при вивченні внутрішньовидової мінливості: 1) виділення популяцій і груп популяцій, визначення межі між популяціями одного виду; 2) вивчення дії природного добору і інших еволюційних факторів

(насамперед ізоляція); 3) виявлення центрів різноманіття всередині виду та реконструкція історичного розвитку окремих частин видового населення і виду в цілому (мікрофілогенез); 4) вивчення внутрішньовидової систематики. Все це дає необхідний матеріал для того, щоб розв'язати низку практичних завдань, в тому числі правильної організації промислових, біотехнічних та інших заходів.

Ставлячи перед собою завдання визначення меж популяцій, необхідно врахувати декілька моментів. По-перше, межа між популяціями часто нечітка, розмита, причому популяції пов'язані цілою гамою поступових переходів, обумовлених змінами концентрації окремих фенів. Мову в такому випадку скоріше варто вести про виділення тільки популяційних центрів. Значно рідше доводиться стикатися з ситуацією, коли популяції розділені надзвичайно різкими межами. Для розуміння причин ситуації, що складається, необхідно звернутися до раніше розглянутого матеріалу про просторову структуру популяції (показник репродуктивної активності), значення деяких факторів еволюції (ізоляція). По-друге, відмінності популяцій можуть бути виражені у вигляді різної концентрації окремих варіацій ознак-маркерів або величиною фенотипічної мінливості. Зверніть увагу, що в практиці спочатку (і частіше) використовується зіставлення характеристик окремих груп тварин, а лише потім – пошук різких меж, які характеризуються помітними перепадами концентрації фенів.

Приклади використання результатів аналізу розподілу частот ознак в популяціях щодо рішення інших завдань, які згадані раніше, студенти можуть знайти в посібнику О. В. Яблукова "Фенетика. Еволюція, популяція, признак" (Яблоков, 1980) і збірнику статей "Популяционная биология" (1987). Більш близьке знайомство з роботами А. С. Баранова (1982) показує можливості популяційної морфології в реконструкції історії становлення ареалу виду. Прикладом забезпечення популяційно-морфологічним матеріалом досліджень в області систематики може служити робота Г. Г. Боескорова (1998). В цьому дослідженні на основі 3-х

морфотипів: європейського, проміжного і американського, які виділені з урахуванням суттєвих особливостей краніометрії, фенотипу верхніх відростків міжщелепних кісток, рогів, та ін., – обґрунтована пропозиція про поділ єдиного виду *Alces alces* на два: *Alces alces* (Європа, Зах. Сибір) та *A. americanus* (Північна Америка, Схід. Сибір і Далекий Схід). І нарешті, вивчення динаміки частот певних варіацій морфологічних ознак-маркерів може бути використано безпосередньо в практичній діяльності. Прикладом цього може служити оцінка чутливості колорадського жука до деяких інсектицидів за допомогою морфологічних ознак-маркерів (фенів) (Климец, 1988), а також оцінка віддалених наслідків радіаційного забруднення територій (Васильев, Васильева, 1997). Судячи з результатів даних досліджень, людина отримує можливість підбирати тип інсектициду, його концентрацію в залежності від частоти зустрічальності в популяції тих чи інших фенів, передбачати наслідки антропогенного забруднення природного середовища.

На основі досліджень морфологічної мінливості розроблені методичні рекомендації з оцінки якості природного середовища з урахуванням стану живих істот (перш за все найбільш масових (фонових) видів), який, у свою чергу, визначається порушенням стабільності розвитку (Методические ..., 2003). Стабільність розвитку є чутливим індикатором стану природних популяцій і дозволяє оцінювати сумарну величину антропогенного навантаження. Найбільш простим і доступним для широкого використання способом оцінки стабільності розвитку запропоновано визначення величини флуктуаційної асиметрії білатеральних морфологічних ознак організмів. Величина флуктуаційної асиметрії відображає ступінь порушення збалансованості генотипу, який в ідеалі повинен забезпечувати нормальний перебіг симетричного розвитку однакових структур на різних сторонах тіла. Отже, флуктуаційна асиметрія виступає в ролі інтегральної оцінки якості середовища, даючи відповідь на питання: яка реакція живого організму на несприятливий вплив, що мало місце в період його розвитку. Такий моніторинг змін

стану середовища має безпосереднє відношення і до забезпечення благополуччя і здоров'я як окремої людини, так і всього людського суспільства в цілому (Захаров, 2000). Тобто застосування популяційно-морфологічних методів може мати під собою не тільки значний економічний, але і гуманітарний ефект.

Контрольні питання

1. Які шляхи вирішення проблеми виділення меж популяцій?
2. Яке значення має різноманітність фенів у крайових і центральних популяціях виду?
3. Яку роль відіграє популяційна морфологія в реконструкції мікрофілогенезу?

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ І ДЖЕРЕЛ

Основна

1. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. – М. : Наука, 1977. – 303 с.
2. Одум Ю. Экология (В 2-х т.): Т. 2. – М. : Мир, 1986. – 376 с.
3. Шилов И. А. Экология. – М. : Изд-во Юрайт, 2011. – 512 с.
4. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. – М. : Наука, 1966.– 364 с.
5. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. – М. : Высш. школа, 1985. – 159 с.
6. Яблоков А. В. Популяционная биология. – М. : Высш. школа, 1987. – 303 с.

Додаткова

1. Атраментова Л. О, Утевська О. М. Біометрія. II Порівняння груп і аналіз зв'язку : підручник. – Х. : Видавництво "Ранок", 2007. – 176 с.
2. Баранов А. С. Феногеография и реконструкция истории вида //Фенетика популяций. – М. : Наука, 1982. – С. 201 – 214.
3. Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций //Русский орнитолог. журн. – 2015. – Т. 24. – Экспресс-выпуск 1093. – С. 87 – 100.
4. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных – М. : Наука, 1964.– Т. 1. – 433 с.
5. Боескоров Г. Г. Дифференциация и проблема систематики лосей (*Artio-dactyla*, *Cervidae*, *Alces*) //Зоол. жури. 1998. – Т. 77. – № 6. – С. 732 –744.
6. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. – М. : Наука, 1980. – 140 с.
7. Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих [Электронный ресурс]. – Киев, 1992. – 46 с. (Препринт/ АН

- Украины, Ин-т зоологии; 92.1). Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
8. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии [Электронный ресурс]. – Екатеринбург: Изд-во "Академкнига", 2005. – 640 с. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
 9. Васильев А. Г., Васильева И. А. Фенетический анализ отдаленных последствий радиационного загрязнения природных популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Популяционная фенетика /Сб. статей под ред. А. В. Яблокова – М. : Наука, 1997. – С.149 – 160.
 10. Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения : учебное пособие. [Электронный ресурс] – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2007. – 279 с. Режим доступа к изданию: https://www.ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0090_2007_Васильев_Васильева_Большаков_fenogenetizm.pdf
 11. Грант В. Эволюция организмов. – М. : Мир, 1980. – 470 с.
 12. Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия //Журн. общей биологии. – 1980. – Т. 41. – № 6. – С. 828 – 836.
 13. Животовский Л. А. Показатели внутривидовой изменчивости по полиморфным признакам //Фенетика популяций /Сб. статей под ред. А. В. Яблокова. – М. : Наука, 1982. – С. 38 – 55.
 14. Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). – М. : Наука, 1987. – 213 с.
 15. Захаров В. М. Здоровье среды: концепция. — М. : Центр экологической политики России, 2000. — 30 с.
 16. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия [Электронный ресурс]. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. – 104 с. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>

17. Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции. – М. : Просвещение, 1989. – 591 с.
18. Кайданов Л. З. Генетика популяций [Электронный ресурс] – М. : Высшая школа, 1996. – 320 с. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
19. Климец Е. П. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенов [Электронный ресурс] // Фенетика природных популяций. Тез. докл. – М., 1988. – С. 111 – 117. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
20. Климец Е. П. Дискретные вариации рисунка на дорсальной стороне тела колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Популяционная фенетика /Сб. статей под ред. А. В. Яблокова – М. : Наука, 1997. – С. 45 – 58.
21. Кораблёв П. Н., Алексеева Т. А., Кораблёв Н. П. Бобр речной (*Castor fiber*) // Популяционная фенетика. Каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков млекопитающих. – М. : Наука., 1997. – С. 239 – 246.
22. Кораблёв П. Н., Алексеева Т. А. Волк (*Canis lupus*) // Популяционная фенетика. Каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков млекопитающих. – М. : Наука., 1997. – С. 221 – 238.
23. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
24. Ларина Н. И., Еремина И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика популяций /Сб. научных трудов под ред. А. В. Яблокова. – М. : Наука, 1982. – С. 8 – 52.
25. Майр Э. Зоологический вид и эволюция – М. : Мир, 1968. – 597 с.
26. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). – Москва, 2003. – 28 с.

27. Мина М. Н. Популяции и виды в теории и природе [Электронный ресурс] // Сб. Уровни организации биологических систем. – М. : Наука, 1980. – С. 20 – 40. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
28. Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. – Л. : Изд-во Ленинградского ун-та, 1979. – 349 с.
29. Популяционная фенетика /Сб. статей под ред. А. В. Яблокова – М. : Наука, 1997. – 254 с.
30. Проблемы развития морфологии животных. – М. : Наука, 1982. – 189 с.
31. Сергиевский С. О. Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяции //Фенетика природных популяций. – М. : Наука, 1988. – С. 177 – 201.
32. Сейц К. С., Захарова К. В. К вопросу о понятии изменчивость //Современные проблемы эволюции и экологии. Сб. материалов междунар. конференции (Ульяновск, 5-7 апреля 2016 г.) – Ульяновск : УлГПУ, 2016. – С. 111 – 119.
33. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции [Электронный ресурс]. – М. : Изд-во Иностранной лит-ры, 1948. – 358 с. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
34. Соболевский Е. И. Популяционная морфология ластоногих. – М. : Наука, 1988. – 213 с.
35. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М. : Мир, 1982. – 488 с.
36. Тиходеев О. Н. Изменчивость и ее формы: дифференциальный подход // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2018. – Т. 332. – № 2. – С. 185 – 201.
37. Фенетика популяций (Сб. научных трудов под ред. А. В. Яблокова) – М. : Наука, 1982. – 295 с.
38. Фенетика природных популяций (Сб. научных трудов под ред. А. В. Яблокова) [Электронный ресурс]. – М., Наука, 1988. – 210 с. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
39. Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. – М. :

Наука, 1978. – 240 с.

40. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Ин-та экол. раст. и животн. Вып. 58. – 1968. – 387 с.
41. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. – М. : Наука, 1980. – 288 с.
42. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1938. – 144 с.
43. Эванс Э., Яблоков А. В. Изменчивость окраски китообразных: новый подход к изучению окраски млекопитающих. – М. : Наука, 1983. – 136 с.
44. Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление популяционных и эволюционно-морфологических исследований // Ж. общей биологии. – 1976. – Т. 37. – № 5. – С. 649 – 659.
45. Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. [Электронный ресурс]. – М. : Наука, 1980. – 132 с. Режим доступа к изданию: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>
46. Яблоков А. В. Популяционная морфология – пути развития и очередные задачи // Проблемы развития морфологии животных. – М. : Наука, 1982. – С. 90 – 112.

ЗМІСТ

Вступ	3
Загальні відомості про навчальну дисципліну	5
Мета, завдання і методологія популяційної морфології	6
Виникнення "популяційний морфології". Місце популяційної морфології в системі біологічних наук	7
Термінологія і методи популяційної морфології	11
Природні популяції і їх структура. Елементарні фактори еволюції	17
Мінливість. Її класифікація та загальні підходи до вивчення мінливості	20
Морфологічні ознаки-маркери. Їх властивості і прояви у тварин	26
Роль популяційної морфології у вирішенні практичних завдань	36
Список рекомендованої літератури і джерел	40

Навчальне видання

Олійник Юрій Миколайович

Теріологія з основами популяційної морфології.

Розділ Популяційна морфологія

МЕТОДИЧНІ ВКАЗІВКИ

для студентів 4-го курсу біологічного ф-ту
денної форми навчання спеціальності 091 «Біологія»

В авторській редакції

Підп. до друку 26.10.2019. Формат 60x84/16.

Умов.-друк. арк. 2,67. Тираж 20 пр.

Зам. № 2009 .

Видавець і виготовлювач

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.

Україна 65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12,

Тел.: (048) 723 28 39. E-mail: druk@onu.edu.ua