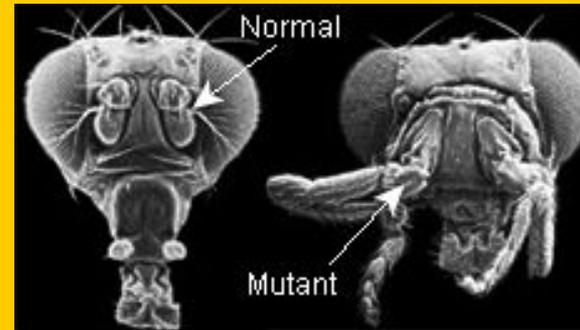


# ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

# Факторы эволюции:

- 1- мутационный процесс;
- 2- колебания численности («волны жизни»);
- 3- изоляция (территориально-механическая, биологическая [этолого-экологическая, морфофизиологическая, генетическая]);
- 4- генетико-стохастические процессы (дрейф генов);
- 5- естественный отбор

# Мутационный процесс



<http://evolution.berkeley.edu/evosite/evo101>



Мутировавший ген приводит к коричневому окрашиванию

Спонтанная частота мутации, определяющей меланизм у хомяков имеет частоту порядка  $3 \times 10^{-6}$ , что близко к средней частоте мутаций отдельных генов у млекопитающих (Гершензон, 1946).

# Колебания численности

(“волны жизни” по С.С.Четверикову, 1905)

колебания численности обусловленные **элиминацией** части особей.

## ЭЛИМИНАЦИЯ

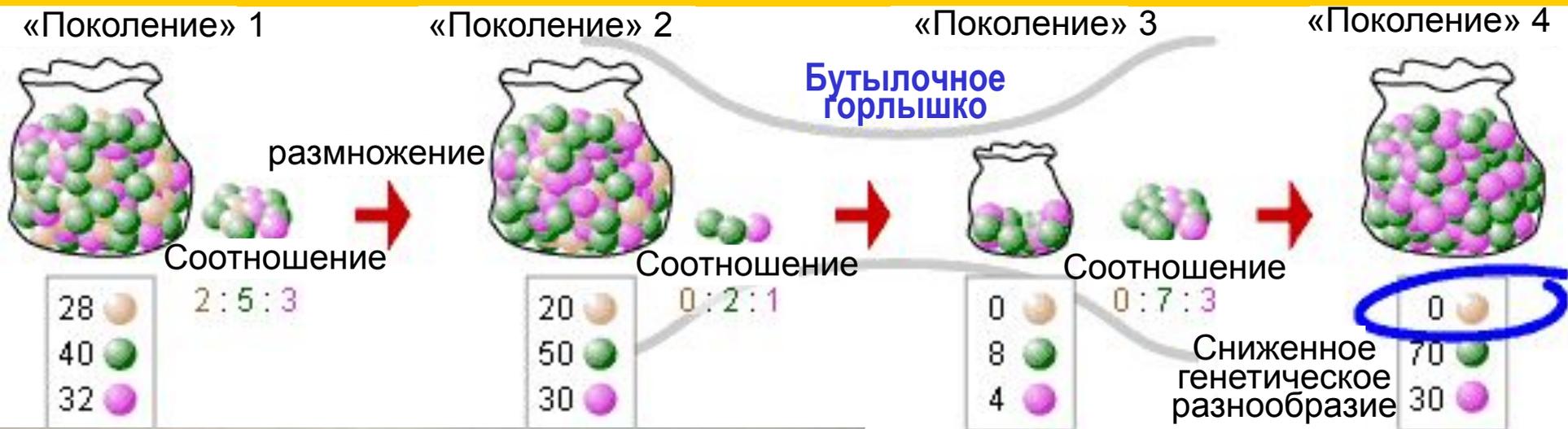
- Периодическая (сезонные и др. циклические процессы).
- Непериодическая.
- Селективная.
- Групповая.
- Неизбирательная элиминация (может быть избирательна).

## ЗНАЧЕНИЕ “ВОЛН ЖИЗНИ”:

1. Случайно меняют концентрации генотипов.
2. Характеризуются повышением и понижением относительной смертности потомства;
3. Выводят ряд генотипов на эволюционную арену.

# Эффект «бутылочного горлышка»

Значительное снижение генетической разнородности в результате резкого сокращения численности с последующим ее восстановлением.



у гепарда все особи вида - сибсы

Взаимоотношения  
хищник / жертва



As Prey decrease Predators

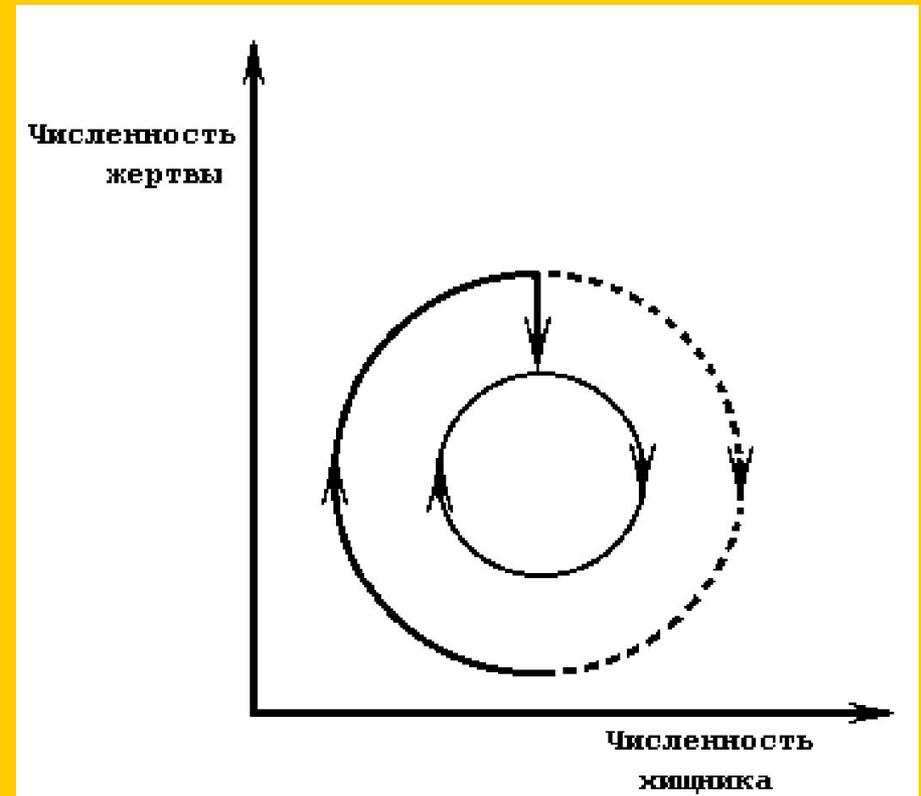
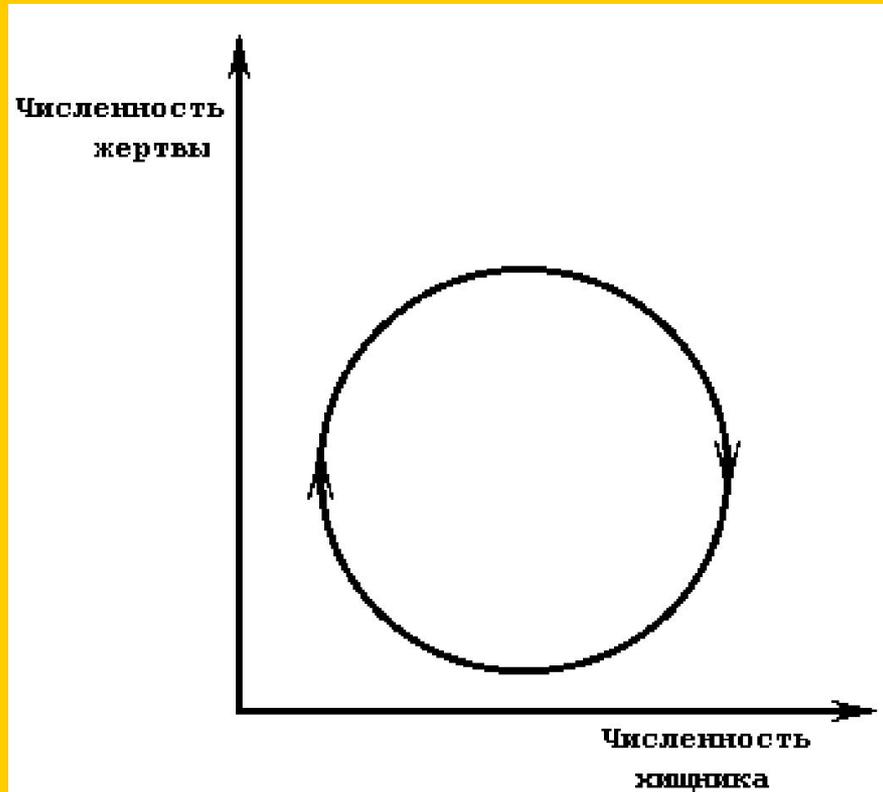
decrease. Prey recovers then Predators  
recover

«... с ростом популяций жертв растут и популяции хищников, а с угасанием популяций жертв, популяции хищников сокращаются тоже. Эта зависимость приводит к тому, что хищникам становится трудно, если не невозможно, полностью истребить свою добычу. (Рис. 1)».

<http://www.well.com/user/elin/eden.htm>

Элин Уитни-Смит, доктор наук (Elin Whitney-Smith Ph.D.)  
«Дело об огромных растительноядных убийцах деревьев»

# Математическая модель для ситуации "хищник - жертва"



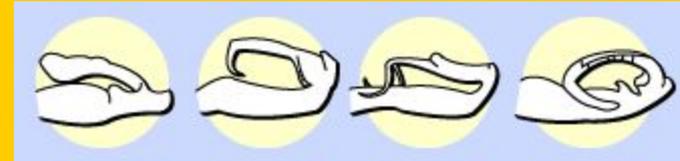
# Изоляция



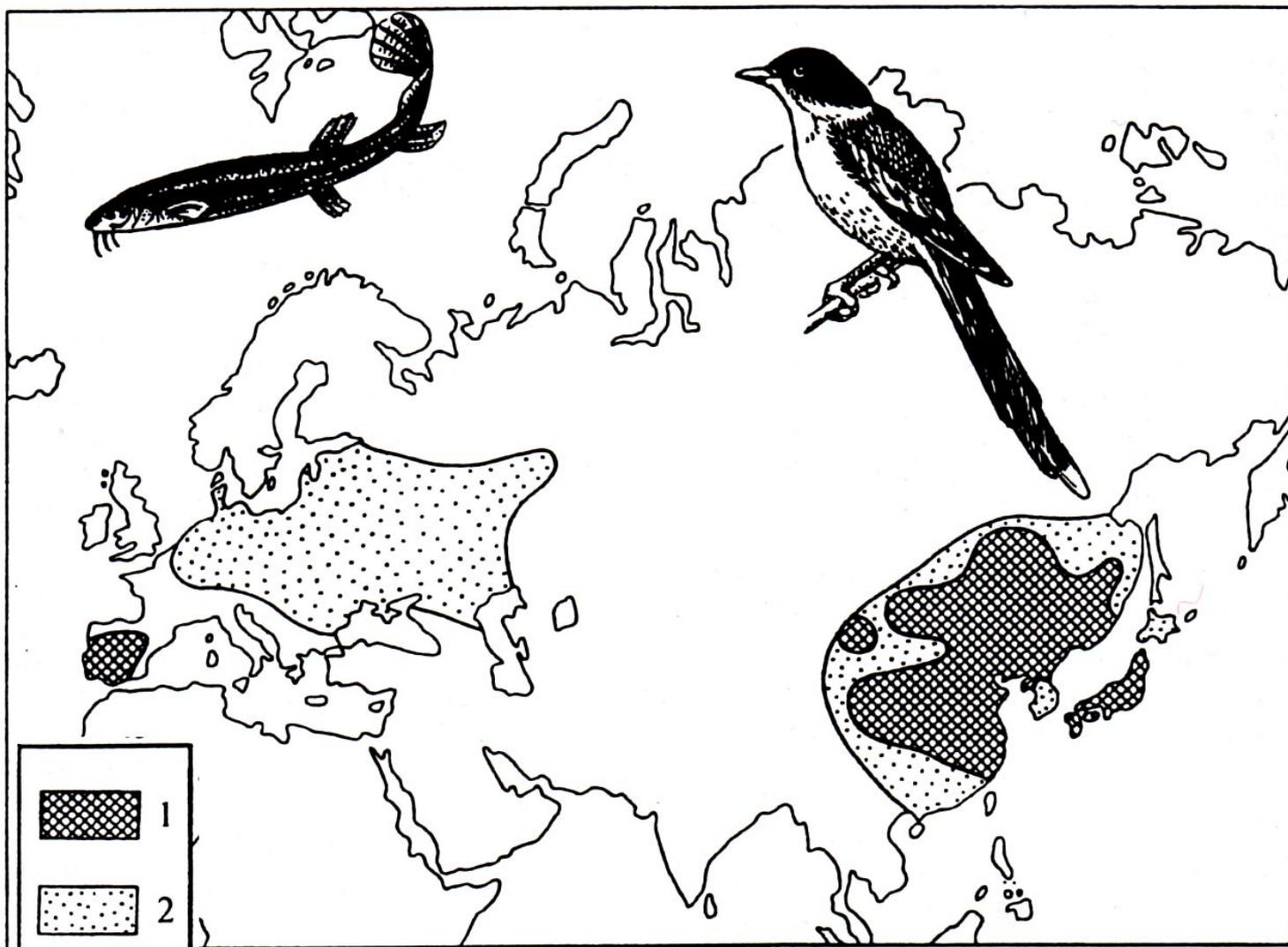
1. Территориально-механическая.

2. Биологическая:

- этолого-экологическая,
- морфофизиологическая,
- генетическая.

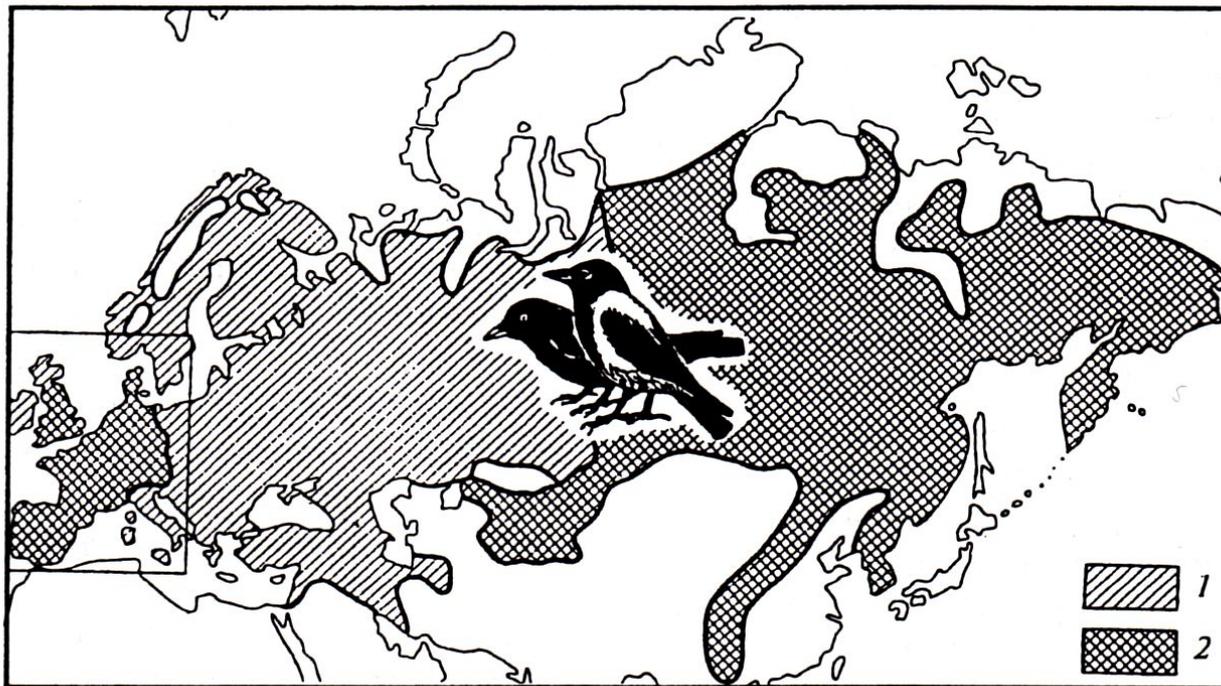


- прекопуляционные механизмы (предотвращают потерю гамет),
- посткопуляционные механизмы (потеря гамет и зигот).

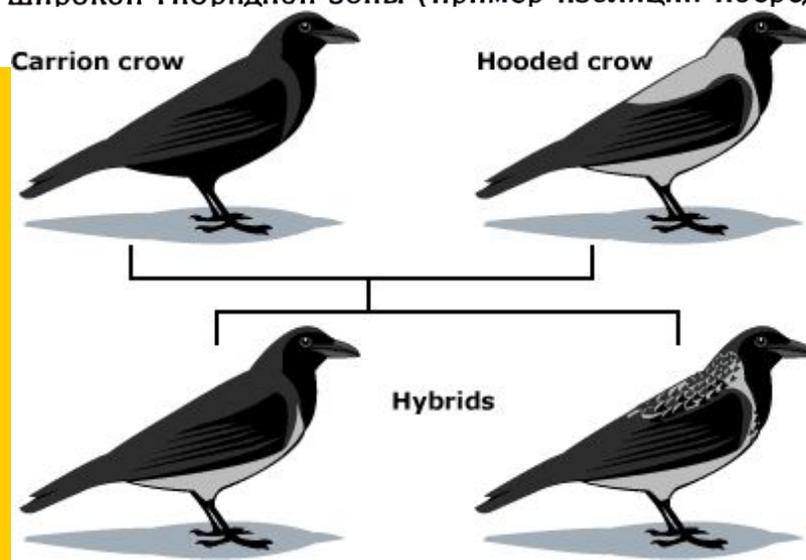


Примеры разорванных ареалов:

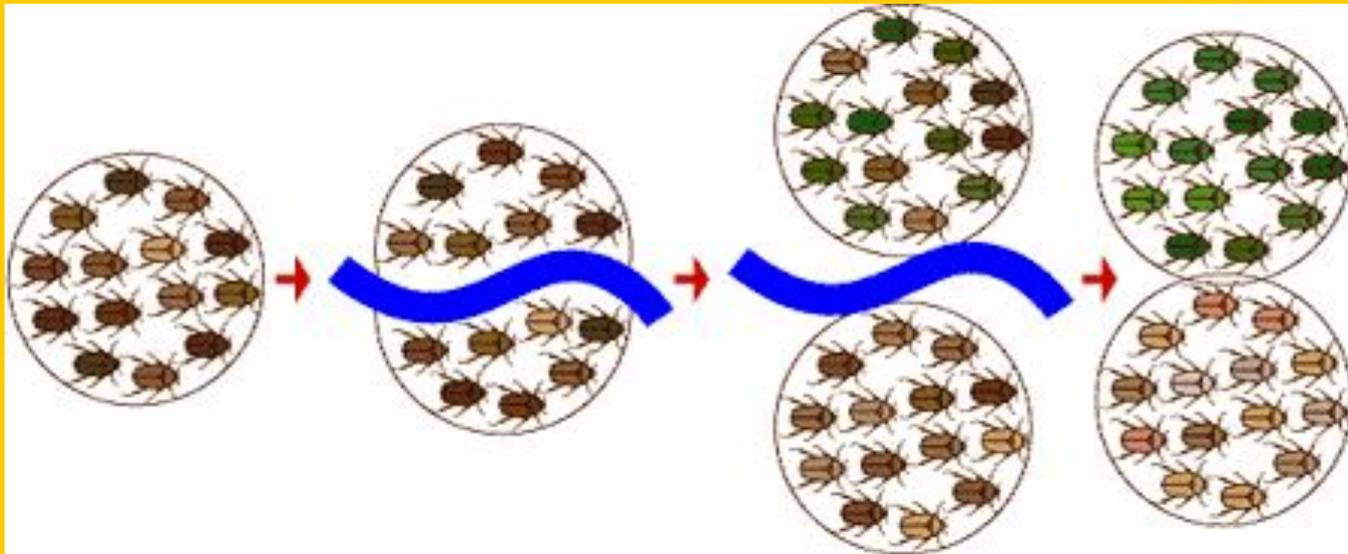
ареалы голубой сороки (*Cyanopica cyana*) (1) и вьюна (*Misgurnus fossilis*) (2)  
 (из Н.В. Тимофеева-Ресовского и др., 1977)



Соприкосновение двух близкородственных форм — черной (*Corvus corone*) и серой ворон (*Corvus corax*) без образования широкой гибридной зоны (пример изоляции посредством гибридизации по Э. Майру, 1968)

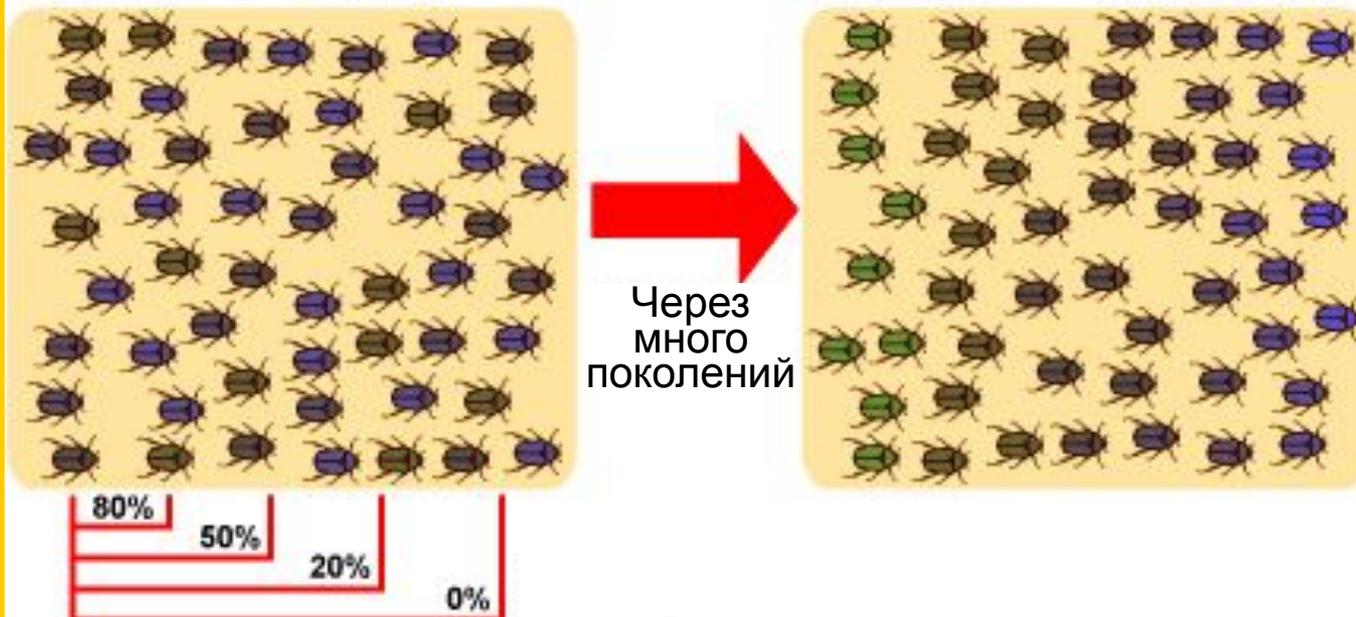


# Изоляция - нарушение потока генов



Исходный вид

Дочерние виды с гибридами



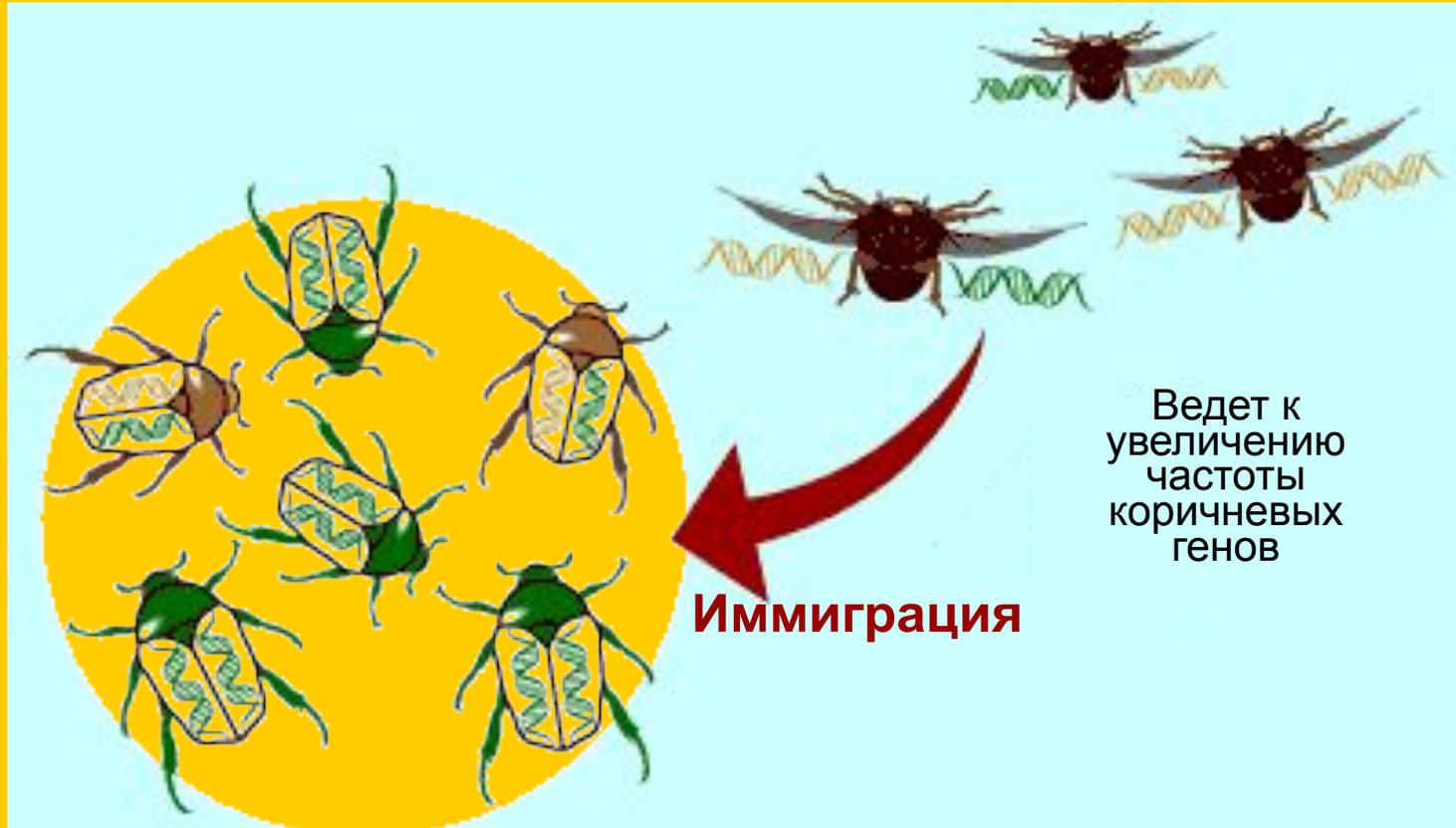
# “Принцип основателя” (Э.Майр – founder principle)

## Особенности новой популяции:

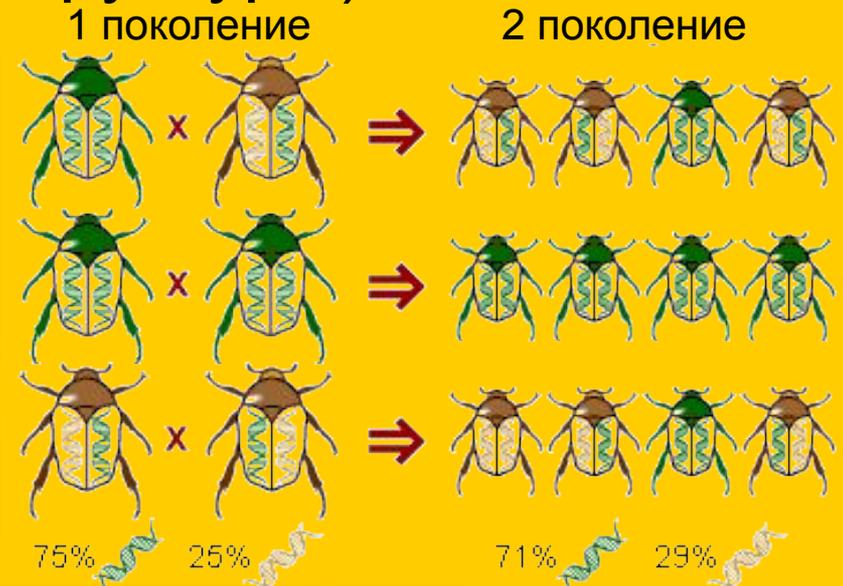
- низкое (неполное) генетическое разнообразие в сравнении с исходной популяцией;
- неслучайный (лимитированный) набор генов в сформировавшейся популяции.

Дальнейшая эволюция будет происходить на основе этого лимитированного изначального фонда

# Миграция нарушение изоляции



# Генетико-стохастические процессы или дрейф генов – не векторизованные изменения генетической структуры)



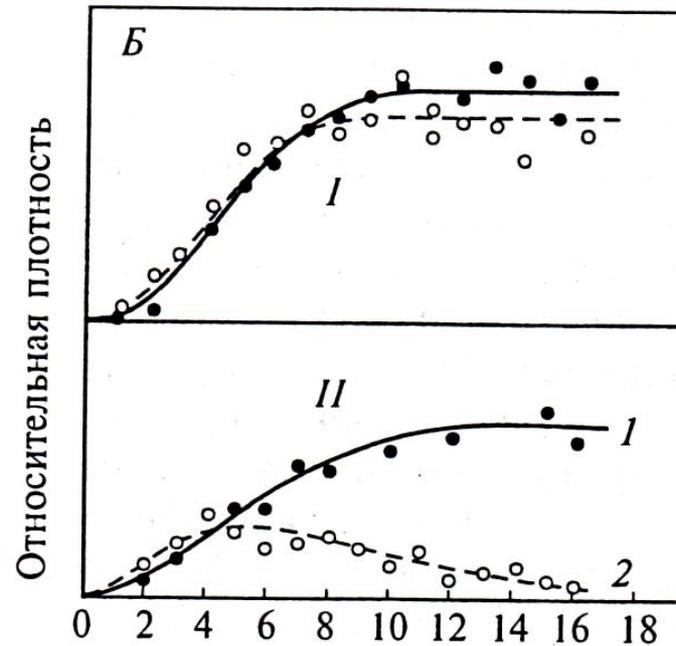
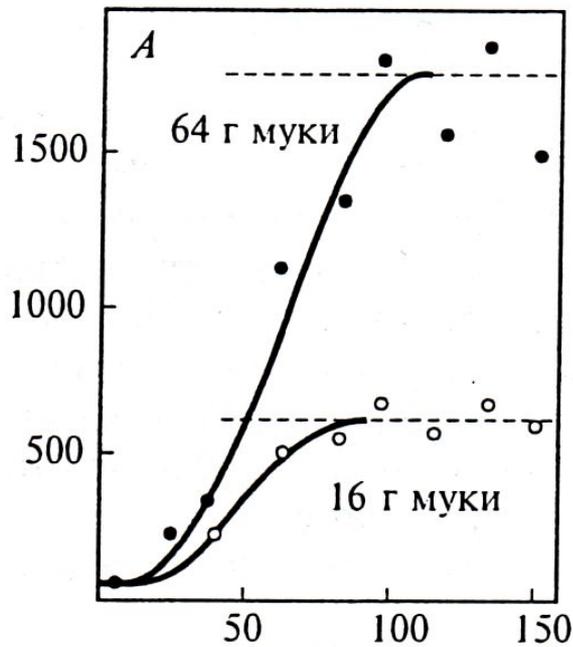
# Борьба за существование:

- 1- со средой,
- 2- внутривидовая,
- 3- межвидовая.

## Принцип конкурентного исключения (competitive-exclusion principle) Г.Ф.Гаузе

Два вида не могут сосуществовать неограниченно долго в одной и той же местности, занимая одинаковые экологические ниши. Результат – расхождение по разным экологическим нишам, или – элиминация.

книга “Борьба за существование”, 1934 г., Балтимор



Примеры борьбы за существование (БЗС) в экспериментах. А. Внутривидовая БЗС. Численность мучного хрущака (*Tribolium confusum*) в зависимости от исходного количества муки (по Р. Чэпман, 1931). Б. Межвидовая БЗС. Численность особей двух видов парамеций (*Paramecia*) при размножении отдельно (I) и в смешанной культуре (II). В смешанной культуре *P. aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) второй вид погибает (Г.Ф. Гаузе, 1934)



## Александр Владимирович МАРКОВ

«Симбиоз является более мощным двигателем эволюции, чем конкуренция Симбиоз, по-видимому, играл огромную роль в прогрессивной эволюции - в человеке живет килограмм микробов, и без них ему не выжить...»

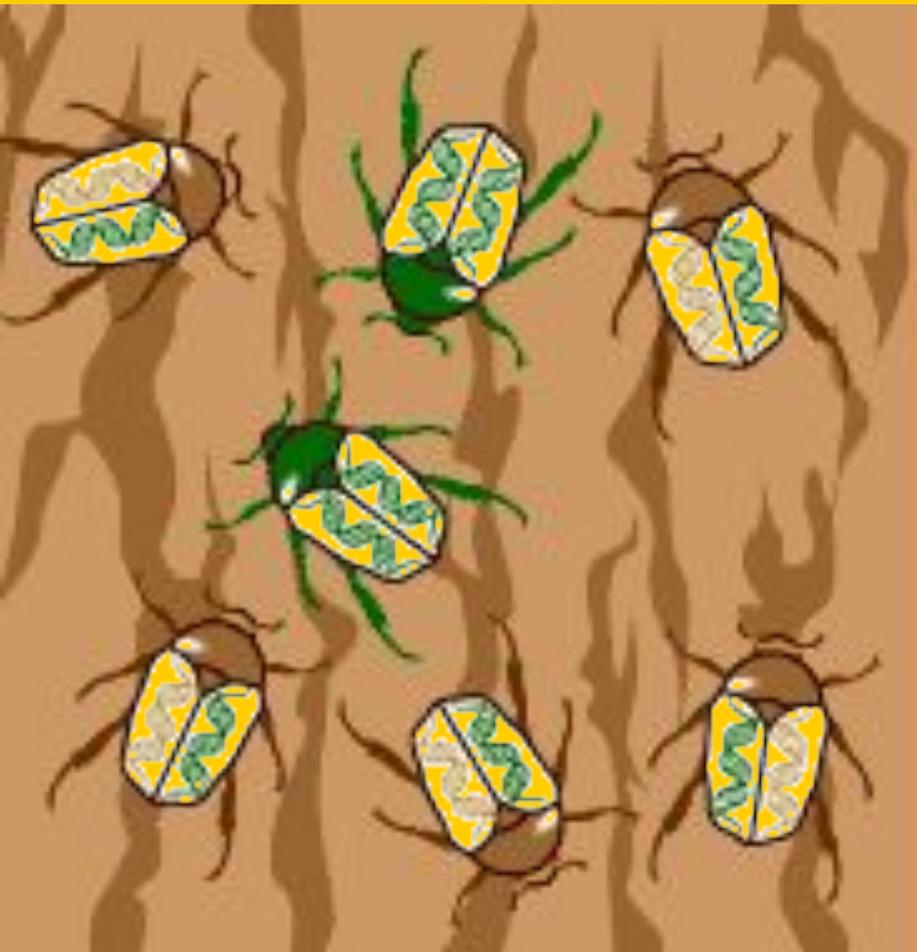
«Эукариотическая клетка никогда бы не возникла методом отбора случайных мутаций в каком-либо одном клоне бактерий. Она возникла путем объединения в симбиотический организм нескольких разных **готовых** бактериальных клеток (**блочно-модульный принцип**)»

# Коэволюция

Центральноамериканская *Acacia* и муравьи, потребляющие нектар, обитающие в полых шипах и защищающие ее от фитофагов.



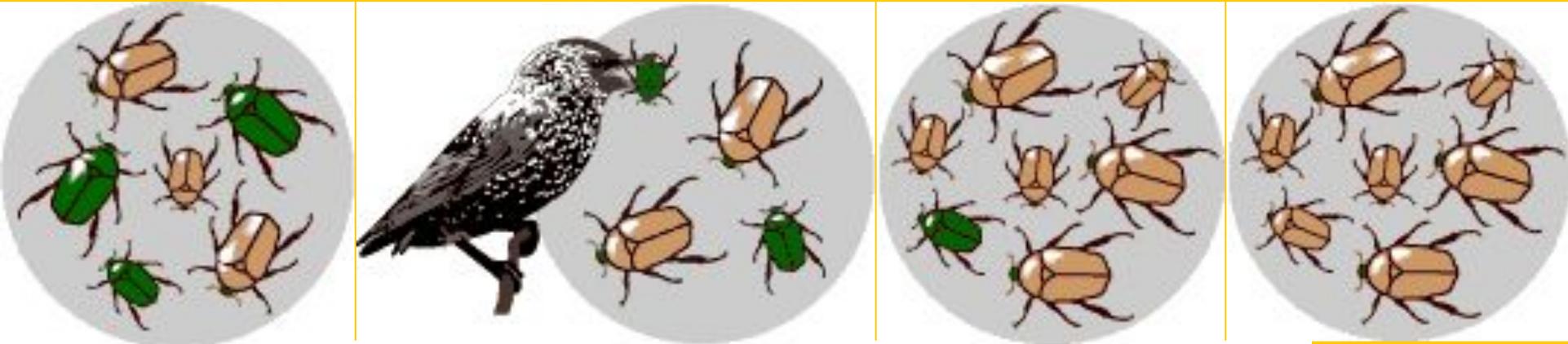
# ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР



Хищник ест  
легко  
заметных  
жуков  
лишенных  
коричневого  
гена...

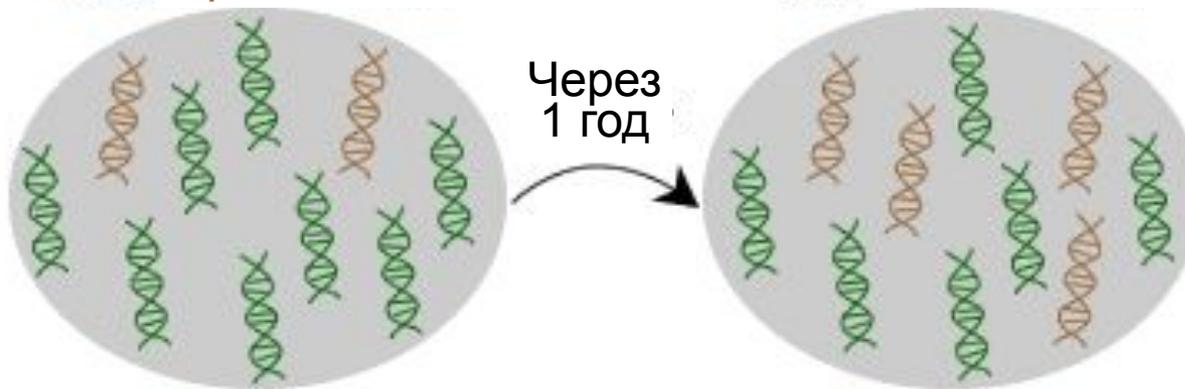
...что ведет к  
увеличению  
частоты  
коричневого  
гена...

# ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – дифференциальное воспроизводство генотипов



80% зеленых генов  
20% коричневых генов

60% зеленых генов  
40% коричневых генов



 Ген  
коричневой окраски

 Ген  
зеленой окраски

## Коэффициент отбора – $S=1-W$

(где  $W$ - адаптивная ценность),

адаптивная ценность - отношение относительной выживаемости изучаемого аллеля к относительной выживаемости аллеля, которому благоприятствует отбор.

Например -  $W=A/a$  (где  $a$  – относительная выживаемость аллеля, которому благоприятствует отбор).

	<b>Меланисты</b>	<b>Обычные</b>
<b>До отбора</b>	<b>154</b>	<b>73</b>
<b>После отбора</b>	<b>82</b>	<b>16</b>
<b>Относительная выживаемость</b>	<b><math>82/154=0,53</math></b>	<b><math>16/73=0,22</math></b>
<b>Адаптивная ценность</b>	<b><math>W=0,53/0,53=1</math></b>	<b><math>W=0,22/0,53=0,41</math></b>

$$S=1-0,41=0,59$$

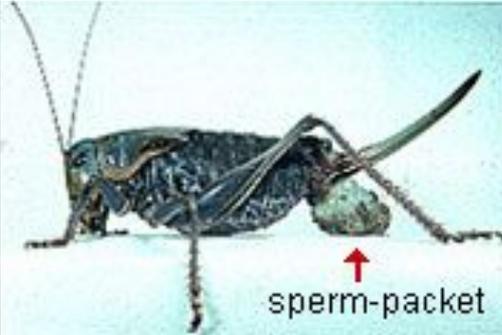
Групповой отбор – селекция на признаки, неблагоприятные для особи и благоприятные для популяции в целом.

Половой отбор – форма естественного отбора, касающаяся признаков особей одного пола.

Различные модели размножения – полиандрия, полигиния, моногамия.

Принципы дифференциального спаривания: преимущественное спаривание гетерозигот, уделение предпочтения редким фенотипам и т.п.

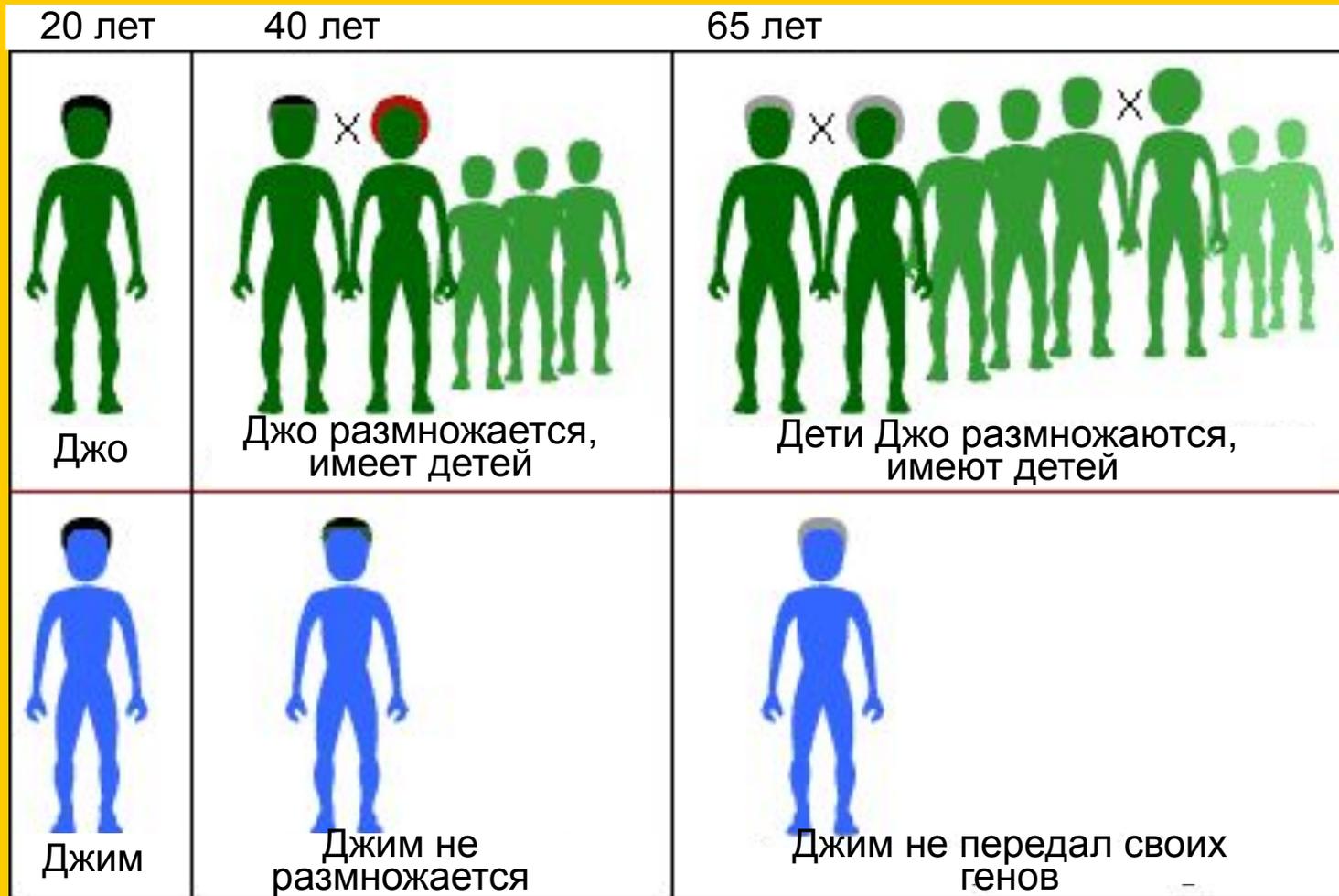
# Половой отбор



Половой отбор «особый случай» естественного отбора. Половой отбор влияет на способность организма получить возможность (нередко любыми доступными средствами!) успешно спариваться с партнером.

Половой отбор достаточно мощный способ формирования признаков, которые пагубно отражаются на выживании особи. Например, экстравагантное и красочное хвостовое оперение или плавники одинаково привлекательны как для хищников, так и для представителей противоположного пола.

# Половой отбор



- Соревнование самцов
- Выбор самок



## ТРАНЗИТИВНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПРОТИВ ПОЛОВОГО ОТБОРА

"Пока два петуха дерутся,  
третий топчет кур!"  
(Н.В.Тимофеев-Ресовский)

«...пока крупные самцы каракатиц дерутся,  
мелкий оплодотворяет кладку»  
(К.Н. Несис. Природа, 2002, N 12)

«....выглядят наивными все идеи,  
основанные на эволюционном значении  
различной размножаемости особей одного  
пола. Такова и идея полового отбора»

(Ю.В.Чайковский)

«... большинство видов вообще прекрасно обходится без полового отбора, и именно этот факт и наводит на мысль, что такого фактора эволюции в природе не существует»

Ю.В.Чайковский

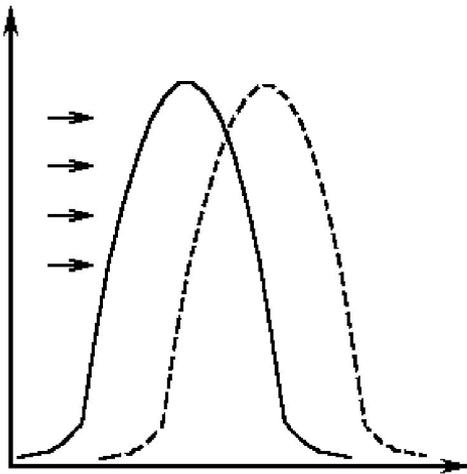
# ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КАК СРЕДСТВО УВЕЛИЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Организмы, способные к бесполому размножению, в критической ситуации резко переходят к размножению половому. Бесполое размножение дает клоны.

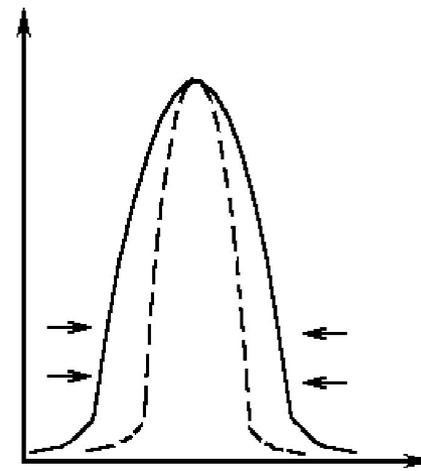
Исходно половой процесс использовался именно как средство экстренного повышения изменчивости.

Потомство, возникшее в результате полового размножения:  
во-первых ***разнообразнее***,  
во-вторых ***не является точной копией  
родителей***

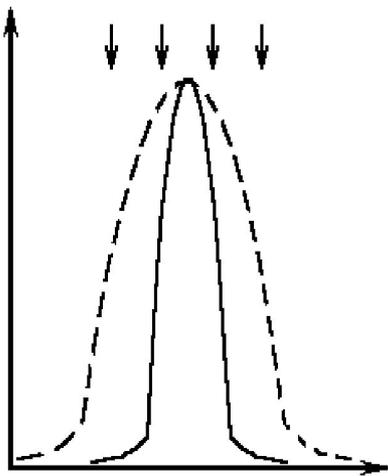
# основные формы естественного отбора:



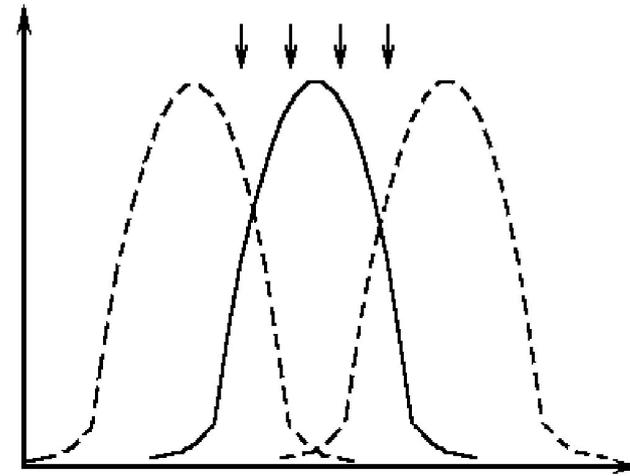
А



Б



В



Г

А – движущий, Б - стабилизирующий,  
дестабилизирующий, Г - дизруптивный.

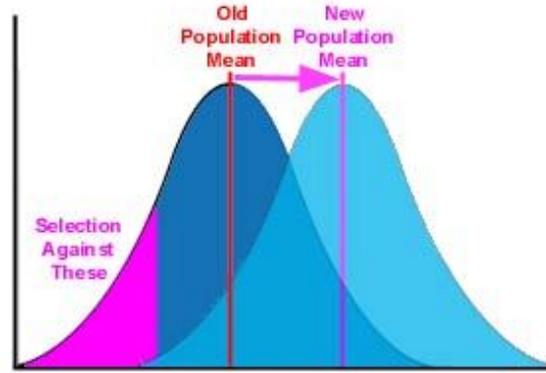
В -

# ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА



Theodosius Dobzhansky

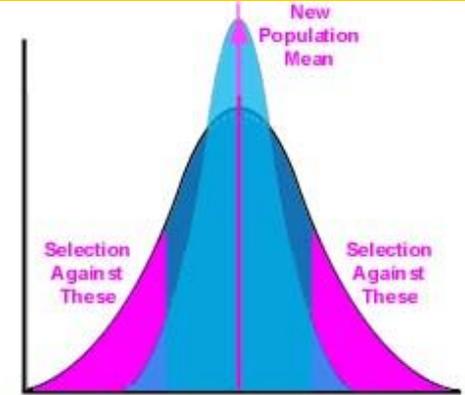
Number of Individuals



Range of Variable Trait

Directional Selection

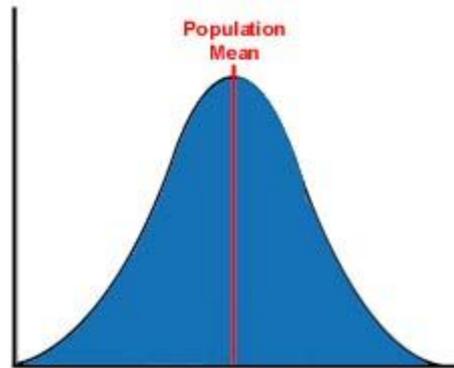
Number of Individuals



Range of Variable Trait

Stabilizing Selection

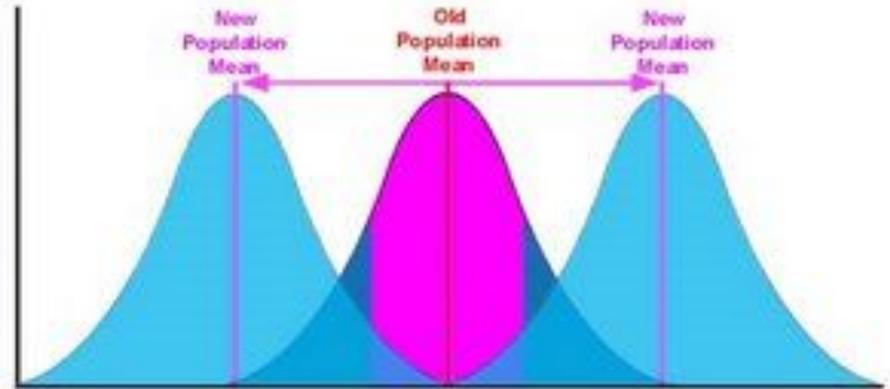
Number of Individuals



Range of Variable Trait

Normal Population Distribution

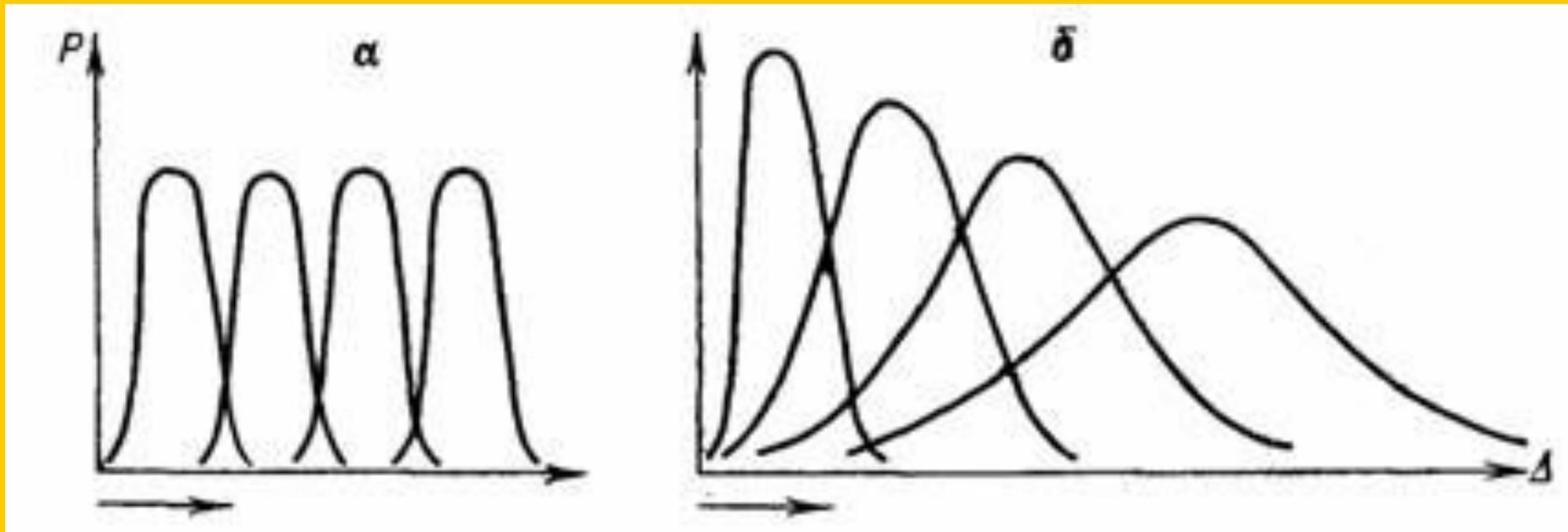
Number of Individuals



Selection Against These

Range of Variable Trait

Disruptive Selection



Экспериментально показано:

если условия существования популяции резко меняются, происходит не плавный "сдвиг" организмов в нужную сторону, а **дестабилизация системы**, проявляющаяся, прежде всего, в резком **росте изменчивости**

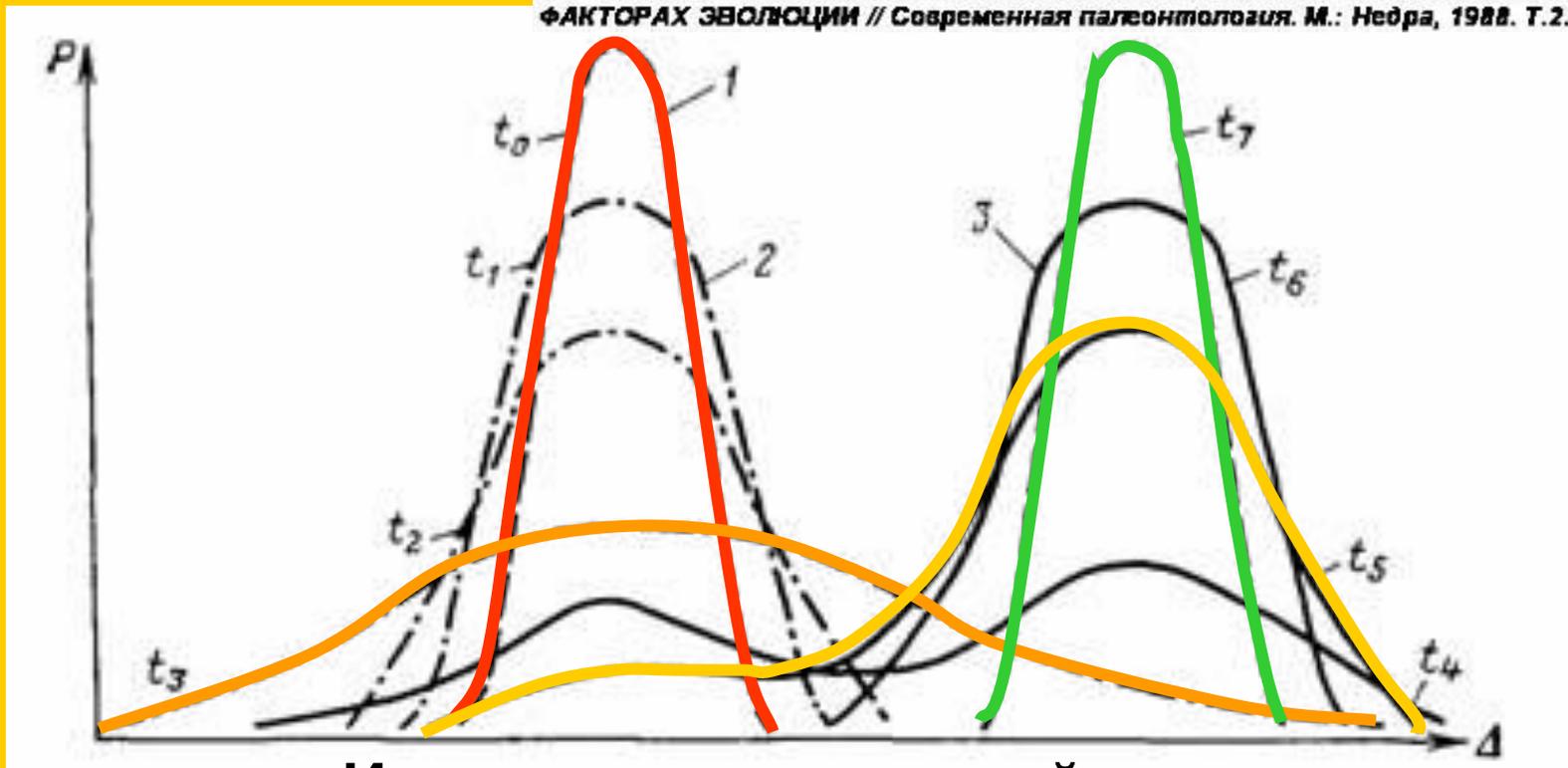
# К новой норме через дестабилизацию



исходная норма



новая  
норма



## Изменение адаптивной нормы

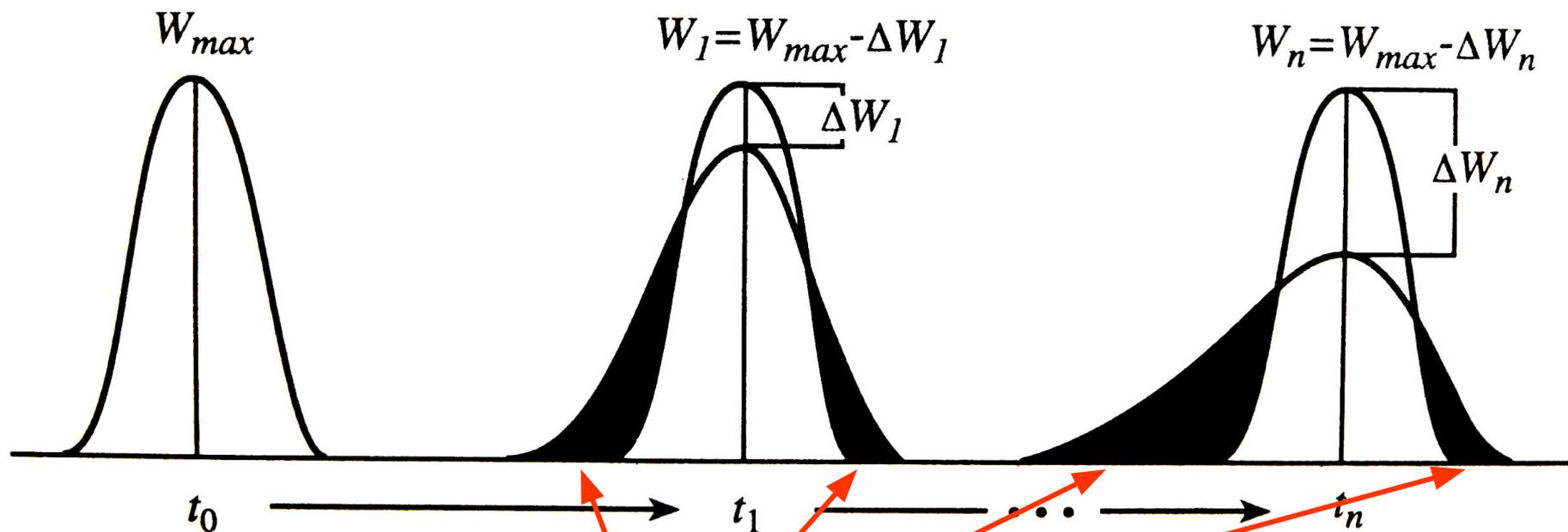
$t_0$  - исходная норма.  $t_1$ - $t_3$  - стадии дестабилизации.  $t_4$ - $t_7$  - на краю "расползшегося" купола формируется и фиксируется новая адаптивная норма.

По горизонтальной оси - значение какого-либо количественного признака, по вертикальной - число особей с таким значением признака.

(Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М., 1999.)

Метод слежения за приспособленностью популяции во времени  
по изменчивости полигенных признаков

(Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Отв. ред. Л. А.Животовский. М.: ИКЦ "Академкнига", 2003. 431 с.)



«фенодевианты»

# Искусственный отбор в лаборатории



Эксперименты Джона Эндлера.

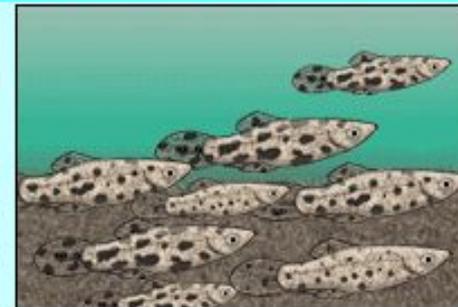
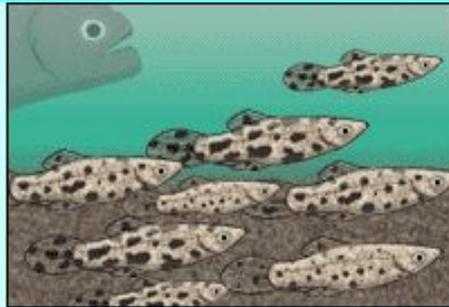
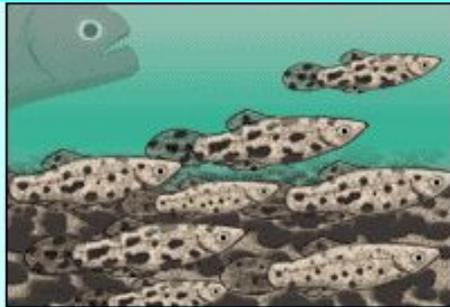
Характером пятнистости гуппий можно манипулировать с помощью искусственного отбора.

крупный гравий+хищник

мелкий гравий+хищник

крупный гравий без хищника

мелкий гравий без хищника

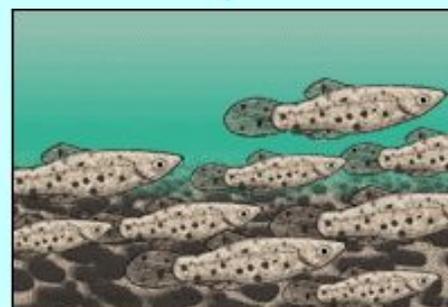
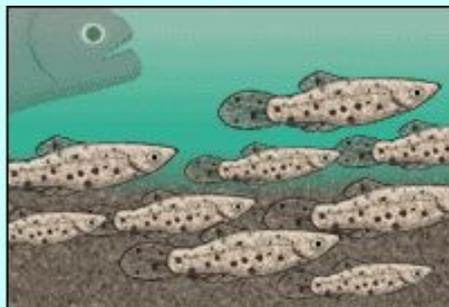
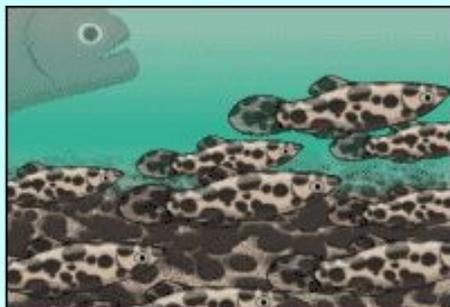


менее 15 поколений  
отбора

менее 15 поколений  
отбора

менее 15 поколений  
отбора

менее 15 поколений  
отбора



# Искусственный отбор



Брокколи -  
подавление  
развития цветков



Кочанная капуста -  
подавление роста  
междоузлий



Листовая капуста -  
увеличение  
листьев



Цветная капуста -  
стерильность  
цветков



Дикая капуста



Кольраби - усиление  
латеральных  
меристем

# Искусственный отбор



What artificial selection can do in a very short time: wild cabbage (a) and its useful (b) and monstrous (c) descendants.



# Искусственный отбор



# Искусственный отбор

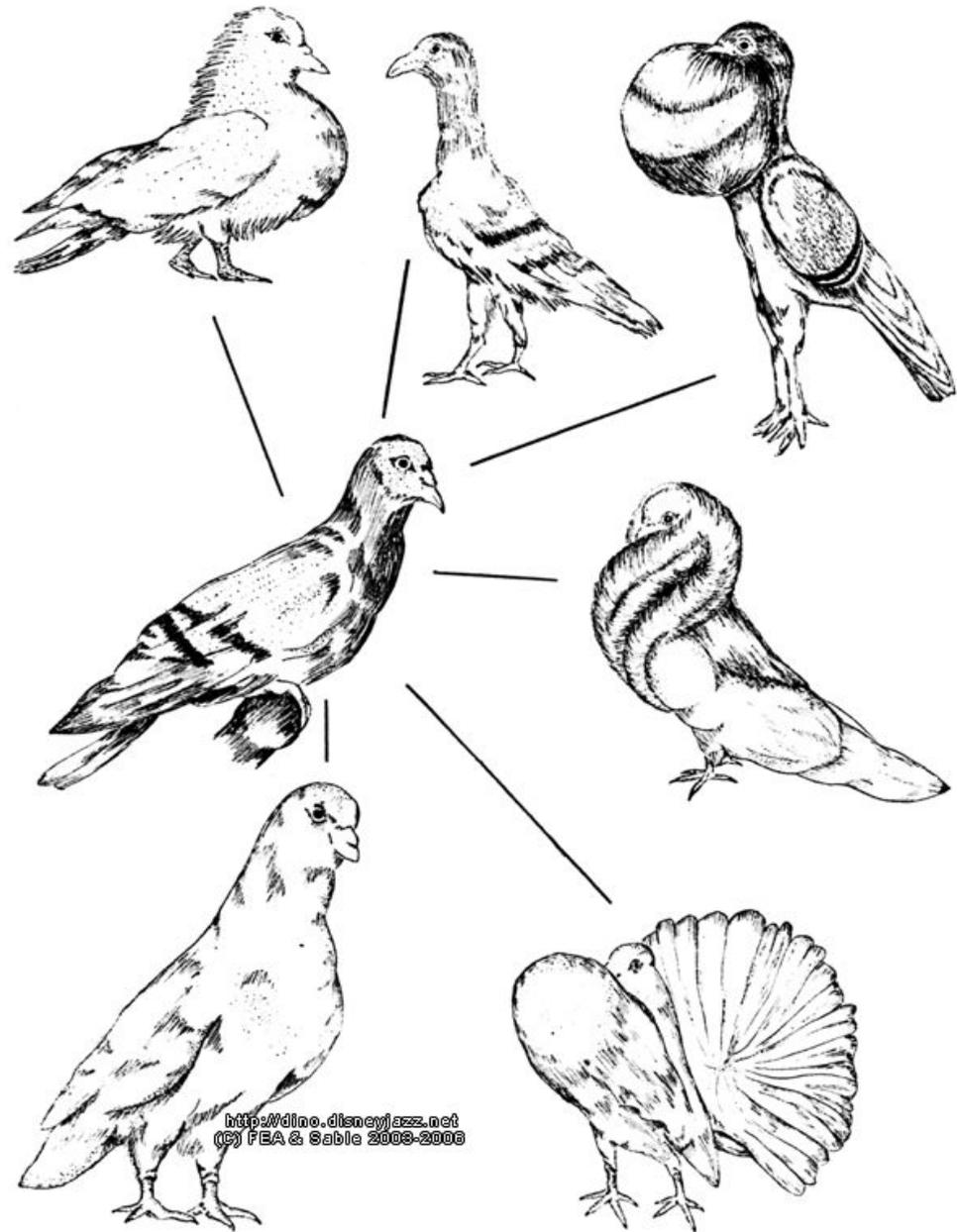


# Особенности пород домашних животных и сортов культурных растений

- 1) они представлены большим многообразием;
- 2) породы и сорта одной группы отличаются как между собой, так и от дикого предка;
- 3) они отвечают нуждам человека.

Ч. Дарвин Изменение животных и растений в одомашненном состоянии (1868).

# *Columbia livia*



# Монофилия пород *Columbia livia*

- все они имеют сходные признаки в строении;
- все породы скрещиваются между собой и с диким голубем и дают плодовитое потомство;
- в потомстве от таких скрещиваний часто наблюдаются отклонения в сторону дикого голубя;
- все породы имеют одинаковые повадки (строительный инстинкт, вынашивание и кормление птенцов и т.д.);
- все породы способны к одичанию, и при этом наблюдается утрата породных признаков

## Условия искусственного отбора:

- 1) усиление изменчивости (большое число особей);
- 2) устранение нежелательных скрещиваний;
- 3) строгая методичность ведения селекции;
- 4) наблюдательность и опыт

**действие искусственного отбора ограничено во времени и численностью особей**

- Сущность естественного отбора:
  - 1) снижение разнообразия,
  - 2) дифференциальное размножение,
  - 3) методичность.
- «Принцип основателя»:
  - 1) нарушает изоляцию,
  - 2) способствует полигинии,
  - 3) лимитирует исходный генофонд.
- Значение полового размножения:
  - 1) случайное изменение частот генотипов,
  - 2) повышение изменчивости,
  - 3) устранение нежелательных скрещиваний.