

Направленность и пути макроэволюции

План:

- 1. Проблема направленности эволюции**
- 2. Соотношение прогресса и регресса как путей эволюции**
 - а). критерии морфофизиологического прогресса***
 - б). биологический прогресс***
 - в). другие виды прогресса***
 - г). регресс и его причины***

Проблема направленности эволюции

Направленность

- *это проявления в ходе макроэволюции **общих тенденций** в организации эволюционных процессов.*

Существуют 2 крайние точки зрения:

1. эволюционный оппортунизм
(селекционизм, классический дарвинизм, СТЭ)

- эволюция **лишена устойчивости и внутренней направленности** и ее вектор **меняется в зависимости от естественного отбора.**

Не объясняет:

1. Почему разнообразные изменения организмов в складываются в общий морфофизиологический прогресс?

2. Появление повторяющихся форм?

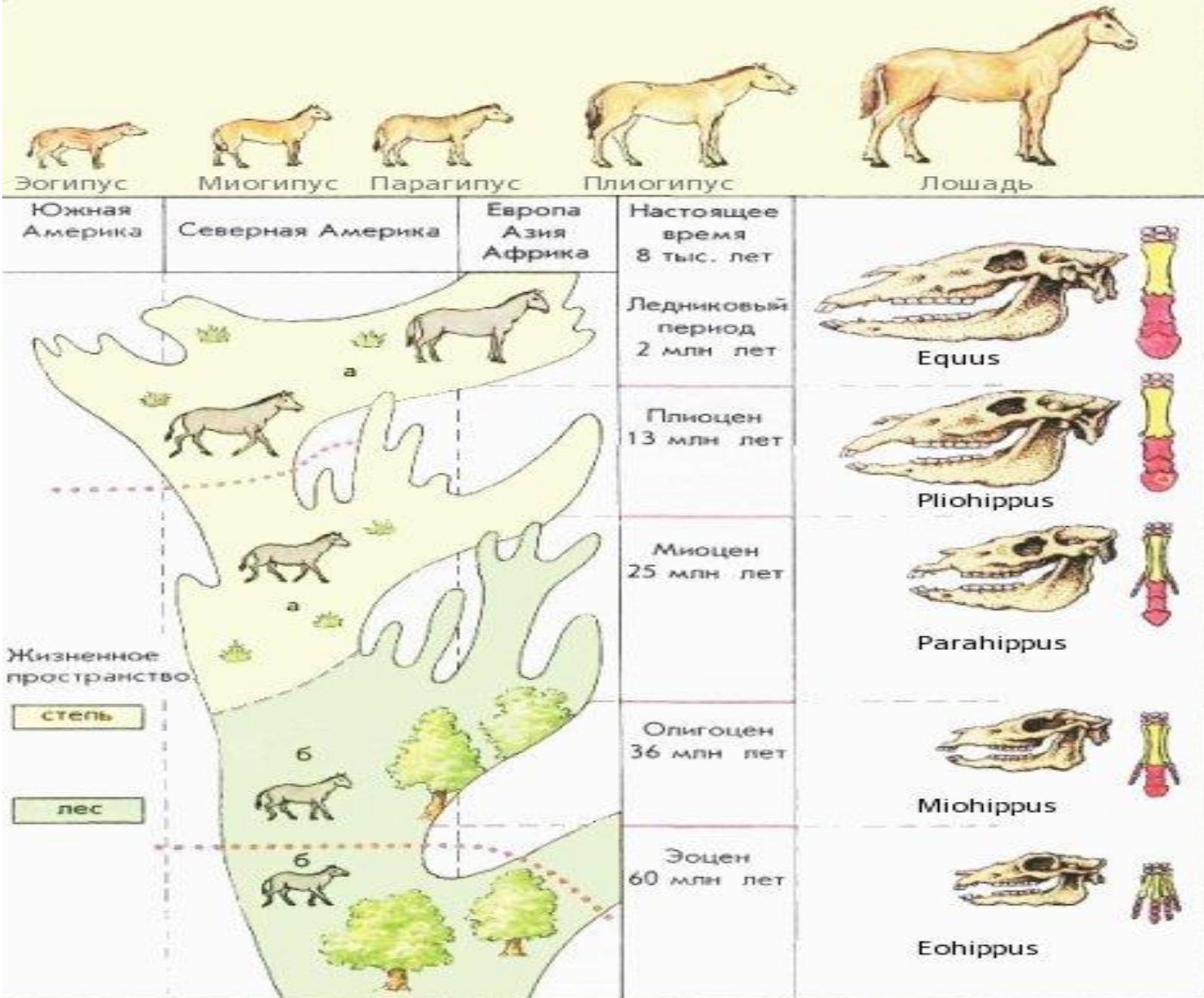
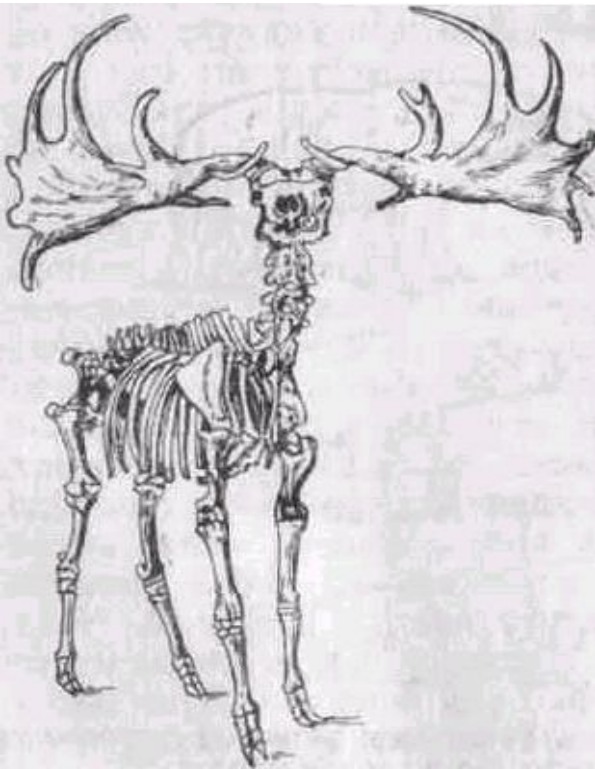
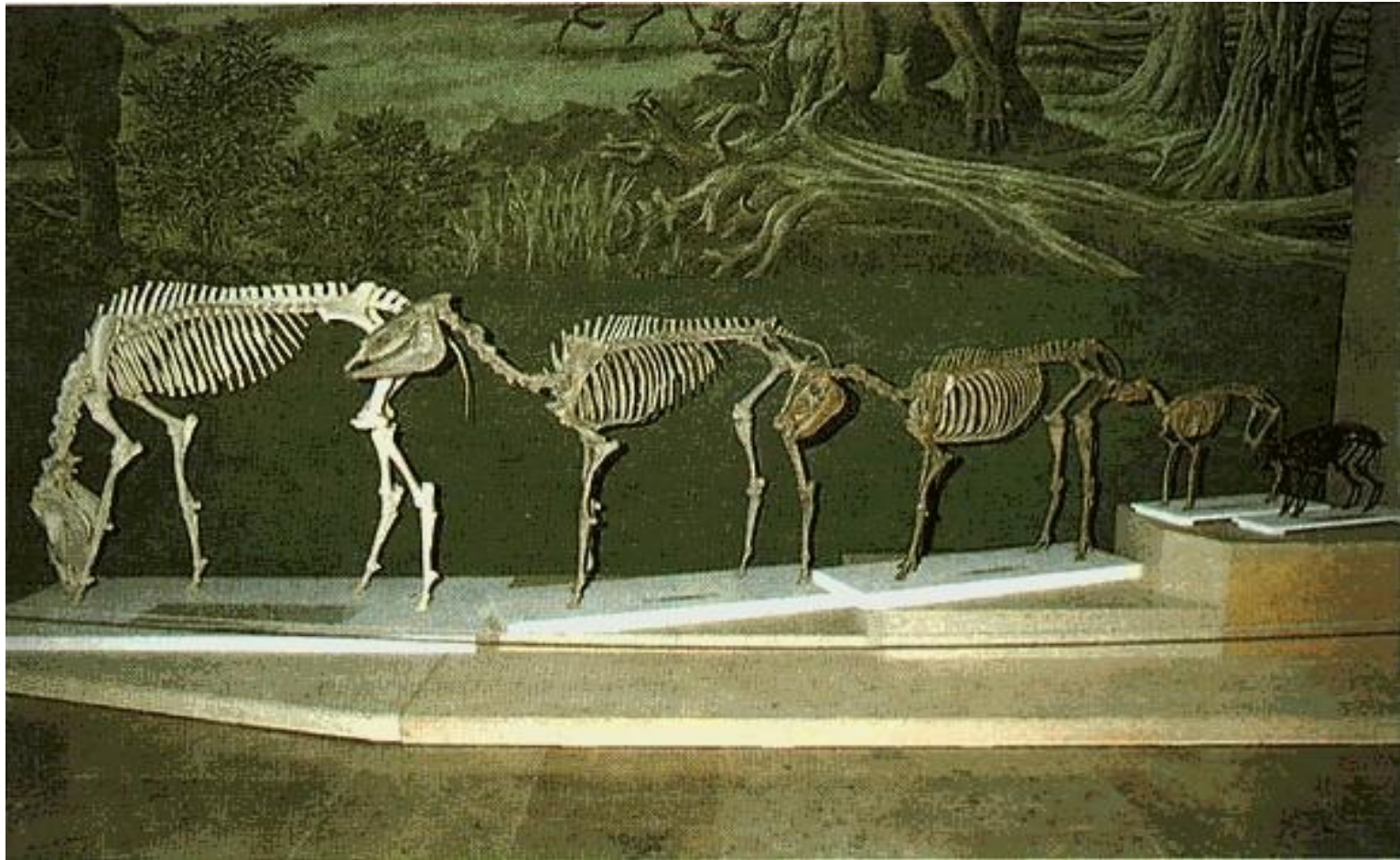


Схема филогенетической эволюции в семействе Лошадиных
 постепенная смена листоядных (древесноядных) форм травоядными и сокращение числа пальцев от четырех до одного; а - травоядные, б - древесноядные



3. явление **Инадаптации**

- (от лат. *in* — приставка, означающая отрицание, и *адаптация*)
- совокупность **несовершенных приспособлений**, возникающая у отдельных групп животных в ходе эволюции и обуславливающая впоследствии **вымирание** этих групп (В. О. Ковалевский, 1873).



В эволюции КОПЫТНЫХ млекопитающих — несовершенные изменения в скелете и суставах конечностей у большинства групп при изменении способа их передвижения от пальцехождения к фалангоходу.

- **Инадаптивные** формы появлялись раньше адаптивных, но затем **вытеснялись** последними.



- Так, **плацентарные** млекопитающие вытеснили **сумчатых**, сохранившихся в Австралии и Америке.



2. Номогенез - эволюция представляет **запрограммированную изменчивость**, а роль естественного отбора - выбраковка. Работы **Л.С.Берга, А.А.Любищева и С.В.Мейена**.

Л.С.Берг противопоставлял «эволюции на основе случайностей» – тихогенезу – «эволюцию на основе закономерностей».

Берг объясняет **определенное направление эволюции** за счет:

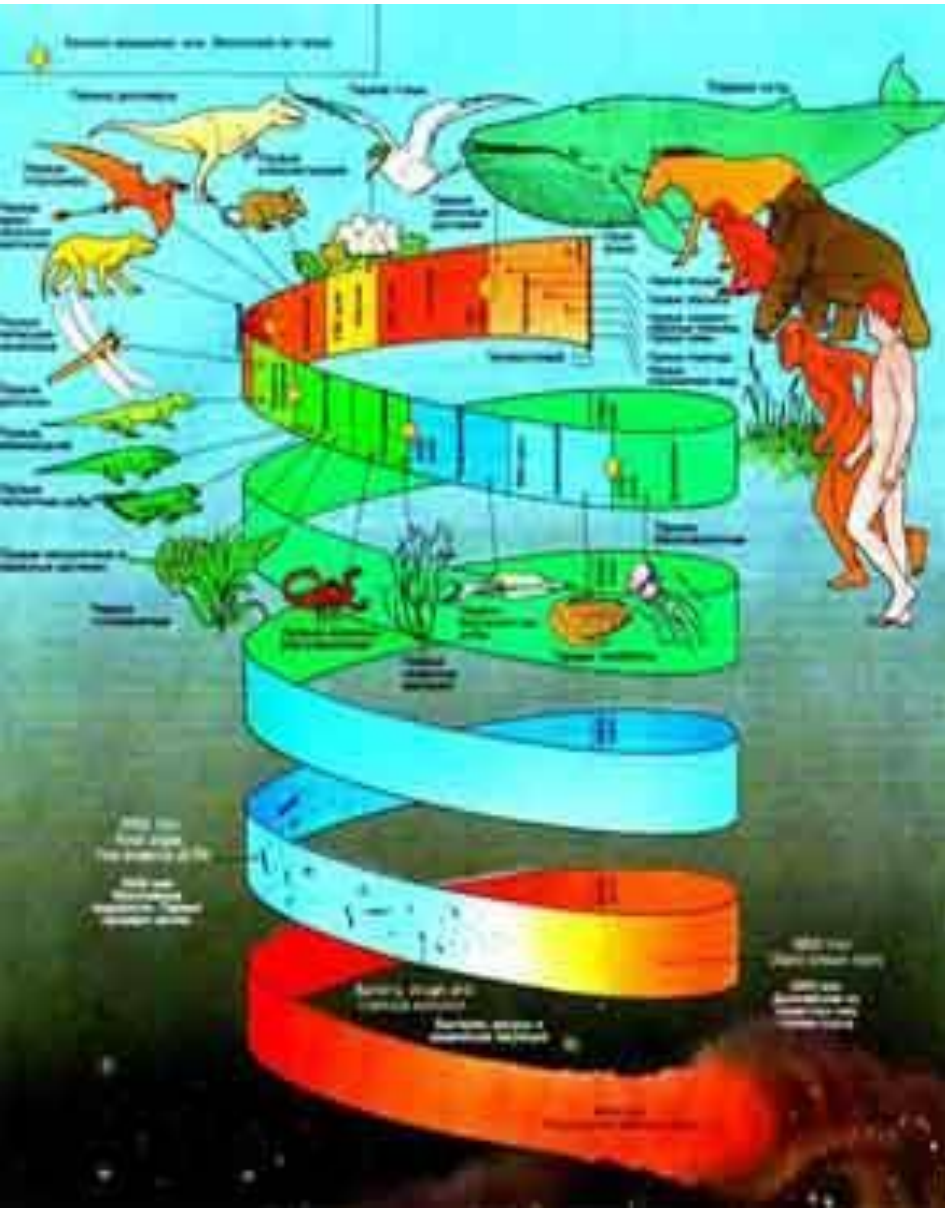
стереохимических свойств белков

+

общих тенденций развития в сходных ландшафтах

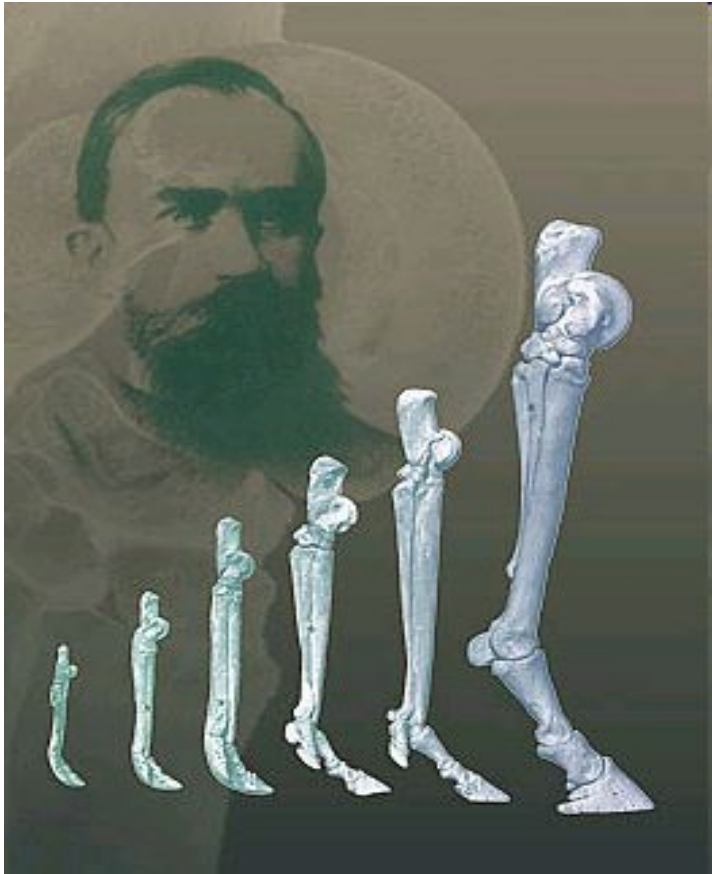
в большей степени за счет **взаимопомощи**, а не борьбы.

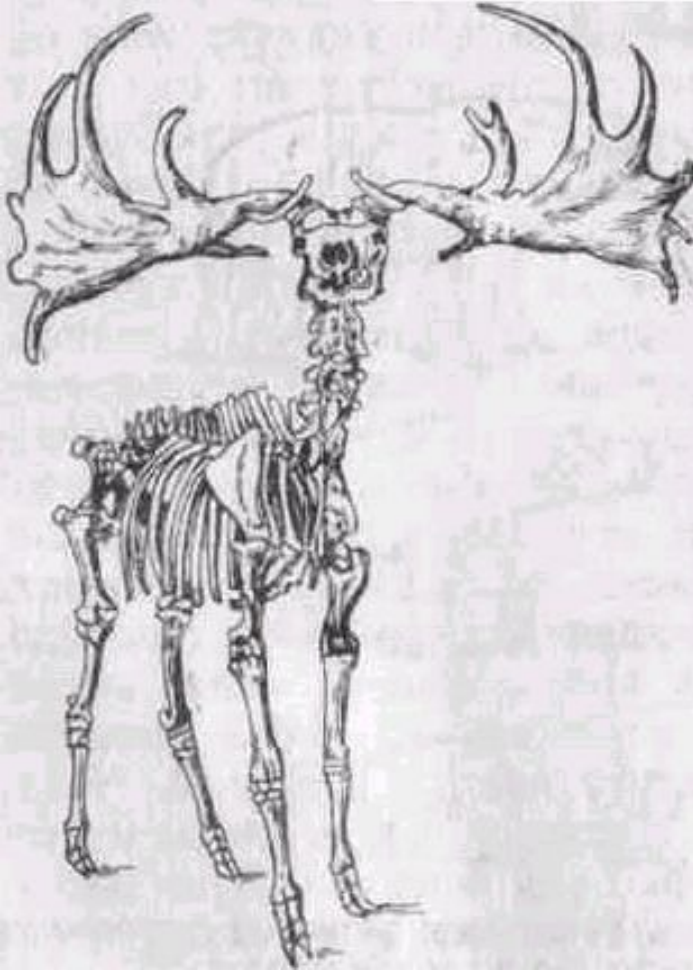
Аргументы номогенеза:



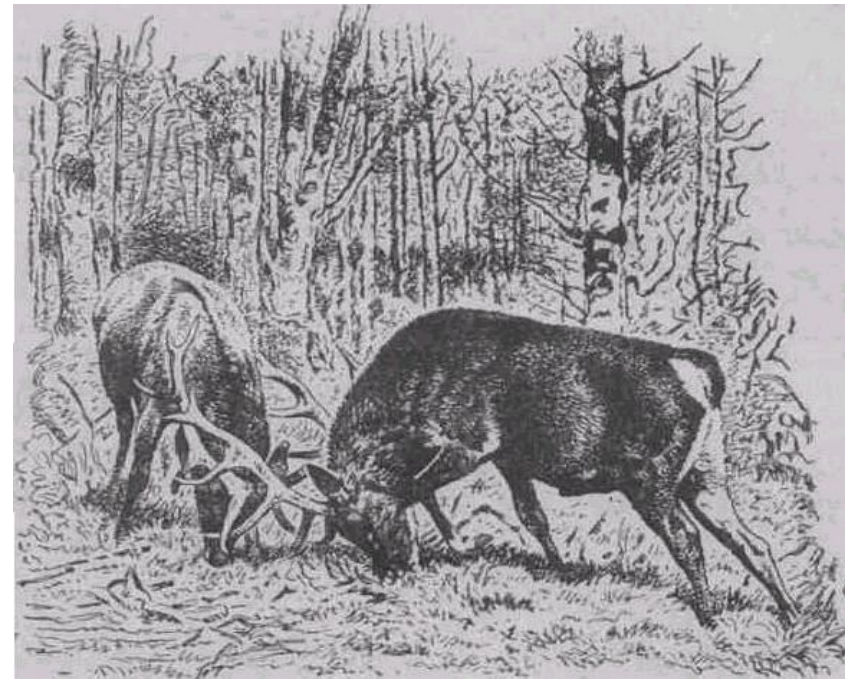
1. Повышение организации - магистральная линия эволюции, (запрограммированное направление)

2. Параллельная эволюция и филетические линии (лошадиные непарнокопытные - 55 млн. лет развитие в сходном направлении: редукция боковых пальцев, увеличение коренных зубов и др.)





3. Появление гипертрофированных органов, то есть сохранение эволюционной инерции, вопреки действию естественного отбора.



Оба направления

**1. Эволюционный
оппортунизм**
(случайная
изменчивость)

2. Номогенез
(запрограммированная
изменчивость)

Абсолютизируют
разные факторы

**направляющую
роль отбора**

**роль организационной
основы биосистем**

Два разных подхода к изучению эволюции: а).

«элементаристский» - **разложение целого на элементы** (СТЭ, борьба за существование, случайные мутации, отбор отдельных генов);

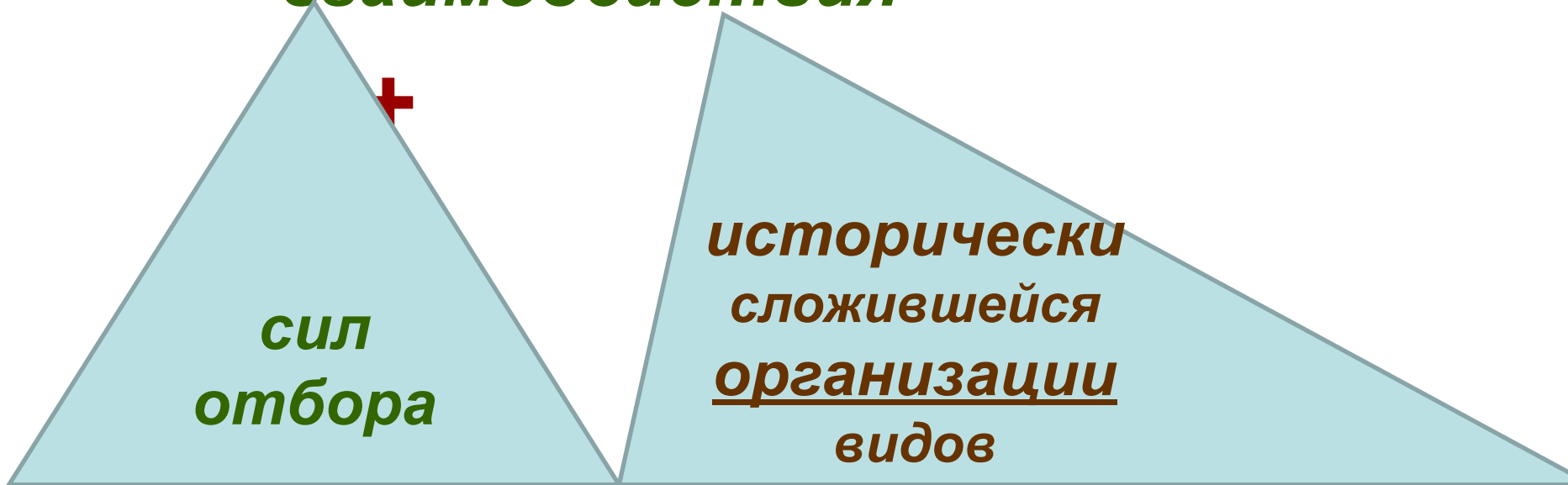
- **«ХОЛИСТСКИЙ»** в качестве эволюционирующих объектов рассматриваются **целостные системы** (организм, онтогенез, экосистемы, биосфера).
- **Философские выводы** из этих двух подходов получаются совершенно разные.

1. Человек с его разумом, гуманизмом, нравственностью **противостоит** всем законам природы – безжалостным, слепым, эгоистичным.

2. Лучшее в человеке оказывается **продолжением и развитием генеральной линии эволюции**, которая проявляется в неуклонном **ослаблении отбора и борьбы**, повышении ценности и защищенности индивидуума, снижению роли случайностей и росту предопределенности и осмысленности изменений.

3-я точка зрения - **системный** взгляд
на направленность эволюции за счет
взаимодействия живого как системы
со средой как системой.

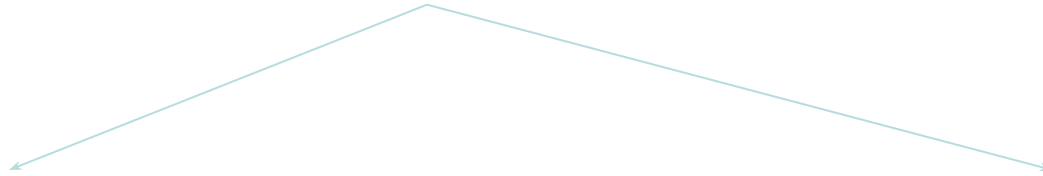
Эволюция групп – компромисс
взаимодействия



**сил
отбора**

**исторически
сложившейся
организации
видов**

отсюда, существуют две категории направляющих факторов эволюции:



1.внеорганизменные

- силы отбора
соответствующие
*изменениям внешней
среды*

2.организменные -

совокупность
корреляционных
взаимодействий в
системах органов и
между ними

2. Организменные факторы

А) генетические корреляции

- некоторые мутации **запрещены** из-за отсутствия биохимических предпосылок (синие глаза у дрозофилы)
- **гомологичные мутации** у близкородственных видов - закон гомологических рядов (основа для параллельной эволюции близкородственных форм)
- мутации на б/х уровне, но отклонения **коррелируются связями** более высокого уровня


Б) морфологические нарушения

при мутациях гибель особей  ограничивает изменчивость.

В) координации в исторически сложившихся системах

Корреляции действуют через **ключевой эволюционный запрет**

Он определяет *характер адаптации в зависимых системах органов*.

- Затем возникает **каскад** различных *коррелятивных и координационных взаимодействий*,
- которые оказывают определяющее влияние на функционирование многих зависимых систем организма 
- **канализируют** путь эволюции группы.

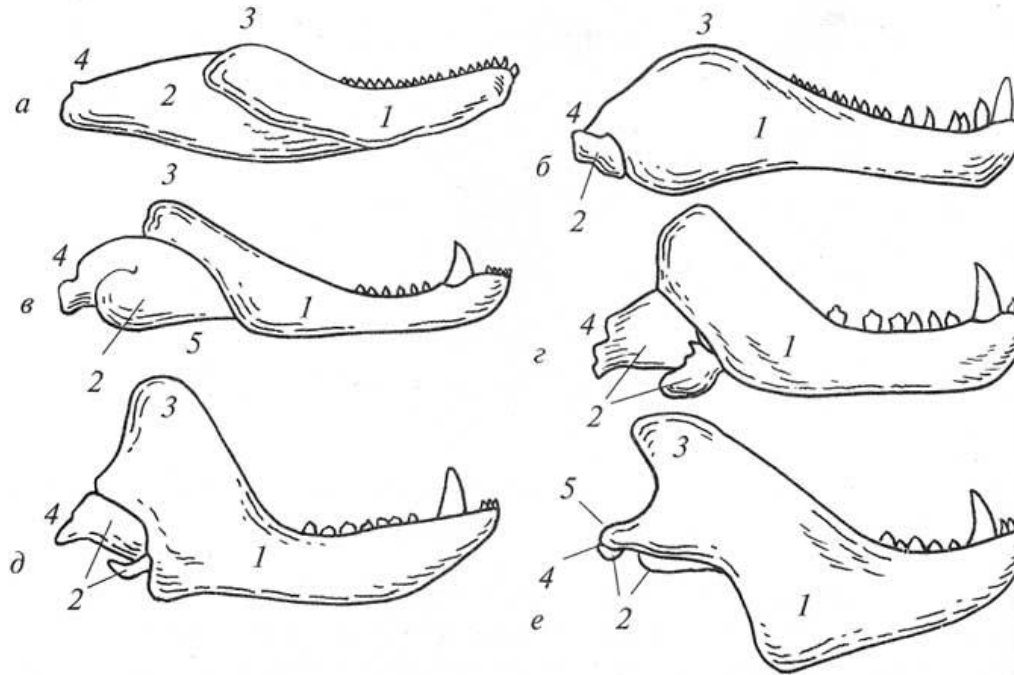


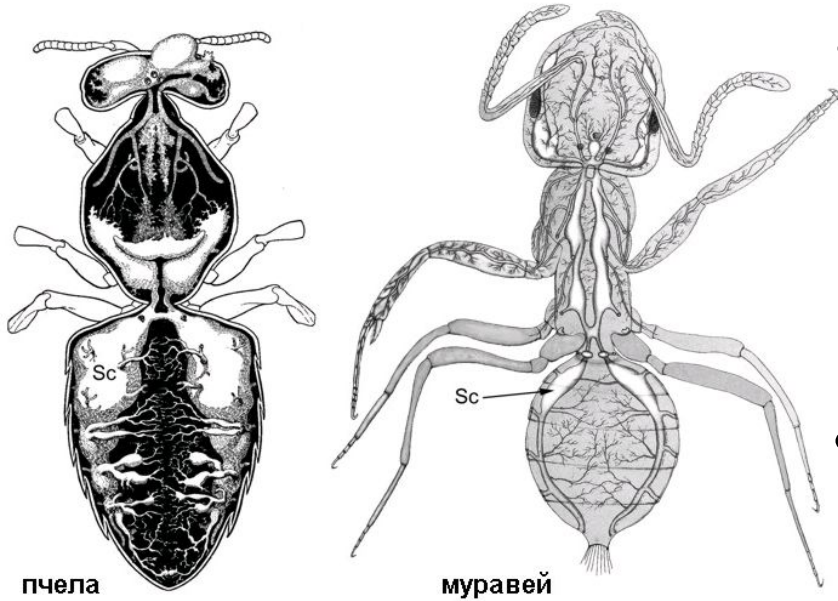
Рис. 62. Ряд последовательных стадий преобразований нижней челюсти (по А. Кромптону):

a — капторинорморф *Labidosaurus*; *б* — пеликозавр *Dimetrodon*; *в* — териодонт-тероцефал; *г* — цинодонт *Thrinaxodon*; *д* — цинодонт *Trirachodon*; *е* — иктидозавр *Diarthrognathus*; 1 — зубная кость; 2 — задние кости нижней челюсти; 3 — венечный отросток зубной кости; 4 — первичный челюстной сустав; 5 — вторичный челюстной сустав

Комплекс преобразований челюстного аппарата у териодонтов был обусловлен ключевой адаптацией - совершенствованием переработки пищи челюстями.

Корреляции в исторически сложившихся системах

Пример 1.



- Трахейная система насекомых
- как **специализированное эффективное приспособление,**
- *наложила отпечаток на всю организацию через механизм **каскадных взаимодействий***

Каскадные взаимодействия

- **Редукция кровеносной системы** → **невозможность снабжения массивных органов** → **ограничение размеров тела;**
- **Особенности поведения и образа жизни;**
 - **малое кол-во нейронов (преобладание безусловных рефлексов);**
 - **Невозможность жизни взрослых особей в толще воды** → **явление гетеротопности.**

Корреляции в исторически сложившихся системах

Пример 2.

**Способ
вентиляции
легких –
кожное дыхание
и строение
легких
земноводных**

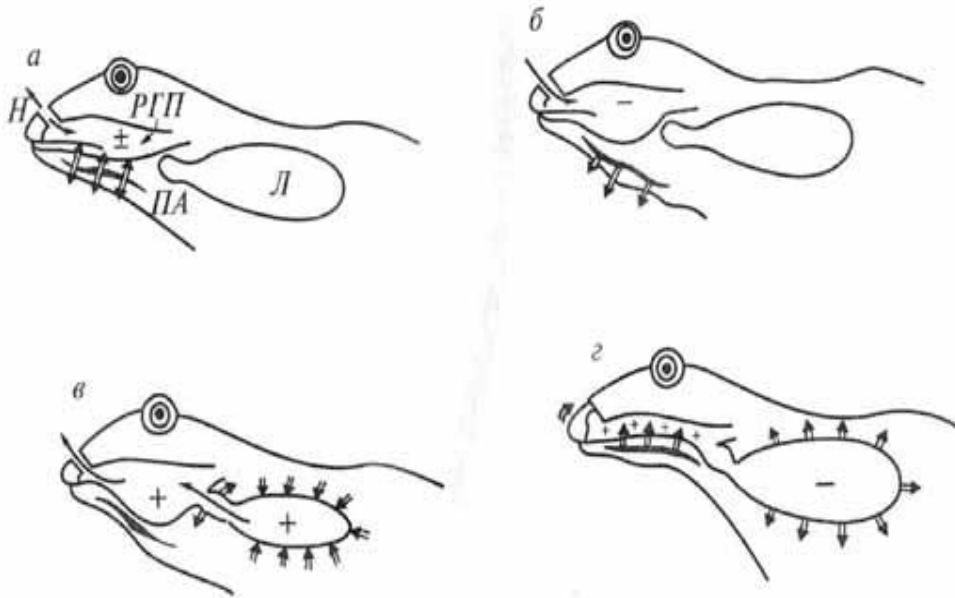


Рис. 108. Механизм вентиляции легких у бесхвостых амфибий (схема):
а — вентиляция ротоглоточной полости; б — первая фаза вдоха; в — выдох; г — вторая фаза вдоха. Значками «+» и «-» указано соотношение давления в разных отделах дыхательной системы с атмосферным давлением. Тонкие стрелки показывают направления движения воздуха в дыхательных путях, двойные стрелки — движения элементов дыхательной системы. Н — ноздри; Л — легкие; ПА — подъязычный аппарат; РГП — ротоглоточная полость

Каскадные взаимодействия

При этом ороговение не имеет б/х и морфологических запретов,

(могут появляться мутантные особи с локальными участками ороговения)

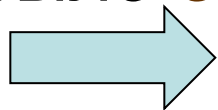
Однако эффективность приспособления не соответствует газообмену 

поэтому **узкая адаптивная зона**

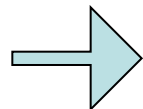
з/в - нет в морях (нарушения осмоса) и ограниченные местообитания на суше.

Преодоление ключевого запрета -


несовершенство вентиляции пресмыкающихся было **снято движениями грудной клетки**



тогда ороговение;



распространение в другие зоны

Если естественный отбор длительное время благоприятствовал развитию каких-либо адаптаций (лошадиные - бег по уплотненной почве, питание жесткой травой), то 

сходство в пучке родственных филетических групп - результат **двойного контроля** со стороны организменных и неорганизменных факторов.

т.е. **параллельная эволюция**,

которой способствуют унаследованные от общих предков **каскадные взаимодействия** между системами органов.

Т.О. **системная организация целостных организмов** придает эволюционному процессу в некоторой степени **направленный** и закономерный характер

Путь направленной эволюции – ароморфоз

Отбор благоприятствует ароморфозам, если они обеспечивают важные преимущества в борьбе за существование:

- **эффективность выполнения общих функций** организмом
- повышение его **независимости** от внешней среды.

Закономерный характер эволюционных преобразований особенно четко проявляется в **явлениях параллелизма** (когда у разных организмов независимо формируются похожие признаки).

- Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова: родственные виды имеют схожие спектры изменчивости (часто это фиксированное число строго определенных вариаций).

Избыточность биосистем - прогнозирование будущего при цикличности повторяемости событий.

Филогенез - прогнозная модель, т.к. разнообразные группы.

Эволюция

как необходимость, где сочетается

системная структура + **случайность**
(приспособление к внешней среде).

- **Канализирующая роль строения организма.**

Адаптивный компромисс. Это означает ограничение эволюционных возможностей какими-то факторами и, как следствие, придание эволюции некой направленности.

- Организм – сложнейшая система, в которой все взаимосвязано, все системы и функции тонко подогнаны друг к другу. Изменить в такой системе что-то, не повлияв на все остальное, невозможно. Поэтому **большинство изменений оказываются неприемлемыми** и сразу отсекаются **отбором**.

- Если организм сильно специализирован, то в нем все элементы могут быть настолько плотно подогнаны друг другу, что изменить вообще ничего нельзя - вид из-за **гиперспециализации утратил эволюционную пластичность**.

- **Индивидуальное развитие организма** – сложнейшая система, свойства и структура которой во многом **определяют и направляют эволюционные преобразования**.

Примеры метода «**оптимизированного случайного тыка**»

1. Работа **иммунной системы**.

- Антитела к новым возбудителям, с которыми организм ранее не встречался, образуются именно этим методом: специальные белки мутируют до тех пор, пока не получится такой вариант, который будет «узнавать» нового возбудителя и связываться с ним.
- Процесс «подбора» нужного варианта вроде бы случаен, но организм делает достаточное количество попыток, чтобы положительный результат стал вполне «детерминирован». Кроме того, имеющиеся «заготовки» – те белки, которые подвергаются хаотическому видоизменению – изначально организованы вовсе не случайным образом.
- **Приспособление бактерий.** «Оптимизация» процесса за счет механизма обмена генетическим материалом между клетками. Если 1 бактерия «случайно» приобретает ген устойчивости к новому антибиотику, другие получают возможность получить его «закономерно» – в результате **обмена плазмидами**.

Механизмы направленности эволюции

**I. Законы композиции
и роста**

**II. Законы формы
(морфологии)**

**III. Взаимосвязанность
онто-филогенеза**

**V. Законы
самоорганизации**

**IV. Термодинамическая
направленность**

VI. Иерархичность открытых систем

VII. коэволюционность процессов
в сообществе, экосистеме и биосфере

Механизмы направленности эволюции

I. Закон **КОМПОЗИЦИИ** и законы **роста**, связанные с **системной организацией**



канализированность

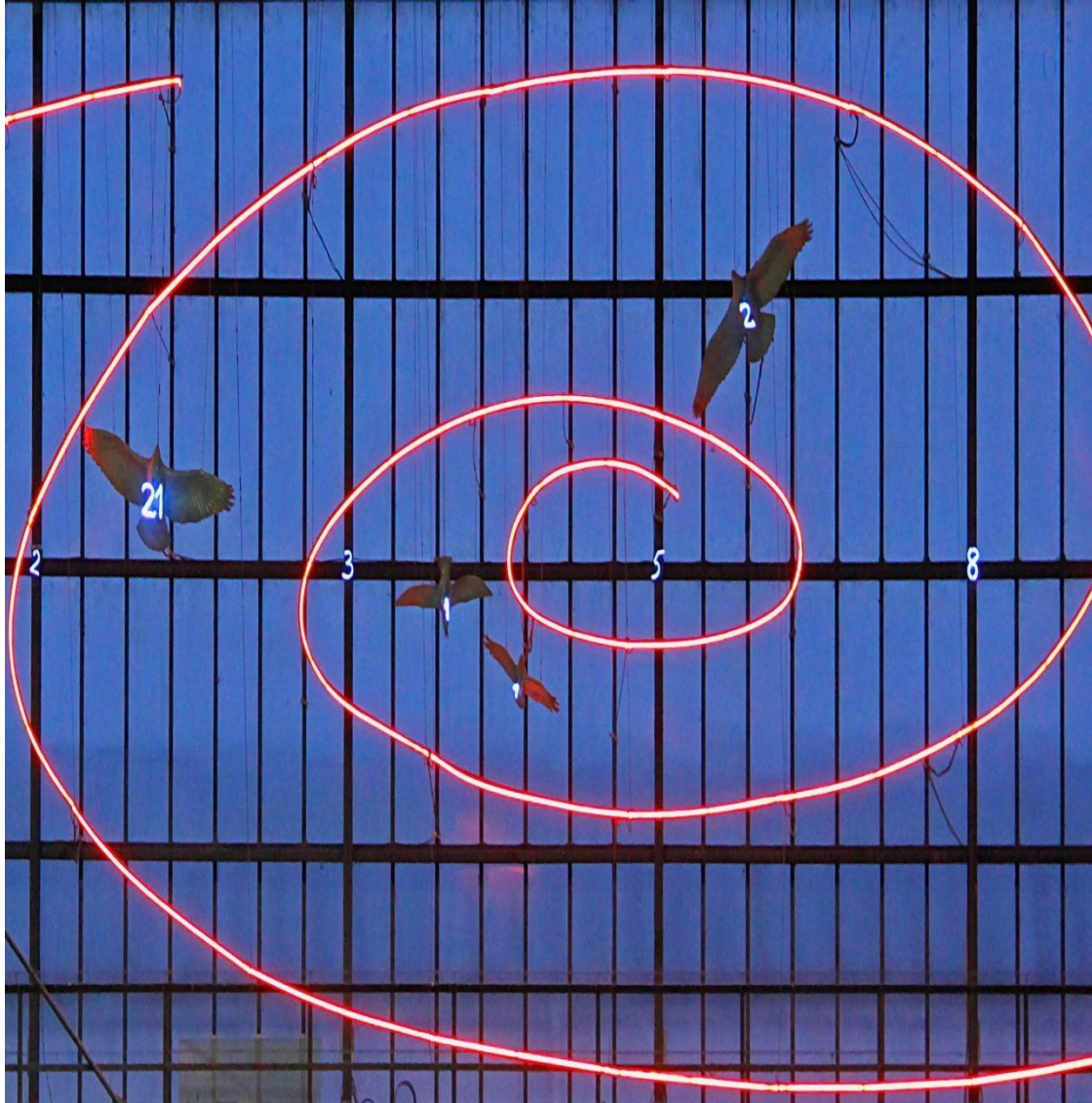
структурных преобразований.

Подчиненность математическим законам

-ряду Фибоначчи

(1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89 и т.д.).

Числа Фибоначчи на главном вокзале Цюриха



- Плотная пицца жён Фибоначчи **Только на пользу им шла, не иначе.**

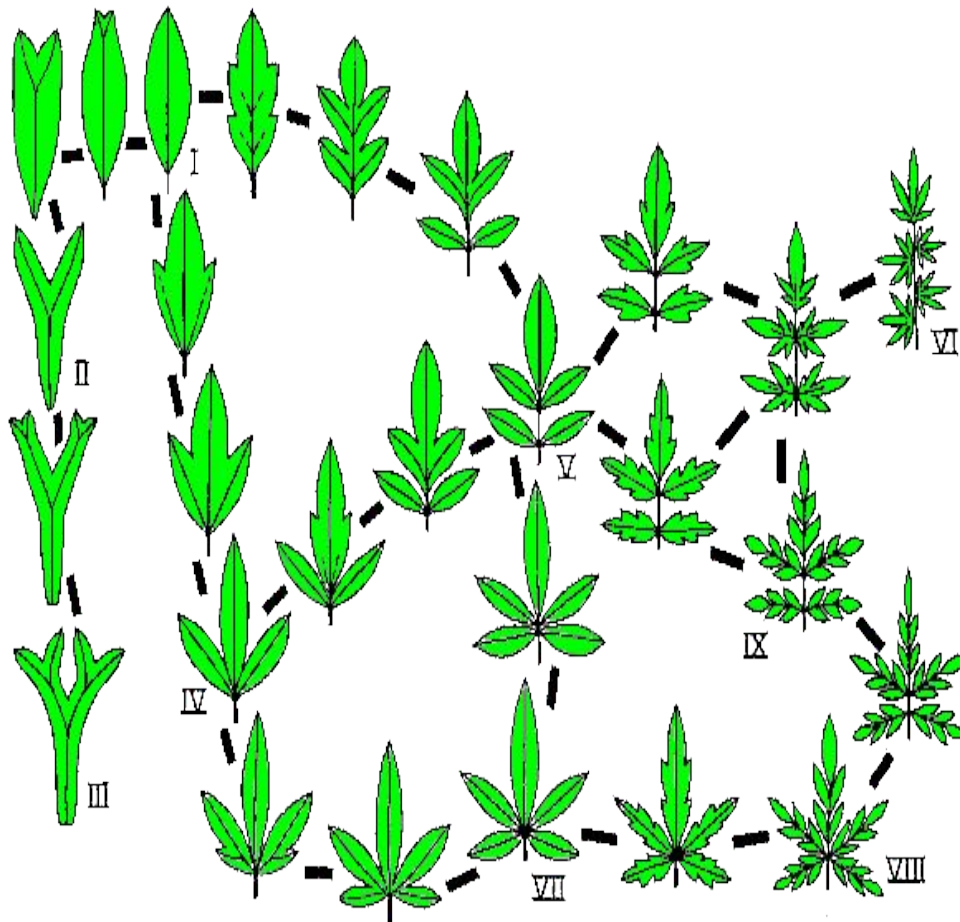
Весили жёны, согласно молве,

Каждая — как

предыдущие две.

(1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89 и т.д.).

Одинаковые наборы типов листорасположения



Формулы

листорасположения -
дроби, где
цифры в числителе и
знаменателе,
соответствуют
взятым через один
член ряда.

1/2, 1/3, 2/5.

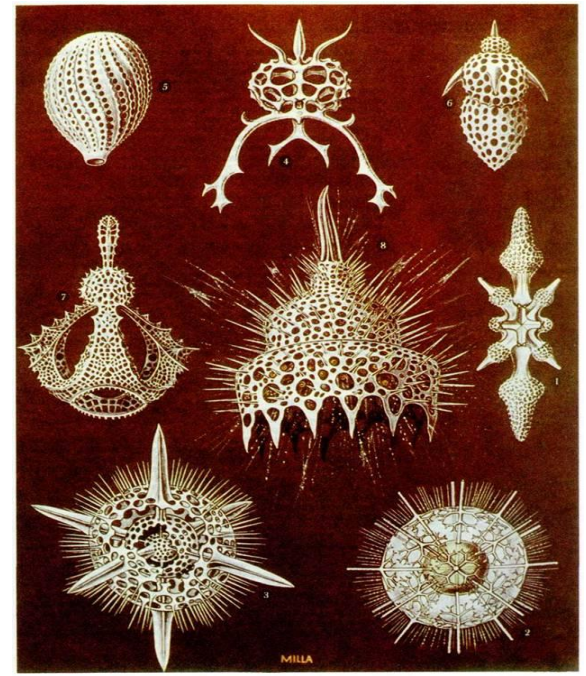
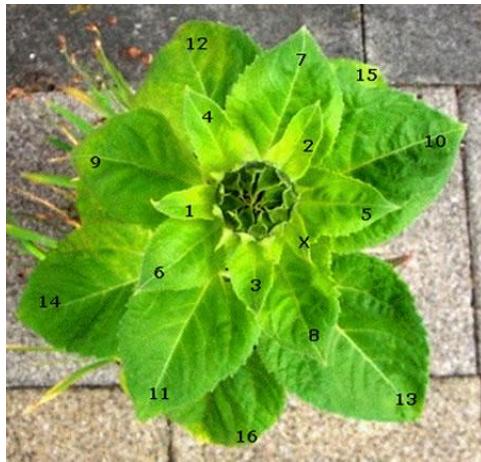
Этому
подчиняются и ряды
расположения
аминокислот.

Геометрические классы спиралей

= у разных
МОЛЛЮСКОВ
(хорошие пловцы) и
фораминифер



Сходство цветков соцветий





II. Законы формы (морфологии)

Производные генетики, физиологии и экологии (генетические механизмы + функция + внешнее приспособление).

Законы морфогенеза не сводимы к законам генетики, физиологии и экологии - эмерджентны

Так, функции может отвечать более, чем одна форма:

- питание, размножение у разных групп → разные органы,
- мультифункциональность органов.

Многозначно и соответствие между формой и адаптацией

(сухость - суккулентность или листопадность?
Последняя может быть связана с холодом)

III. Взаимосвязанность онто-филогенеза

А.) Новую линию в эволюции могут дать **мутации**

большой амплитуды, проявляющимися на ранних этапах морфогенеза и нарушающими сложную систему онтогенетических корреляций.

- Особый вид мутаций, приводящих к **изменениям временных параметров созревания** взаимодействующих систем в развитии.

Рассогласования во времени созревания индуктора и компетентной ткани нарушают ход соответствующих морфогенетических процессов.

- *Концепция Гольдшмидта о макромутациях.*
- *Теория прерывистого равновесия палеонтологов Н.Элдридж, С.Стэнли и С.Гоулд .*

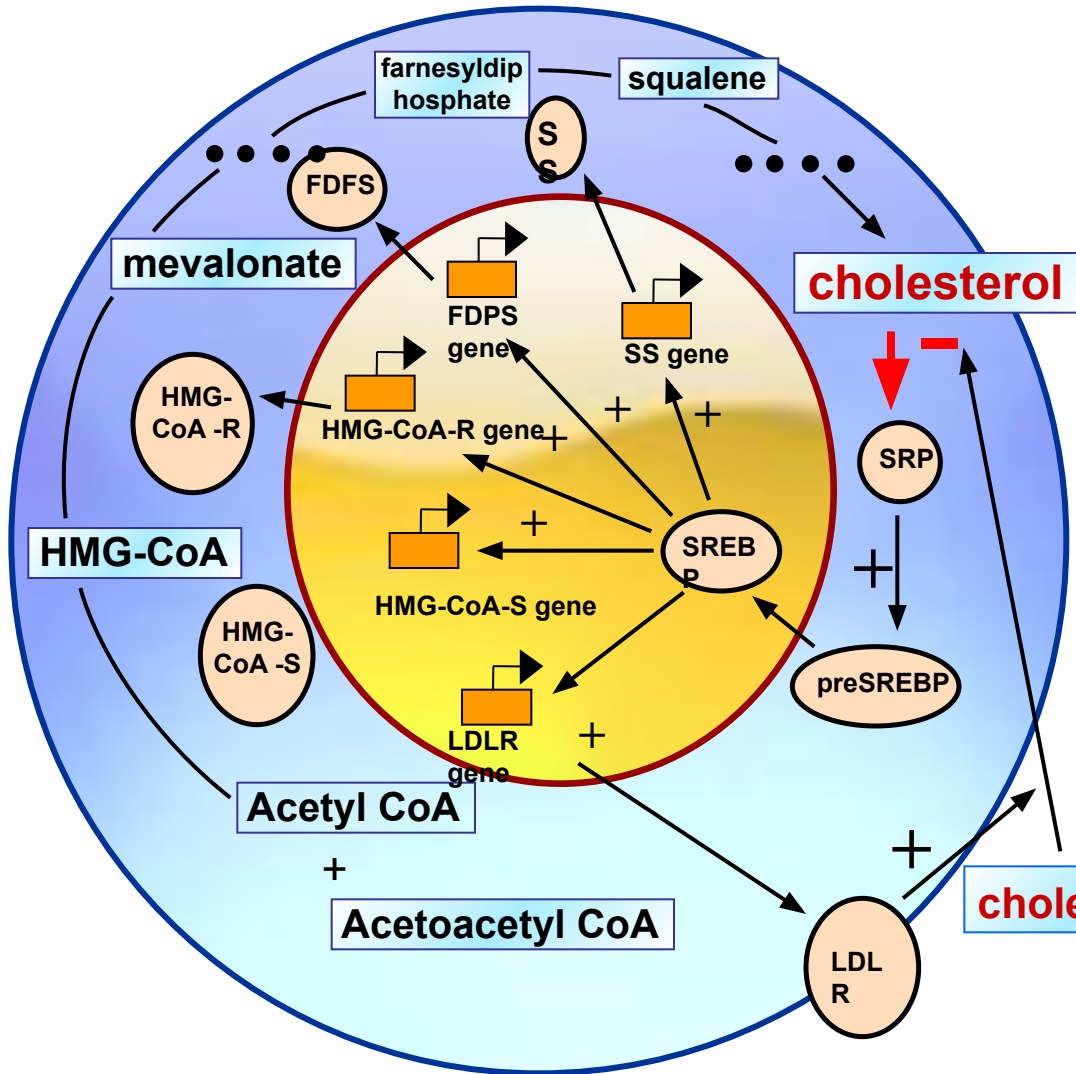
Б). Стабилизация онтогенеза (*несмотря на присущую ему стохастичеку*), за счет специальных адаптаций - системы **повышения помехоустойчивости**.

• Например, белки – шапероны (*см. механизмы уменьшения изменчивости*)

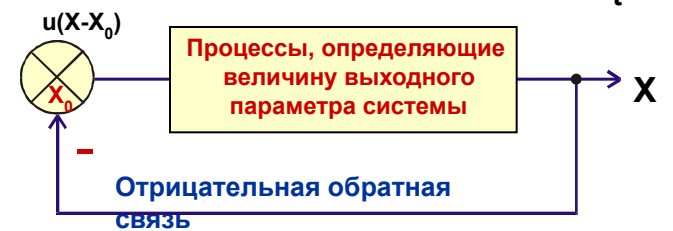
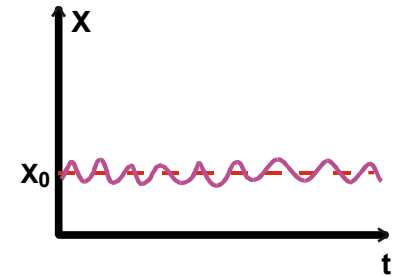
В). Регуляция онтогенеза (стабилизация и изменение) за счет **генно-регуляторных контуров (ГРК)**, по принципу отрицательной обратной связи

(см. совр. генет. основы изменч., организацию генома).

центральный фрагмент генной сети биосинтеза холестерина в клетке (регуляция по механизму отрицательной обратной связи)



Принципиальная схема регуляторного контура с отрицательной обратной связью



Нервная система со сложной нейросетью

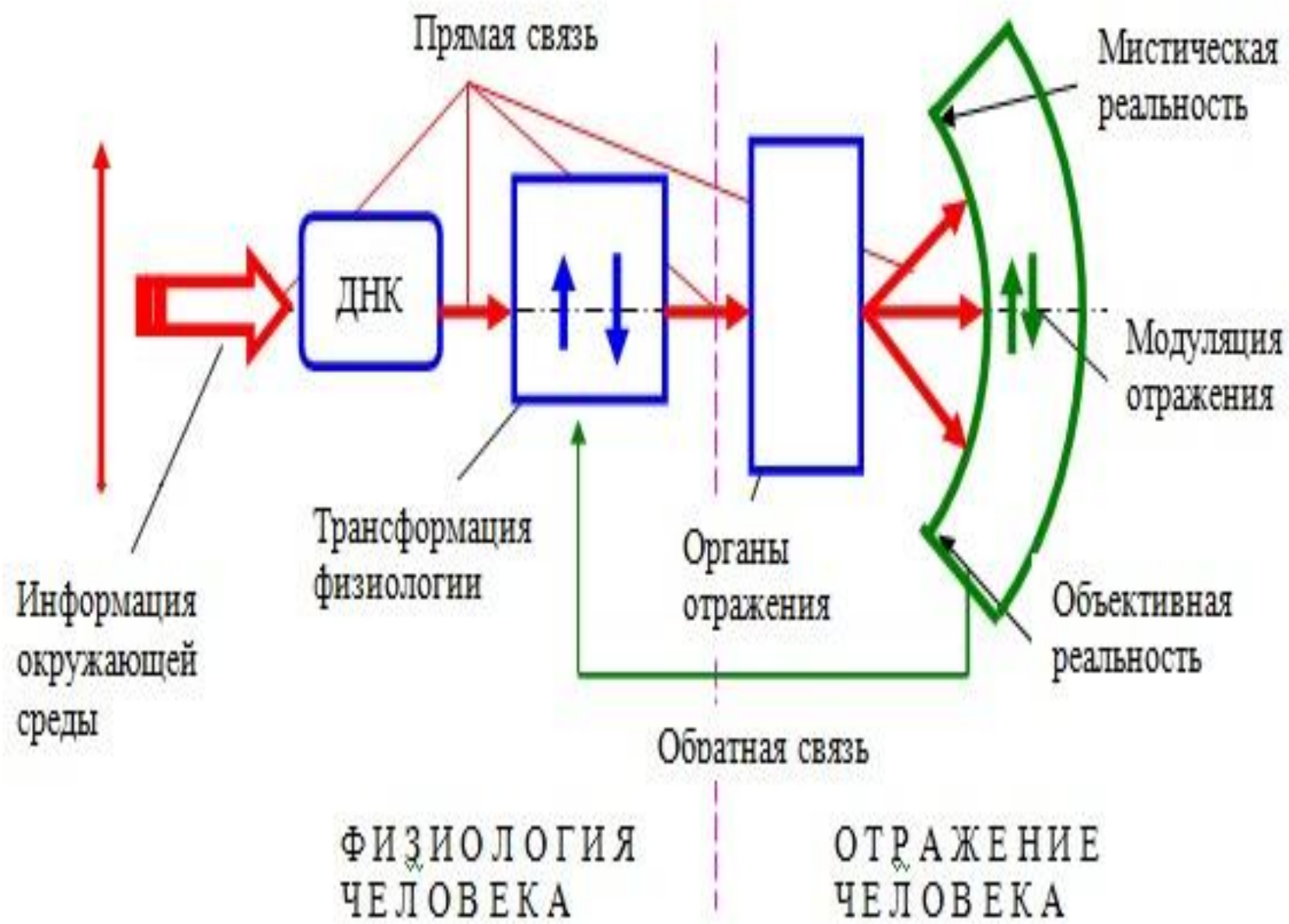


Сложная нейросеть:

- способна запоминать, накапливать информацию
- разносить во времени входные сигналы и реакции

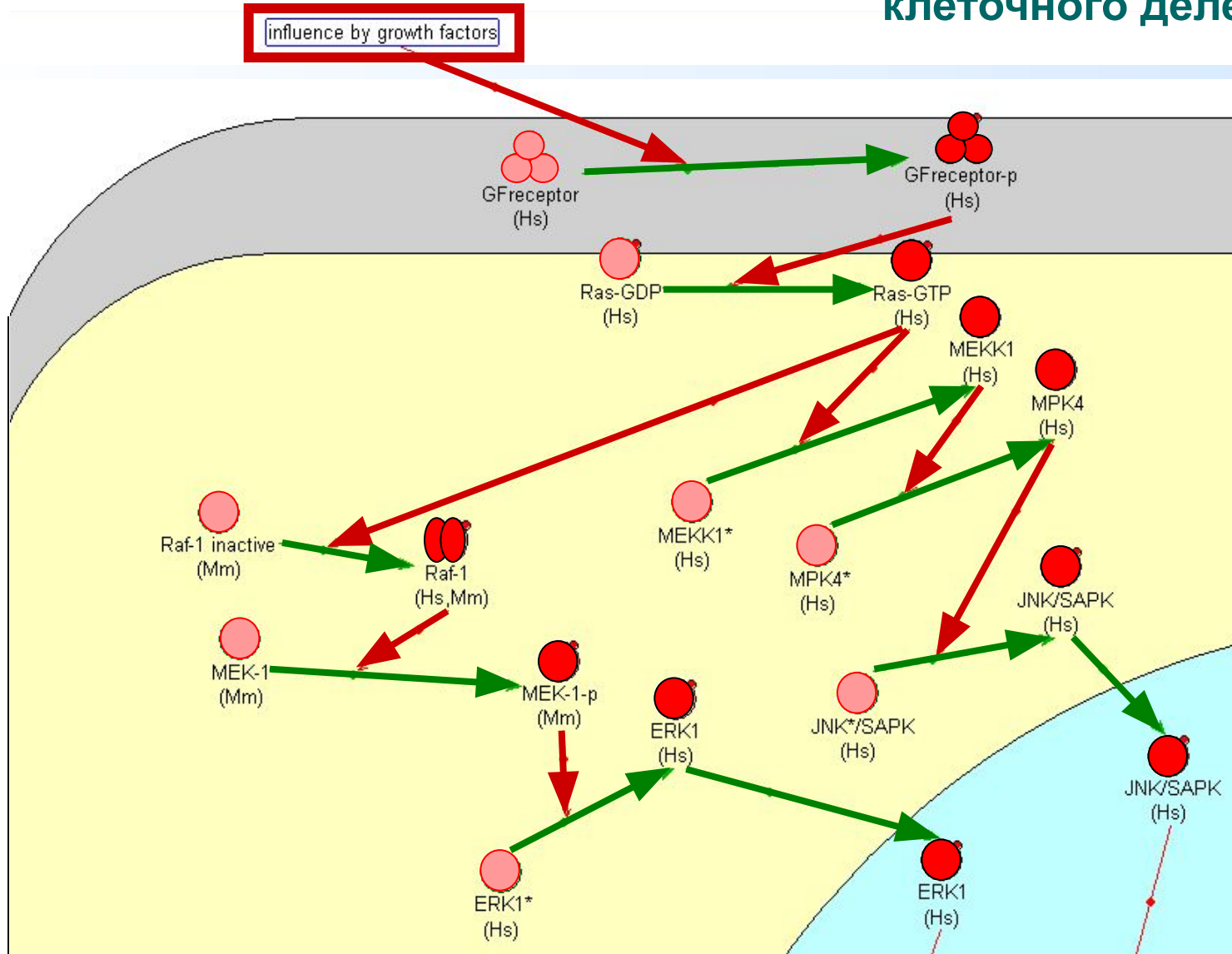
Нейросеть человека:

- содержит около 100 000 000 000 (ста миллиардов) нейронов
- среднее число связей каждого нейрона – 10 000



Пути передачи сигналов:

MAP-киназный путь передачи сигнала в ядро клетки, активируемый ростовыми факторами, контролирующий процесс клеточного деления



- Важную роль в стабилизации онтогенеза может играть **«избыточность»** генно-регуляторных сетей, управляющих развитием.
- Благодаря избыточности **ГРК** выход из строя отдельных регуляторов (*в результате мутаций или неблагоприятных условий среды*) может быть **скомпенсирован** оставшимися элементами регуляторного каскада.
- «Случайный шум», в работе каскада, позволяет одним зародышам развиваться нормально, в то время как другие зародыши могут приобрести какие-то новые фенотипические признаки. Скорее всего, это будут несовместимые с жизнью уродства, но есть вероятность появления полезных отклонений.
- В таком случае **естественный отбор** будет закреплять у потомков этих **«перспективных уродов»** такие мутации, которые сделают новый путь развития более стабильным. В итоге этот новый путь окажется «вписан» в геном и станет вполне наследственным.

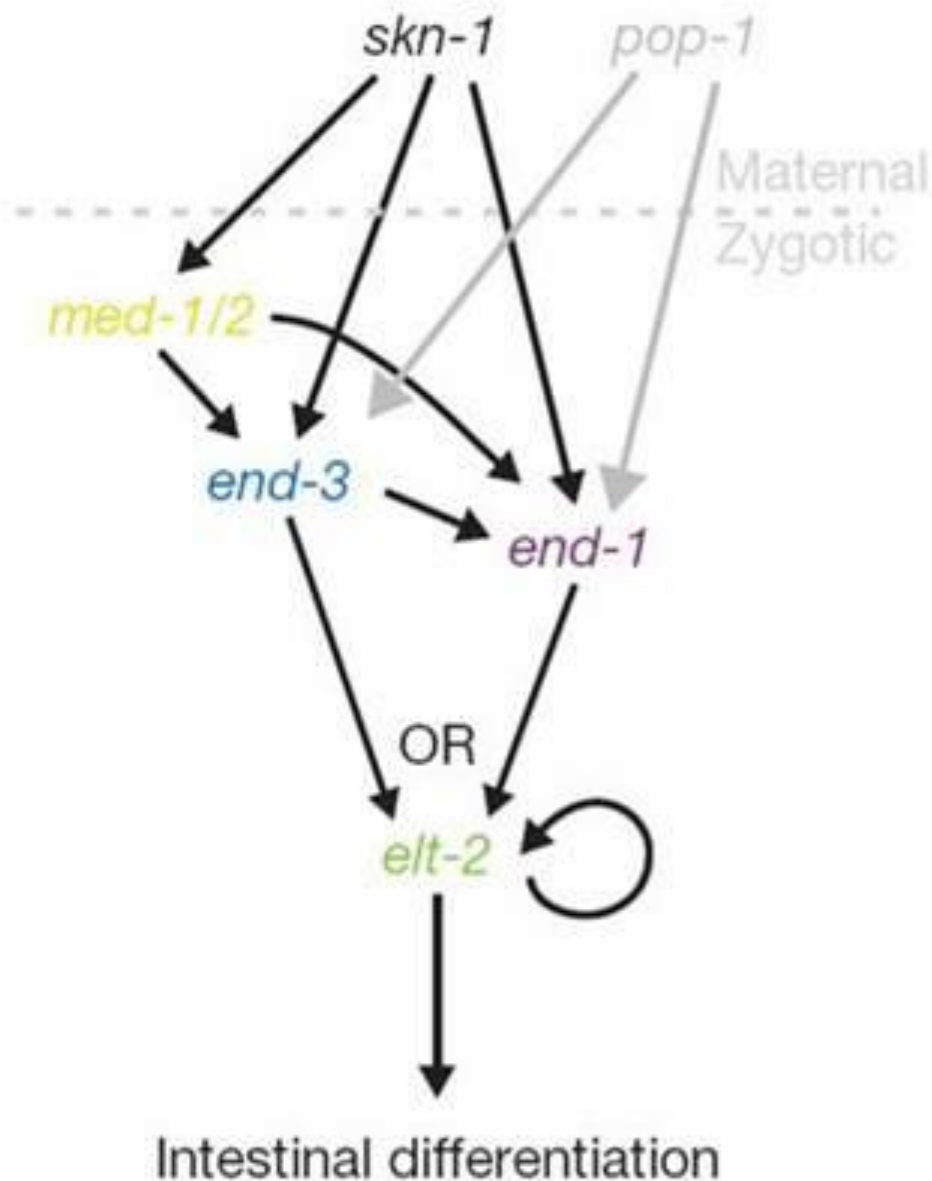


Схема регуляторного каскада, запускающего процесс дифференциации клеток кишечника у *C. elegans*.

Белковый продукт гена *skn-1* активирует гены *med-1/2*, *end-3* и *end-1*. Два последних гена активируют ген *elt-2*, который, в свою очередь, включает сотни генов, необходимых для превращения бластомеров в клетки кишечника.

Несмотря на простоту этого регуляторного каскада, в нём много «избыточности»: активация одного и того же гена осуществляется не одним, а несколькими параллельными путями.

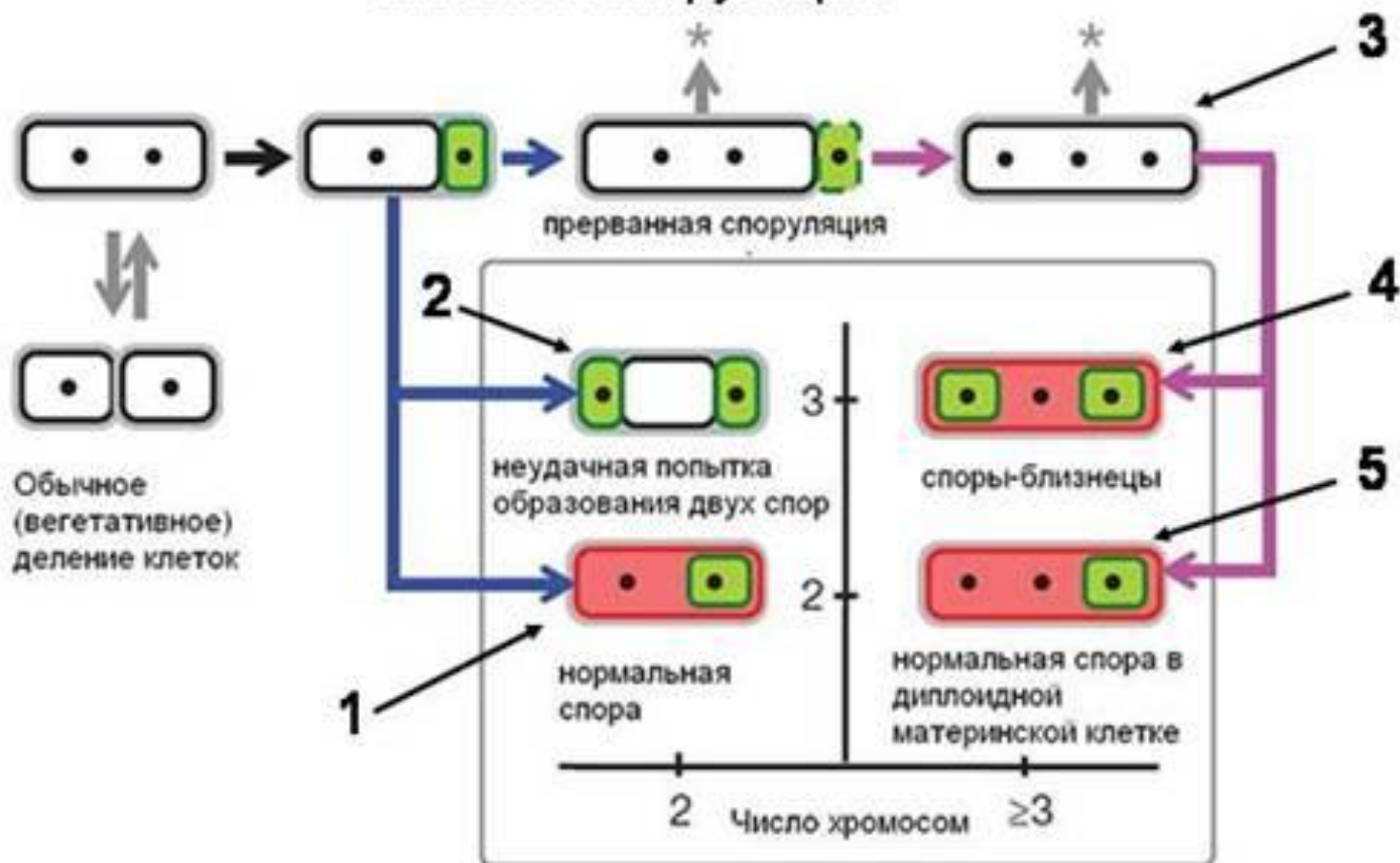
г). Эпигенетическая изменчивость

(М. А. Шишкин).

Сильное внешнее воздействие (например, резкое изменение среды) приводит к **дестабилизации онтогенеза**.

- реализуются **скрытые альтернативные пути развития**.
- Появление аномальных фенотипов если будут **подхвачены отбором**, то закрепляются мутации, которые повышают вероятность реализации альтернативного пути развития.
- В результате **аномалия** постепенно станет **новой нормой - морфозом**

Альтернативные пути развития у бактерий с дестабилизированной системой споруляции.



Черные точки - хромосомы. **Зеленым цветом** выделены формирующиеся споры, **красным** — материнские клетки. **По горизонтальной оси** — число хромосом, **по вертикальной** — число «отсеков», на которые разделилась исходная клетка. **Стрелка со звездочкой** символизирует возможность возвращения к обычному (вегетативному) размножению путем деления.

- **Эпигенетическая теория эволюции** рассматривает один из возможных **механизмов наследования** приобретенных свойств – генетическую ассимиляцию морфозов. Т.е. процесс наследственного закрепления новых признаков.
- **Морфоз** не наследуется автоматически – необходимо повторение средового воздействия в течение некоторого числа поколений при условии, что морфоз экологически адекватен, не уменьшает вероятность выживания особей-носителей.
Морфоз индуцируется средой, но для его ассимиляции необходим естественный отбор.

- **Морфозы** в широком смысле, т. е. *изменение фенотипа без изменения генома, может вести к смене направленности отбора* и, соответственно, к **новому направлению эволюции**.
- Данное явление известно как «**эффект Болдуина**».

КУРИЦА



УТКА



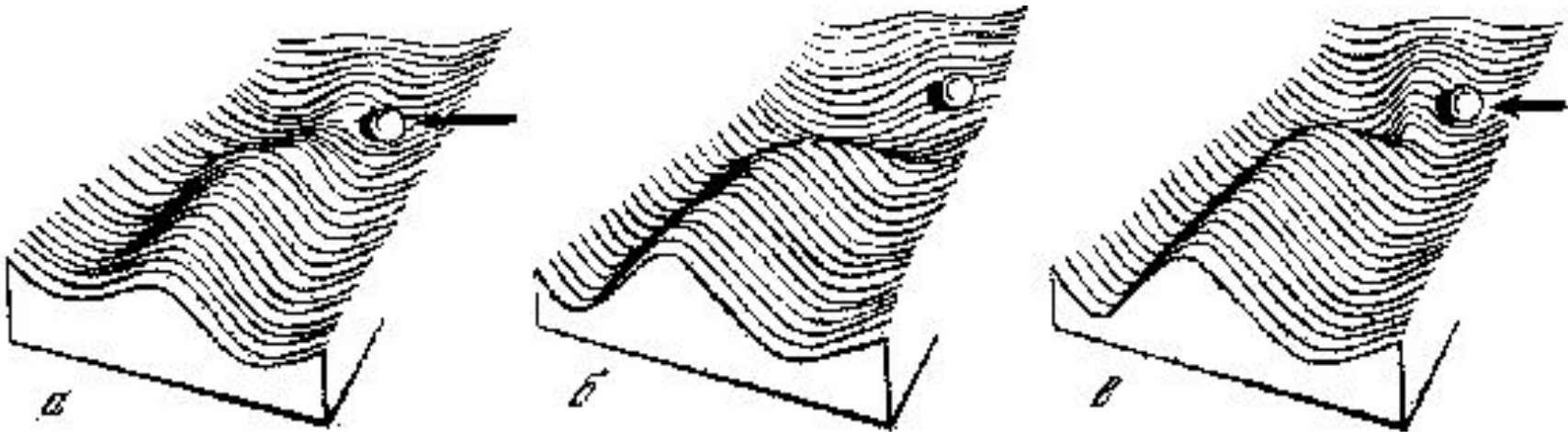
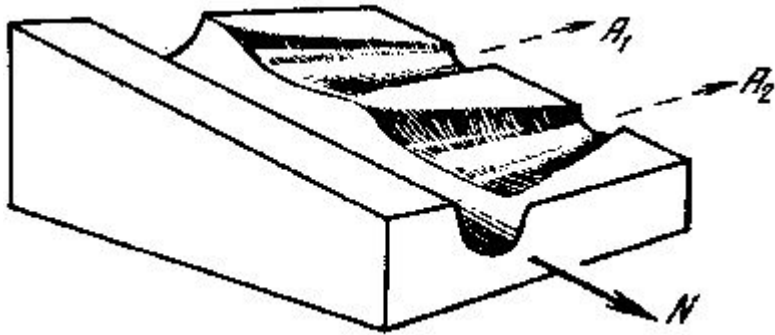
Стадии развития лап у курицы и утки. Формируется почка конечности, в которой костные и хрящевые элементы покрыты слоем кожи (1).

- Когда развитие **куриного** эмбриона достигает определенного этапа, клетки кожи, соединяющей зачатки пальцев, гибнут.
- Это не происходит в развитии **утинового** эмбриона (2).
- В результате пальцы утки соединены перепонками (3)

- Основопологающее влияние на наследственность оказывает не геном, а **эпигенетическая система (ЭС) – совокупность факторов, воздействующих на онтогенез.**
- От предков к потомкам ***передается общая организация ЭС***, которая и формирует организм в ходе его индивидуального развития,
- причем отбор ведет к ***стабилизации ряда последовательных онтогенезов***, устраняя отклонения от нормы (морфозы) и формируя ***устойчивую траекторию развития (креод)***.

- Эволюция по **ЭТЭ** (*эпигенетическая теория эволюции*) заключается в преобразовании **одного креода в другой** при возмущающем воздействии среды.
- В ответ **ЭС** (*эпигенетическая система*) дестабилизируется, в результате возможно развитие организмов по отклоняющимся путям, возникают **множественные морфозы**.
- Некоторые из морфозов получают селективное преимущество, и в последующих поколениях **ЭС** вырабатывает новую **устойчивую траекторию развития**, формируется новый **креод**.

Онтогенез



- Участок эпигенетического ландшафта, показывающий перепады высоты стенок (порогов устойчивости) креода в местах ответвления абerratивных долин.

- ***Дестабилизация развития*** может существенно облегчать формирование новых адаптаций.
- Дестабилизация «перекидывает мостик» от **одного стабильного состояния к другому**, что особенно ценно, когда этот переход нельзя осуществить за счет одной-единственной мутации.

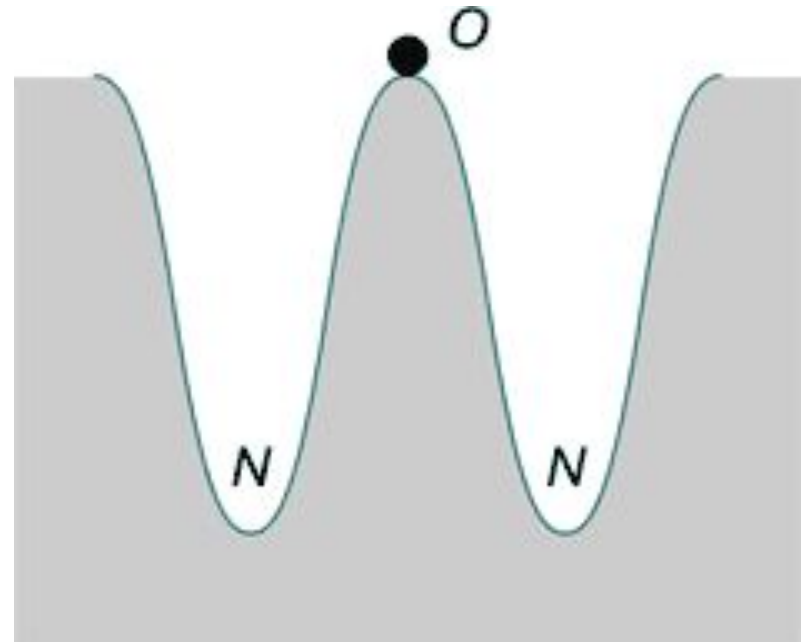
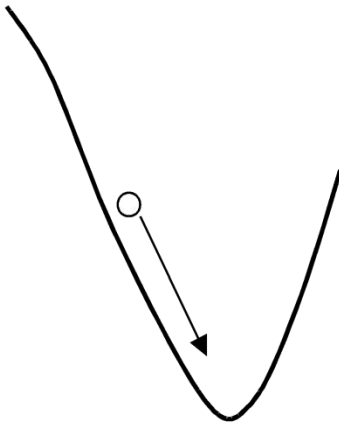
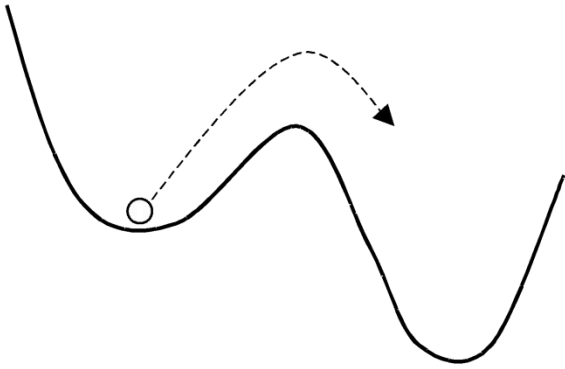
VI. Термодинамическая направленность эволюции

определяемая законом **минимизации диссипации энергии при функционировании открытых систем**

- Эволюция направлена на **адекватность жизненного цикла**, а не на преимущества оптимальной функции. Компромисс между функциями **минимизирует сумму энергозатрат** на жизнедеятельность.
- Эволюционирование в сторону устойчивости онтогенеза в силу **термодинамических причин**, которые мало зависят от естественного отбора

-

фенотипическая
устойчивость
реализуется в
ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ яме
пространства возможных
состояний +
приспособленность к
экологической нише

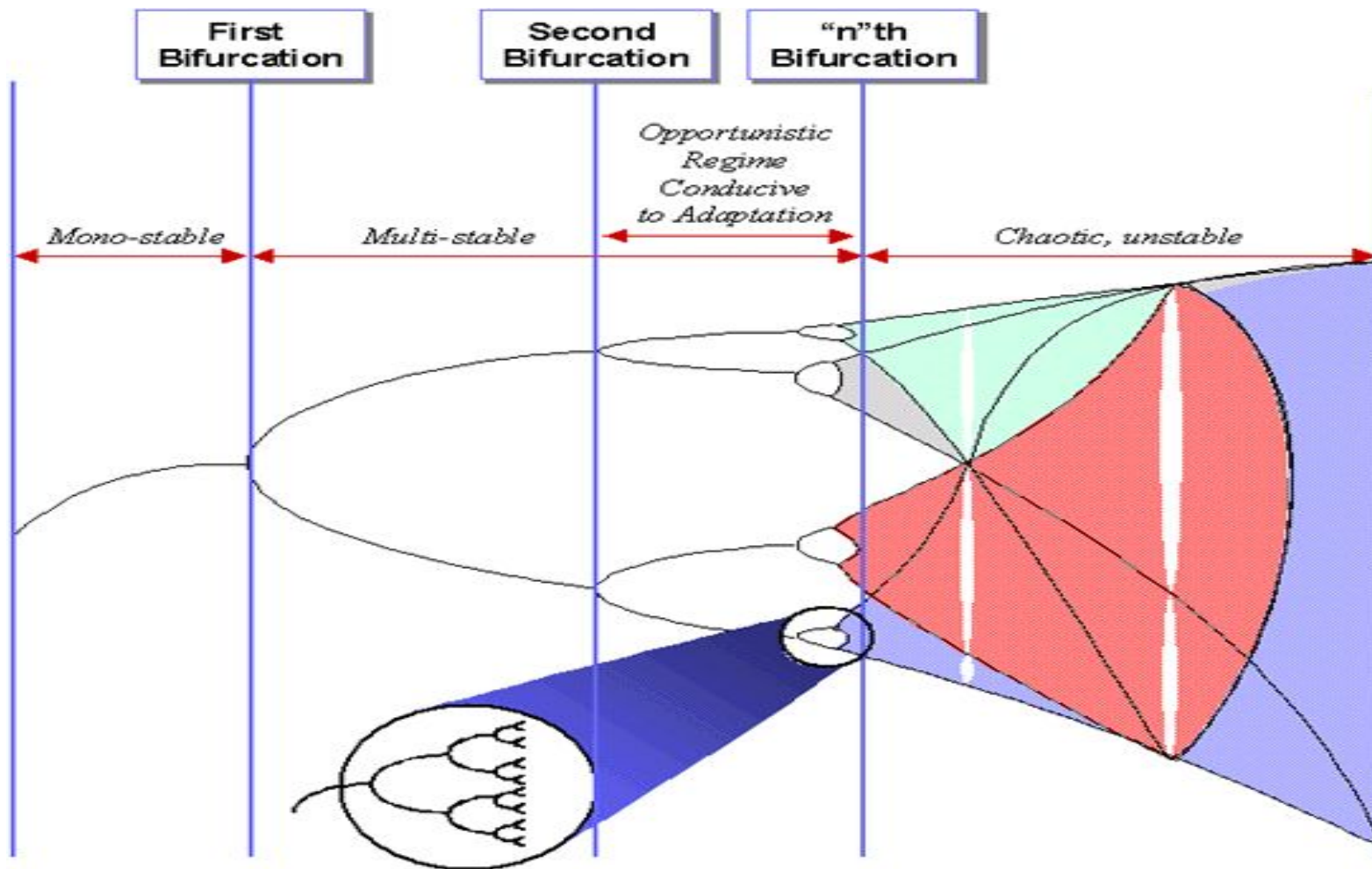


IV. Законы самоорганизации

Эволюция сложных природных неравновесных систем рассматривается как процесс самоорганизации.

- **Самоорганизация означает образование в системе определенной упорядоченной структуры без внешнего организующего воздействия.**

Точки бифуркации



В процессе эволюции система **переходит в новое состояние.**

Целое задает правила поведения **своим частям.**

Системы стремятся **к согласованности** для **свойств целого через подстройку параметров.**

Однако при самоорганизационных процессах не все параметры состояния имеют одинаковое значение.

Поведение системы в состоянии неустойчивости, может зависеть от поведения очень *немногих переменных*.

- Эти факторы называются *параметрами порядка*.
- Параметр порядка является **интегральной переменной**, динамика которой одновременно характеризует поведение большого числа входящих в систему элементов.

КАНАЛ
ЭВОЛЮЦИИ

ВЕДОМЫЕ
ПЕРЕМЕННЫЕ

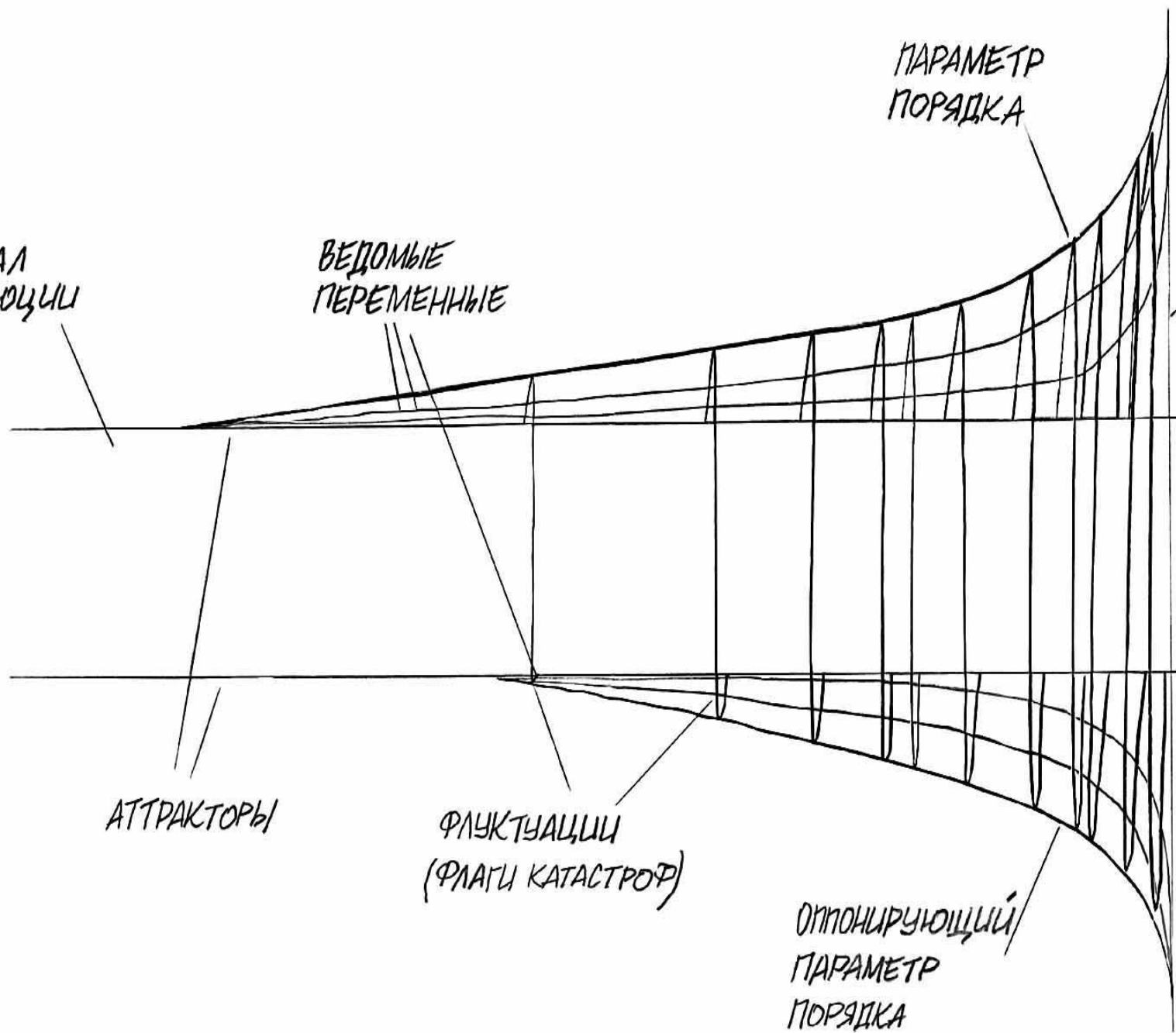
ПАРАМЕТР
ПОРЯДКА

ЗОНА
БИФУРКАЦИИ

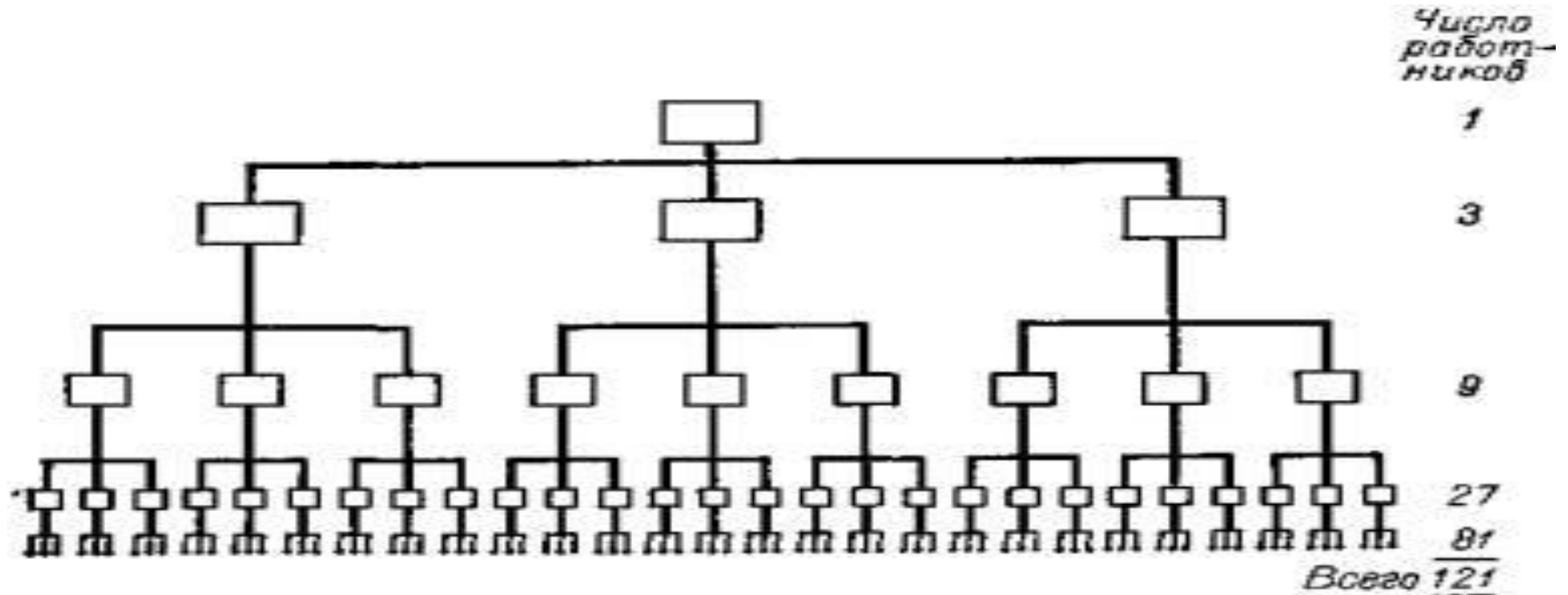
АТТРАКТОРЫ

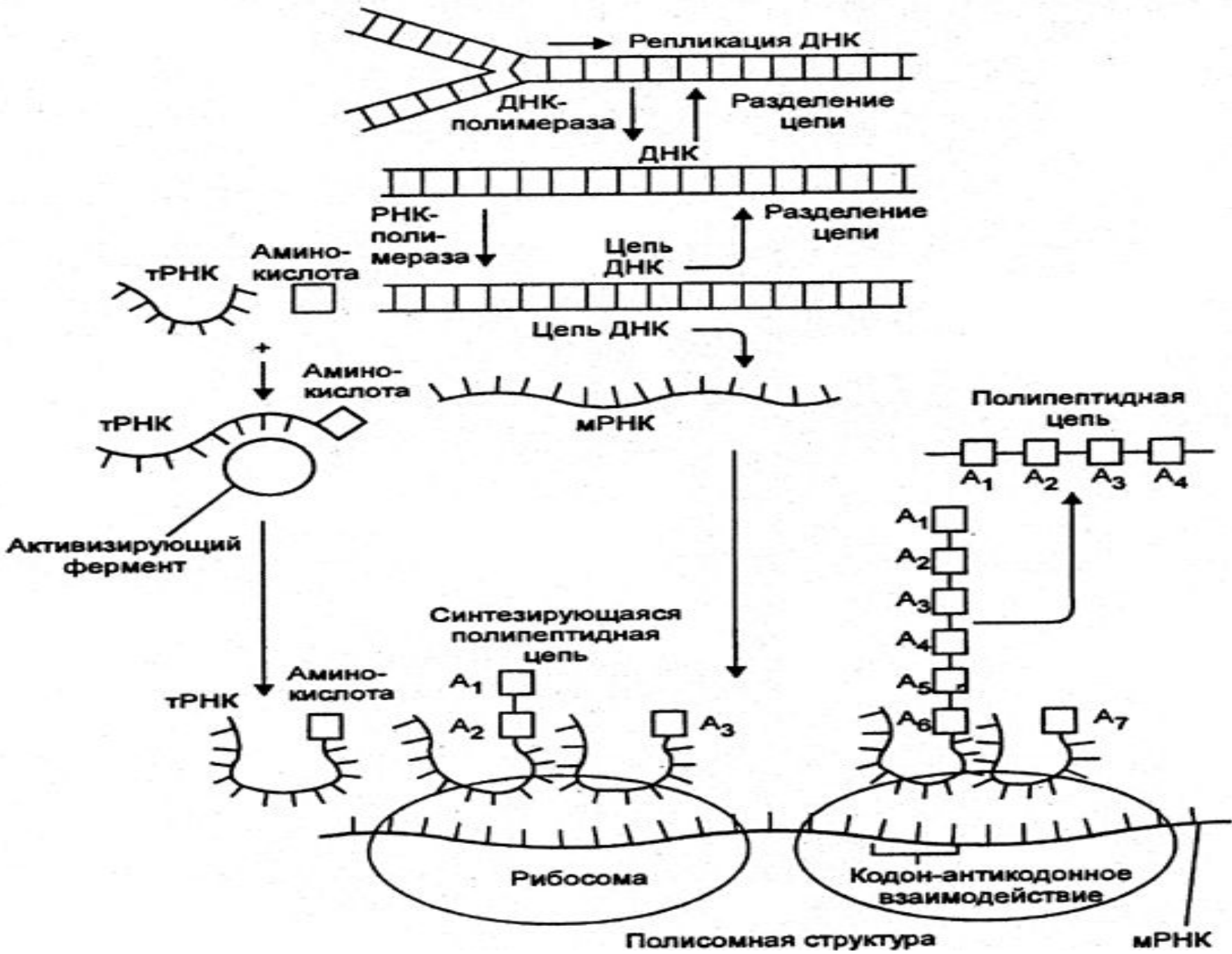
ФЛУКТУАЦИИ
(ФЛАГИ КАТАСТРОФ)

ОППОНИРУЮЩИЙ
ПАРАМЕТР
ПОРЯДКА



- **Параметры порядка** играют доминирующую роль в концепции синергетики.
- Они **«подчиняют» отдельные части**, т. е. определяют поведение этих частей.
- Связь между параметрами порядка и отдельными частями системы называется **принципом подчинения**





В процессе развития природных систем также можно выделить **несколько главных переменных, т.е параметров порядка, к которым подстраиваются все остальные.**

Примеры

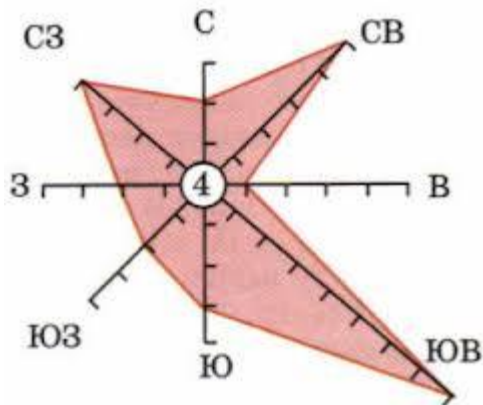
- **Параметрами порядка** при исследовании природной среды территории региона как системы можно считать:
 - **почвы,**
 - **воду**
 - **воздух.**



- При **комплексном исследовании почв** территории параметр порядка - **рельеф**,



- При исследовании **поверхностных водных источников** – **геометрия русел**,



- При исследовании атмосферного **воздуха** – **роза ветров**

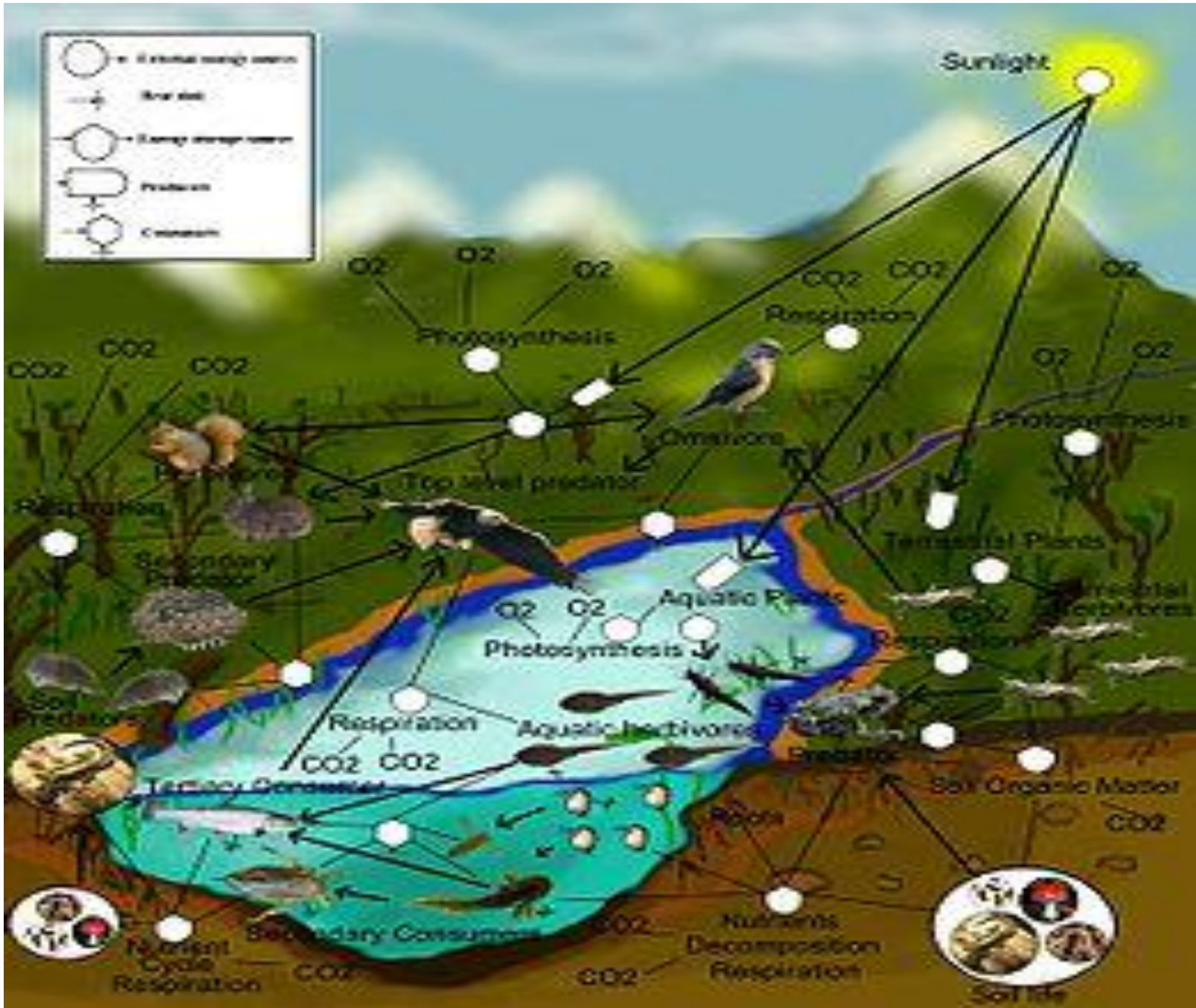
- Для микро-, мезо-(или макро-) и мега- уровня **параметры порядка** - это долгоживущие коллективные переменные, задающие язык среднего мезоуровня.
- Сами они образованы и управляют быстрыми, **короткоживущими переменными** задающими язык нижележащего микроуровня.
- Вышележащий над мезо- (макро)уровнем, мегауровень образован сверхмедленными "вечными" переменными, которые выполняют для мезо- (макро)уровня роль **управляющих параметров**



- **Управляющий параметр** может быть один и **несколько**.
- Их количество **фиксировано** и налагается на систему **извне**.



Управляющие параметры могут **не меняться** по мере изменения системы.

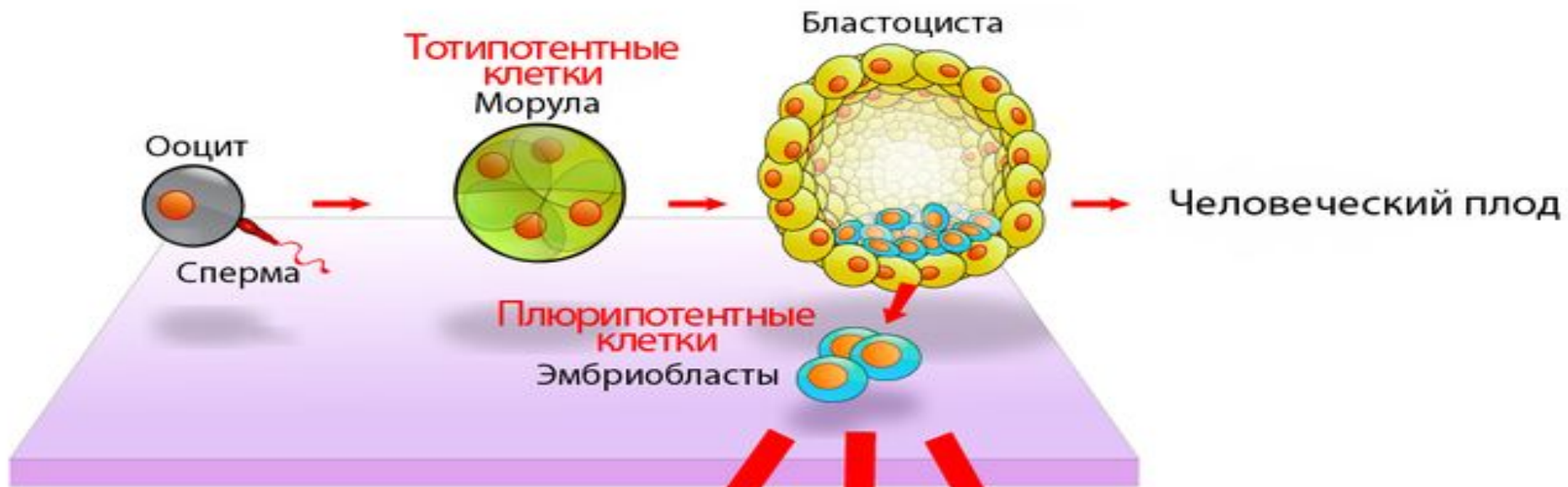




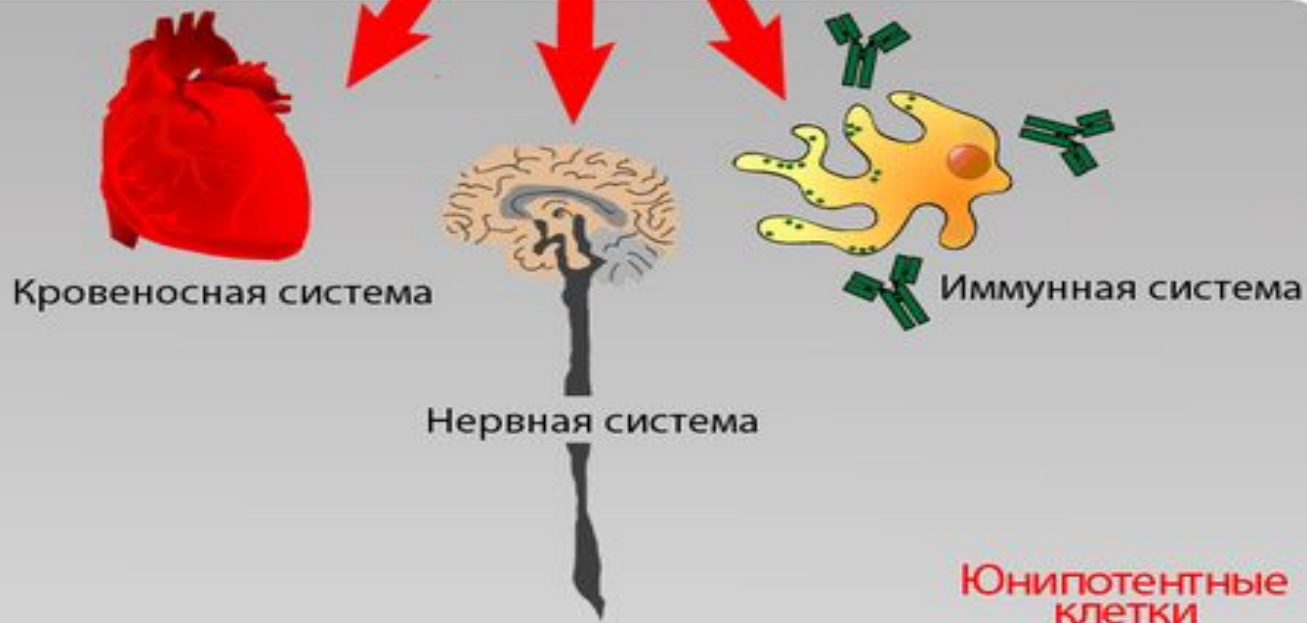
Годичный (сезонный) ритм

- У животных и растений во многих случаях регулируются изменениями длины светового дня, температуры и других климатических факторов.





Примеры:



- **Управляющий** параметр выполняет роль **триггера**, запускающего сложные сетевые процессы.
- Он включает **каскады взаимодействий** (параметров порядка).
- Взаимосвязь короткоживущих, долгоживущих (**параметров порядка**) и медленных (**управляющих**) параметров в функционирующей сложной природной системе не носит линейного характера, а реализуется в **иерархических сетях**.

Ю.Л. **Климонтович**, изучая процессы самоорганизации, в 1983 году доказал S-теорему, которая гласит, что по мере удаления от равновесного состояния вследствие **изменения управляющего параметра** значения энтропии системы, отнесенные к заданному значению средней энергии, уменьшаются.

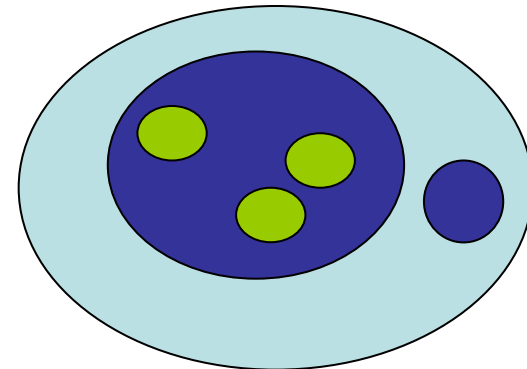
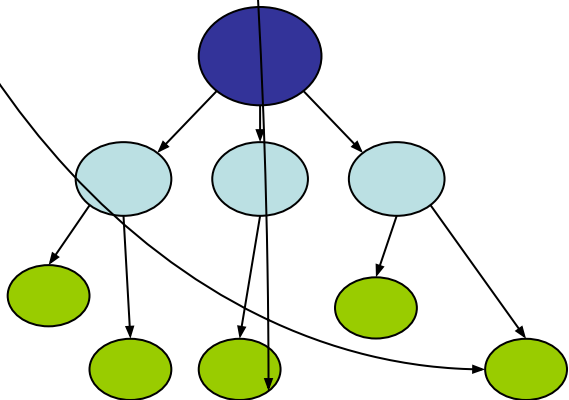
- Как следствие, информация (негэнтропия), порождается сочетанием **случайного изменения** состояния системы с последующим необходимым (избирательным) **запоминанием** результатов этого изменения.

- Таким образом, на математическом языке были в рамках **неравновесной термодинамики** описаны введенные еще Дарвином понятия **изменчивости, наследственности и естественного отбора.**

Направленность эволюции связана с

V. иерархичностью открытых систем, **упорядоченное расположение частей целого**

- **по системным уровням от высшего к низшему**
- реализация принципа подчинения **принцип подчинения,**
- когда **изменение параметра порядка** как бы **синхронно** **дирижирует поведением** множества элементов **низшего уровня**, образующих систему.



Особую роль в иерархии систем играет
время,

- и синергетический принцип подчинения Хакена формулируется именно **для временной иерархии (темпомиры).**
- реальность представлена бесконечной чередой структурных **временных уровней-масштабов,**
- от самых быстрых процессов в **микромире** - до масштабов времени жизни **Вселенной.**

- Развитие выступает как **направленный** процесс количественных и качественных изменений в структуре объектов,
- определяемых их последовательным ***включением в иерархию разнопорядковых систем,***
- в конечном итоге, в иерархию структурного уровня самоорганизации материи.

Направленность эволюции связана с

VII. коэволюционностью процессов
от **сообщества до биосферы**

*(Коэволюция - это эволюционное взаимодействие видов, не обменивающихся генетической информацией, но **тесно взаимосвязанных биотически.**)*

- 1.) **Сообщества и экосистемы**
направляют и регулируют эволюцию организмов.

А). Взаимодействие видов через экологические ниши.

- С одной стороны, **усиливает** эволюционный процесс. **Молодые э/с** с малым количеством видов - > эволюционируют быстрее и преобладают силы движущего отбора (усиливается **векторизованность**).

- С другой стороны, **ценотический гомеостаз** на основе отрицательных обратных связей может **замедлить** эволюцию видов.

Зрелые - >> **саморегуляция** и стабилизирующий отбор, что препятствует эволюции видов (**замедляются** темпы эволюции).

- В развитом сообществе все возможные ниши обычно заняты, и новым видам просто некуда втиснуться.
- Если же какой-то вид исчезнет (например, в результате кратковременного похолодания), то опустевшая ниша, словно вакуумный насос, "втягивает" в себя какую-нибудь популяцию (обычно родственную вымершему виду) из соседней ниши.
- И эта популяция, постепенно приспособившись к новым условиям, быстро приобретает **сходство с исчезнувшим видом**. Так может появиться новый вид, очень похожий на вымерший.
- Сообщество, таким образом, поддерживает свою структуру и целостность.

- **Вхождение вида в сообщество** может быть в роли **доминанта**, а в других случаях - **второстепенного** вида.

(проблема инвазий)

- **Новый вид не может образоваться**, если **нет свободной** ниши или образующийся вид **не может ее отобрать** у какого-либо другого вида в этой экосистеме.

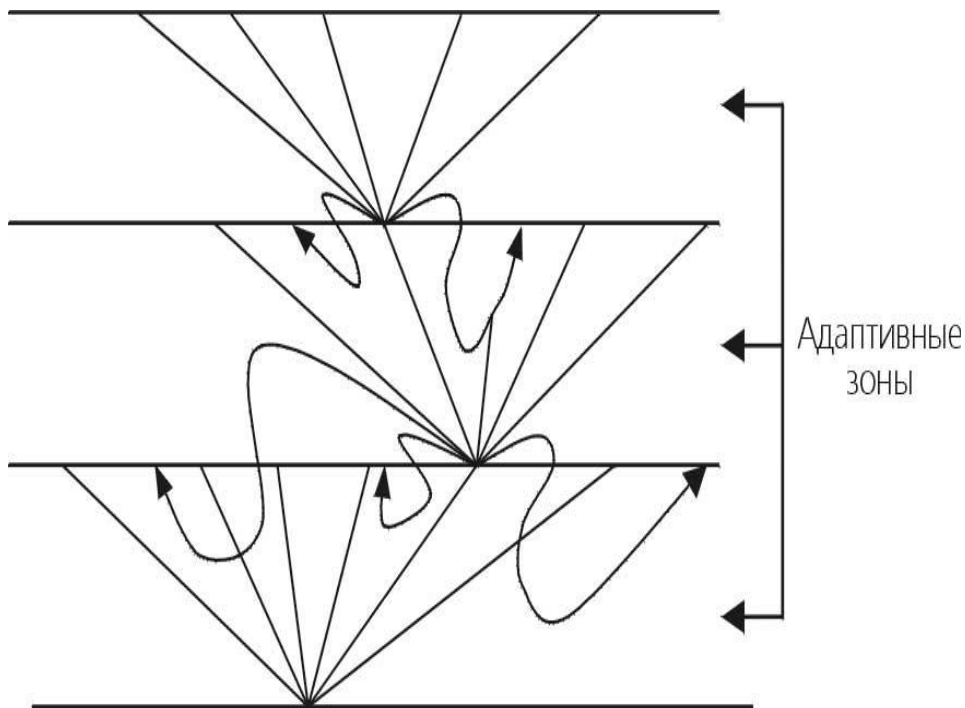
- Это **лицензионно-нишевая концепция** (Левченко, 1995), что отражает коэволюционность развития видов в экосистеме и видообразования.

- Каждая экосистема предоставляет организмам, живущим в ней или вселяющимся экологическую лицензию, то есть **место в потоках энергии, вещества и информации.**
- Отсюда экологическая ниша - **свойства вида существовать неограниченно долго в условиях ЭТИХ ПОТОКОВ.**
- Это соответствует **фундаментальной нише**, а так как лицензии изменчивы во времени и
- популяциям приходится согласовывать с ними свою **реализованную нишу** (мутационный процесс, волны жизни).
- Вхождение новых видов в устойчивую экосистему путем открытия новых ниш создает тенденцию к структурному усложнению как морфологическому прогрессу.

- Поразительные примеры **параллельной эволюции** наблюдались в гбнущем Аральском море, который разделился на два изолированных, быстро высыхающих «озера» – Большой и Малый Арал.
- В обоих водоемах резко выросла соленость, что привело к вымиранию большей части видов животных и растений. Однако некоторые двустворчатые моллюски сумели выжить в пересоленной воде.
- Резкая **перемена условий** привела к тому, что уцелевшие виды начали очень **быстро эволюционировать**. У них резко возросла изменчивость и появились целые «пучки» новых форм, причем различия между этими новыми формами и исходными видами порой очень велики.

- **Массовое вымирание освободило множество ниш.** Например, вымерли все моллюски-фильтраторы (тогда как многие зарывающиеся грунтоеды уцелели). Пустующие ниши стали буквально «втягивать» в себя выживших моллюсков, которые ранее вели совсем другой образ жизни.
- В результате некоторые зарывающиеся грунтоеды буквально на глазах стали вылезать на поверхность грунта и превращаться в фильтраторов (при этом в строении их тела и раковины происходили соответствующие изменения).
- Эти эволюционные процессы протекали очень сходным, почти идентичным образом в двух разобщенных водоемах – Большом и Малом Арале.

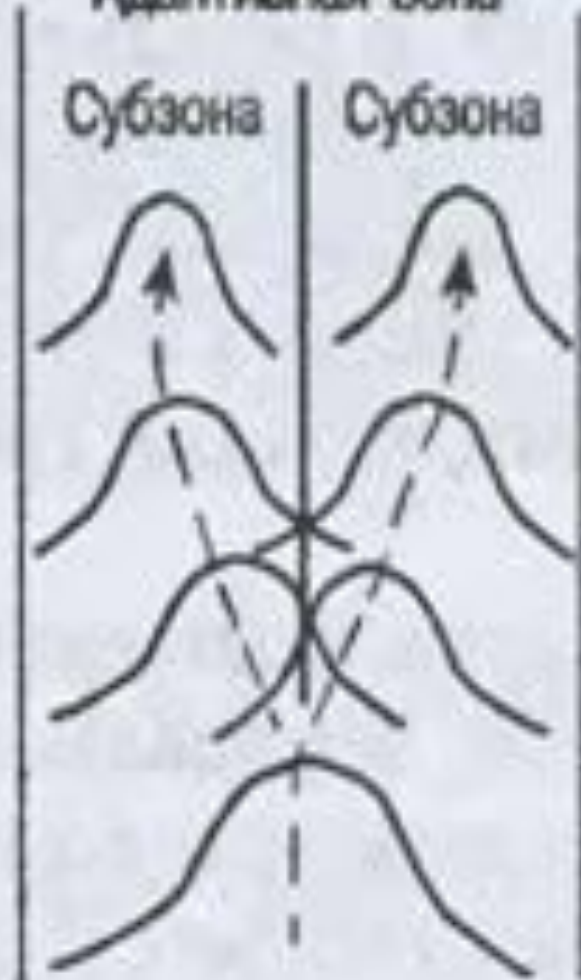
Б). Козэволюционность развития адаптивных зон, которые являются не только средой обитания, но и **средой эволюции** любого надвидового таксона.



- Так, границы адаптивной зоны наземных хищных млекопитающих определяется,
- с одной стороны, организацией хищных, т. е. их приспособлению к добыванию пищи,
- а с другой — соседней адаптивной зоной консументов первого порядка — травоядных млекопитающих.

- Т.о. понятие адаптивной зоны подразумевает не только **ЭВОЛЮЦИЮ** данного таксона, определяемую **средой** его обитания, но и **ограничения, затрудняющие изменения направления эволюции.**
- Границы адаптивной зоны определяются **организацией** (и экологией) данного таксона и таксонов, **эволюционирующих в соседних** адаптивных зонах.
- **Поэтому при дивергенции какого-либо таксона чаще наблюдается дробление его адаптивной зоны, а не выход в новую зону.**

Адаптивная зона



Видообразование

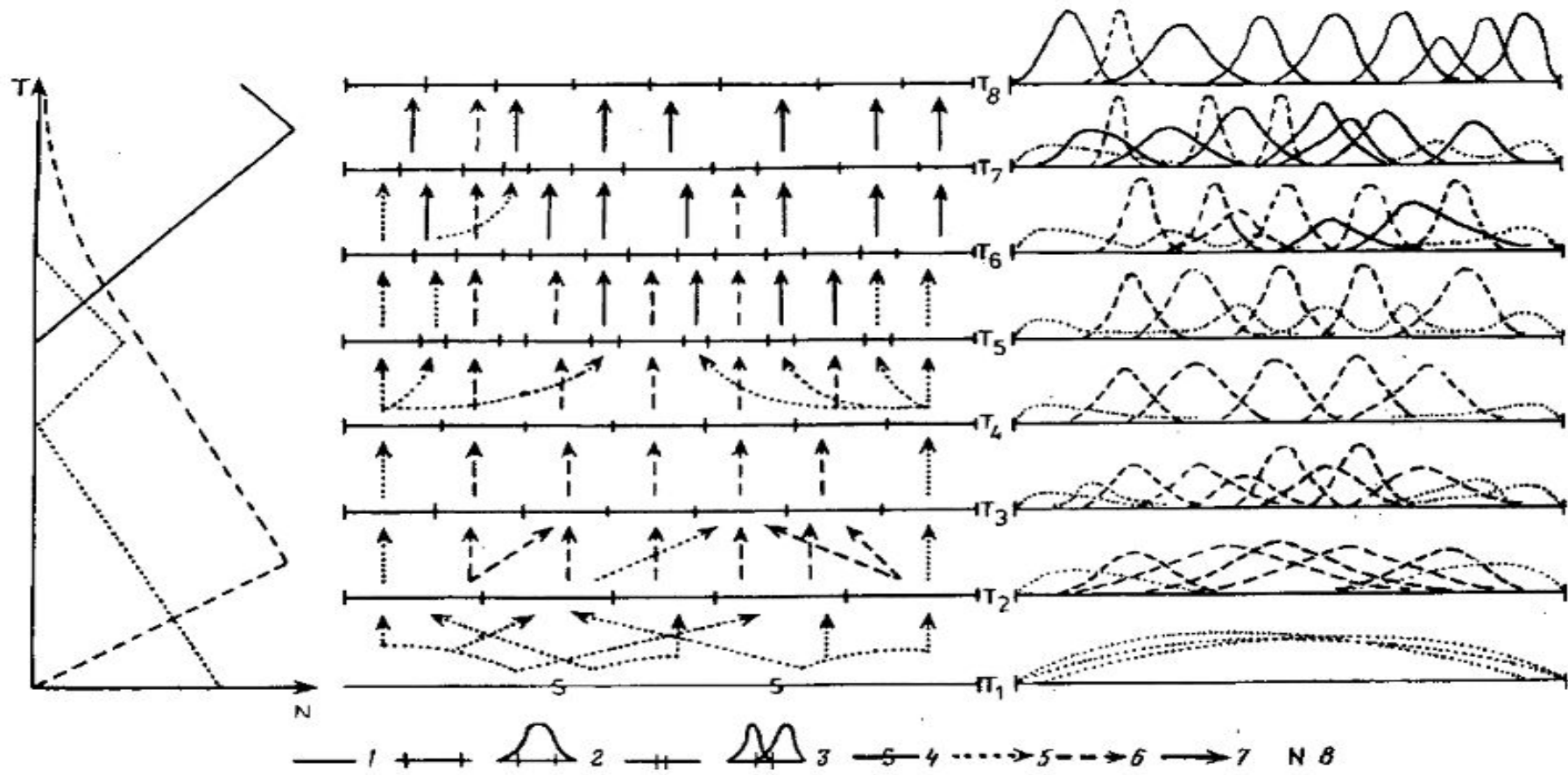
Адаптивная зона

Адаптивная зона



Филетическая эволюция

Адаптивная зона



- Модель сопряженной эволюции сообщества, его таксономического и экологического разнообразия: 1 — пространство ресурсов сообщества, 2 — адаптивная зона, 3 — интерзональная экологическая лакуна, 4 — нечетко выраженная граница адаптивных зон, 5 — слабо специализированный таксон, 6 — высоко специализированный таксон первой формации, 7 — высоко специализированный таксон второй формации, 8 — мера таксономического разнообразия

В). В экосистеме сохранение вида, его ниши происходит за счет **непрерывной адаптивной эволюция** (колеблющееся равновесие между видами).

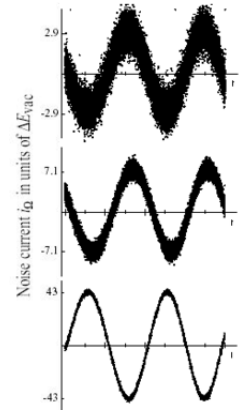
- Гипотеза "**Черной и Красной** Королевы" (Алиса в Зазеркалье "нужно бежать изо всех сил, чтобы оставаться на месте").

Из-за **относительной приспособленности** видов эволюция продолжается в стабильных условиях (Ван Вален).

Это поддерживает устойчивость эволюционного процесса, его канализированность.

2). Направленность эволюции групп связана с **эволюцией самих биогеоценозов** как систем.

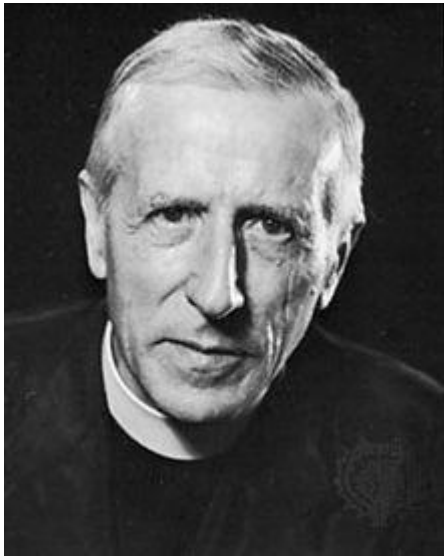
- Это согласованная **"когерентная"** эволюция (Красилов) – поддерживает векторизованность эволюции.
- Переходит в **"некогерентную"**, если распадаются сложившиеся связи, начинает возрастать эффективность движущего отбора (до катастрофического). *Могут возрасть темпы эволюции некоторых групп.* Причины: **внешние воздействия**, возрастание специфических форм □ кризис.



3. Зависимость от **эволюции биосферы** при усложнении и нарастании биоразнообразия.

Кибернетическая схема зависимости эволюционного процесса (Шмальгаузен И.И.)





Синтез богословских и
эволюционных
взглядов.

В Библии - идея

творения,

а ее ***детализация*** за
счет

эволюционирования
самой природы.

*Эволюция творит и
принцип творения -
не как внешний акт.*

Пьер Тейяр де Шардэн

(1881 -1955) — французский
теолог, философ,
священник-иезуит, один из
создателей теории
ноосферы.

Эволюция - это возрастание функциональной сложности параллельно росту специфичности, индивидуализации, дискретности. Эволюция сочетает:

- **радиальную** энергию (повышение организации через цефализацию),
- **тангенциальную** (уклонение от магистрального пути и специализация).

Это **единый** процесс и при усилении тангенциальной E (адаптационные процессы) - ослабляется радиальная (замедление общего прогресса).

- Такой подход совместим с законами термодинамики и закономерностью эволюции: сочетанием арогенеза и аллогенеза.

У эволюции нет цели - есть **тенденции** как **соотношение** между радиальной и тангенциальной E .



- Будущее открыто и непредсказуемо, но оно не произвольно – т.к. существуют **спектры возможных будущих состояний**
- в виде дискретных наборов структур – аттракторов сложных эволюционных процессов.

Эволюция, по всей видимости, – процесс **В ЦЕЛОМ** и в самом главном **детерминированный**, но в деталях и частностях – **случайный**.

- Ход эволюции можно предсказать лишь в самых общих чертах. В эволюции нет строгих законов, как в математике или физике, имеется лишь набор эмпирических закономерностей, или «правил».

1) **общая направленность от простого к сложному**

2) **рост устойчивости (приспособляемости) биосистем**

3) **рост эффективности и «безотходности» биогеохимического круговорота**, выражающийся, в частности, в снижении производства мортмассы и смертности, в увеличении продолжительности жизни особей и т.д.

Все эти закономерности прослеживаются и в развитии человеческого общества.

Основные пути эволюции

Прогресс и регресс

Прогресс выражается в подъеме общей организации и энергии жизнедеятельности, но сложно выделить критерии (> 40)

Эволюционный прогресс" используется:

- *для обозначения либо общего усложнения и усовершенствования организации,*
- *достижения данной группой организмов биологического процветания,*
- *определенной последовательности эволюционных преобразований в данном направлении (например, при развитии какого-либо приспособления).*

Формы прогрессивного развития:

- 1. Неограниченный,**
- 2. . Морфофизиологический,**
- 3. Биологический,**
- 4. Групповой,**
- 5. Биотехнический.**

1. Неограниченный прогресс:

- от прокариот – до человека,
- от индивидуума – к социальности



2. Морфофизиологический прогресс

Усложнение организации группы

Проблема выделения критериев:

- 1. наличие ароморфозов, крупные изменения в плане строения;**
- 2. усиление дифференциации + интеграции (Бэр);**
- 3. повышение гомеостаза;**
- 4. повышение средней выживаемости индивидуума;**
- 5. возрастание объема хранимой и перерабатываемой информации;**
- 6. повышение надежности и активности фенотипа;**
- 7. степень целесообразности организации индивида и наиндивидуальных систем;**

3. Биологический прогресс

Процветание группы :

- увеличение численности,
- расширение ареала,
- высокая скорость видообразования.

Может достигаться разными способами как за счет ***усложнения***, так и ***упрощения*** организации

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС

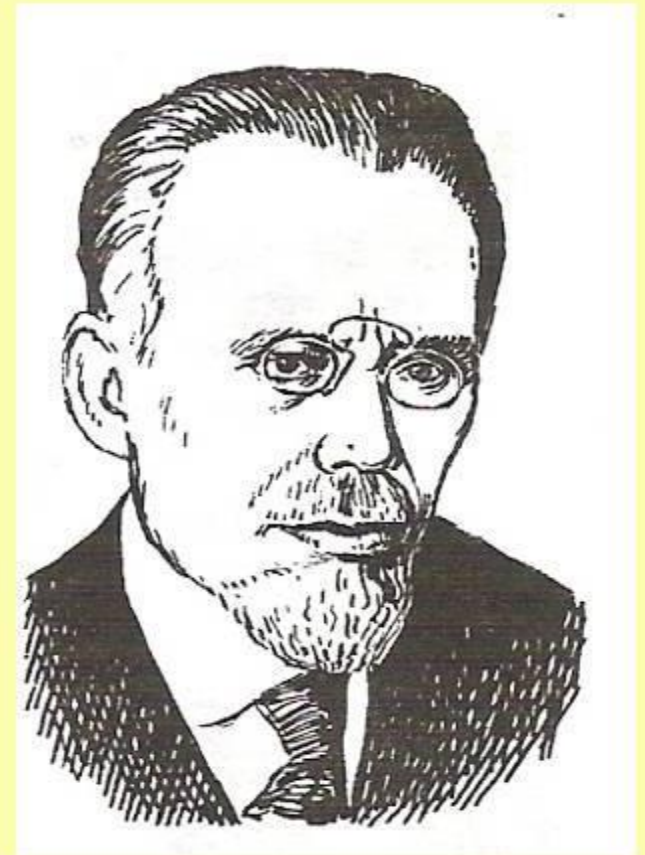
Основные показатели:

- Увеличение численности особей в популяциях
- Расширение ареала
- Высокая интенсивность видообразования
- Возрастание приспособленности организмов к окружающей среде



Пути достижения биологического прогресса

Идея о возможных путях биологического прогресса в процессе эволюции была разработана нашим крупным ученым-эволюционистом ***А.Н.Северцовым*** в 1925 г.



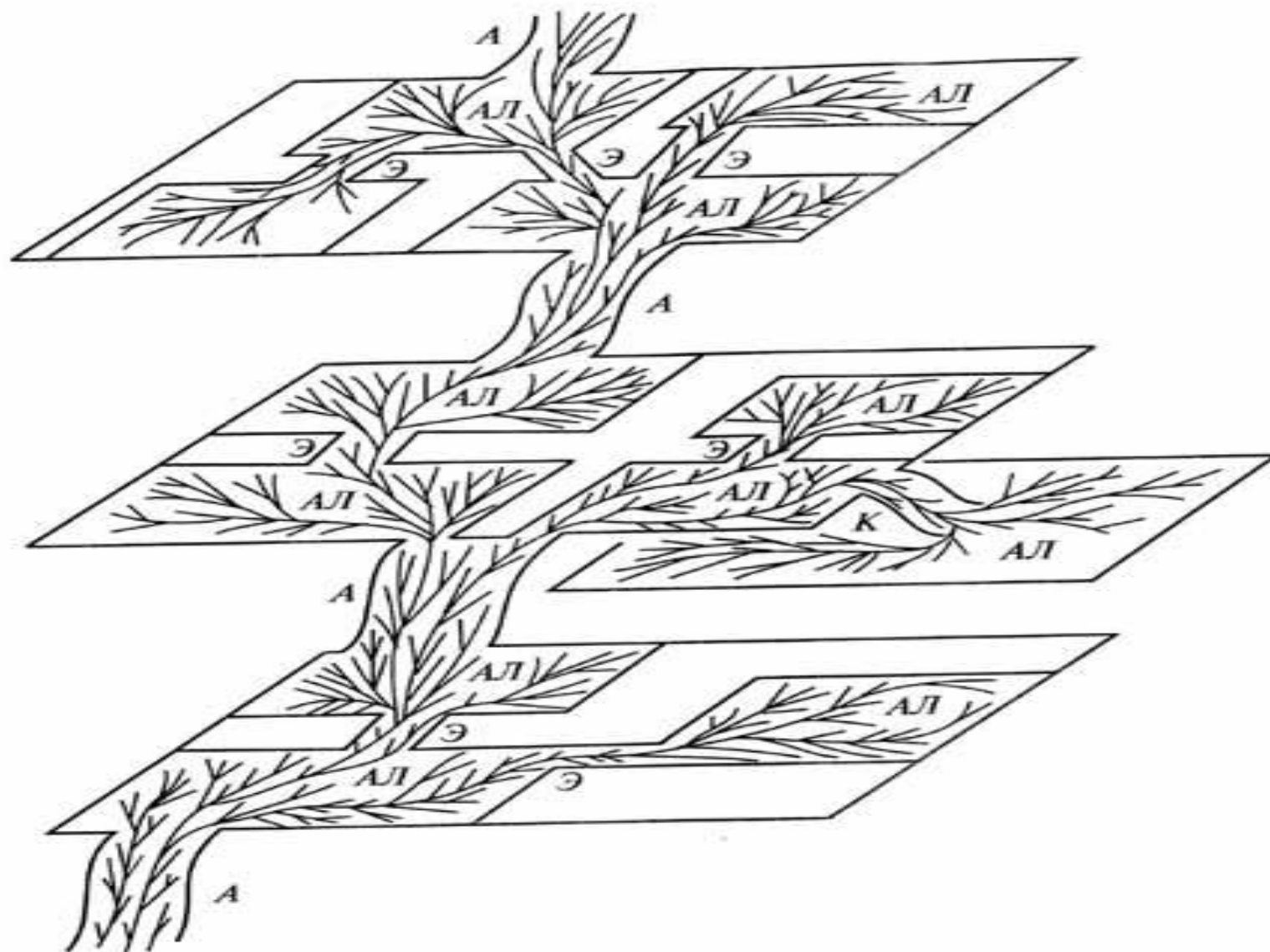


Рис. 107. Смена главных направлений эволюционного процесса (по А. Н. Северцову, с изменениями):

А — арогенез; *АЛ* — аллогенез; *К* — катагенез; *Э* — эпектогенез. Плоскости представляют разные уровни организации

Групповой прогресс

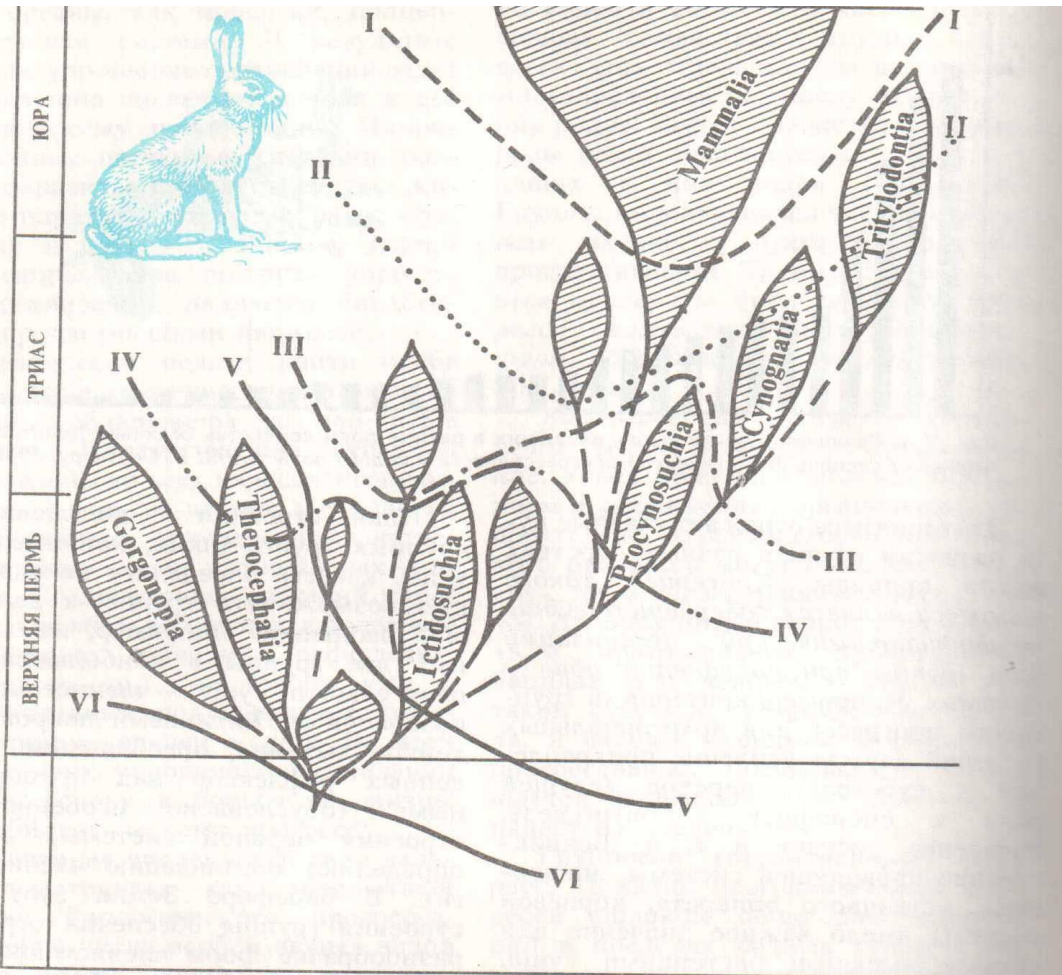


Рис. 17.2. Пример группового прогресса, осуществленного на основе приобретения комплекса признаков при возникновении класса млекопитающих (из Л. П. Татарина, 1975):

—звукпроводящий аппарат из трех косточек; *II*—челюстное сочленение между чешуйчатой зубной костями; *III*—мягкие, снабженные собственной мускулатурой губы; *IV*—увеличенные оболочка головного мозга; *V*—трехбугорчатые заклыковые зубы; *VI*—верхние обонятельные раковины. Каждый из перечисленных признаков являлся ароморфозом, обеспечивавшим биологический прогресс соответствующей группы. Суммарно все эти признаки

Совершенствование организации в пределах данной группы организмов при **сохранении общего плана строения** (насекомые среди членистоногих, приматы - из млекопитающих).

- **Биотехнический** прогресс - большая эффективность выполнения функций у некоторых групп. Основной критерий - энергетические показатели, КПД органов и систем. (*Развитие обоняния*).

В условиях упрощения среды потребность прогрессивной эволюции уменьшается (пресные воды - много архаичных видов при обедненности биоценозов).

Критерии прогресса

- **Повышение общей E жизнедеятельности** (Северцев).
- **Совершенствование системы регуляции** (Грант).
- Регуляция управления, основанного на **термодинамических соотношениях** (Зотин)
- Повышение **стандартного** (основного) обмена (систематика насекомых и др.)
- и **упорядоченности**, то есть удаления от состояния равновесия (принцип наискорейшего спуска).

Биологический регресс

Признаки обратные прогрессу:

- **уменьшение численности,**
- *сужение ареала,*
- **снижение скорости видообразования.**

Может привести к вымиранию.

Причины: ***отставание в темпах эволюции от скорости изменения внешней среды.***

В антропогенных условиях этот разрыв увеличивается,

- Регресс опасен для **малочисленных групп, с узким ареалом и медленными темпами размножения.**

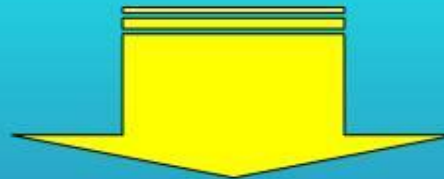
**Снижение приспособленности организмов
к условиям среды**



**Деятельность
человека**



**Факторы неживой
природы**



- **Вымирание видов из-за глобальных изменений климата**
- **Исчезновение видов по вине человека**

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС

УВЕЛИЧЕНИЕ И РАСШИРЕНИЕ

численности
особей в
популяциях

ареала

генофонда

темпов
внутривидовой
дифференцировки

СОКРАЩЕНИЕ И УМЕНЬШЕНИЕ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС

Характерные особенности биопрогресса и биорегресса



Биологический прогресс



Биологический регресс

Увеличивается

Численность

Уменьшается

Расширяется

Ареал

Уменьшается

Увеличивается

Дифференцировка

Уменьшается

Уменьшается

Смертность

Увеличивается

Увеличивается

Рождаемость

Уменьшается

Процветание вида

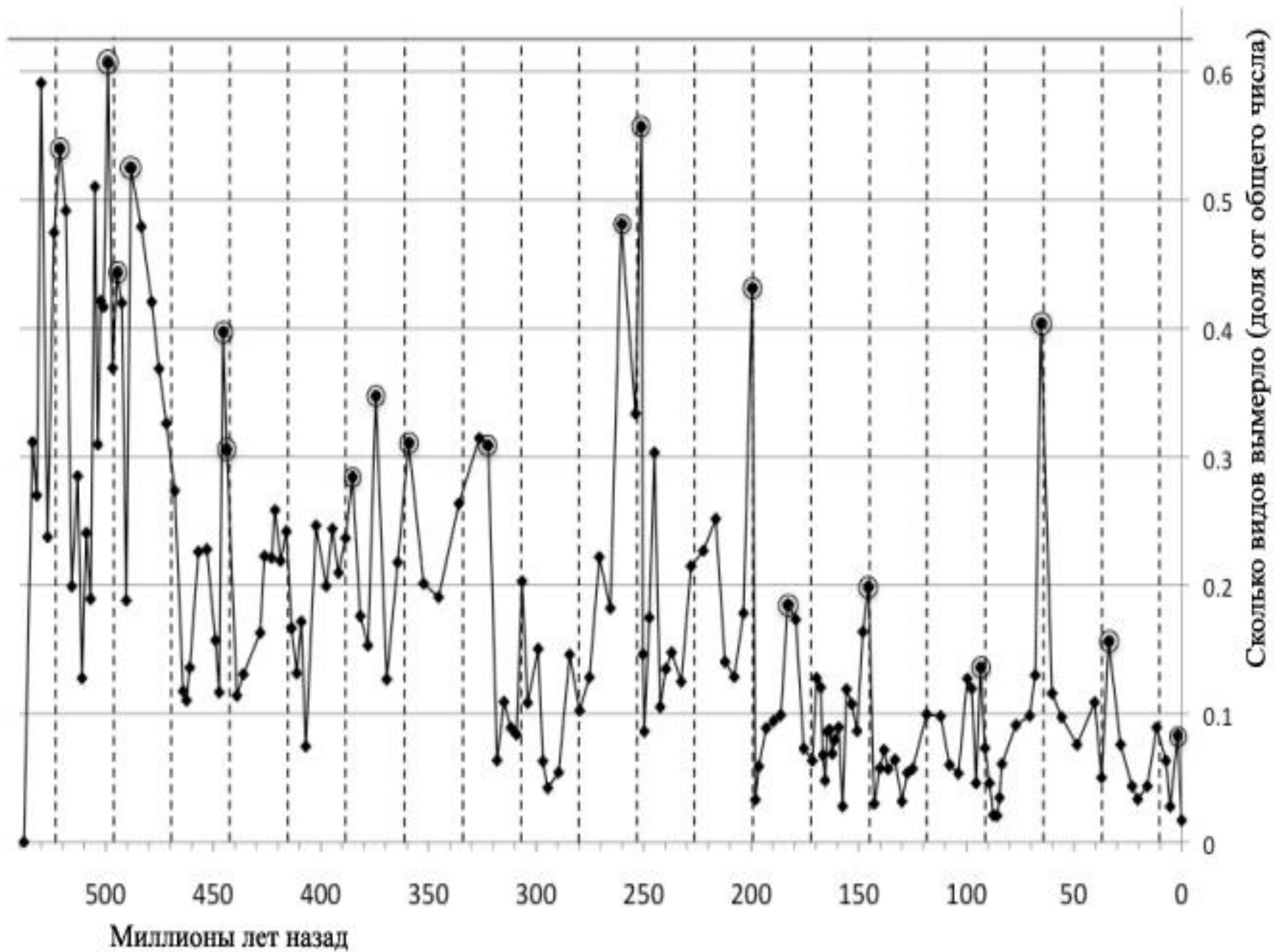
Результат

Вымерание

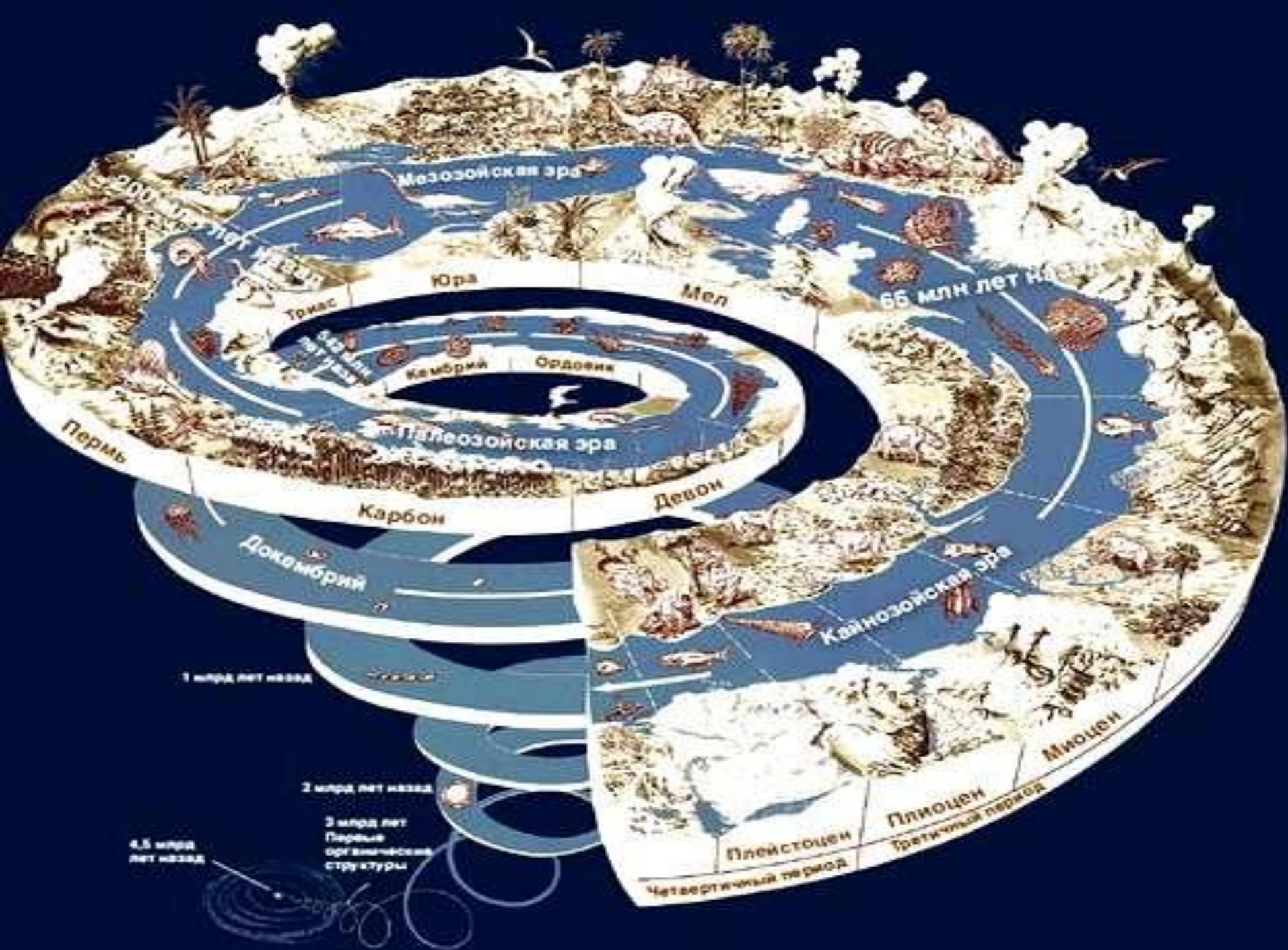
- На границе **перми и триаса**, то есть палеозойской и мезозойской эр,
- произошло **массовое вымирание** во многих группах растений, беспозвоночных и позвоночных животных.
- Это было самым катастрофическим вымиранием, **глобальным биотическим кризисом** в истории жизни на Земле, особенно в морях,
- гораздо большим по масштабу, чем массовое вымирание в конце мелового периода.



— Степень вымирания (доля вымерших семейств в процентах)



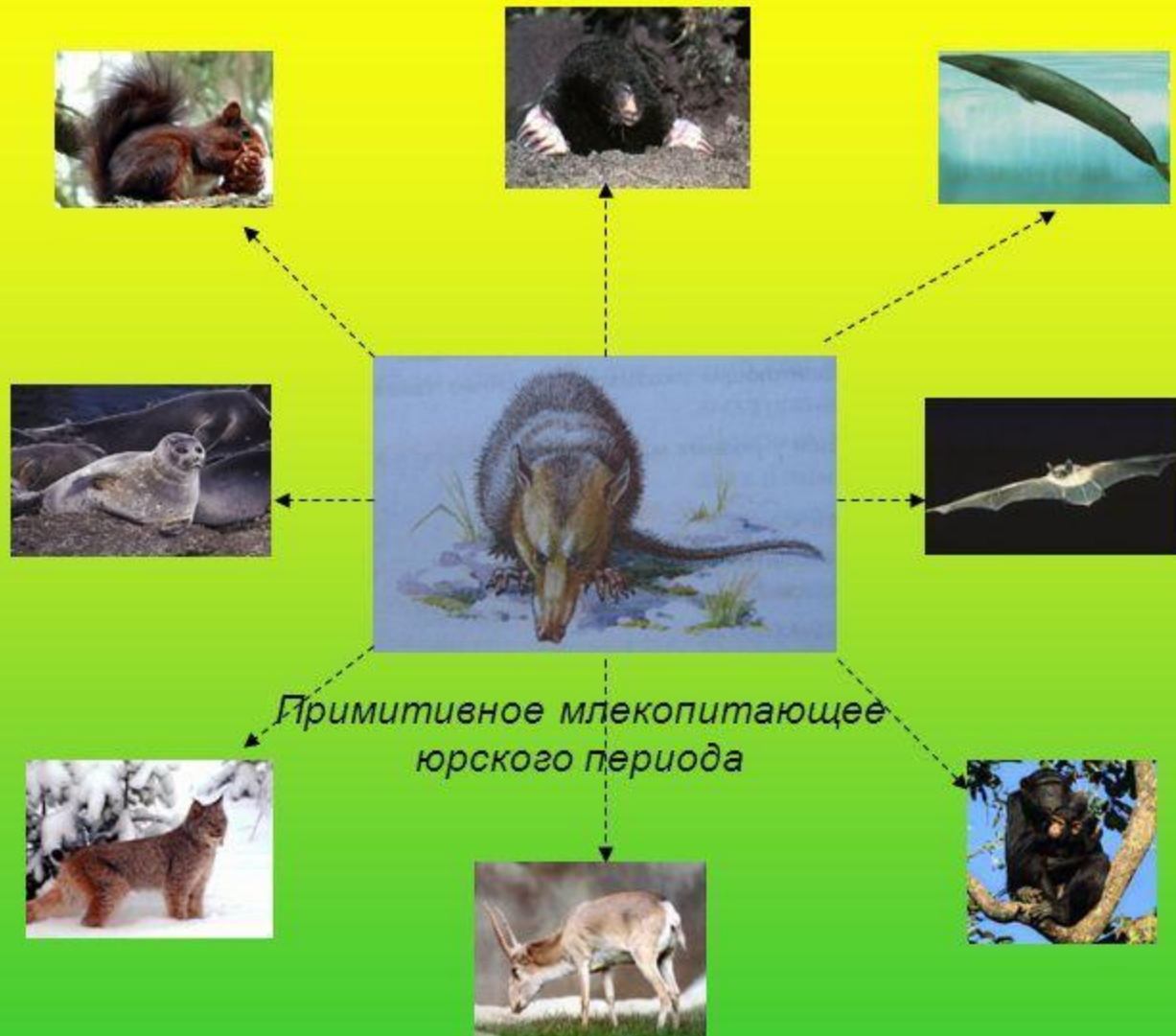
- 440 млн лет назад — ордовикско-силурийское вымирание — исчезло более 60 % видов морских беспозвоночных;
- 364 млн лет назад — девонское вымирание — численность видов морских организмов сократилась на 50 %;
- 251,4 млн лет назад — «великое» пермское вымирание, самое массовое вымирание из всех, приведшее к исчезновению более 95 % видов всех живых существ;
- 199,6 млн лет назад — триасовое вымирание — в результате которого вымерла, по меньшей мере, половина известных сейчас видов, живших на Земле в то время;
- 65,5 млн лет назад — мел-палеогеновое вымирание — последнее массовое вымирание, уничтожившее шестую часть всех видов, в том числе и динозавров.
- 33,9 млн лет назад — эоцен-олигоценовое вымирание



Правила эволюции

- 1. Необратимость эволюции (Л.Долло, 1893).
- 2. Правило прогрессирующей специализации (Ш.Депре, 1876) теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз, гипоморфоз
- 3. Правило происхождения от неспециализированных предков (Э.Коп, 1896).
- 4. Принцип гетеробатмии (А.Л.Тахтаджян, 1959)
- 5. Правило адаптивной радиации (Г.Ф.Осборн, 1902).
- 6. Правило чередования главного направления эволюции (Шмальгаузен, 1939). Арогенная эволюция чередуется с аллогенной.
- 7. Правило усиления интеграции биосистем (Шмальгаузен, 1961).
- 8. Закон неравномерности эволюции (Ч. Дарвин).

Дивергентная эволюция или радиация.



Класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, представители которых отличаются по строению, образу жизни, характеру физиологических и поведенческих адаптаций.

Достигнутые эволюционной биологией на настоящий момент рубежи отличаются от представленных ранее постулатов СТЭ:

- 1. Постулат о популяции как наименьшей единице эволюции остается в силе.** Однако огромное количество организмов без полового процесса остается за рамками этого определения популяции.
- 2. *Естественный отбор не является единственным двигателем эволюции.***
- 3. Эволюция далеко **не всегда носит дивергентный характер.****
- 4. Эволюция **не обязательно идет постепенно.**** Не исключено, что в отдельных случаях внезапный характер могут иметь и отдельные макроэволюционные события.
- 5. Макроэволюция может идти **как через микроэволюцию так и своими путями.****

6. Нет универсального определения вида как для форм с половым процессом, так и для агамных форм.

7. Случайный характер мутационной изменчивости не противоречит возможности существования определенной **канализированности путей эволюции**, возникающей как результат прошлой истории вида.

8. Наряду с **монофилией** признается широкое распространение **парафилии**.

9. Есть некоторая степень предсказуемости, возможность прогнозирования общих направлений эволюции.