

Естественный отбор — движущая сила эволюции

Лекция №8

- Селекция – основа для формирования теории естественного отбора

Предпосылки естественного отбора

- **Гетерогенность особей** - мутационный процесс и генетическая комбинаторика
- **наследственная гетерогенность** - характерное свойство популяции

Предпосылки естественного отбора

- **Прогрессия размножения** —обеспечивает исходную избыточную численность каждого вида
- на свет появляется больше особей, чем доживает до взрослого состояния
- **Значение для эволюционного процесса:**
 - создание условий для борьбы за существование
 - повышения спектра наследственно разнообразных особей

Борьба за существование

- Особи, популяции, виды существуют не самостоятельно - в определенных биогеоценозах.
- Важны взаимоотношений между популяциями
- на фоне действия абиотических факторов
- Борьба за существование охватывает все явления - поддержание жизни и размножение.

Борьба за существование

- внутривидовая
 - прямая
 - косвенная
- межвидовая
 - прямая
 - косвенная

Формы борьбы за существование

Внутривидовая борьба

Происходит между особями одного вида и приводит к сохранению популяции и вида за счет гибели или неучастия в размножении наименее приспособленных особей данного вида.

Птицы одного вида конкурируют из-за мест гнездования, борьба за территорию, состязание за добычу, борьба за обладание самкой.

Межвидовая борьба

Происхождение между разными видами и приводит к победе более жизнеспособной особи или популяции над менее приспособленной особью или популяцией др. вида.

Хищничество - травоядные выживут, если успеют избежать хищников и будут обеспечены пищей. Травы зависят от поедания животными, но и от др. условий – опыления, конкуренции за свет, влагу. Паразитизм (кошачья двуустка – в печени кошек, собак).

Борьба с неблагоприятными условиями неживой природы

Приводит к выживанию в изменившихся условиях неживой природе наиболее приспособлявшихся особей, популяции видов.

Сезонная смена меха у млекопитающих, сезонные перелеты и кочевки птиц летняя и зимняя спячка.

Борьба за существование

выделяют также(И. И. Шмальгаузен и др.)

- внутригрупповую (которая в свою очередь может быть активной и пассивной)
- межсемейную и межгрупповую (также активную и пассивную).

Борьба за существование связана с гибелью (элиминацией) особей.

- типы элиминации: общая, индивидуальная, прямая и косвенная, семейная и групповая.
- изучением - современная экология.

Борьба за существование

- не самостоятельный фактор эволюции
- экологическая предпосылка естественного отбора

Естественный отбор

- всегда ведет к увеличению средней приспособленности популяций
- Изменение внешних условий может приводить к изменению приспособленности отдельных генотипов
- естественный отбор - ведет к значительным сдвигам в генетической структуре популяции.

Суть отбора

- процесс избирательного размножения одних и гибели других особей
- важно не столько выживание или гибель, сколько их дифференциальное размножение
- вклад каждой особи в генофонд популяции - более многочисленное ПОТОМСТВО.

Успех в естественном отборе

- достигается это лишь при дифференциальном воспроизведении генотипов.
- Успех в размножении особей - объективный генетико-эволюционный критерий естественного отбора.
- *Под естественным отбором нужно понимать избирательное (дифференциальное) воспроизведение генотипов (или генных комплексов).*

Объект отбора

- отдельные индивиды - индивидуальный отбор.
- группы: семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества - и групповой
- любой групповой отбор сводится к отбору индивидов, первично - в пределах популяций
- популяция — это поле действия отбора как элементарного фактора эволюции

Объект отбора

- В пределах популяции отбираются (преимущественно оставляют потомство) индивиды, обладающие преимуществами перед другими
- Преимущества выражены наличием или отсутствием каких-либо признаков или свойств - точки приложения отбора

- Борьба за существование - не между генами и признаками
- между их носителями — особями
- Индивидуумы — элементарные объекты отбора

Сфера действия естественного отбора

- как элементарного фактора эволюции затрагивает все жизненно важные признаки и свойства особи.
- Успех в размножении зависит от общей жизнеспособности особи.
- Отбор всегда идет по фенотипам

Ограничение

- Естественный отбор не может изменить организацию вида без пользы для него и на пользу другому виду.
- Отбор часто направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу.
- Отбор часто ведет к созданию признаков и свойств, невыгодных для отдельной особи и полезных для популяции и вида в целом

Примером

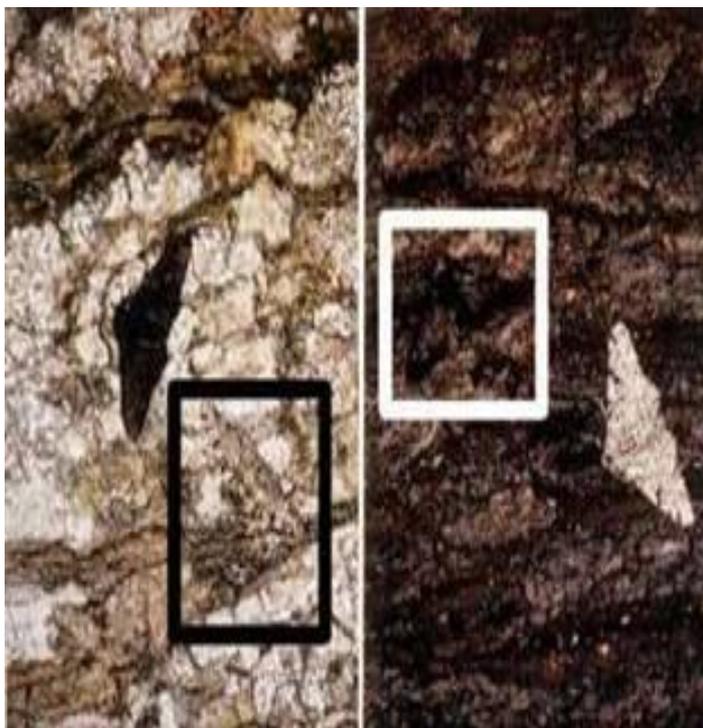
- гибель некоторых лососевых рыб сразу после нереста. Предполагают, что гибнущие рыбы вносят в водоемы большое количество органического вещества, что способствует спешному развитию следующего поколения.

Групповые приспособления

- результат действия естественного отбора на группы особей внутри вида.

Пример

- Индустриальный меланизм



пример

- повышение резистентности (устойчивости) крыс и насекомых к ядохимикатам, а микроорганизмов — к антибиотикам.
- эффективность применения даже самых совершенных ядохимикатов быстро и резко снижается в результате отбора особей в пределах рас и, популяций вредителей по устойчивости к ним.
- Так, в 1947 г. применение антикоагулянта крови — варфарина в небольших дозах приводило через 5 дней к гибели всей затравливаемой популяции крыс. Однако недавно было обнаружено, что крысы пожирают варфарин без всякого вреда для себя. Повышение устойчивости крыс к варфарину — результат отбора и последующего распространения особей, случайно оказавшихся невосприимчивыми в пределах популяции. Так возникла раса крыс, названная «суперкрысами», причем возникли они на основе нескольких разных мутаций почти во всех странах мира.

Эффективность и скорость действия естественного отбора

зависят от

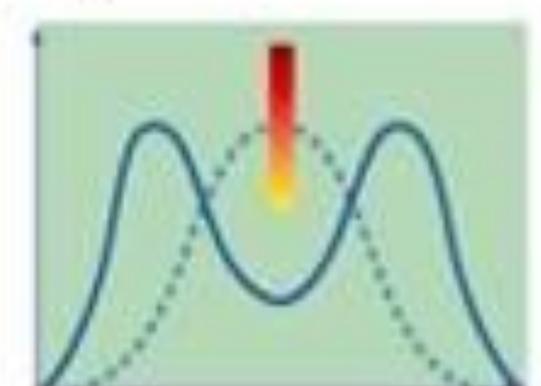
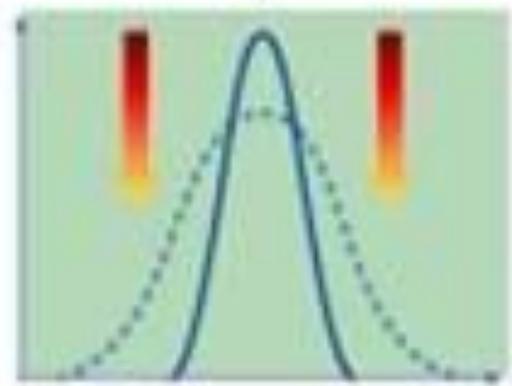
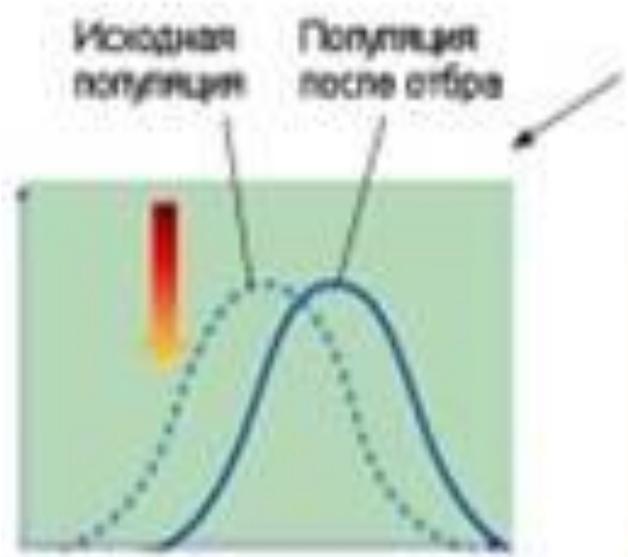
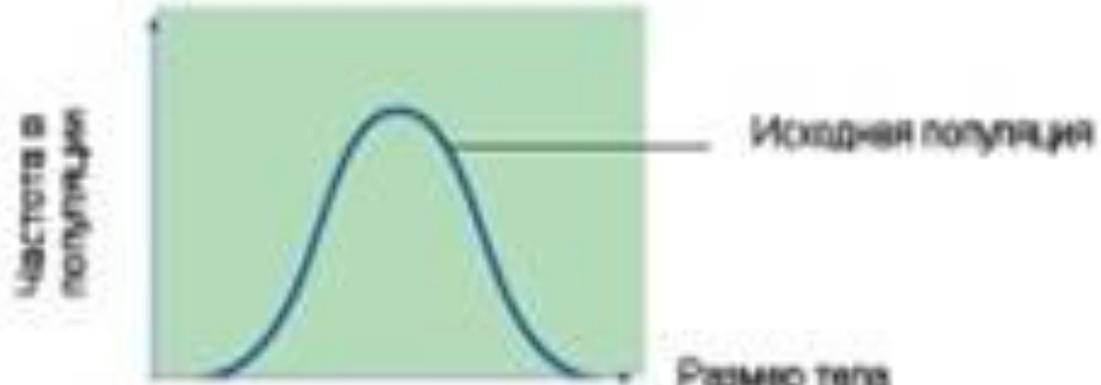
- условий существования
- конкретных признаков
- от величины давления отбора (т. е. степени количественного воздействия).
- Способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях называется адаптивной ценностью генотипа.

Основные формы естественного отбора

- **Стабилизирующий отбор** — *форма отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости реализации в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства.*
- преимущество в размножении - особи со средним выражением признака («выживание заурядности»)
- Эта форма отбора усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя особи, фенотипически уклоняющиеся от сложившейся нормы

Пример

- *После снегопада и сильных ветров в Северной Америке было найдено 136 оглушенных и полуживых домовых воробьев (*Passer domesticus*); 72 из них выжили, а 64 погибли. У погибших птиц были очень длинные или очень короткие крылья. Особи со средними — «нормальными» — крыльями оказались более выносливыми.*
- *Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветов у энтомофильных растений более стабильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветков энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся форм.*



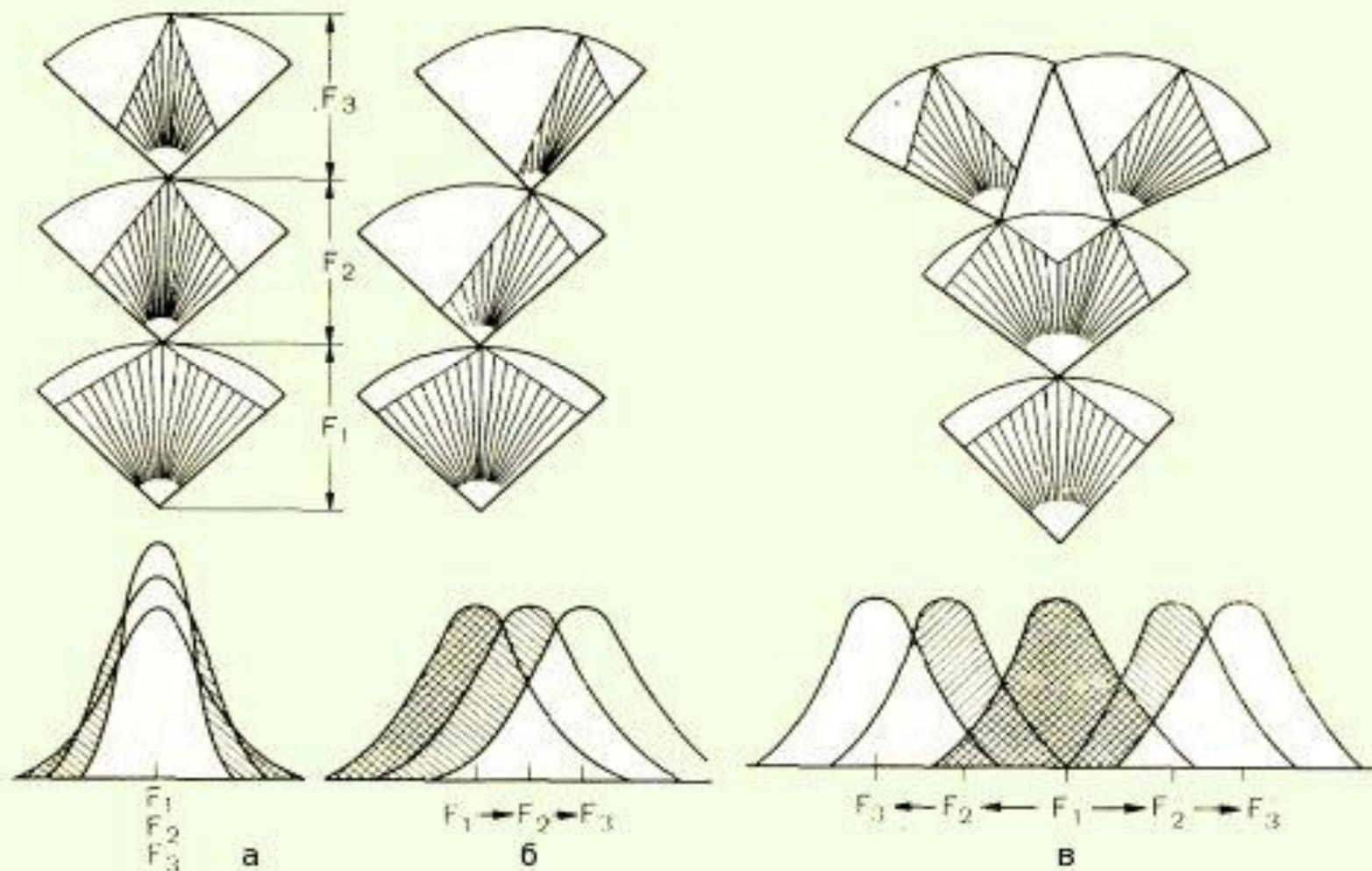


Рис. 2. Формы естественного отбора.

а - стабилизирующая; б - движущая; в - дизруптивная; F 1-3 - последовательные поколения особей.

Пример

- *Биохимическое единство («биохимическая универсальность») жизни на Земле.*
- *аминокислотный состав низших позвоночных и человека почти один и тот же, почти одинаков состав ферментов у разных растений и т. д. - в этом проявляется действие стабилизирующего отбора.*

Стабилизирующая форма отбора

- пока условия жизни, при которых данный признак или свойство выработано, существенно не меняются
- отбора оберегает норму от влияния мутаций,
- Без него не было бы устойчивости в природе - **консервативная роль естественного отбора**

Примеры

- *на первый взгляд кажется, что наибольший вклад в генофонд следующего поколения должны вносить особи с максимальной плодовитостью. Однако наблюдения над природными популяциями птиц и млекопитающих показывают, что это не так. Чем больше птенцов или детенышей в гнезде, тем труднее их выкормить, тем каждый из них меньше и слабее. В результате наиболее приспособленными оказываются особи со средней плодовитостью.*
- *Отбор в пользу средних значений был обнаружен по множеству признаков. У млекопитающих новорожденные с очень низким и очень высоким весом чаще погибают при рождении или в первые недели жизни, чем новорожденные со средним весом. Учет размера крыльев у птиц, погибших после бури, показал, что большинство из них имели слишком маленькие или слишком большие крылья. И в этом случае наиболее приспособленными оказались средние особи.*

Движущий отбор.

- **отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства.**
- способствует закреплению новой нормы взамен старой - несоответствие с условиями.
- Изменение - в сторону усиления или ослабления признака

Движущий отбор.

- Если внешняя среда меняется постоянно в определенном направлении, то естественный отбор меняет генетическую структуру популяции таким образом, чтобы ее приспособленность в этих меняющихся условиях оставалась максимальной. При этом меняются частоты отдельных аллелей в популяции. Меняются и средние значения приспособительных признаков в популяциях. В ряду поколений прослеживается их постепенное смещение в определенном направлении. Такую форму отбора называют движущим отбором.

Движущий отбор

- приводит генетический состав популяций в соответствие изменениям во внешней среде так, чтобы средняя приспособленность популяций была максимальной.
- *На острове Тринидад рыбки гуппи обитают в разных водоемах. Множество тех, что живут в низовьях речек и в прудах гибнет в зубах хищных рыб. В верховьях жизнь для гуппи гораздо спокойней – там мало хищников. Эти различия во внешних условиях привели к тому, что «верховые» и «низовые» гуппи эволюционировали в разных направлениях. «Низовые», находящиеся под постоянной угрозой истребления, начинают размножаться в более раннем возрасте и производят множество очень мелких мальков. Шанс на выживание каждого из них очень невелик, но их очень много и некоторые из них успевают размножиться. «Верховые» достигают половой зрелости позднее, их плодовитость ниже, но потомки крупнее. Когда исследователи переносили «низовых» гуппи в незаселенные водоемы в верховьях речек, они наблюдали постепенное изменение типа развития рыбок. Через 11 лет после перемещения они стали значительно крупнее, вступали в размножение позже и производили меньшее количество, но более крупных потомков.*

Утрата признака

- - результат действия движущей формы отбора.
- функциональная непригодность органа (или его части) - естественный отбор способствует их редукции.
- Утрата крыльев птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений-паразитов — примеры
- *Материал - мутации, ведут к дезинтеграции организма и нарушению системы его корреляций*

Скорость изменения частот аллелей

- *в популяции и средних значений признаков при действии отбора зависит не только от интенсивности отбора, но и от генетической структуры признаков, по которым идет обор.*
- *Отбор против рецессивных мутаций оказывается значительно менее эффективным, чем против доминантных. В гетерозиготе рецессивный аллель не проявляется в фенотипе и поэтому ускользает от отбора. Используя уравнение Харди-Вейнберга можно оценить скорость изменения частоты рецессивного аллеля в популяции в зависимости от интенсивности отбора и начального соотношения частот. Чем ниже частота аллеля, тем медленнее происходит его элиминация. Для того чтобы снизить частоту рецессивной летали от 0,1 до 0,05 нужно всего 10 поколений; 100 поколений - чтобы уменьшить ее от 0,01 до 0,005 и 1000 поколений - от 0,001 до 0,0005.*

Стабилизирующий отбор

- создает такие генетические системы, которые обеспечивают формирование сходных оптимальных фенотипов на базе самых разнообразных генотипов. Такие генетические механизмы как *доминирование, эпистаз, комплементарное действие генов, неполная пенетрантность* и другие средства скрывания генетической изменчивости обязаны своим существованием стабилизирующему отбору.

- В течение года экологические условия регулярно меняются. Стабилизирующий отбор адаптирует популяции к этим сезонным изменениям. К ним приурочиваются циклы размножения, таким образом, чтобы молодняк рождался в тот сезон года, когда ресурсы пищи максимальны. Все отклонения от этого оптимального, воспроизводимого из года в год цикла, устраняются стабилизирующим отбором. Потомки, родившиеся слишком рано, гибнут от бескормицы, слишком поздно – не успевают подготовиться к зиме. Как животные и растения узнают о наступлении зимы? По наступлению заморозков? Нет, это не слишком надежный указатель. Кратковременные флуктуации температуры могут быть очень обманчивы. Если в какой-то год потеплело раньше обычного, то это вовсе не значит, что пришла весна. Те, кто слишком поспешно среагируют на этот ненадежный сигнал, рискуют остаться без потомства. Лучше дождаться более надежного знака весны – увеличения светового дня. У большинства видов животных, именно этот сигнал запускает механизмы сезонных изменений жизненно важных функций: циклы размножения, линьки, миграций и др. И.И. Шмальгаузен убедительно показал, что эти универсальные адаптации возникают в результате стабилизирующего отбора.

Дизруптивный отбор

- - ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий
- в одних условиях отбирается одно качество признака, в других - другое
- Популяция - делится по признаку на несколько групп
- Дизруптивный отбор - благоприятствует более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм.
- Полиморфизм – результат дизруптивного отбора

Пример

- полиморфизм по окраске раковин у земляной улитки *Cerpea nemoralis*. различаются по количеству полос на раковине и степени пигментированности входного отверстия раковины в зависимости от окраски фона. В лесах, где почвы коричневого цвета, чаще встречаются особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с грубой и желтой травой преобладает желтая окраска и т. п. Подобные различия в окраске раковин явно приспособительны, так как предохраняют животных от истребления птицами. Полиморфизм улиток по окраске — результат действия дизруптивного отбора против средней нормы: единая популяция распадается на несколько форм и ни одна из них не имеет решающего преимущества перед другой. .
- Общий результат дизруптивного отбора — формирование *гетерозиготного полиморфизма*. Результат дизруптивного отбора (и возникновение его) можно представить в виде совместного и попеременного действия ведущего и стабилизирующего отбора.

Пример

- Действием дизруптивного отбора объясняют образование сезонных рас у некоторых сорных растений. Было показано, что сроки цветения и созревания семян у одного из видов таких растений - погремка лугового- растянуты почти на все лето, причем большая часть растений цветет и плодоносит в середине лета. Однако на сенокосных лугах получают преимущества те растения, которые успевают отцвести и дать семена до покоса, и те, которые дают семена в конце лета, после покоса. В результате образуются две расы погремка – ранне- и позднецветущая.

Другие формы естественного отбора

- определенный генотип имеет преимущество, когда он редок в популяции, и теряет его, оказавшись в избытке - **частотнозависимый отбор** - полиморфизм в популяции жертвы - избирательное хищничество, направленное на более многочисленную форму
- выбор одной из стратегий размножения: короткая продолжительность жизни, ранняя половая зрелость и огромное число потомков, (r-стратегия и соответственно r-отбор), либо длительная жизнь особи, позднее наступление зрелости, небольшое число потомков (K-стратегия и соответственно K-отбор) - плотностно-зависимый отбор

Половой отбор

- - естественный отбор, касающийся признаков особей одного пола
- Обычно половой отбор вытекает из борьбы между самцами (а в более редких случаях — между самками) за возможность вступить в размножение
- половой диморфизм

Творческая роль естественного отбора

- ответственен за суммирование мелких отклонений
- один и тот же материал (наследственная изменчивость) в зависимости от условий и направления отбора может привести к различным адаптациям.

- У самцов многих видов обнаруживаются явно выраженные вторичные половые признаки, которые на первый взгляд кажутся неадаптивными: хвост павлина, яркие перья райских птиц и попугаев, алые гребни петухов, феерические цвета тропических рыбок, песни птиц и лягушек, и т.п. Многие из этих особенностей осложняют жизнь их носителей, делают их легко заметными для хищников. Казалось бы, эти признаки не дают никаких преимуществ их носителям в борьбе за существование, и тем не менее они очень широко распространены в природе. Какую роль в их возникновении и распространении сыграл естественный отбор?



Половой отбор

- - это естественный отбор на успех в размножении.
- Признаки, которые снижают жизнеспособность их носителей, могут возникать и распространяться, если преимущества, которые они дают в успехе размножения значительно выше, чем их недостатки для выживания. Самец, который живет недолго, но нравится самкам и поэтому производит много потомков, имеет гораздо более высокую совокупную приспособленность, чем тот, что живет долго, но оставляет мало потомков. У многих видов животных подавляющее большинство самцов вовсе не участвует в размножении. В каждом поколении между самцами возникает жесточайшая конкуренция за самок. Эта конкуренция может быть прямой, и проявляться в виде борьбы за территории или турнирных боев. Она может происходить и в косвенной форме и быть обусловленной выбором самок. В тех случаях, когда самки выбирают самцов, конкуренция самцов проявляется в демонстрации их яркого внешнего вида или сложного поведения ухаживания. Самки выбирают тех самцов, которые им больше всего нравятся. Как правило, это наиболее яркие самцы. Но почему самкам нравятся яркие самцы?
- Приспособленность самки зависит от того, насколько объективно она способна оценить потенциальную приспособленность будущего отца своих детей. Она должна выбрать такого самца, сыновья которого будут обладать высокой приспособленностью и привлекательностью для самок.

ГИПОТЕЗЫ О МЕХАНИЗМАХ ПОЛОВОГО ОТБОРА.

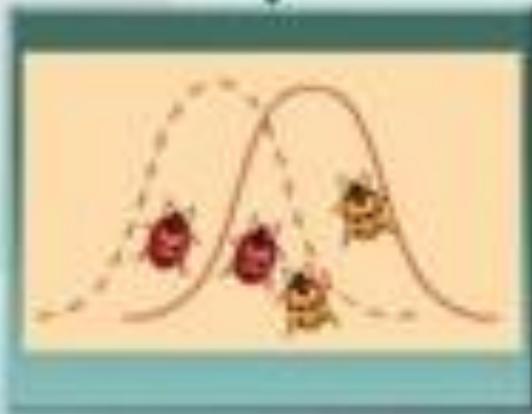
- Согласно гипотезе «хороших генов» самка «рассуждает» следующим образом: «Если этот самец, несмотря на его яркое оперение и длинный хвост, каким-то образом умудрился не погибнуть в лапах хищника и дожить до половой зрелости, то, следовательно, он обладает хорошими генами, которые позволили ему это сделать. Значит, его стоит выбрать в качестве отца для своих детей: он передаст им свои хорошие гены». Яркость окраски перьев и гребней у птиц, чешуи и хвоста у рыб является надежной характеристикой здоровья. Так, на рыбке корюшке было показано, что чем ярче окраска самца, тем более он привлекателен для самок и тем менее он заражен паразитами. Яркость гребня у петухов напрямую зависит от содержания тестостерона в крови и от степени зараженности паразитами. Чем выше уровень тестостерона, тем ярче гребень, чем больше паразитов, тем он бледнее. Известно, также, что тестостерон угнетает иммунную систему. Следовательно, самцы с ярким гребнем обладают такой эффективной иммунной системой, которая обеспечивает их устойчивость к паразитам, несмотря на высокий уровень тестостерона. Выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

- Согласно гипотезе «привлекательных сыновей» логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы, по каким бы то ни было причинам, являются привлекательными для самок, то стоит выбирать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость оперения самцов все более и более усиливается. Процесс идет по нарастающей до тех пор, пока не достигнет предела жизнеспособности. Представим себе ситуацию, когда самки выбирают самцов с более длинным хвостом. Длиннохвостые производят больше потомков, чем самцы с короткими и средними хвостами. Из поколения в поколение длина хвоста увеличивается, потому что самки выбирают самцов не с определенным размером хвоста, но с большим, чем в среднем размером. В конце концов, хвост достигает такой длины, когда его вред для жизнеспособности самца уравновешивается его привлекательностью в глазах самок.

Формы естественного отбора

Движущий

Приводит к образованию особей с новыми средними значениями



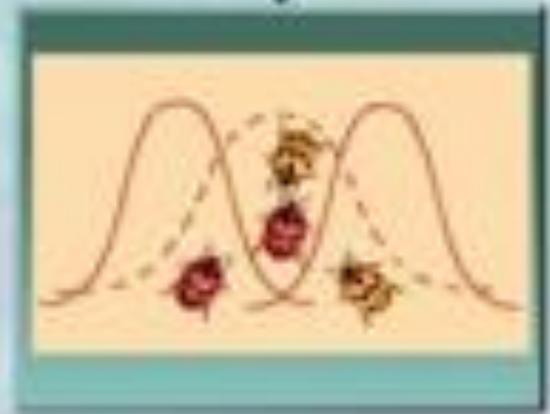
Стабилизирующий

Приводит к устойчивой однородности популяции



Дисruptивный

Образуются два или более фенотипа, приспособленных к разным условиям среды



- <http://evolution2.narod.ru/evo15.htm>