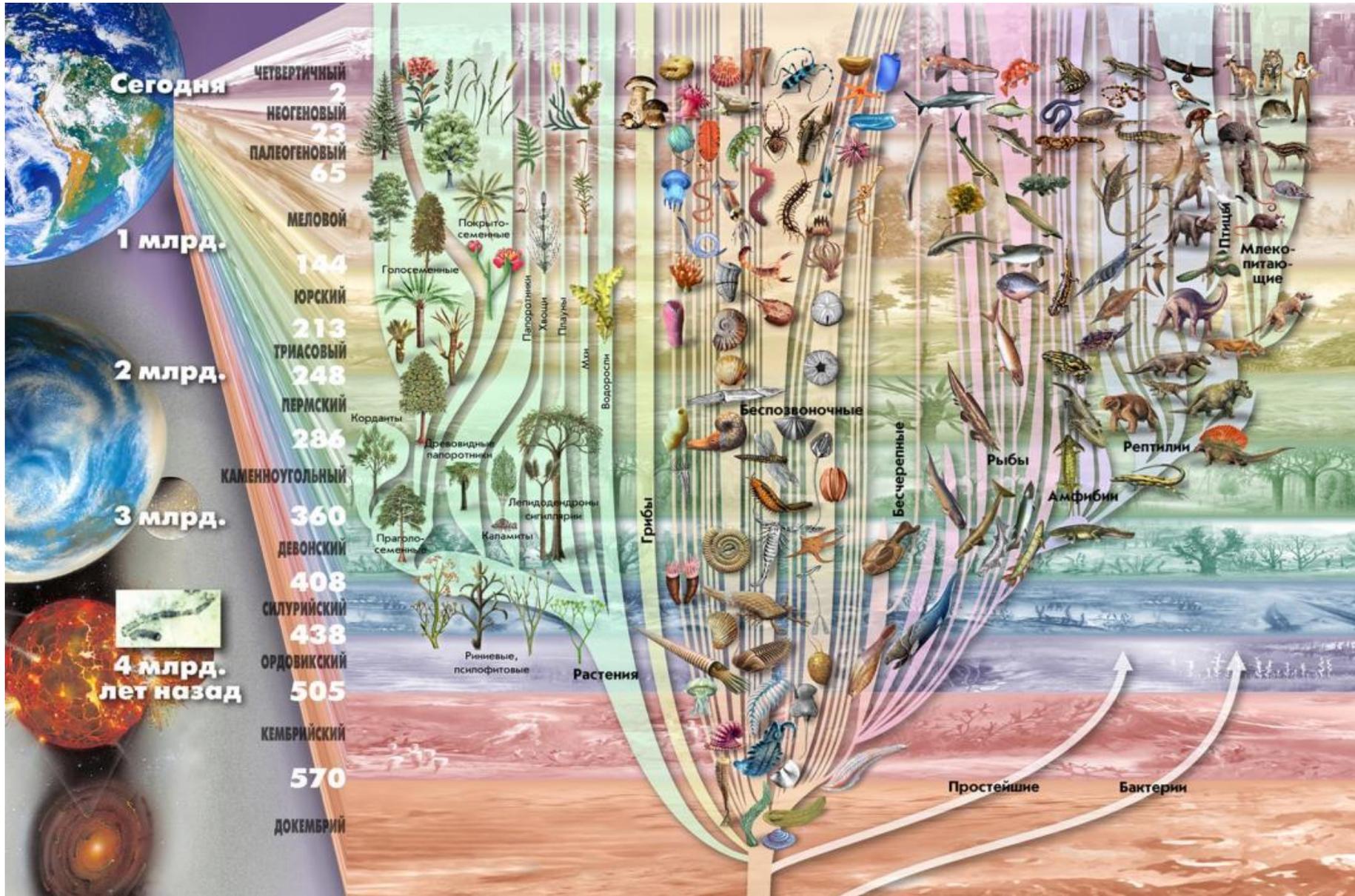


# НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП



# НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП

*по Северцеву А.Н.*

***Морфо  
физиологическ  
ий  
прогресс –***

повышение  
общего  
уровня  
организации,

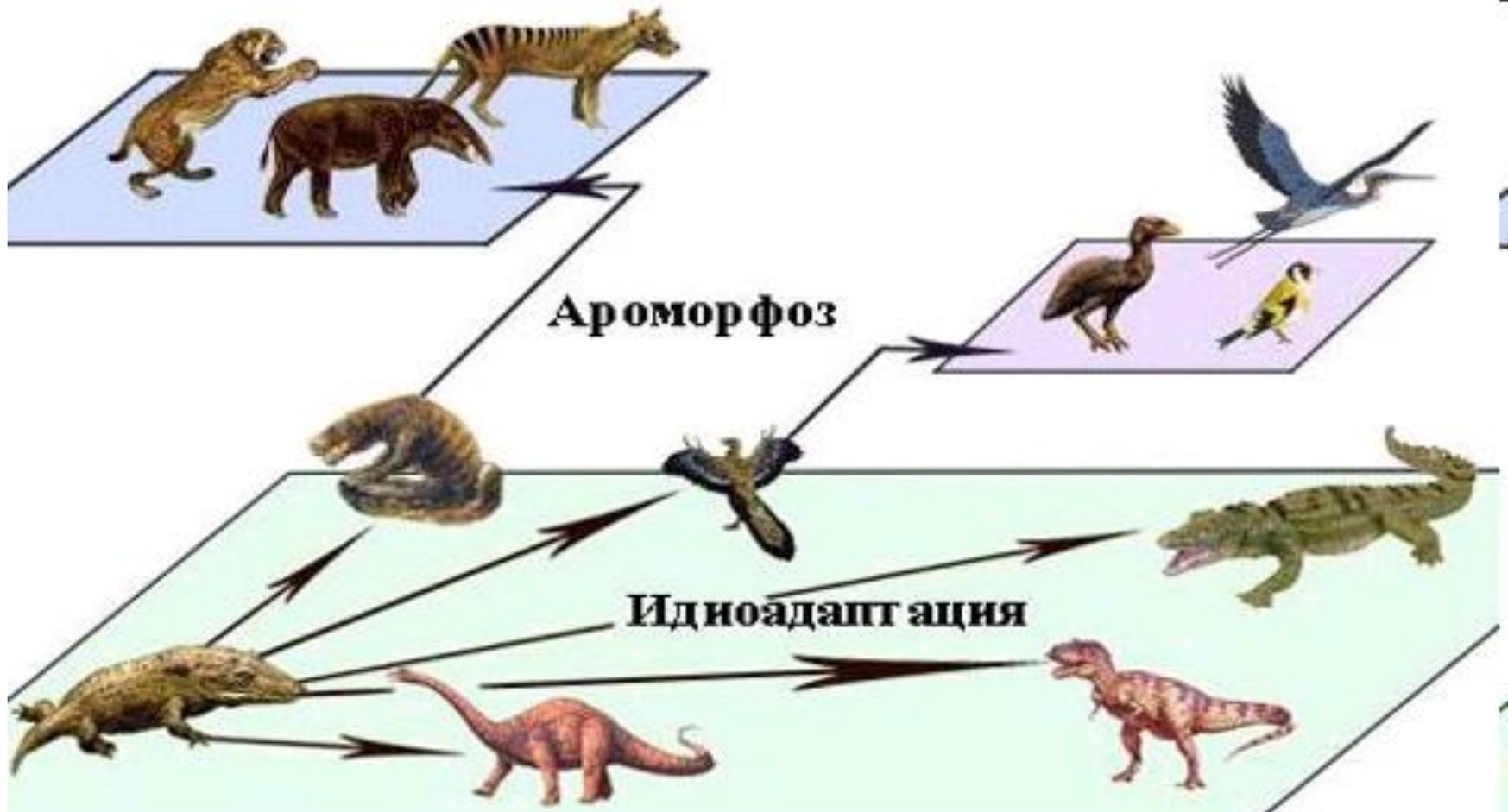
***Морфо  
физиологическ  
ий  
регресс –***

понижение  
и упрощение  
общего  
уровня

организации;

***идиоадаптация***

-развитие  
частных  
приспособлений,  
не изменяющих  
общий уровень  
организации



# **1) Морфофизиологический прогресс - за счет ароморфозов**

- приспособлений, которые существенно **повышают уровень организации живых организмов.**

Результаты:

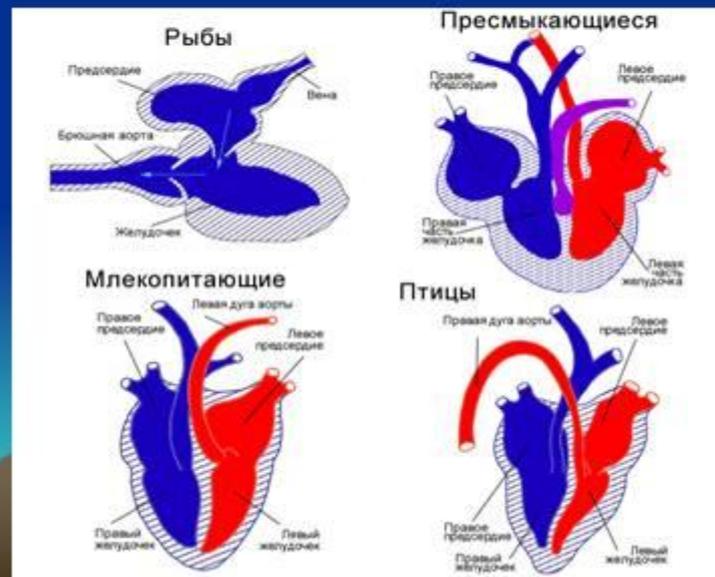
- **новые эволюционные возможности;**
- **освоение прежде недоступных сред обитания.**

Например:

*фотосинтез, половое размножение, многоклеточность, легочное дыхание, теплокровность и др.*

# Главные направления эволюции органического мира

**Ароморфоз представляет собой такие эволюционные изменения, которые ведут к общему подъему организации, повышают интенсивность жизнедеятельности, но не являются узкими приспособлениями к резко ограниченным условиям существования.**





*паразит саккулина у крабов, имеющий вид мешка, набитого половыми продуктами, и обладающий пищеварительной системой, пронизывающей тело хозяина.*

Его далекие предки принадлежали к усоногим ракам и обитали на дне моря,

2)

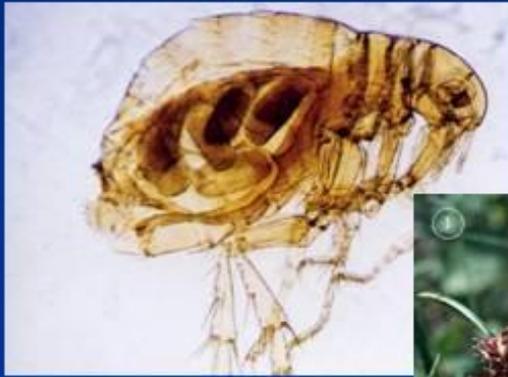
**Морфофизиологический регресс – за счет дегенераций, то есть резкого упрощения организации, связанного с исчезновением целых систем органов и функций.**

- **Паразитизм**

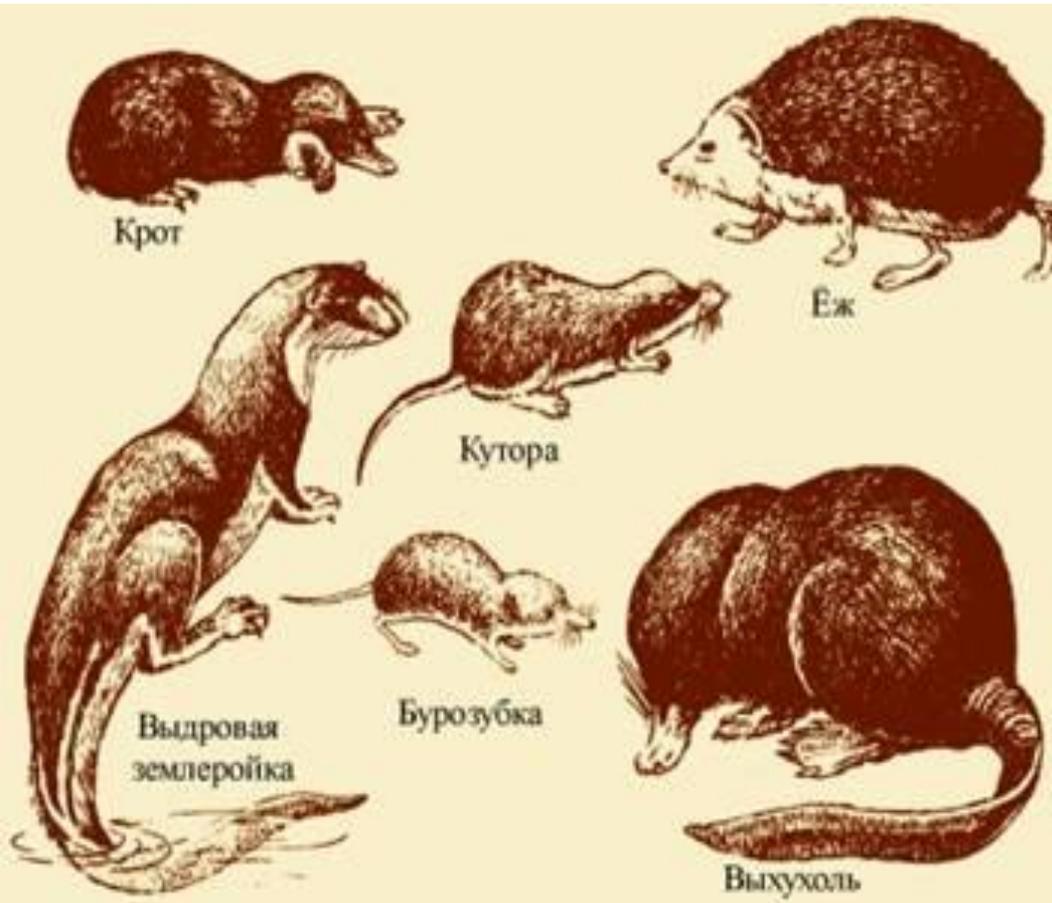
- Виды, идущие по направлению дегенерации, могут увеличивать численность и ареал.

# Главные направления эволюции органического мира

**Дегенерация представляет собой эволюционные изменения, которые ведут к упрощению организации**

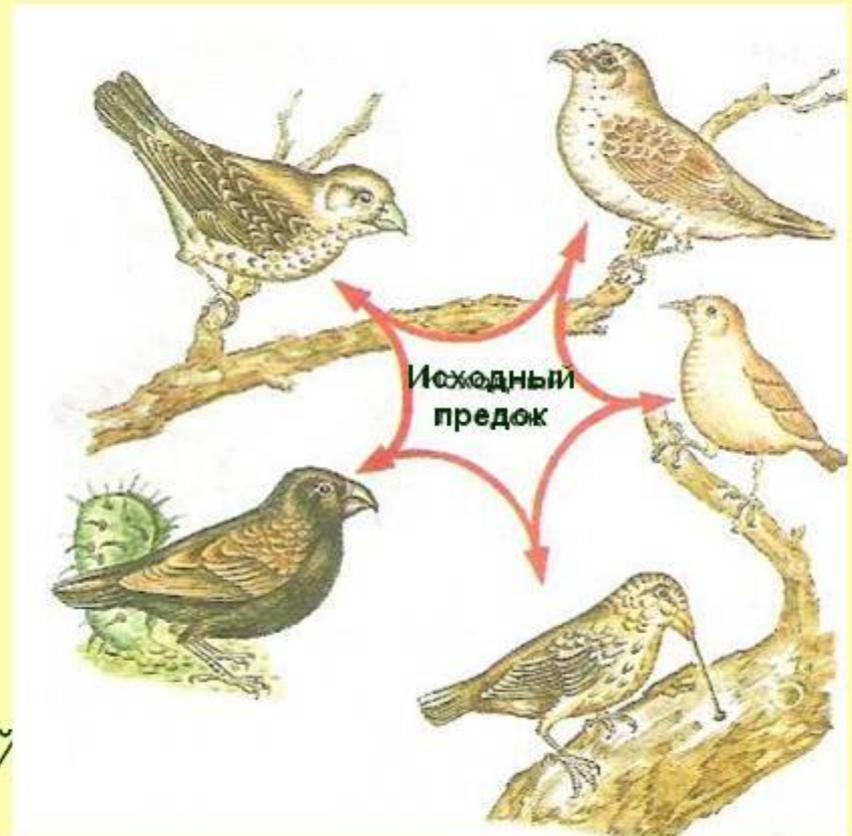


### 3) Идиоадаптации



- За счет приспособлений к среде **без принципиальной перестройки биологической организации.**
- Пример — **разнообразие форм у насекомоядных млекопитающих, занявших разные места обитания в природе и разные экологические ниши.**

Примером идиоадаптации на уровне рода может служить разнообразие видов вьюрков, обнаруженное Ч. Дарвином на островах Галапагосского архипелага. Все виды вьюрков имели сходный уровень организации, но, находясь в различных условиях отдельных островов, приобрели там совершенно разные свойства в размещении своих укрытий, постройке гнезд и особенно в способах добычи пищи. Все эти приспособления повлекли за собой изменения в облике вьюрков (форма клюва, размер головы, хвоста и всего тела), поведении и образе жизни.



# Главные направления эволюции органического мира

**Идиоадаптация представляет собой мелкие эволюционные изменения, которые способствуют приспособлению к определенным условиям среды обитания (частные приспособления)**



# НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП

*А.Л.  
Тахтаджян А.  
А. Парамонов  
Б. Ренш*

## **арогенез**

*(морфо-  
физиологически  
й  
прогресс  
(анагенез),*

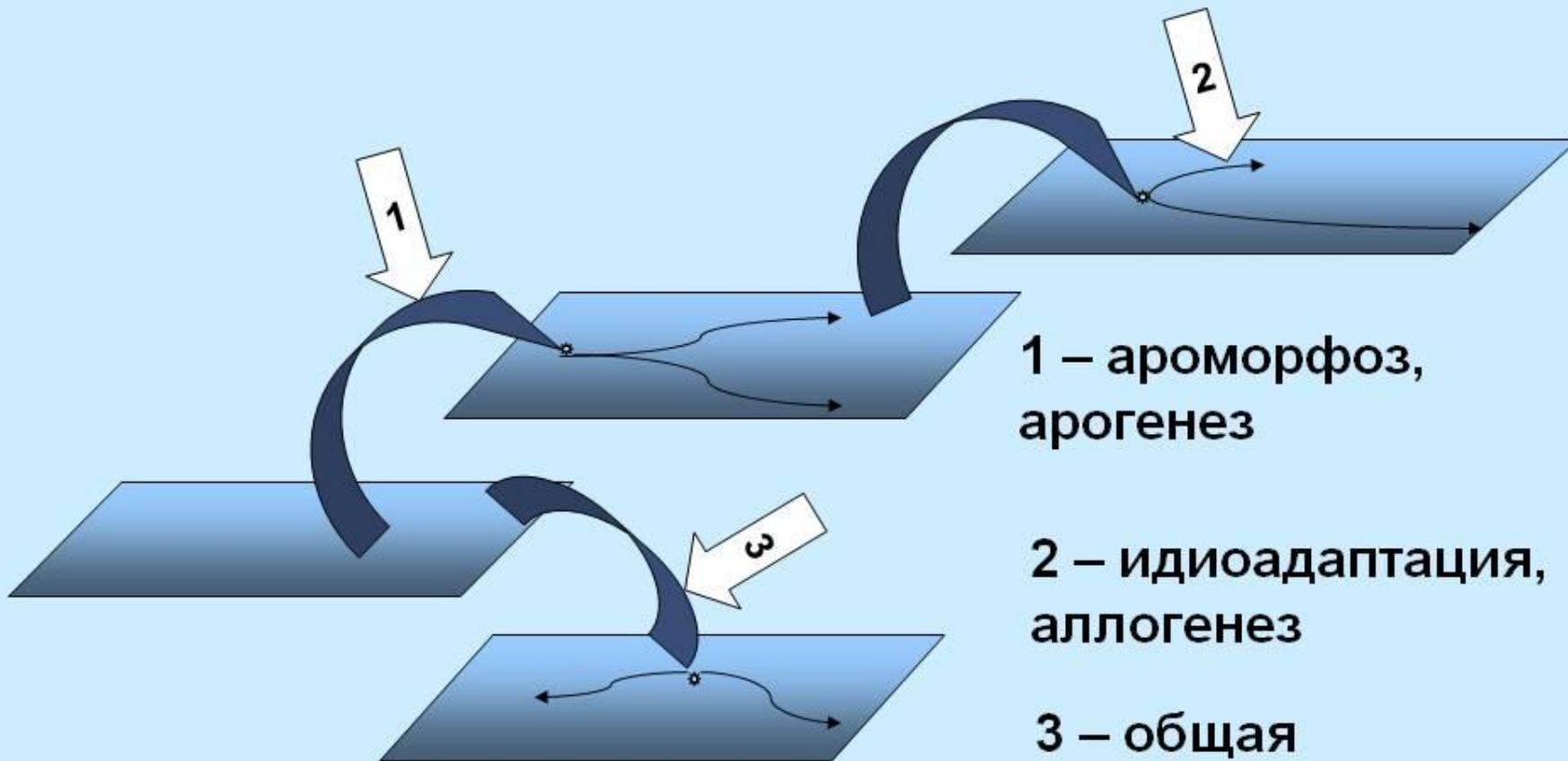
## **катагенез**

*(морфо  
физиологический  
регресс)*

## **аллогенез**

*развитие  
частных  
приспособлений  
(кладогенез).*

# Направления эволюции (биологического прогресса)



1 – ароморфоз,  
арогенез

2 – идиоадаптация,  
аллогенез

3 – общая  
дегенерация;  
катагенез

**ПРОИСХОДИТ**

**РЕДКО**

**ЧАСТО**

**РЕДКО**

**АРОГЕНЕЗ**

**АЛЛОГЕНЕЗ**

**КАТОГЕНЕЗ**

**Скачок,  
ведущий к усложнению  
уровня организации**

**уровень организации  
не изменяется**

**уровень организации  
понижается**

**типы, классы, отряды**

**отряды, семейства,  
роды, виды**

**виды, роды, отряды**

**ВОЗНИКАЮТ**

# Современная классификация направлений эволюции групп

## I. АРОГЕНЕЗ

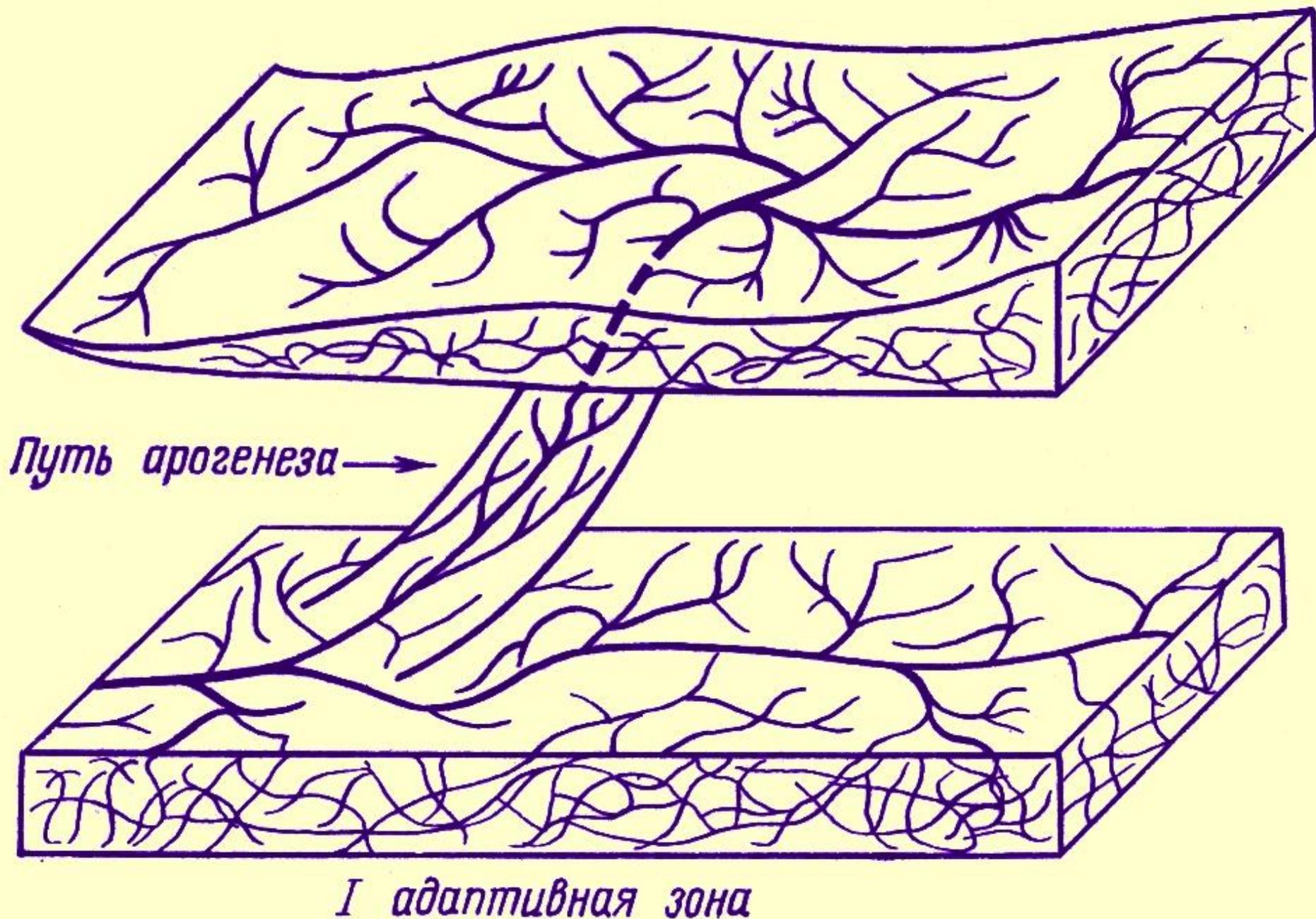
( греч. -поднимать)

- это развитие группы **с расширением адаптивной зоны** и **выходом в другие зоны.**

## II. АЛЛОГЕНЕЗ

- развитие группы **внутри одной адаптивной зоны**

## II адаптивная зона



- Адаптивная зона – не только среда обитания,
- **среда эволюции любого надвидового таксона.**

**Так, границы адаптивной зоны наземных хищных млекопитающих определяется:**

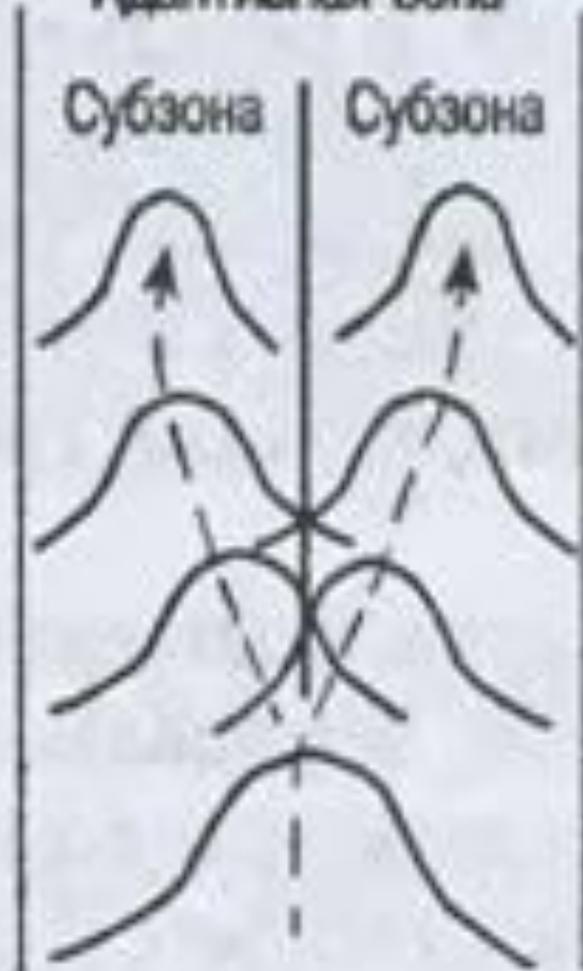
- с одной стороны, **организацией хищных, т. е. их приспособлению к добыванию пищи,**
- а с другой — **соседней адаптивной зоной консументов первого порядка — травоядных млекопитающих.**

Понятие адаптивной зоны подразумевает также 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***

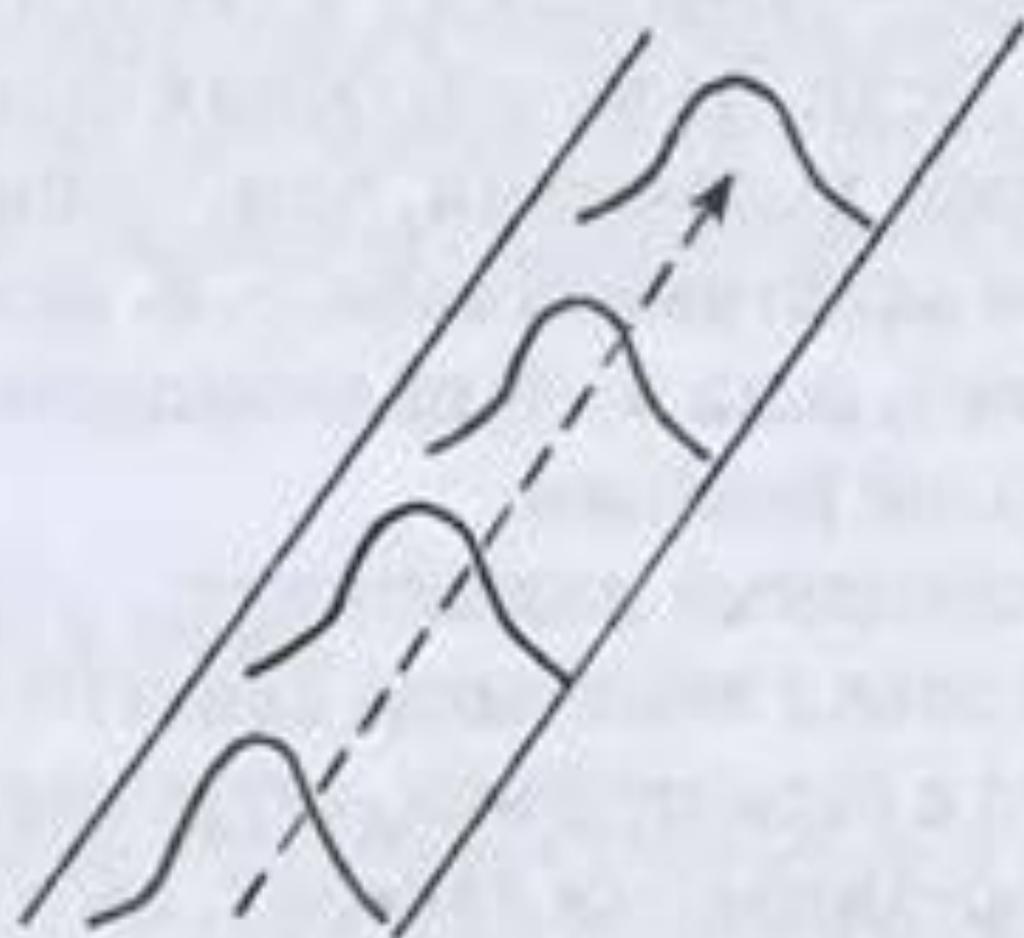
Адаптивная зона



Видообразование

Адаптивная зона

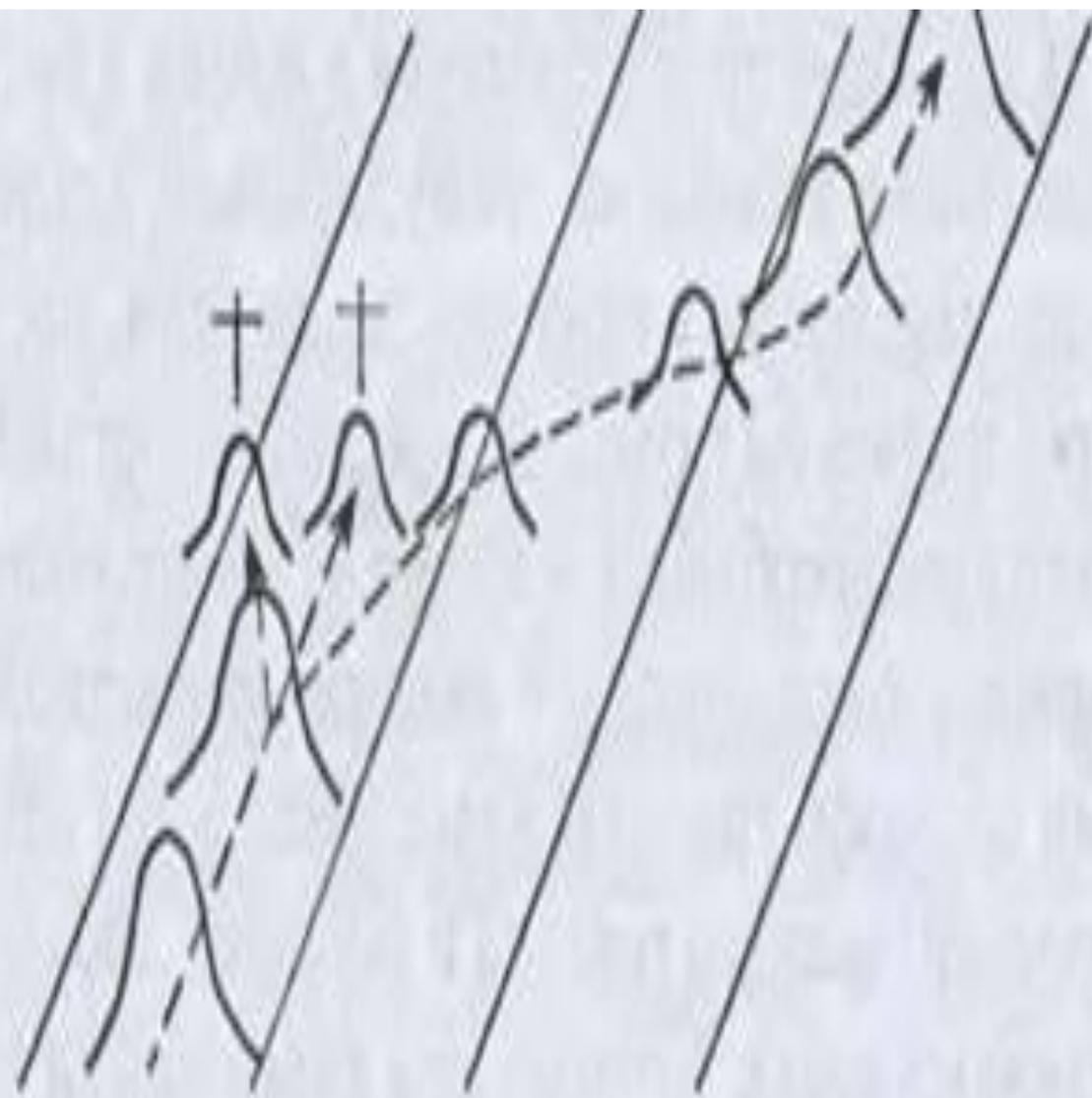
Адаптивная зона



Филетическая эволюция

Адаптивная зона

† Вымерли



Время

Структура

Квантовая эволюция

# Механизмы арогенеза

*АРОМОРФ  
ОЗЫ.*

*Эпекто  
морфоз  
Ы*

*Морфо-  
физиологиче  
ская  
дегенерация*

*Выход  
другую  
адаптивну  
ю  
зону*

# *I. Арогенез*

Механизмы:

## **1. АРОМОРФОЗЫ**

*(морфофизиологический прогресс).*

Усложнение строения, приобретение крупных приспособлений -

*крыло птиц, 4-х камерное сердца,*

*теплокровность и т.д. - освоение воздуха).*

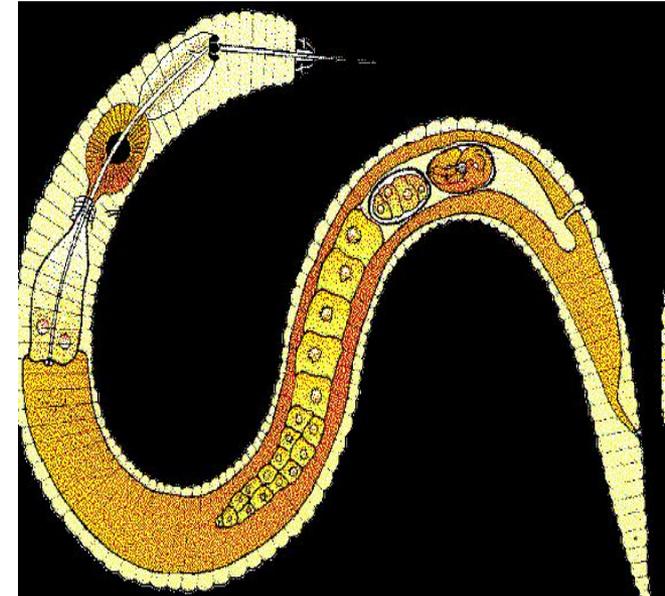
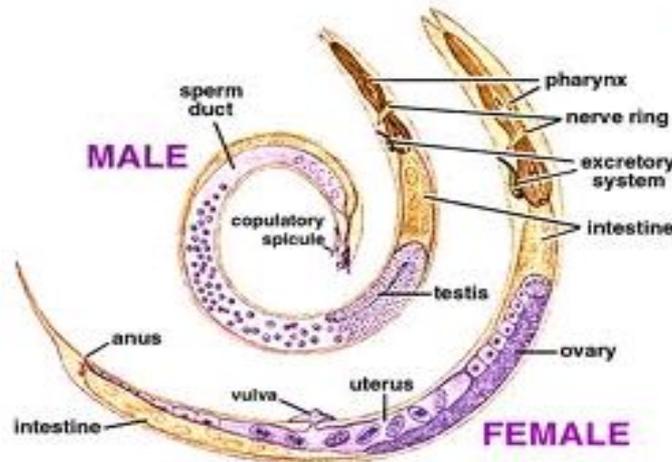
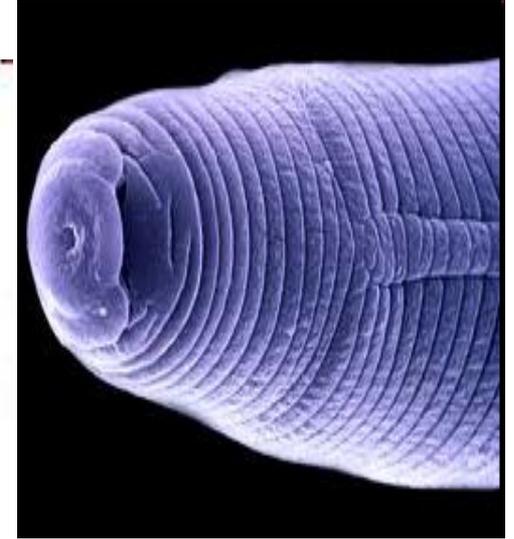
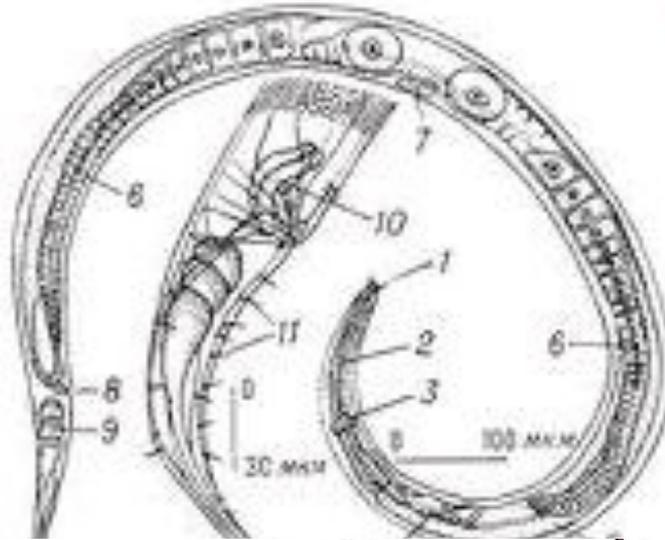
*растения - сосудистая система, эпидермис, устьиц, семязачатки, пыльцевая трубка -*

***освоение суши.***

## 2. Эпектоморфоз

- За счет **эпектоморфозов** - эволюционных преобразований, **увеличивающих адаптивные** возможности группы, через **каскадные** изменения.
- Оказывают влияние на организм в целом, но **не изменяют общий уровень организации.**
- Позволяют расширить старую или занять новую адаптивную зону,
- Эпектоморфозы обеспечивают существование в **обширной адаптивной зоне,**
- сохраняются **длительное время** в ходе последующей адаптивной радиации,
- и становятся **признаками крупных таксонов.**

• Эпектоморфоз: **развитие кутикулы в покровах нематод.**



Следствия:

1. **кутикула** (гибкая, прочная и химически устойчивая)
  - освоение разнообразных местообитаний (*толща органических осадков на дне морей и пресных водоемов, почва, эндопаразитизм в растениях и животных*)
  - адаптивная радиация.
2. Вызвало каскад изменений в строении:
  - а. редукция мерцательного эпителия**
    - развитие **нового типа органов выделения** (*нефридии* заменились на шейные железы).
  - б. утрата кольцевых мышц**
    - изменение **характера передвижения нематод** (*боковые изгибания тела*)

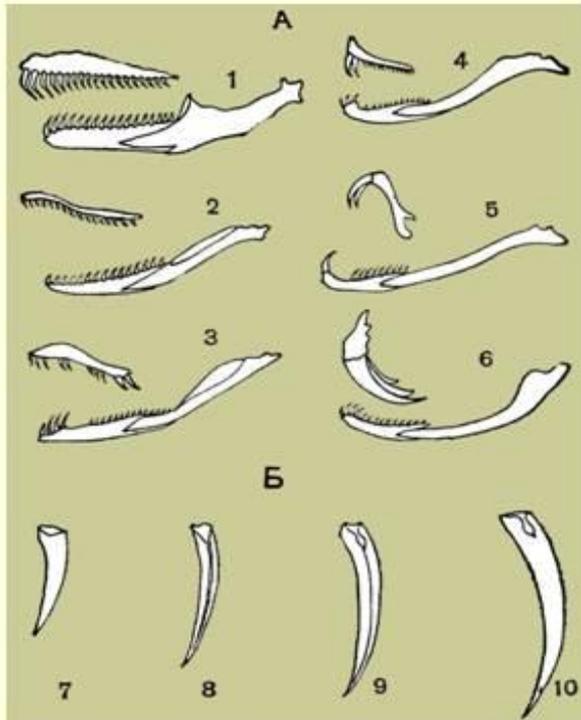
Примеры:

*кожное дыхание у земноводных, раковина моллюсков, скелет и мускулатура змей.*

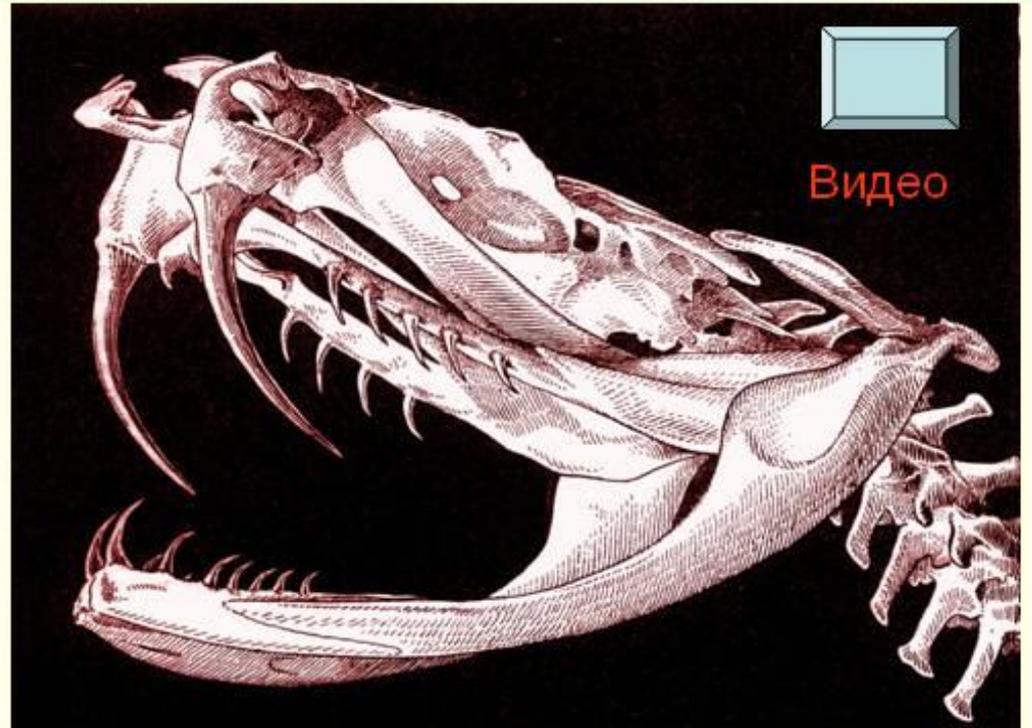
# Макроэволюция - разметка участка

## Модификации черепа змей – пример эпектогенеза

Свободная, подвижная, вращающаяся верхняя челюсть и свободная, сдвигающаяся вниз нижняя челюсть – эпектоморфоз, позволивший змеям перейти от питания насекомыми (пищевой спектр безногих ящериц) к охоте на позвоночных. Общий уровень жизнедеятельности (энергообмен) остаётся прежним.



Верхняя и нижняя челюсти и зубы различных змей  
1 – питон, 2, 7 – гладкозубые ужеобразные, 3, 8 – заднеборозчатые ужеобразные, 4, 5, 9 – аспидовые, 6, 10 – гадюковые



Череп гадюки-носорога

# 3. Морфофизиологическая дегенерация

Например, паразитизм  
Макрорезолюция – разметка участка

Микроспоридии – пример катагенеза

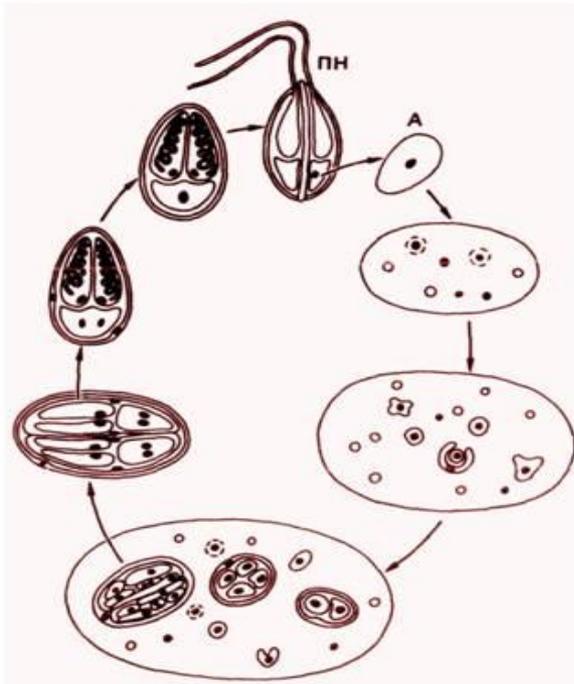
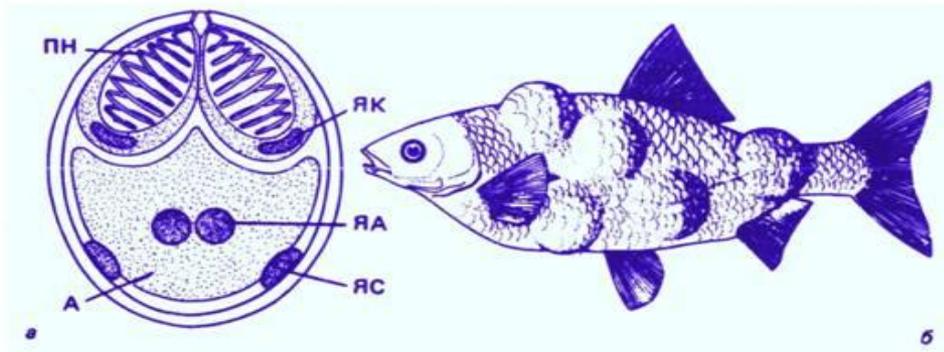


Схема жизненного цикла микроспоридий

Генетический анализ показал, что микроспоридии, всегда считавшиеся «хорошим» типом паразитических простейших, являются морфологически упрощившимися кишечнополостными, тело которых образует плазмодий. Микроспоридии – тканевые паразиты рыб и беспозвоночных. Более полутысячи видов.



а - спора *Mixobolus sp.*, б – плотва, поражённая *Mixobolus sp.*

#### 4. **Выход в другую адаптивную зону** через **изменение образа жизни и поведения.**

В дальнейшем группа может: приобрести **специфические адаптации** или остаться **без внешних изменений.**

*Например, вторичноводные млекопитающие или морская игуана, которая внешне не отличается от сухопутной.*

*Причиной перехода в другую среду служат: давление хищников, конкуренция, новые источники пищи.*

*Новые адаптации формируются за счет энергетической выгоды других*

**II. АЛЛОГЕНЕЗ** - развитие группы **внутри одной адаптивной** зоны с возникновением форм, различающихся адаптациями одного масштаба. Это **алломорфозы (идиоадаптации)**

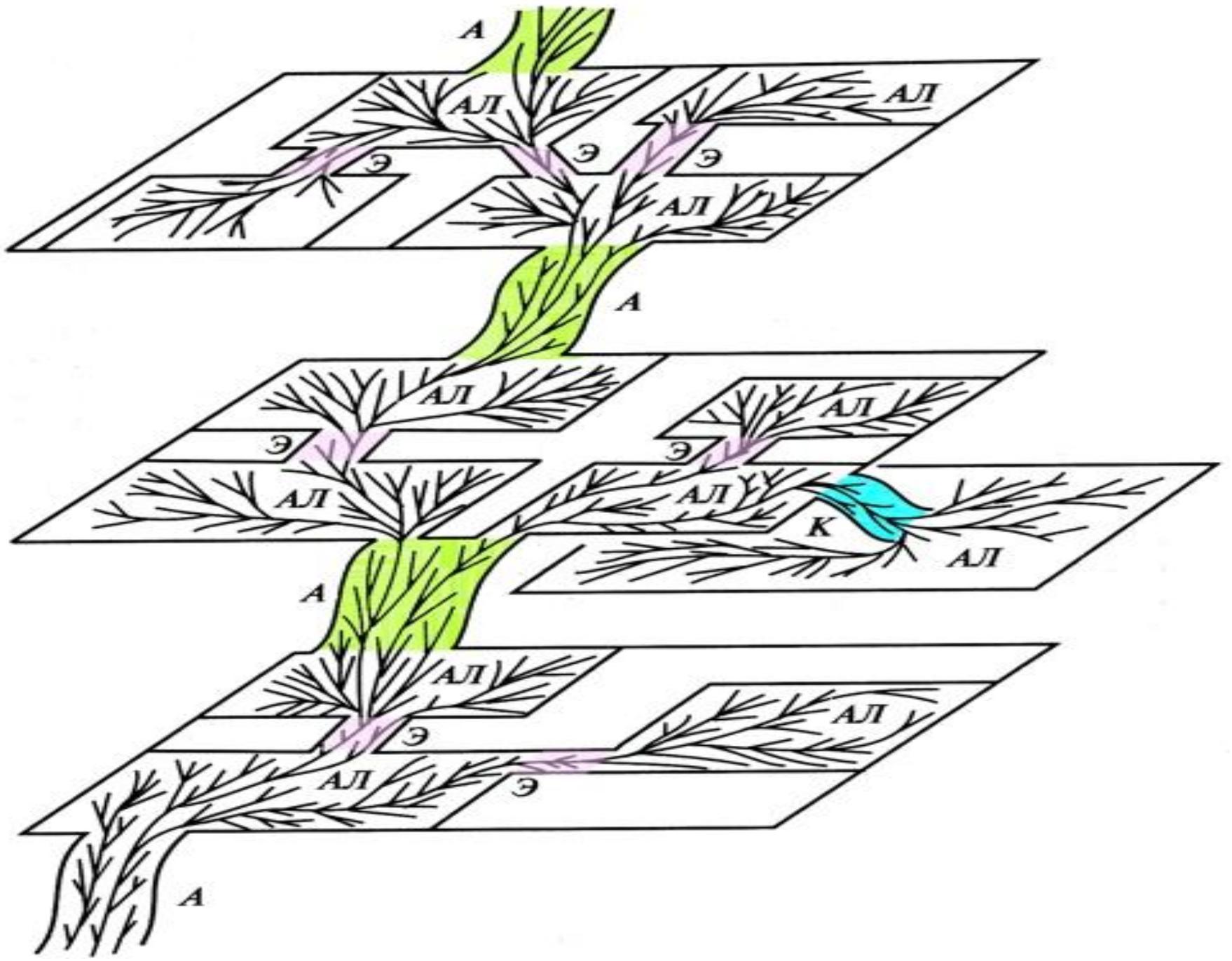
- При **общем плане строения** возникают более мелкие отличия, как **приспособления к конкретным особенностям адаптивной зоны** (экологические группы птиц - пустынные, лесные, водоплавающие....).
- Крайний вариант аллогенеза, приводящий к сужению адаптивной зоны, **специализация** - приспособление к очень узким условиям существования.

Ликвидация специализации при  
аллогенезе:

- за счет **неотении**,
- расширения **адаптивной зоны**
- **выхода в другую зону**

и затем возможен **арогенез**.

**В целом алломорфозы и ароморфозы  
возникают как обычные адаптации,  
судьба которых определяется  
лишь в дальнейшем.**



# **ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП**

СОПОСТАВЛЕНИЕ ХОДА ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП выявило **общие закономерности** сначала на **морфофизиологическом уровне**, а сейчас и на молекулярно-генетическом.

- Две **первичные** формы эволюции групп, то есть лежащие в основе всех изменений таксонов:
  1. **ФИЛЕТИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ**
  2. **ДИВЕРГЕНЦИЯ**

**Вторичные** (дополнительные)

формы развития групп

1. **КОНВЕРГЕНЦИЯ**
2. **ПАРАЛЛЕЛИЗМ**

# 1. Филетическая эволюция

- это изменение **во времени** как вида, так и близкородственных групп видов **в одном филогенетическом стволе**.

(Например, развитие предков **лошади** по прямой линии постепенного преобразования во времени).

- *Развитие по принципу*

**1. МОНОФИЛИИ**, т.е. происхождение от одной предковой формы или в современной трактовке от группы того же таксономического ранга, чаще сборной.

(Например происхождение отряда ластоногих от разных семейств отряда хищных. Или класс млекопитающих - от отряда рептилий, ХОТЯ И РАЗНЫХ ГРУПП).

Это концепция **широкой монофилии**.

- Данные молекулярной генетики подтвердили **монофилию** голо-и покрытосеменных растений от одной общей группы (возможно от семенных папоротников.)
- *Первой группой п/с, которая отделилась от общего ствола считаются так называемые "палеотравы", включающих сем. нимфейных, амборилиевых;*





- Затем отделились линии к **магнолидам, однодольным, высшим двудольным.**

- **Установление монофилии позволяет уточнить датировку происхождения п/с (не 140 млн., а около 360 млн.).**



- Монофилия – происхождение таксона от одного предкового таксона.
- Симпсон предложил считать монофилетическими таксоны, которые порождены таксоном, равным им по рангу (монофилия по Симпсону).
- Однако ранг высших таксонов субъективен. Эшлок предложил считать монофилетическими надвидовые таксоны, произошедшими от одного предкового вида (монофилия по Эшлоку).
- Довольно представительная школа кладистов принимает более строгий критерий **монофилетичности – происхождение от одного вида.**
- Полифилия – объединение в один таксон разных по происхождению групп. Поли- много, филум – ветвь. Во второй половине XX века многие исследователи пытались доказать полифилетическое происхождение таких известных групп, как цветковые, амфибии, млекопитающие.

## 2. ПОЛИФИЛИТИЧЕСКОЕ происхождение

- **Полифелия** - происхождение нового таксона **от разных групп** - где генетические барьеры могут быть прорваны за счет таких механизмов, как:
  - *гибридизация,*
  - *симбиогенез,*
  - *гетерокариоз,*
  - *трансдукция*

# Гибридизац ия

**Bluegill**

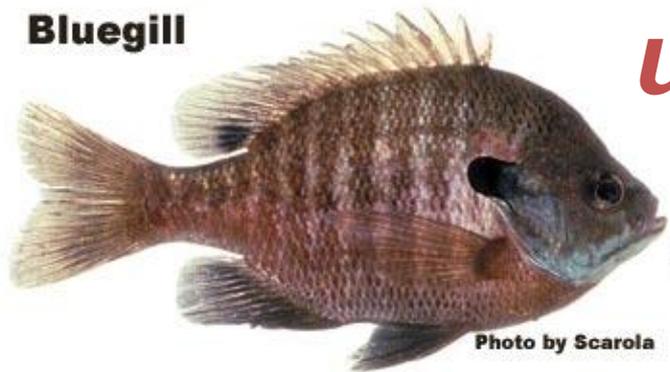


Photo by Scarola

+



**Green Sunfish**

Photo by Mike Porter

=



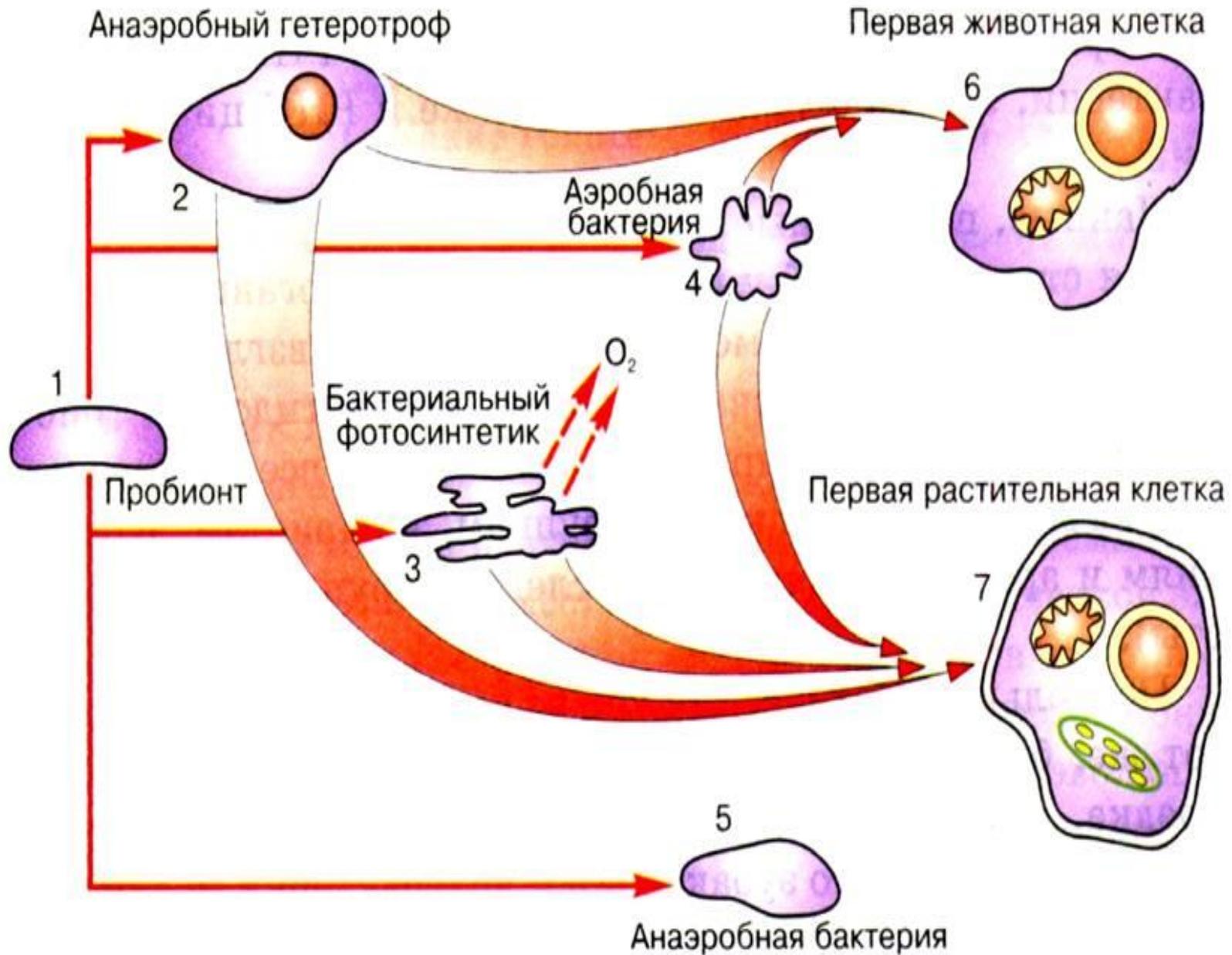
Photo by Mike Porter

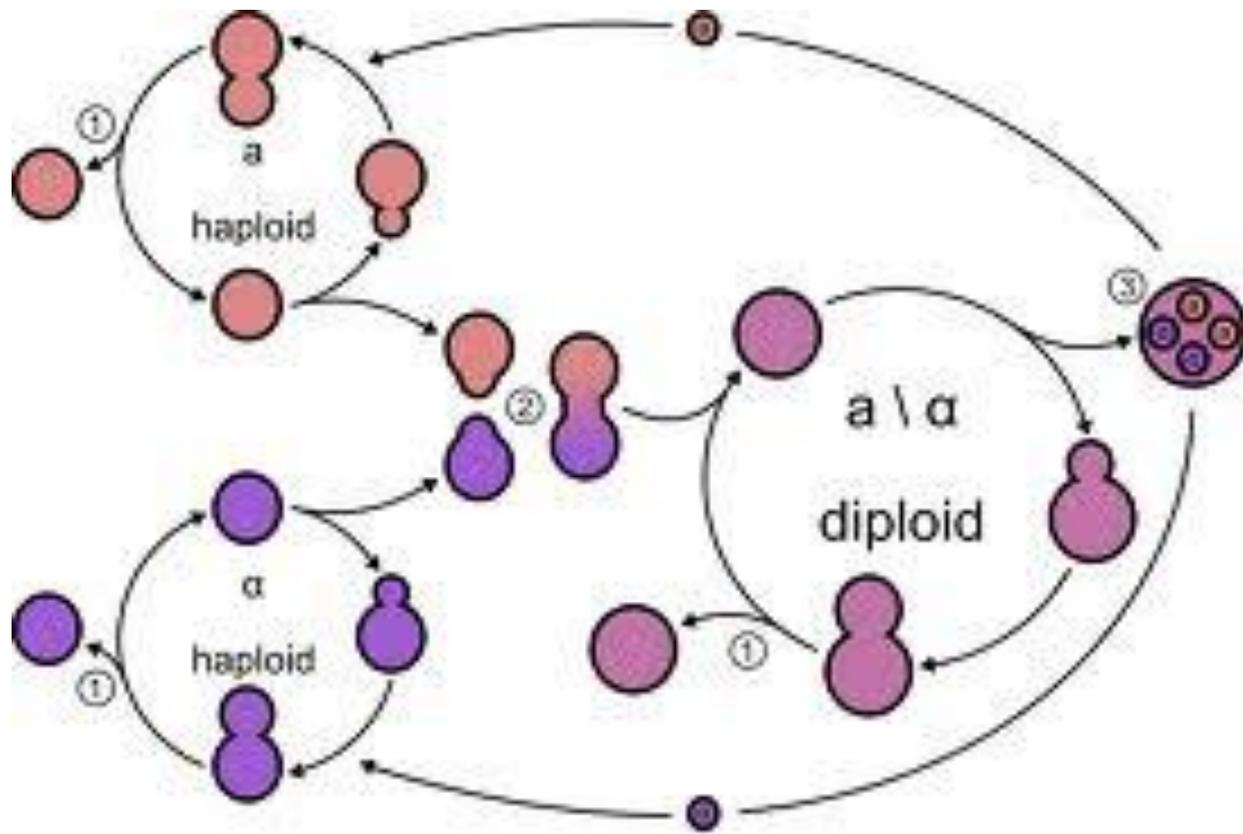
**Hybrid Sunfish**



Рис. 22. Слева — сорт томата Дачное чудо, справа — сорт томата Фиора ди Италия.

# Симбиогенез

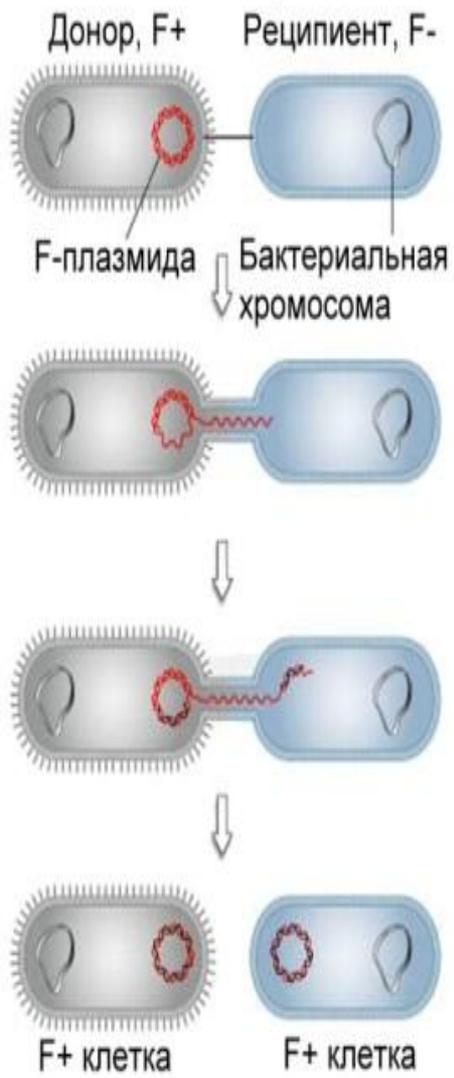




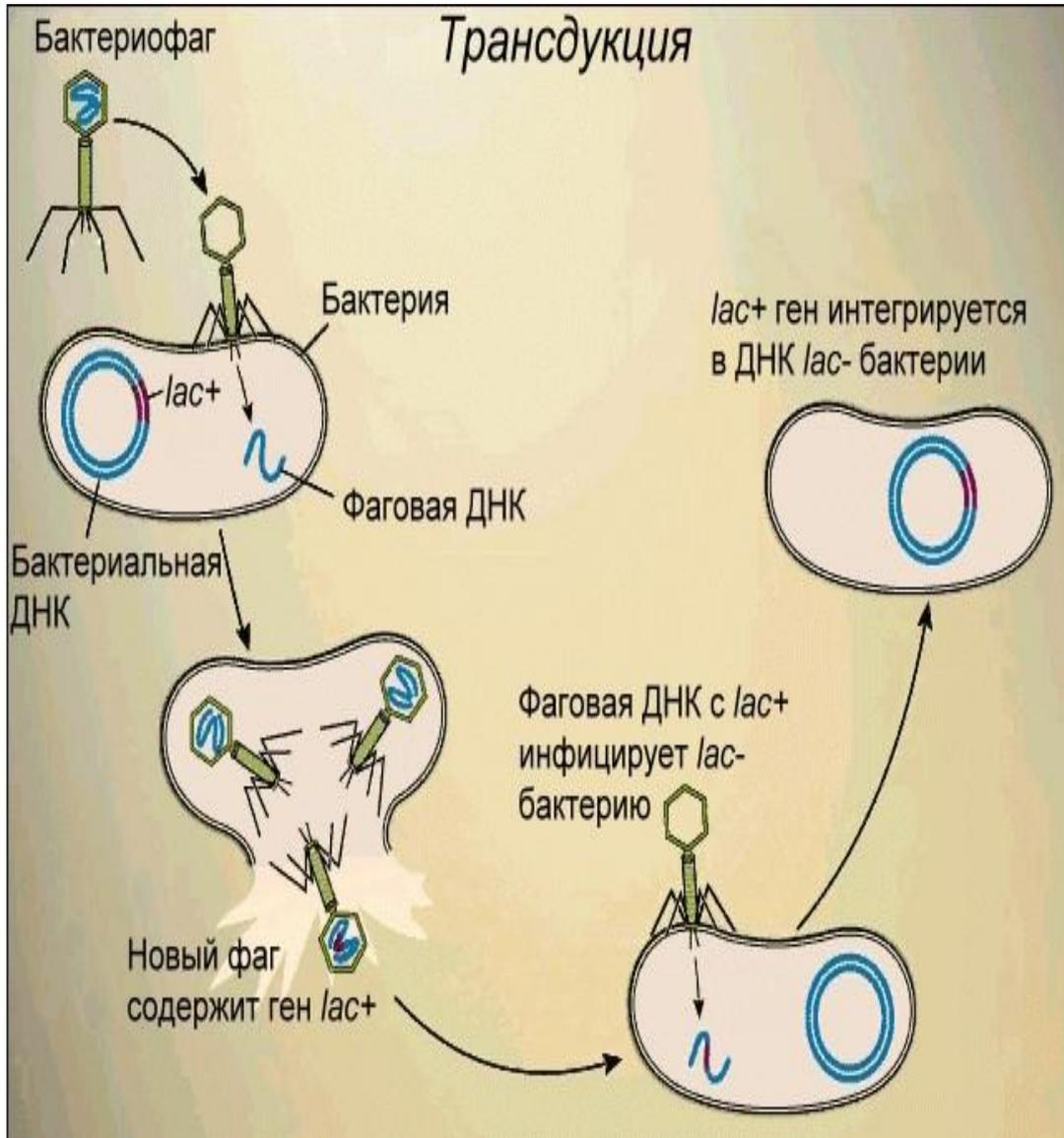
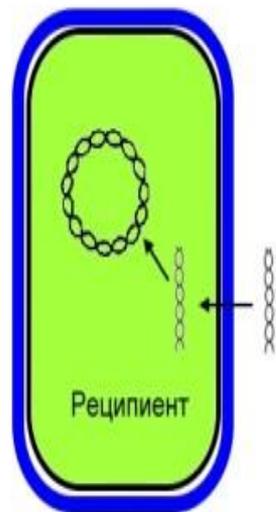
**Гетерокариоз** – сосуществование генетически различных гаплоидных ядер в цитоплазме одной клетки как результат нерасхождения дочерних ядер по дочерним клеткам при завершении мейоза.

- Наличие в клетке ядер с различным генотипом
- Широко распространено у грибов как стадия полового и парасексуального процессов

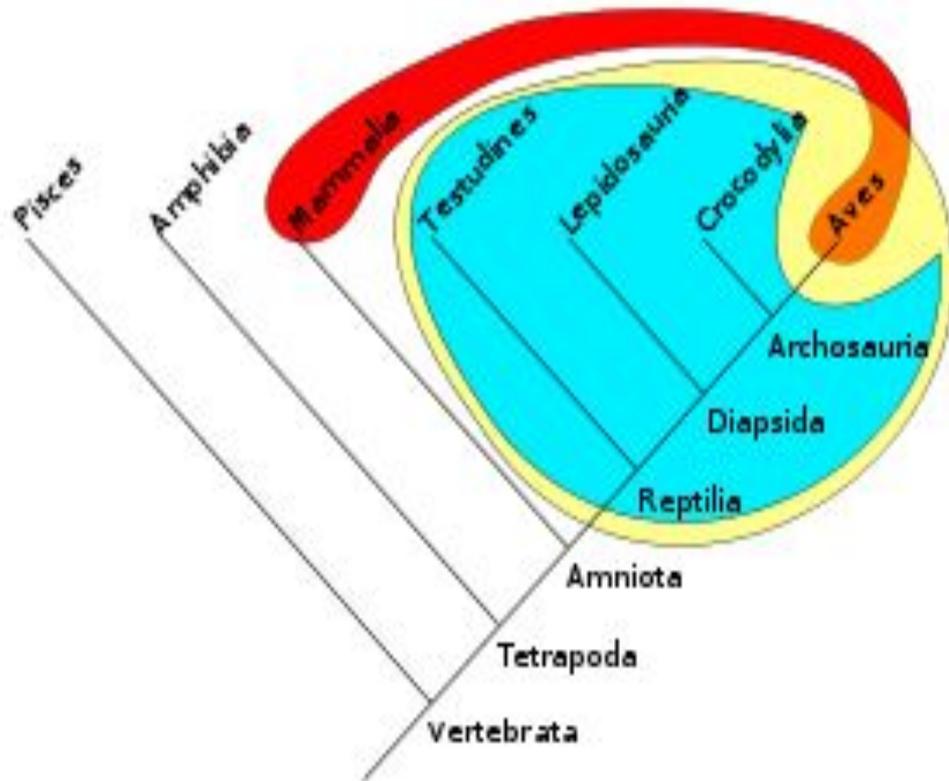
## Конъюгация



## Трансформация



- Monophyly
- Paraphyly
- Polyphyly



## 3. парафилия

При парафилетическом происхождении группы включают лишь **часть потомков общего предка.**

Примеры:

- первичнобескрылые насекомые,*
- беспозвоночные,*
- рыбы,*
- рептилии*
- парнокопытные.*

- Монофилия = жёлтый,
- Полифилия = красный,
- Парафилия = голубой

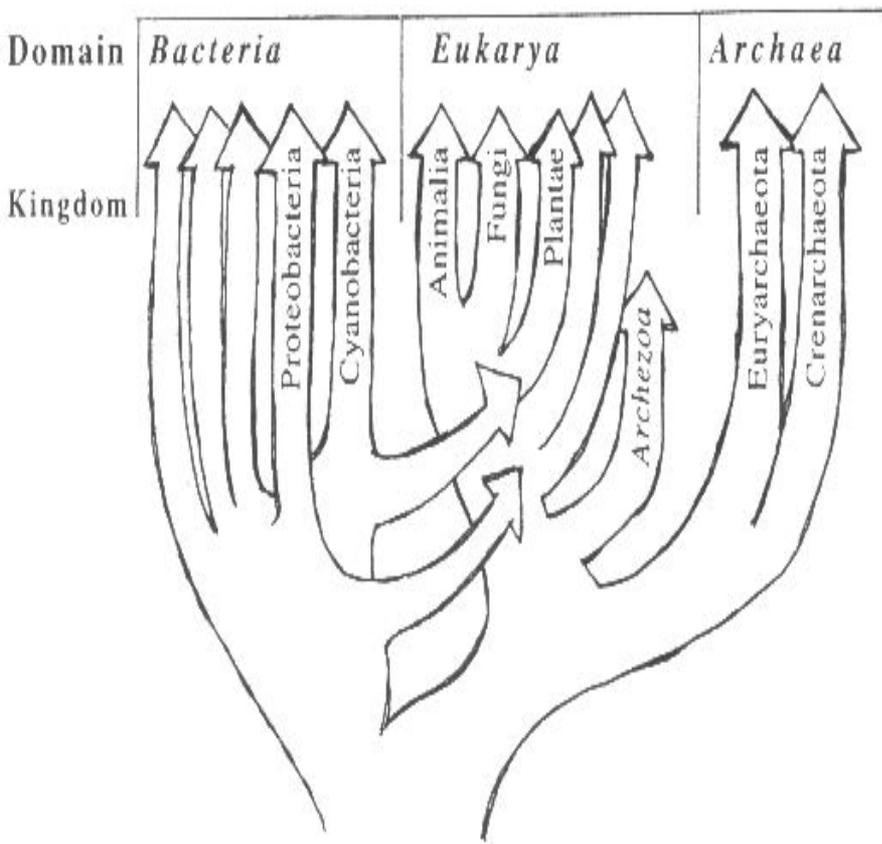
- При филетической эволюции за счет **обмена генами** между отдельными группировками

*возникает* (аналогичное внутрипопуляционным связям)

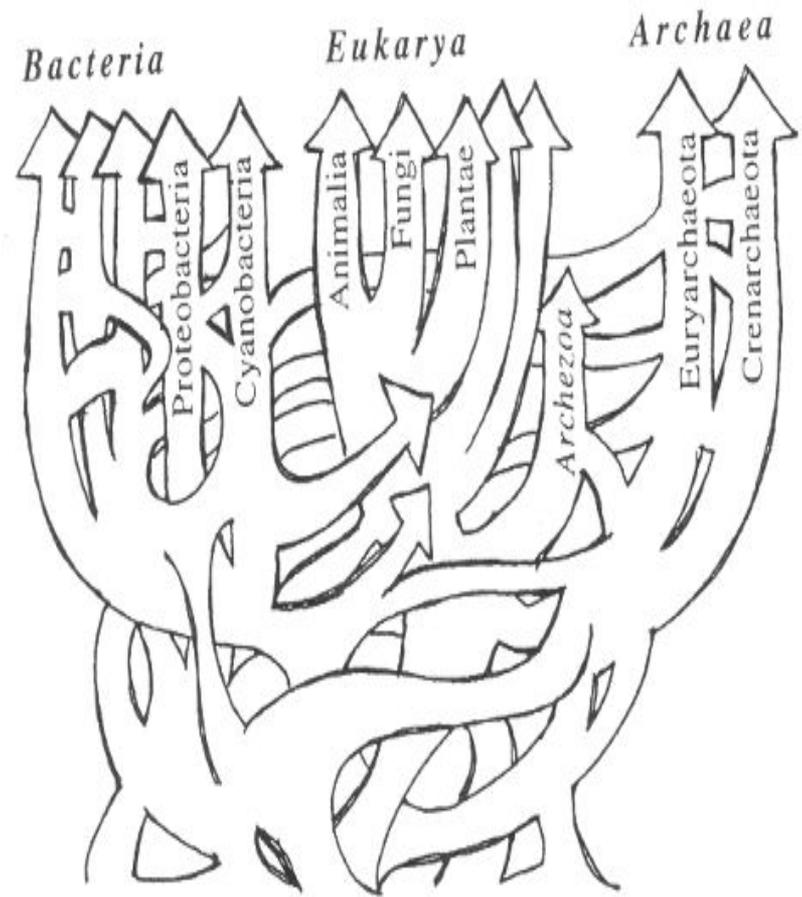
- **СЕТЧАТОЕ РОДСТВО** на уровне других таксонов.

- происходит так называемая

**сетчатая эволюция**



**Схема дивергенции основных групп (доменов и царств) организмов с учетом симбиотического происхождения митохондрий и пластид**



**Схема эволюции жизни с учетом горизонтального обмена генами (один из возможных вариантов)**

## 2. ДИВЕРГЕНЦИЯ

- Это **расхождение ветвей** от единого ствола предков в результате **изменения направлений отбора + при изоляции**.
- Промежуточные формы вымирают и усиливают **расхождение признаков** таксонов.
- Это возникновение различий на основе **одной и той же организации**.

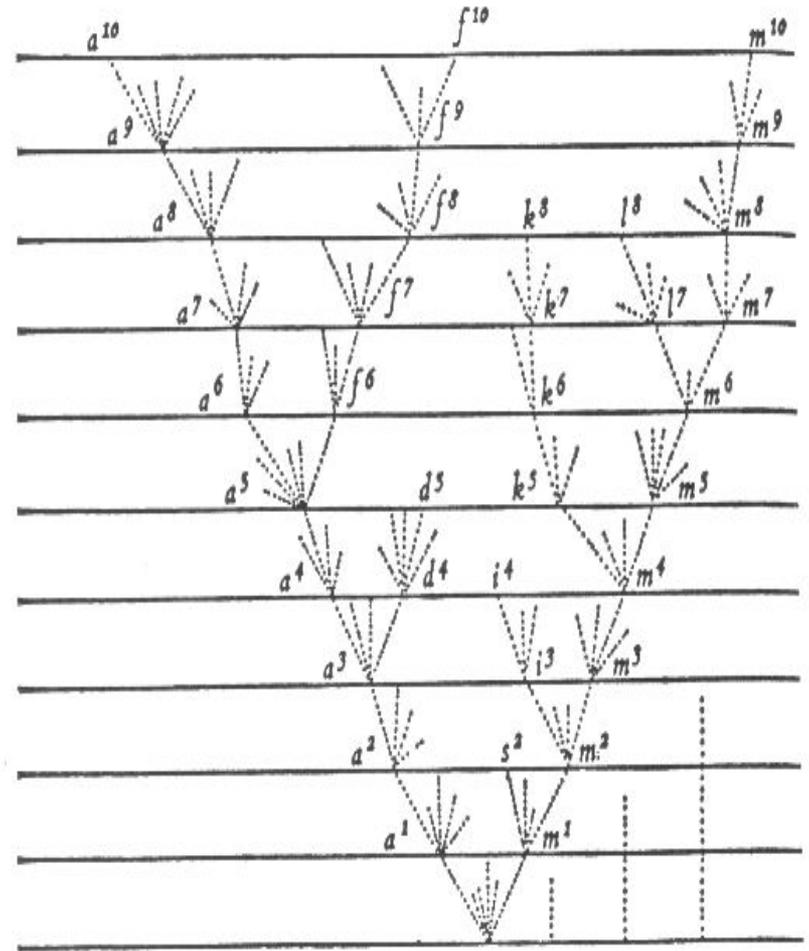
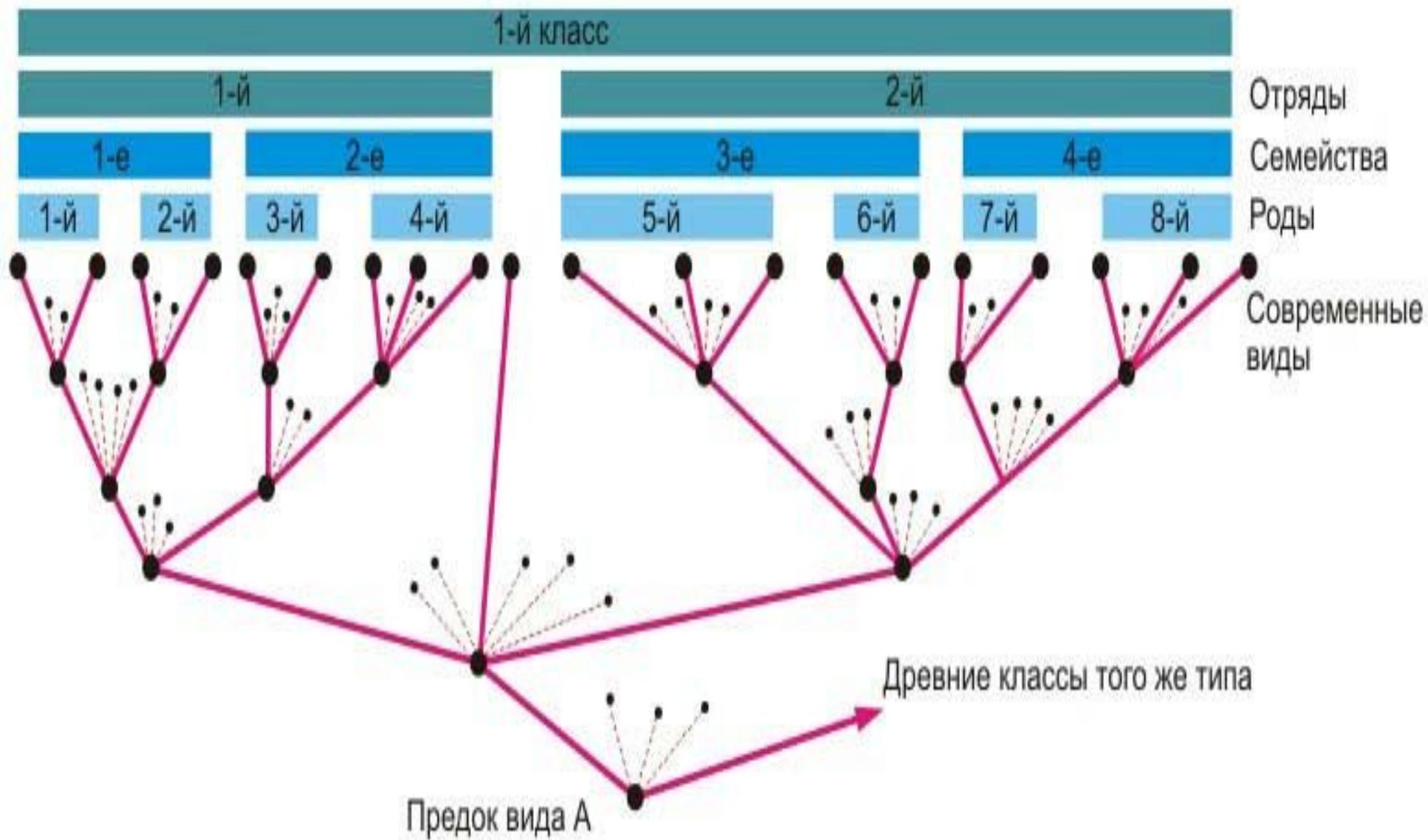


Схема дивергенции видов



**Дивергенция** начинается на микроэволюционном уровне, вследствие **полиморфизма** вида при **разнообразии условий** среды под действием **расчленяющего отбора**.

Результат:

**расхождение по разным экологическим нишам** и межгрупповая конкуренция.

- На микроэволюционном уровне дивергенция - процесс **обратимый**.

# Макроэволюция - разметка участка

Дивергенция (от средневекового лат. *divergo* — отклоняюсь)



Росомаха питается преимущественно падалью. Широкие лапы с перепонками между пальцами помогают ей передвигаться по рыхлому снегу в северной тайге и лесотундре. Вес около 15 кг.



Ласка – самая мелкая из куньих. Она способна проникать в мышиные норки. Питается главным образом мышами.



Барсук всеяден, активен в тёплое время года, в северной части ареала зимой впадает в спячку. Строит очень сложные норы, в которых проводит большую часть времени. Вес около 15 кг.

Дивергенция внутри семейства куньих

Дивергенция любого **надвидового** уровня --- результат действия **группового** отбора и **ИЗОЛЯЦИИ**.

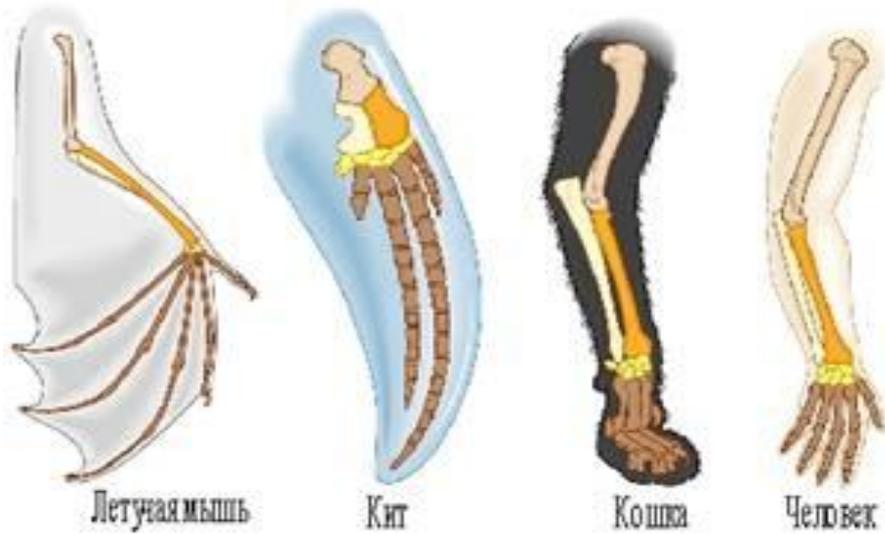
Процесс **необратимый**.

Возникший вид не может слиться с первоначальным родительским, так как происходит их **изменение во времени**, поэтому невозможно повторение старого даже на пути сетчатой эволюции.

Таксон занимает **новую адаптивную зону**.

Может начаться процесс дивергенции внутри зоны - **адаптивная радиация**.

Следствием дивергенции является формирование **ГОМОЛОГИЧНЫХ ОРГАНОВ**.



- **Сходные элементы конечностей позвоночных прослеживаются спустя сотни миллионов лет после начала**

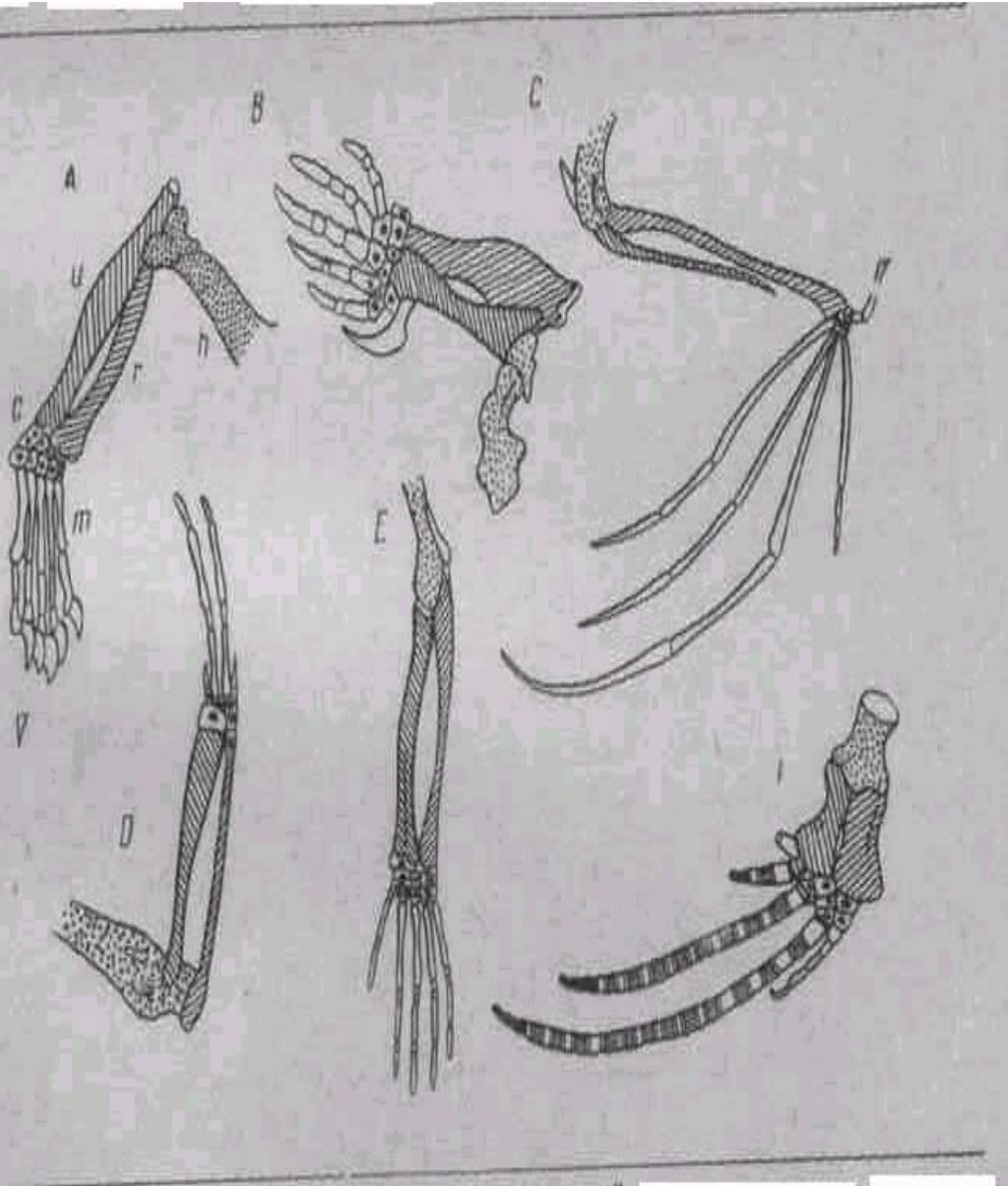
**Гомологичные органы**, то есть различающиеся морфологически структуры и органы, имеющих **общее происхождение.**

- Пример. **Строение передней конечности млекопитающих.**
- Начальные стадии их формирования в онтогенезе разных видов **сходны и регулируются сходными генами.**
- В ходе эволюции накапливались изменения в генах, контролирующих детали развития конечностей

# Гомологичные органы

## *Конечности*

## *млекопитающих:*



**А** — **стопходная**  
носухи,

**В** — **роющая** крота ,

**С**—**летательная**  
летучей собаки,

**Д** — **лазательная**  
ленивца,

**Б** — **хватательная**  
обезьяны,

**Р** — **плавательная**  
китообразного.

# Вторичные (дополнительные) формы развития групп

## 1. **КОНВЕРГЕНЦИЯ**

- это процесс формирования **сходного фенотипического** облика групп в результате **идентичных условий среды.**

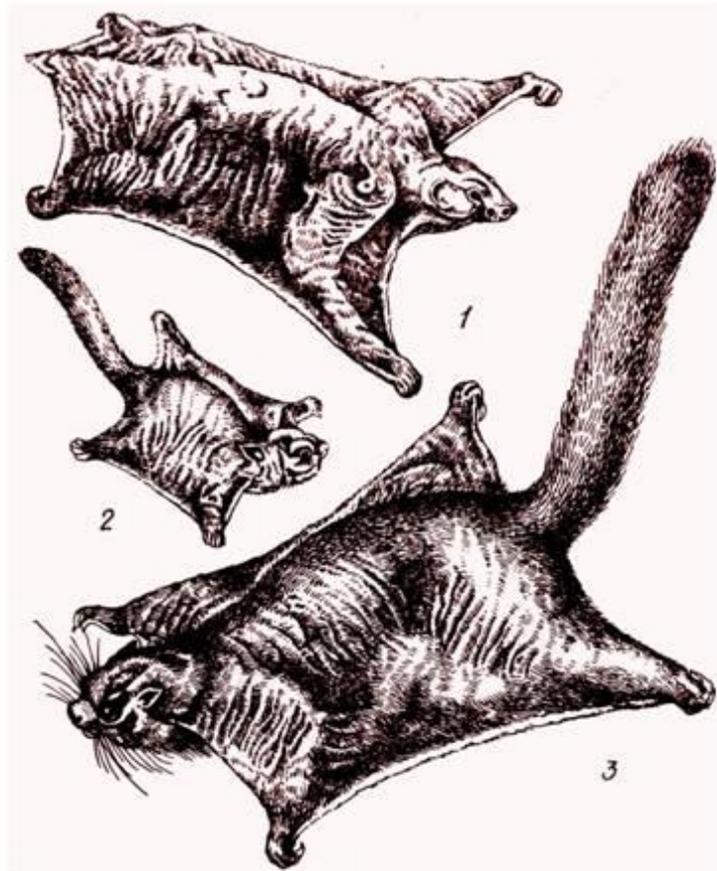
- Конвергенция - сходство **аналогичных** структур, а не внутреннего родства.
- **Аналогия** - **внешнее сходство** в **строении и функционировании** органа, имеющего

**разное происхождение.**

# Макроэволюция - разметка участка

Конвергенция (от лат. convergo — приближаюсь, схожусь)

Конвергенция не есть полная противоположность дивергенции. Дивергируют таксоны, а конвергенция – это характеристика эволюции органов (сходные функции у негомологичных органов) и (или) жизненных форм далёких таксонов с приобретением внешнего сходства.

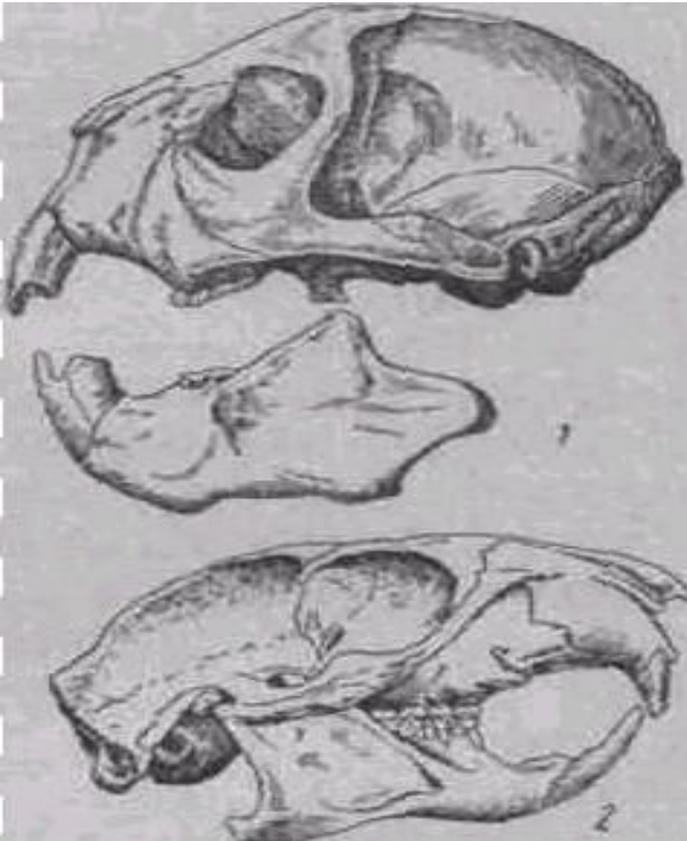


Млекопитающие, приспособившиеся к планирующим прыжкам: 1 – шерстокрыл, 2 – сумчатая белка, 3 – белка-летяга

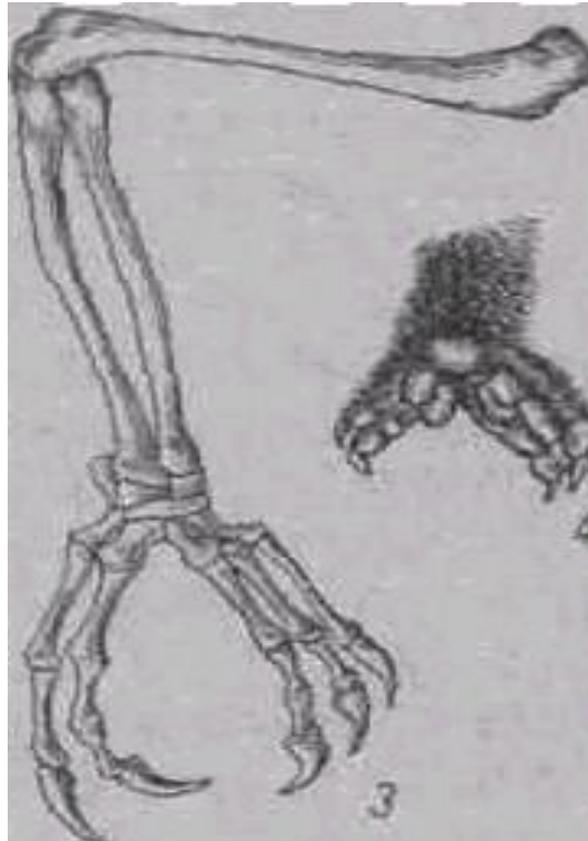


- **Крыло стрекозы** и **летучей мыши** имеют общие черты в строении и функционировании, но формируются в ходе эмбрионального развития из **разных клеточных элементов** и контролируются **разными группами генов**.
- Сходство в строении глаз у **млекопитающих** и **головоногих моллюсков**.
- Они возникли **независимо** в ходе эволюции и формируются в онтогенезе из **разных зачатков**.

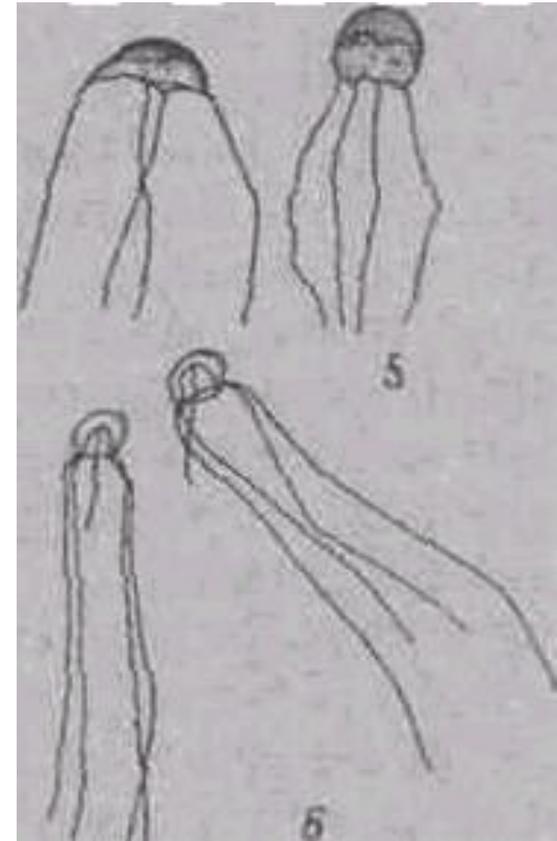
# Примеры конвергенции



**1- Череп  
мадагаскарского  
лемура,  
2- череп грызуна;**



**3 — лапа  
хамелеона;  
4 — лапа  
кус-куса**



**5 - жгутиконосец;  
6 — медуза**

# Пример конвергенции: **акулы, ихтиозавры, киты**



Рис. 81. Пример конвергентной эволюции — крупные водные животные, приспособленные к быстрому плаванию: дельфин (млекопитающее), акула (рыба), пингвин (птица), ихтиозавр (вымершая рептилия)

## Примеры:

- ***прыгуны открытых пространств;***
- ***зайцеобразные и грызуны;***
- ***волки, медведи, кроты у сумчатых и плацентарных*** занимающие сходные экологические ниши в разных экосистемах;
- ***суккулентные растения*** пустынь из разных семейств (толстая кутикула, колючки).

- **Конвергентная эволюция** ЖИВОТНЫХ, которые эволюционируют **в сходных условиях среды**, занимая сходные экологические ниши.
- приводит к **сходству** не только во внешнем облике, но и в поведении **неродственных** видов.



Трубкозуб  
Африка



Панголин  
Африка



Броненосец  
Ю.Америка



Муравьед  
Ю.Америка



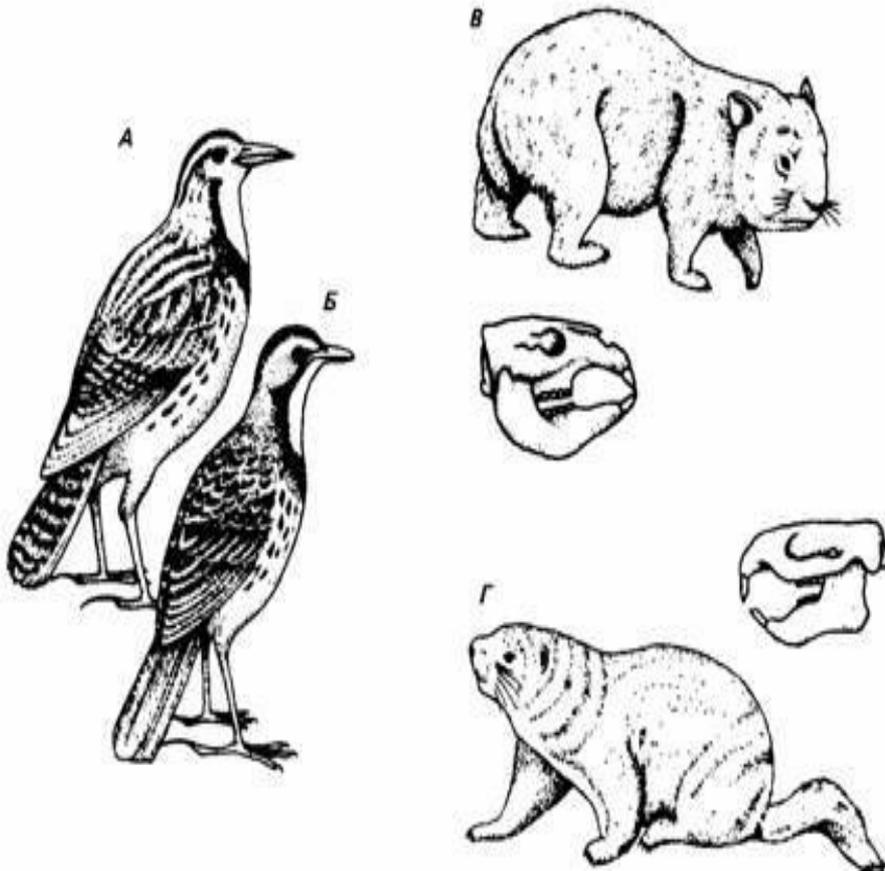
Ехидна  
Океания



Сумчатый муравьед  
Австралия

Пример:

Ниша **муравьедов** на разных континентах была заполнена разными **неродственными** видами млекопитающих. Имеют длинный липкий язык и вытянутый хоботком нос, что позволяет им извлекать муравьев и термитов из их укрытий.



А – восточно

**американский**

луговой *трупцал*

Б- **африканский**

желтогорлый

длинношпорцевый

**конек**

В - **австралийский**

**вомбат**

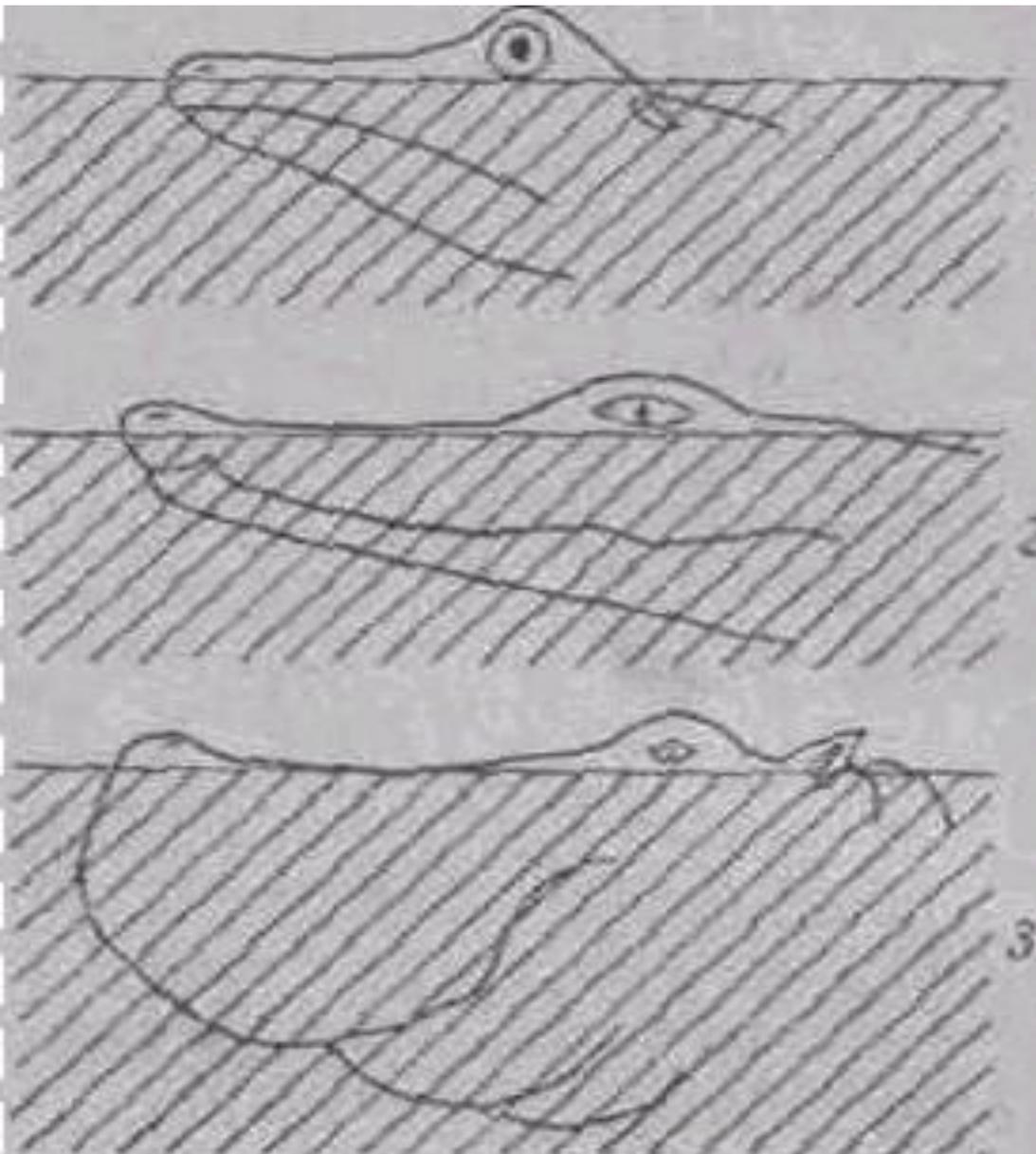
Г- лесной

**североамериканск**

**ий сурок**

Пример конвергентной  
эволюции на разных  
континентах  
неродственных групп птиц и  
млекопитающих

# Конвергенция



**Положения  
головы:**

*у лягушки (1),*

*крокодила (2)*

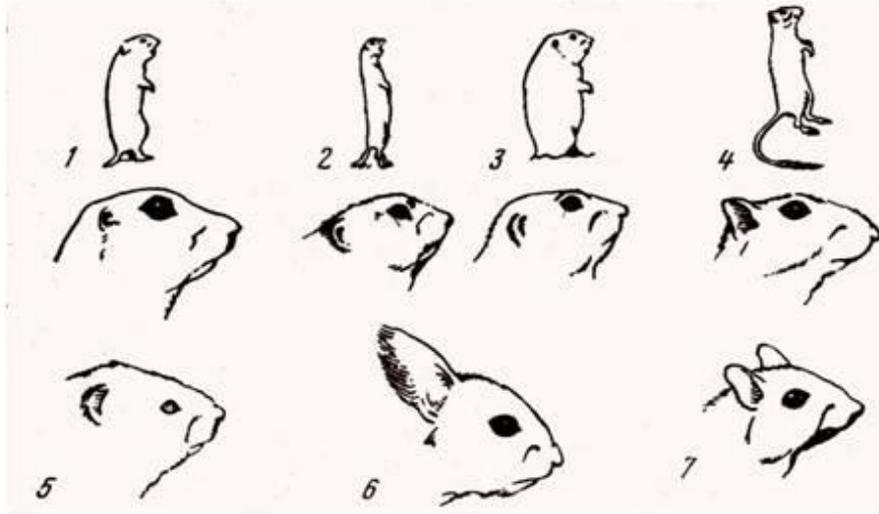
*бегемота (3).*

## 2. Параллелизм

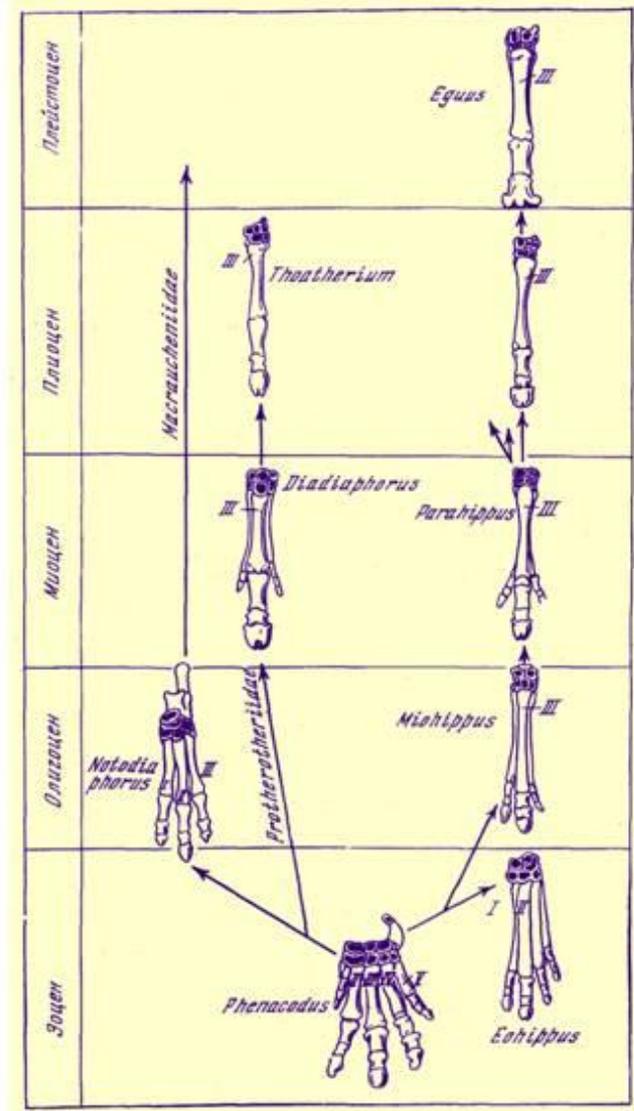
- -формирование **сходного** облика, первоначально разошедшихся **генетически близких** групп.
- То есть **независимое схождение** в идентичных условиях на **1 генетической** основе.
- В основе лежит закон гомологических рядов
- сходная изменчивость под действием **отбора в одном направлении.**

# Макроэволюция - разметка участка

Параллелизм – конвергенция гомологичных органов



Поза «стояния столбиком» и характерное для грызунов *открытых пространств* расположение глаз на голове. В нижнем ряду – родственные формы в других биотопах. 1 – малый суслик, 2 – полёвка Брандта, 3 – жёлтая пеструшка, 4 – большая песчанка, 5 – обыкновенная белка, 6 – восточная полёвка, 7 – полуденная песчанка.



Параллелизм в развитии конечностей лошадиных и липтотерн в Неотропике

# *Синхронный параллелизм.*

Пример 1. В конце силура из костных рыб выделились **двоякодышащие** и **кистеперые**.

*Обитание в мелких пресных теплых водоемах с дефицитом кислорода привело к сохранению легких, развитию малого круга кровообращения и образования трехкамерного сердца.*

Пример 2. Копытные млекопитающие - **литоптерн** в Южной Америке и **парнокопытные** в Артогее, происходящие от пятипалых предков - фенакодусов.

- **Переход к пальцехождению как приспособление к жизни в открытых**

Южноамериканские млекопитающие



Litopterna – аналоги лошадей и верблюдов



Notoungulata – аналоги свиней, гиппопотамов и слонов



Smilodon - сумчатый аналог саблезубого тигра

В Южной Америке расцвели другие отряды копытных, произошедшие от тех же кондилартр – нотоунгуляты, **литоптерны**, астрапотерии и пиротерии.

Примеры возникновения **похожих наборов "жизненных форм"** на разобщенных континентах.

В Южную Америку еще до наступления полной изоляции проникли примитивные плацентарные млекопитающие –

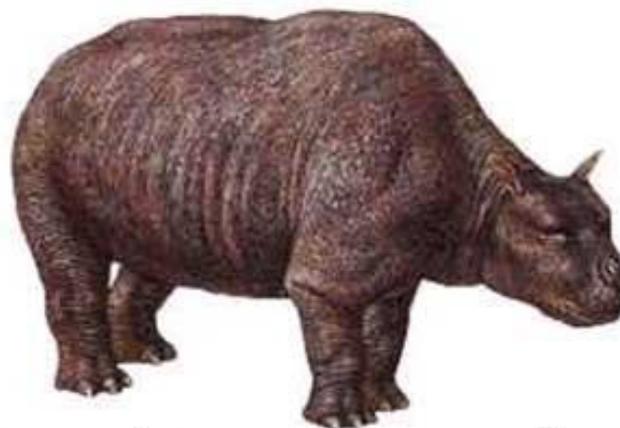
**кондилартры** (древние копытные); и сумчатые.

Эволюция кондилартр протекала далее независимо в **Южной Америке и Старом Свете и Северной Америке**. В результате на "Большой Земле" кондилартры дали

## Южноамериканские млекопитающие



Litopterna – аналоги лошадей и верблюдов



Notoungulata – аналоги свиней, гиппопотамов и слонов



Thylacosmilus - сумчатый аналог саблезубого тигра

# Асинхронный параллелизм.

## Ароморфозы и параллельная эволюция



Thylacosmilus (плиоцен, Юж. Америка)



Smilodon (плейстоцен, Сев. Америка)

- **Саблезубость у представителей кошачьих**
- **возникла 4 раза в двух независимых стволах в разное время.**

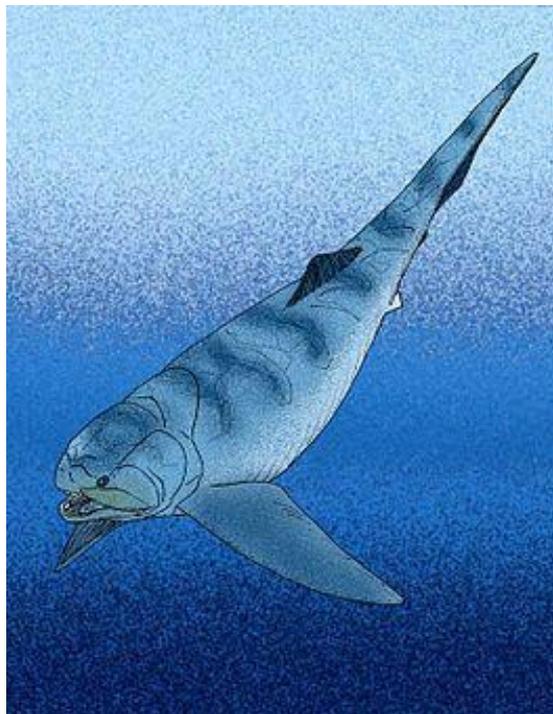


- Вымершие **саблезубые формы хищных млекопитающих**
- Слева – **южно-американские** саблезубые тигры,
- Справа – **австралийский** сумчатый волк.

- **Костные панцири** появлялись в эволюции дважды у **бесчелюстных** и

**ПРИМИТИВНЫХ**

**ХРЯЩЕВЫХ**



# Примеры параллельной эволюции

среди пресноводных **цихлид** в **Америке** и **Африке**, которые потеряли связь около 100 млн. лет назад.



Независимое появление **губастых** представителей

- **центральноамериканских** (озеро Манагуа, в Никарагуа)
- и **африканских** цихлид (в озере Танганьика)



- Схожие по экстерьеру **тонкогубые** (вверху) и **толстогубые** (внизу) цихлиды
- в озере Манагуа (**Центральная Америка**)
- в озере Танганьика (**Восточная Африка**)



# Макроэволюция - разметка участка

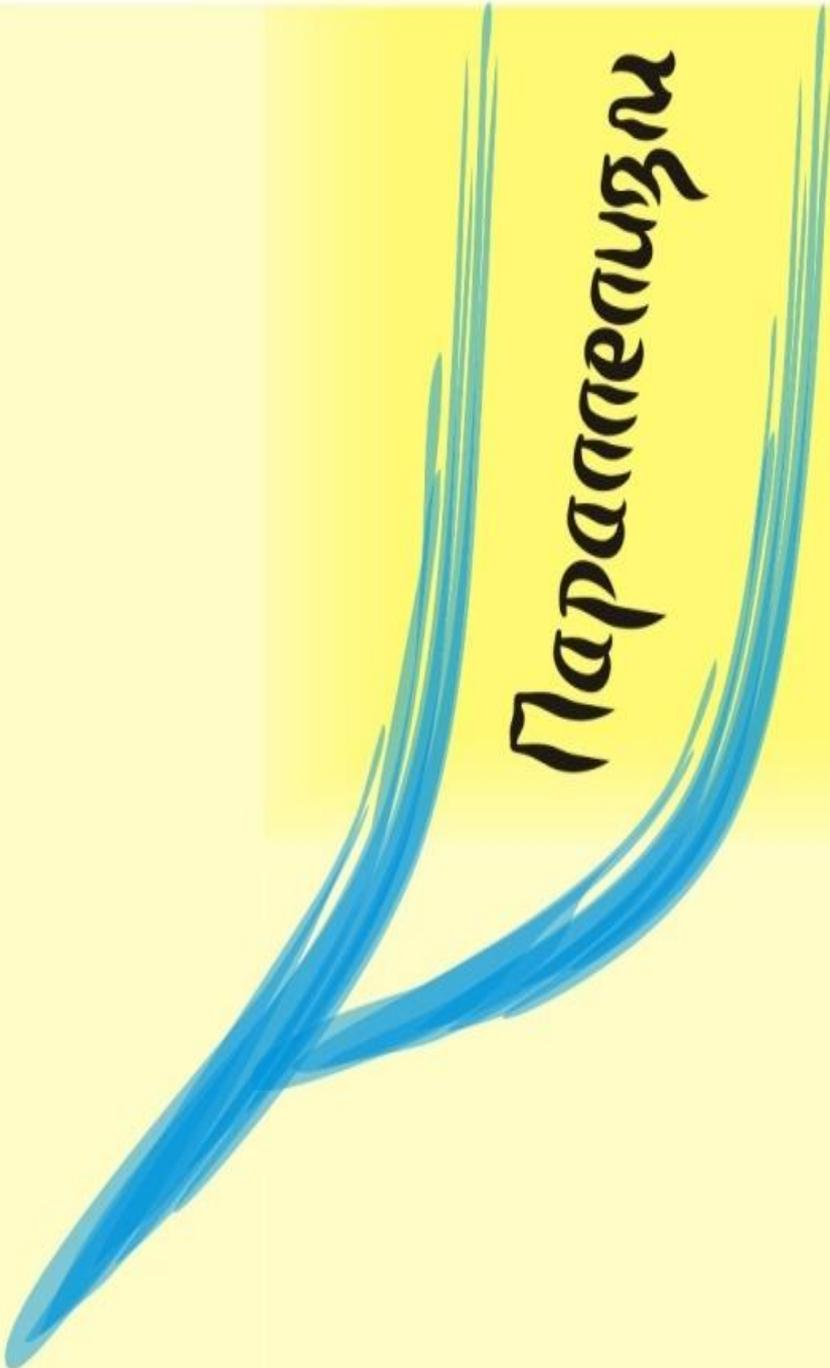
Термин *параллелизм* употребляется также не для характеристики изменения органов, а для указания направления эволюции **ТАКСОНОВ**



Примером параллельной эволюции может быть четвертичная история сивов: распространяясь из единого центра (западносибирское море-озеро) по всему северу Голарктики, они образовали ряд изолированных группировок ранга подвид-полувид-надвид. Внутри изолятов происходит независимая дифференцировка на малотычинковые формы, питающиеся бентосом, и многотычинковые, питающаяся планктоном, а также параллельное разделение по месту размножения на озёрные и речные формы.



Дивергенция



Паразитизм

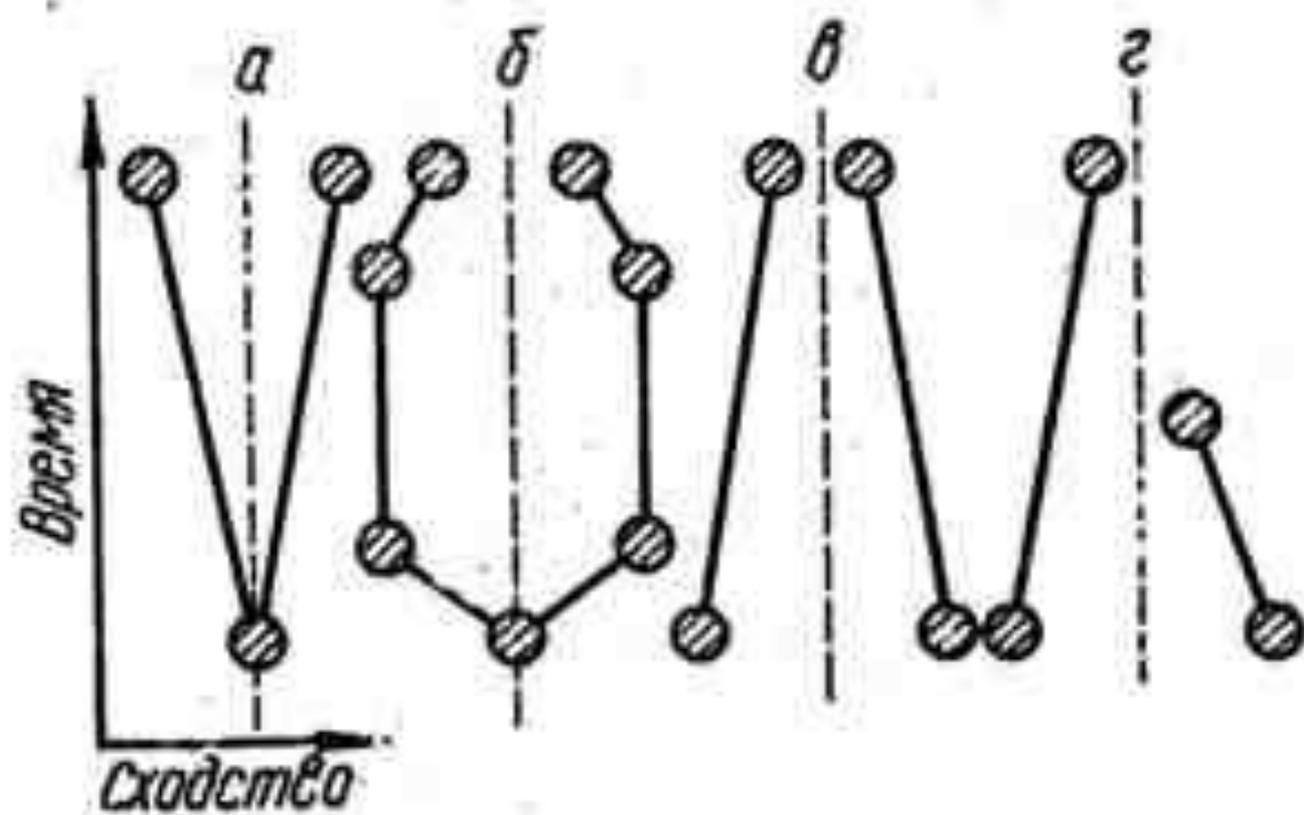
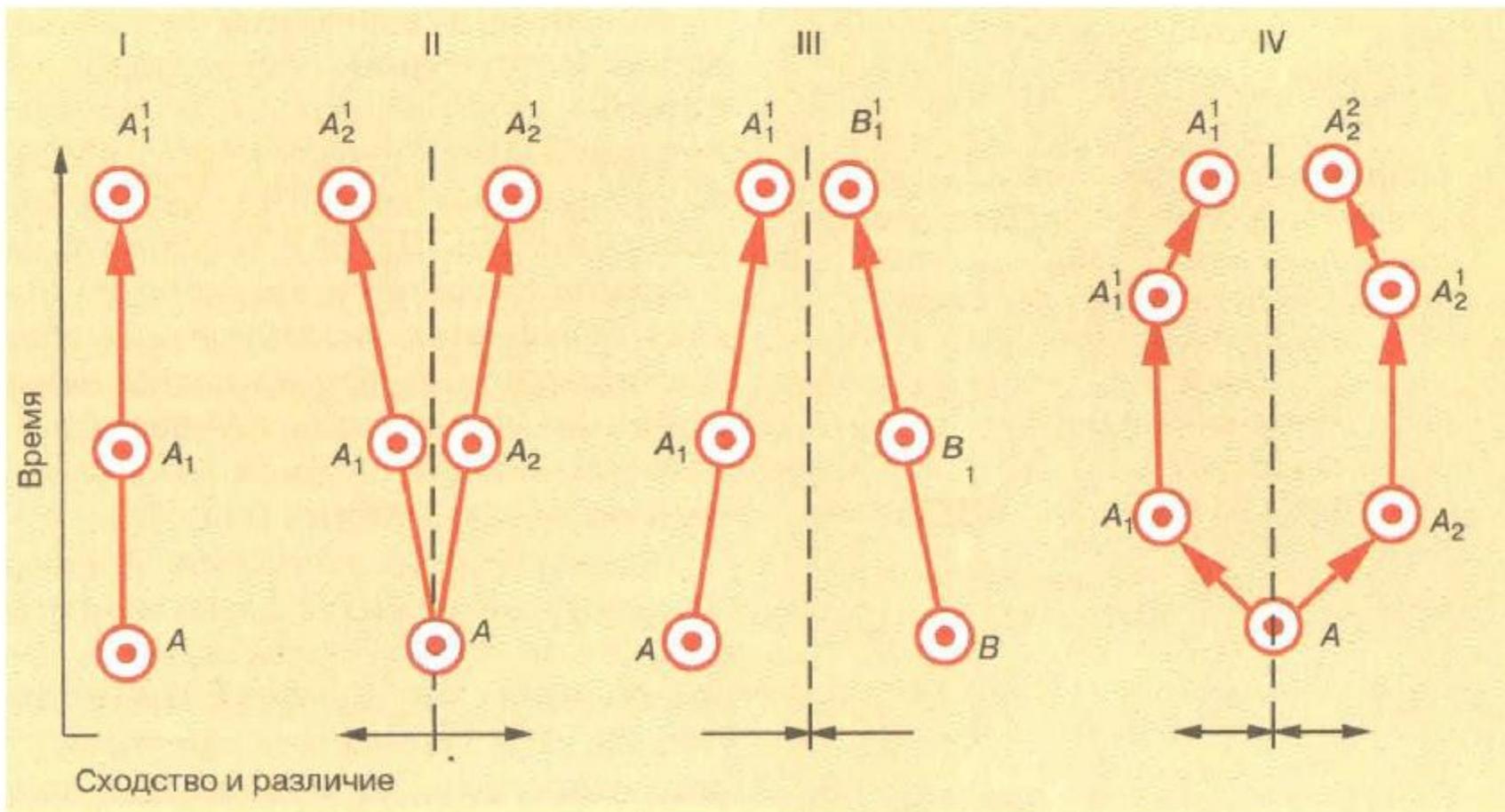


Рис. 100. Схема дивергентного (а), параллельного (б) и конвергентного (в — синхронного, г — асинхронного) развития групп.

# Формы направленной эволюции



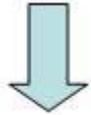
# Закономерности эволюции



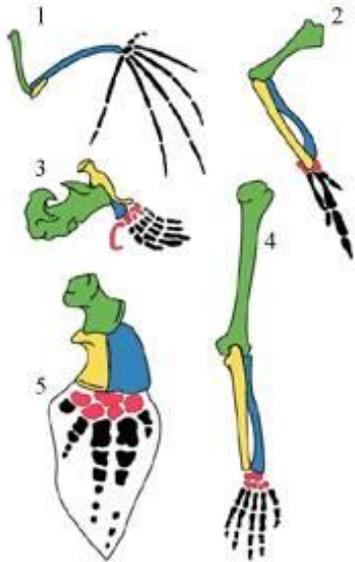
Дивергенция

Параллелизм

Конвергенция



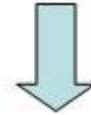
Гомологи



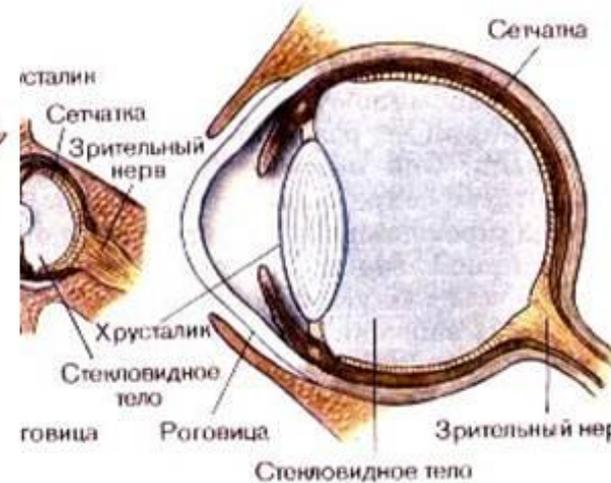
Передние  
Конечности  
позвоночных



Тюлень, котик,  
морж



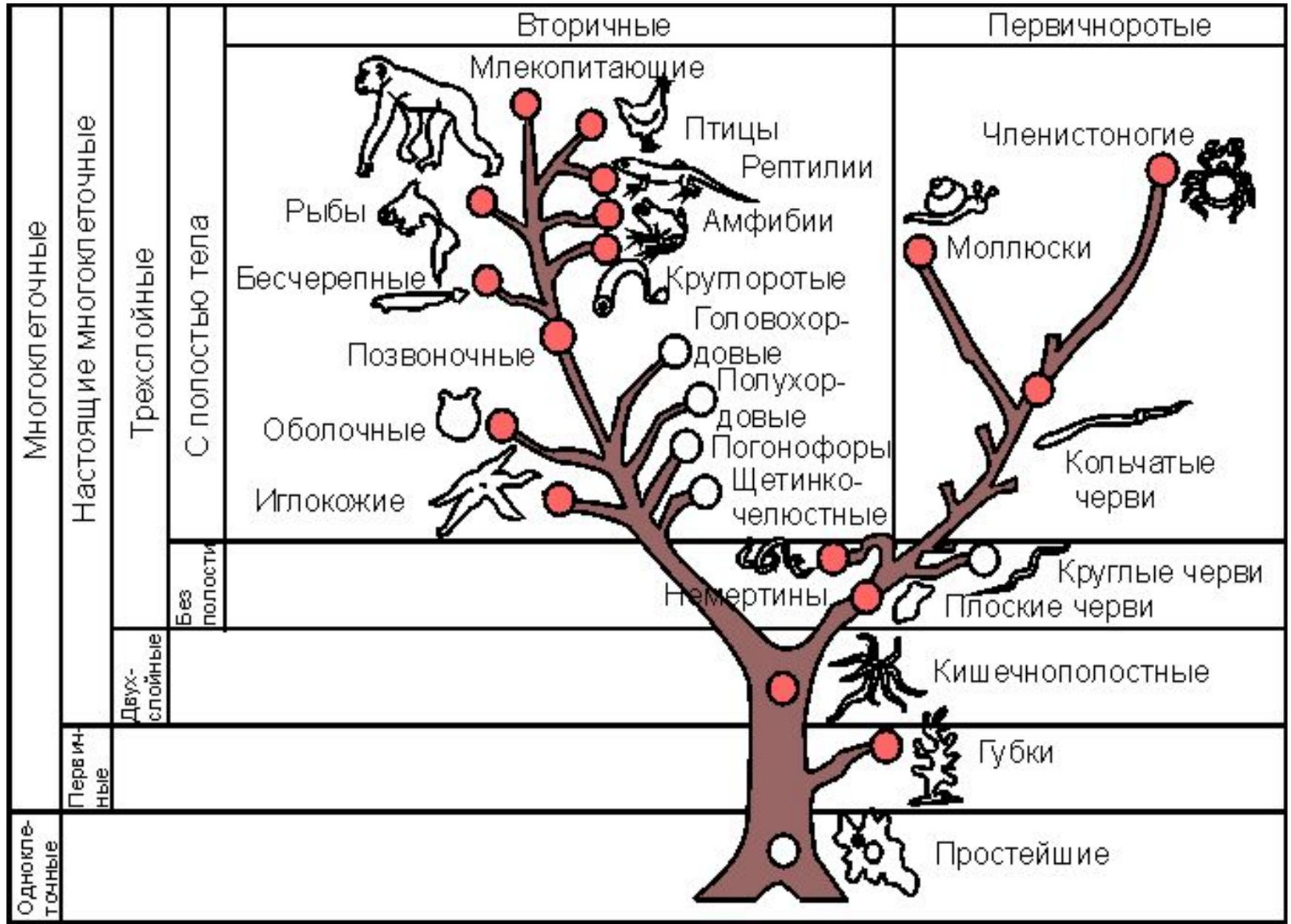
Аналоги



Строение глаз  
моллюска,  
млекопитающего

# **Традиционные и современные** подходы филогенетики .

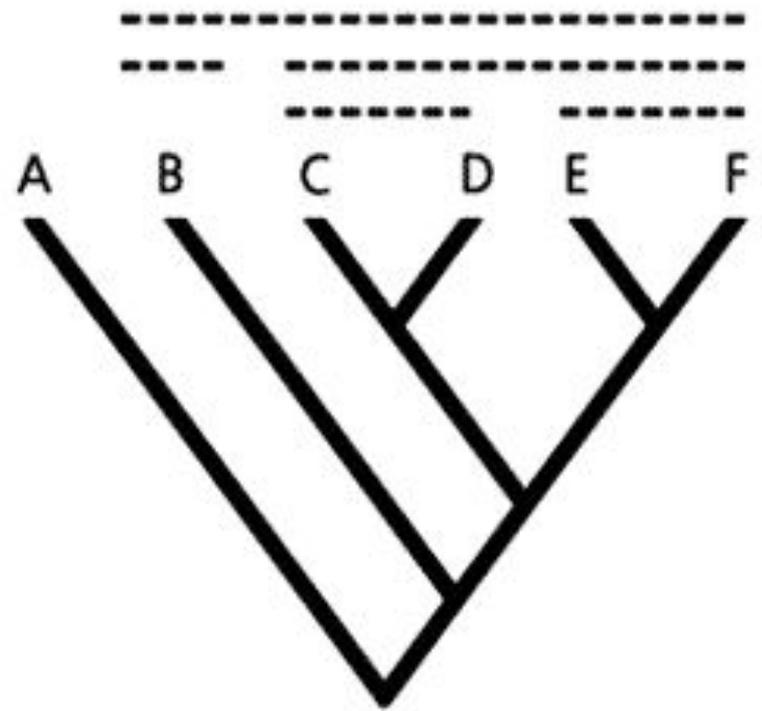
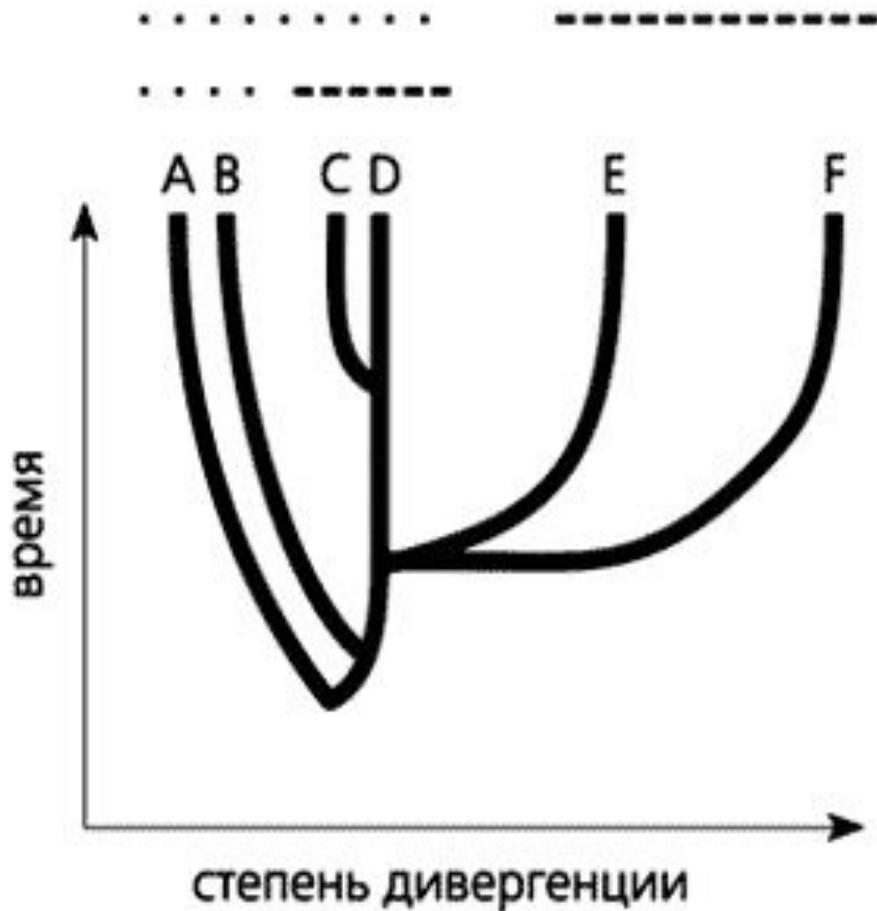
# 1. Традиционные – филогенетическое древо



## 2. Кладистика

Символом стала **кладограмма** – стилизованное **филогенетическое дерево**.

- На нем, в отличие от филограммы, показывающей степень дивергенции и уровни продвинутости групп, присутствуют только **точки ветвления**, отражающие последовательность **становления монофилетических групп**.
- В классической филогенетике монофилетической считается группа, включающая любых потомков данной предковой формы, поэтому возможны весьма широкие разночтения.
- В кладистике признаются только **голофилетические** группы, включающие **всех потомков предковой формы**.
- Группы, в которых лишь часть таких потомков (парафилетические), не рассматриваются.



**Стилизованные представления филогенетических схем:  
а – филограмма, б – кладограмма.**

**Сплошными линиями показаны парафилетические группы,  
штриховыми – голофилетические группы.**

- Методология - **отказ от учета отношений предок-потомок при обсуждении родства и монофилии.**
- Т.к. **конкретный предковый вид** для подавляющего большинства групп, особенно высокого ранга, **нельзя установить.** В таком случае более **корректна отсылка к сестринской группе, возникшей в результате одного кладистического события вместе с исследуемой.**
- Это дает возможность игнорировать геохронологическую составляющую эволюции и **«уравнивать» палеонтологические данные с современными.**
- Такая позиция подводит теоретическую базу под **генофилетические реконструкции**, в которых предковые формы изначально не нужно исследовать.



Основу большинства алгоритмов новой филогенетики составляет принцип **синапоморфии**, согласно которому монофилию группы можно выявить только через сходство по **производному состоянию признака - апоморфии**.

- В отличие от этого **симплезиоморфия** – сходство по исходному состоянию признака (**плезиоморфии**) – не позволяет определить монофилию группы.
- При этом особо выделяется **синапоморфное сходство**, унаследованное от ближайшего предка данной группы (истинная синапоморфия).
- Напротив, сходство в результате параллельной эволюции (ложная синапоморфия) считается незначимым: это принципиально отличает кладистику от классической филогенетики

- Последнее составляет один из важнейших критериев – **значимость признаков: их «вес» обратно пропорционален вероятности параллелизмов и реверсий в эволюции.**
- Чем выше эта вероятность, тем менее значимы признаки, поскольку они с меньшей надежностью позволяют судить о монофилии.
- Вместо выбора наиболее существенных признаков вводится **количественный критерий суммарной оценки значимости сходства**: чем большим **числом общих апоморфий** обладают два таксона, тем выше вероятность их принадлежности к монофилетической группе.
- Для установления **монофилетичности** группировок таксонов, достаточно **просуммировать** специфические для каждой из них **синапоморфии** и **сравнить** результаты.
- Это позволяет достаточно просто решать конфликты, возникающие между разными признаками, по которым



- Основу большинства алгоритмов новой филогенетики составляет принцип **синапоморфии**, согласно которому монофилию группы можно выявить только через сходство по производному состоянию признака - апоморфии.

Вместо выбора наиболее существенных признаков вводится **количественный критерий суммарной оценки значимости сходства**: чем большим **числом общих апоморфий** обладают два таксона, тем выше вероятность их принадлежности к монофилетической группе.

### **3. Нумерическая филетика.**

- Методы **количественной оценки сходства** организмов и конструирования филогенетических деревьев и их реализации в **виде компьютерных программ**.

• Основные методы, связаны с разной трактовкой начальных условий реконструкций

1. **экономии** (парсимонии) предполагают полный отказ от априорного определения эволюции признаков, которые трактуются фенетически.
2. **наибольшего правдоподобия**. Признаки вводятся в качестве элементарных гипотез о семогенезах, в которых определены вероятные направления эволюционных преобразований соответствующих структур.

В первом случае итоговая гипотеза оптимальна, если в ней **минимально количество параллелизмов**; во втором случае – если она наиболее правдоподобно **суммирует все эволюционные сценарии для признаков**.

- Активная «нумеризация» новой филогенетики все более переносит акцент с теории и методологии реконструкций на их **«ТЕХНОЛОГИЮ»**.
- *Обсуждаются детали вычисления достоверных интервалов при применении вероятностных критериев, скорость работы компьютерных программ, их ограничения на манипулирование большими массивами данных и т.п.*
- При этом все меньше внимания уделяется **биологическому осмыслению результатов**, что во многом выхолащивает эволюционный смысл подобных реконструкций.

- Особый раздел **нумерической филогенетики** составляет
- ***компьютерное моделирование*** филогенетических процессов.

Позволяет исследовать некоторые свойства исторического развития организмов на основе

**3 а. симуляционных моделей.**

## 4. Концепция молекулярных часов в филогении

- Была разработана для перехода от **сходства по молекулярным** структурам - □ к родству.
- В ее основу легла так называемая модель «нейтральной эволюции», предполагающая стохастическую природу накопления нейтральных мутаций в филетических линиях.
- Ключевым для концепции стало допущение, что ход этих «часов» приблизительно равномерен и одинаков для разных молекулярных структур и в разных группах организмов.
- Следовательно, если известна **скорость накопления мутаций**, то можно определять время разделения групп и на этом основании устанавливать между ними генетическое родство.

## **Молекулярные часы .**

Метод датирования филогенетических событий (расхождений видов или других таксонов), основанный на гипотезе, согласно которой эволюционно значимые замены мономеров в нуклеиновых кислотах или аминокислот в белках происходят с практически постоянной скоростью.

**Молекулярные часы: в гомологичных белках разных организмов количество различий в аминокислотах пропорционально времени их расхождения от общего предка. Зная количество различий по аминокислотам, можно вычислить время возникновения таксона. Этот же принцип справедлив и для различий по генам нуклеиновых кислот**

# Макроэволюция – современные сложности

Нейтралистская теория эволюции – нейтральные признаки только дивергируют. Парафилия и полифилия на этом уровне исключена.

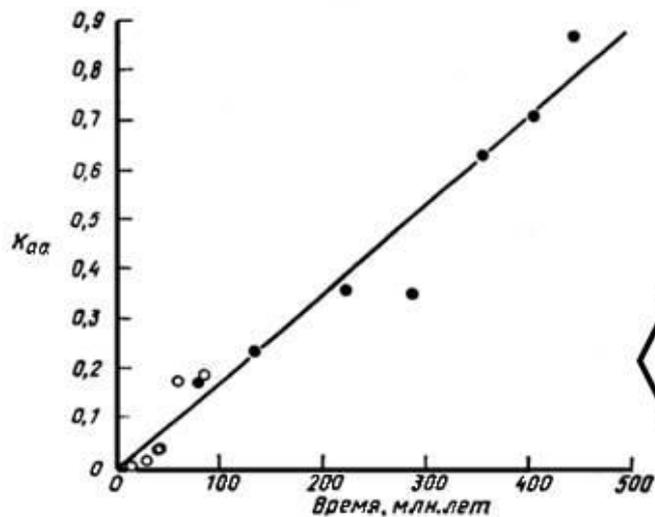
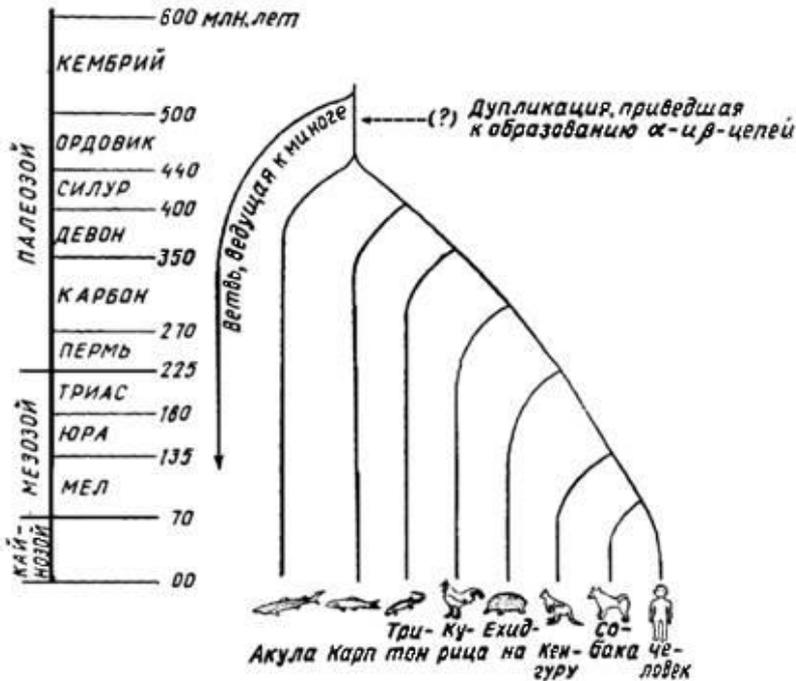
Инновационная новость: эволюция двуглава, как орёл на рубле.

Голова № 1. Адаптивная эволюция, дарвиновская эволюция – эволюция приспособлений, направляемых отбором. Она может быть конвергентной, дивергентной, прогрессивной-регрессивной и т.д.

Голова № 2. Нейтралистская эволюция, недарвиновская эволюция – эволюция признаков, безразличных для отбора (различие в толщине губ у негров и индейцев). Если признак не подвержен стабилизирующему или движущему отбору, он всегда «расплывается».

Аналогия – расхождение языков при культурной изоляции их носителей. Расхождение языков тем большее, чем дольше изоляция: человек – чоловік, мен – Mensch. Их не привязать ни к рельефу местности, ни к климату.

# Нейтральная эволюция – ключ к филогении



Это нельзя сделать иначе.

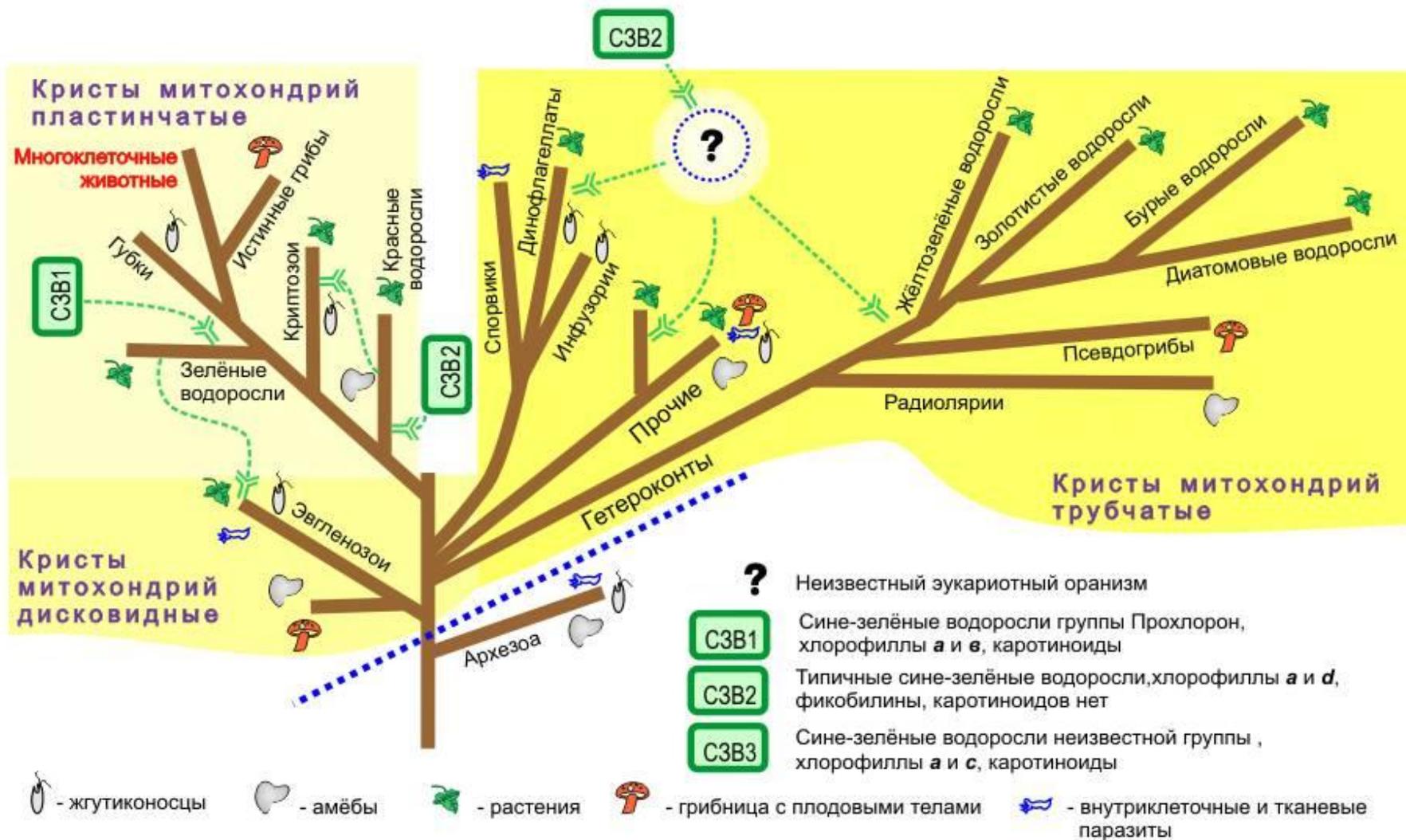
Филогения таких крупных групп создаётся только анализом эволюции макромолекул.



Аддитивное дерево, построенное по различиям в транспортных РНК.

Филогенетические связи между 8 группами позвоночных животных (верхняя схема) и различия по числу аминокислотных замен ( $K_{aa}$ ) у тех же видов (нижний график) по  $\alpha$ -цепям гемоглобинов (черные точки) и  $\beta$ -цепям (светлые точки). Из Кимура, 1985)

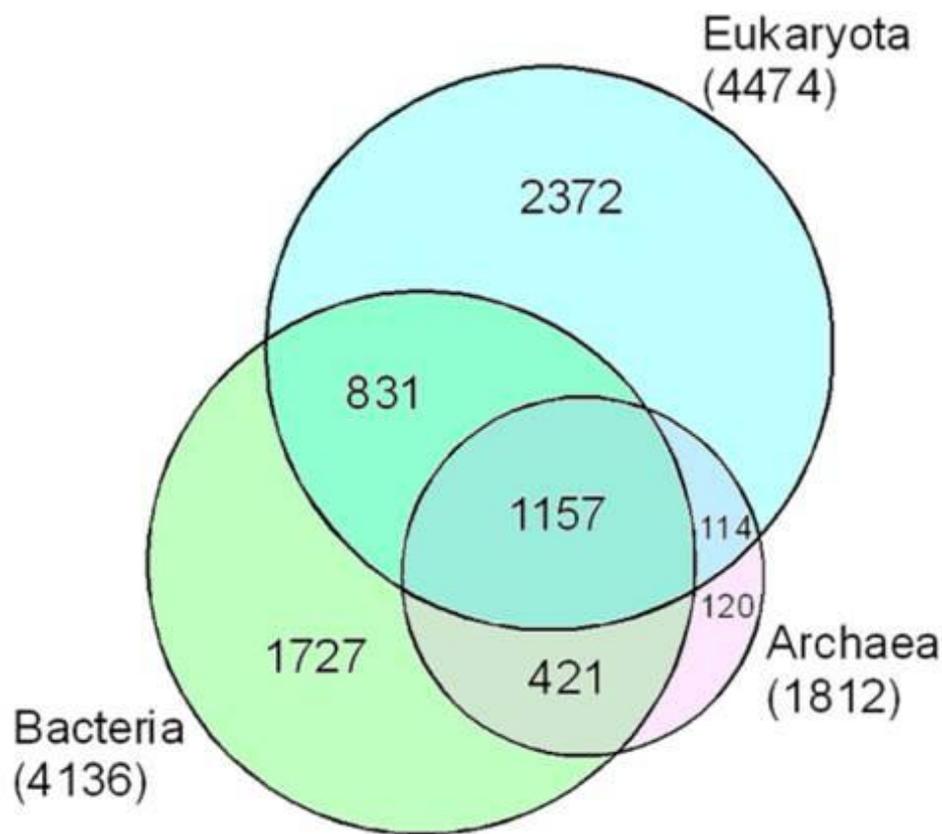
# Макроэволюция – современные сложности



Эволюционное дерево эукариот.

Точки ответвления от основного ствола выше эвгленозоев проставлены произвольно.

# Горизонтальный перенос генов – к чему это приводит

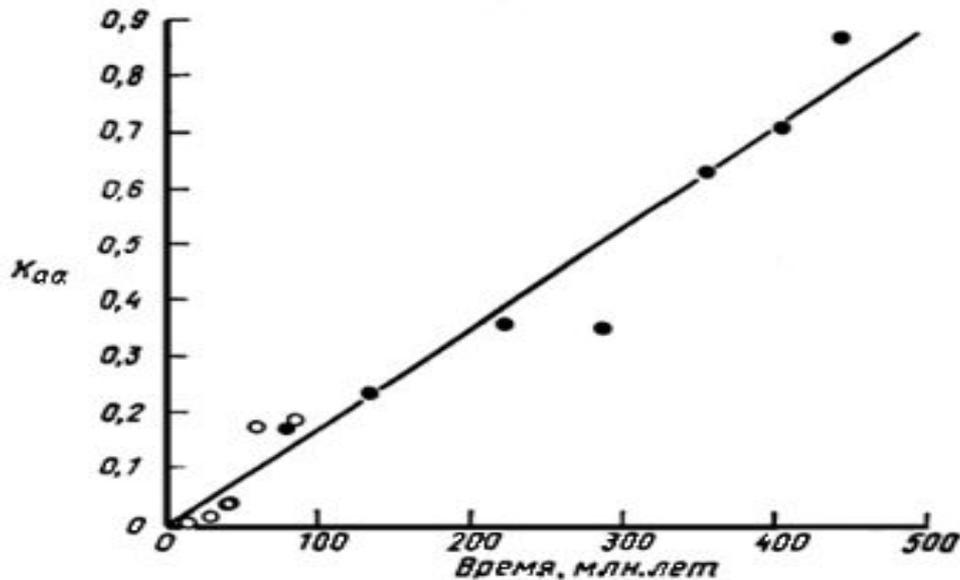
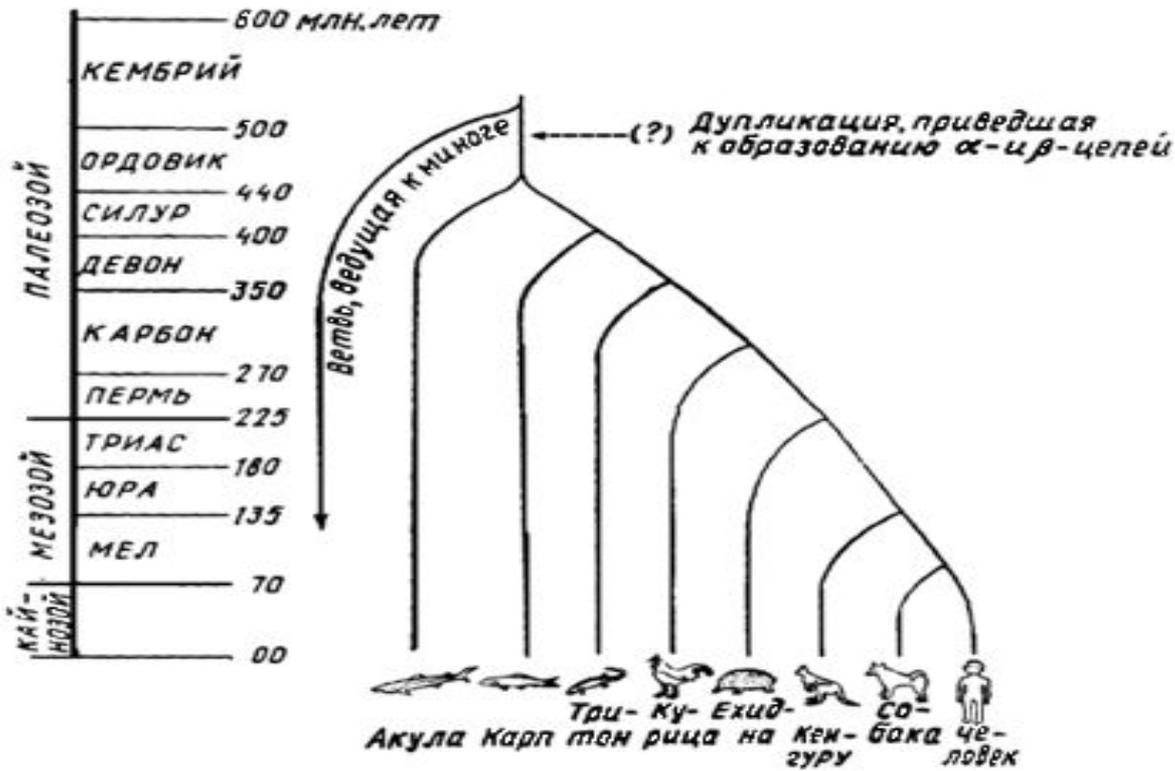


Количественное соотношение общих и уникальных белковых доменов у архей, бактерий и эукариот. Площади фигур примерно пропорциональны числу доменов (из А.В.Марков, А.М.Куликов, 2004).

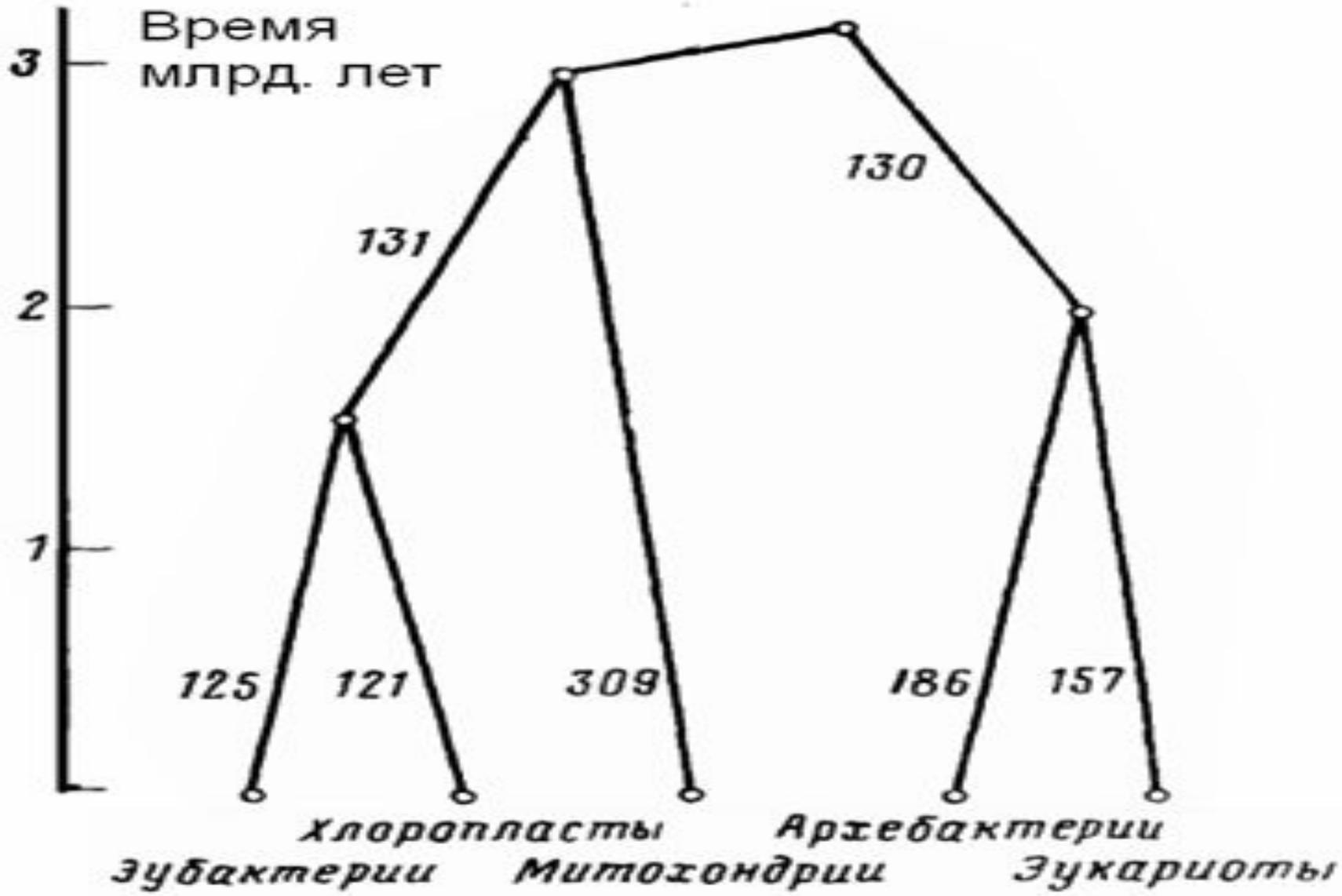
- Прокариоты представлены двумя царствами – *архебактерии* и *эубактерии*
- **Домен** – консервативная последовательность аминокислот, присутствующая в нескольких (обычно во многих) белковых молекулах у разных организмов. Большинство доменов характеризуются строго определенной функцией и представляют собой функциональные блоки белковых молекул.
- В геноме эукариот белки, ответственные за операции с геномом (репликация, транскрипция, трансляция) и белки, осуществляющие операции с мембранами – от архей, белки, белки основного обмена – от эубактерий.
- существует гипотеза, что первичный прокариотический безъядерный организм, образован путем слияния архебактерии с эубактерией, причем базовый энергетический метаболизм этого организма имел эубактериальную природу (гликолиз, брожение)

# Макроэволюция – современные сложности

- К настоящему времени возможности морфологического, эмбриологического и палеонтологического методов анализа филогении практически исчерпаны. С их помощью удалось создать картину эволюции позвоночных животных и сосудистых растений сравнительно полно, беспозвоночных - частично.
- Низшие растения и прокариоты не поддаются традиционному анализу.
- Начиная с 80-х годов наблюдается стремительный прогресс. В общих чертах намечены контуры филогенетических связей всего живого. Общая конструкция оказалась совершенно неожиданной.
- В основе нового знания лежит новый метод – исследование эволюции молекул, сначала – нейтральной, потом, уже в нынешнем веке, адаптивной.
- На начальном этапе эволюции наблюдается активный *«горизонтальный» перенос генов* – их обмен между представителями очень далёких систематических групп. Это основной фактор эволюции архейской и в меньшей степени протерозойской биот.
- У эукариот он сопровождается слиянием клеток или поглощением клетки клеткой с самой разной степенью автономии отдельных компонентов общего суперорганизма (симбиогенетическая теория).
- Филогенетическая схема на этом уровне – не дерево, а сеть.



Филогенетически  
е связи между 8  
группами  
позвоночных  
животных  
(верхняя схема) и  
различия по  
числу  
аминокислотных  
замен ( $K_{\alpha\alpha}$ ) у тех  
же видов  
(нижний график)  
по  $\alpha$ -цепям  
гемоглобинов  
(черные точки) и  
 $\beta$ -цепям (светлые  
точки)



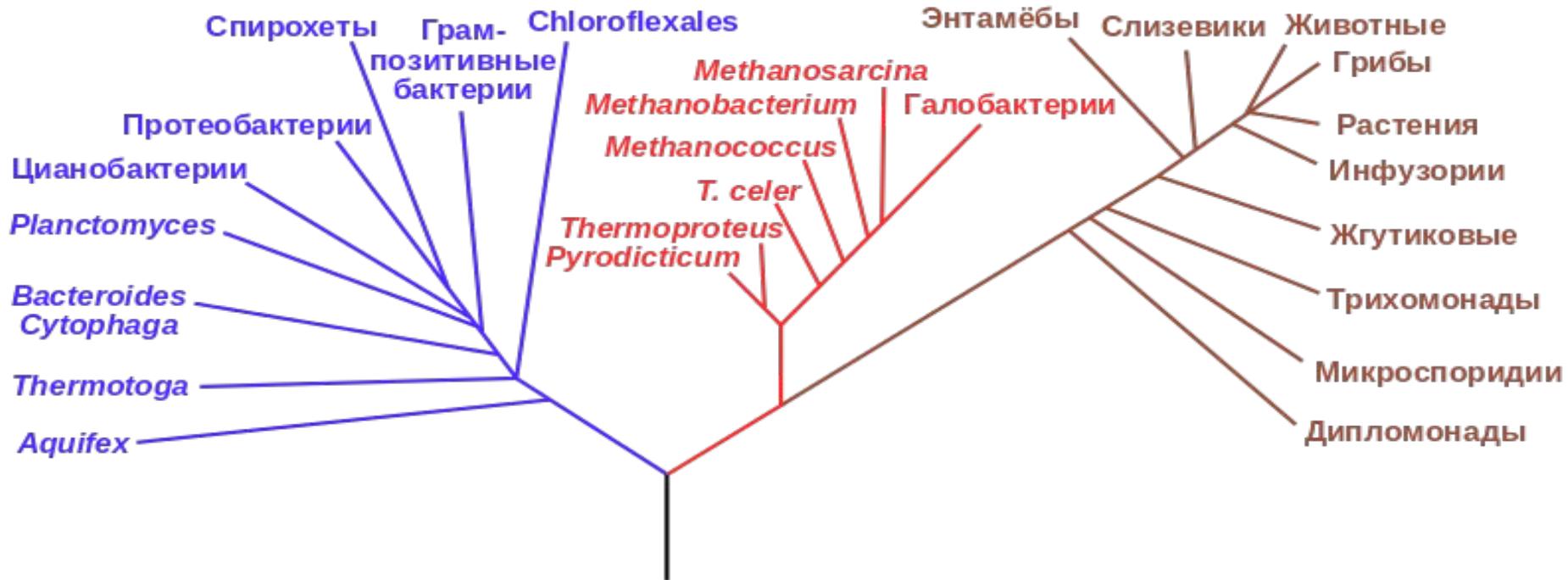
5. Аддитивное дерево, - по различиям в транспортных РНК.

# Филогения живых организмов

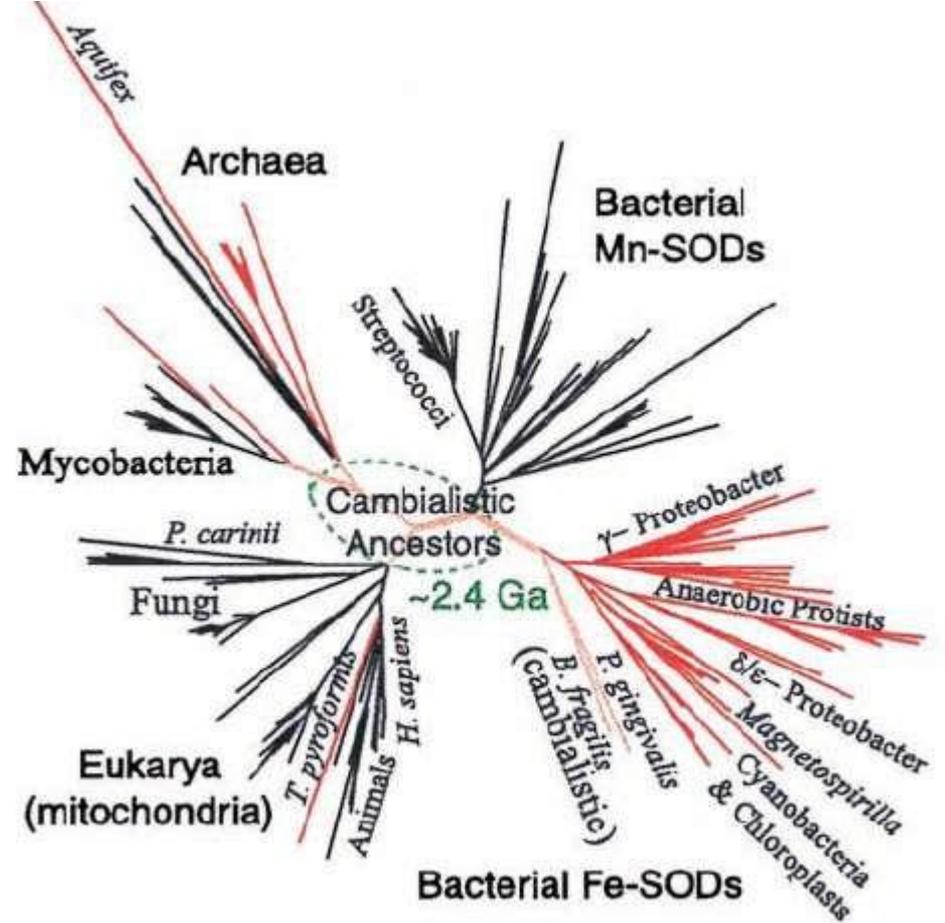
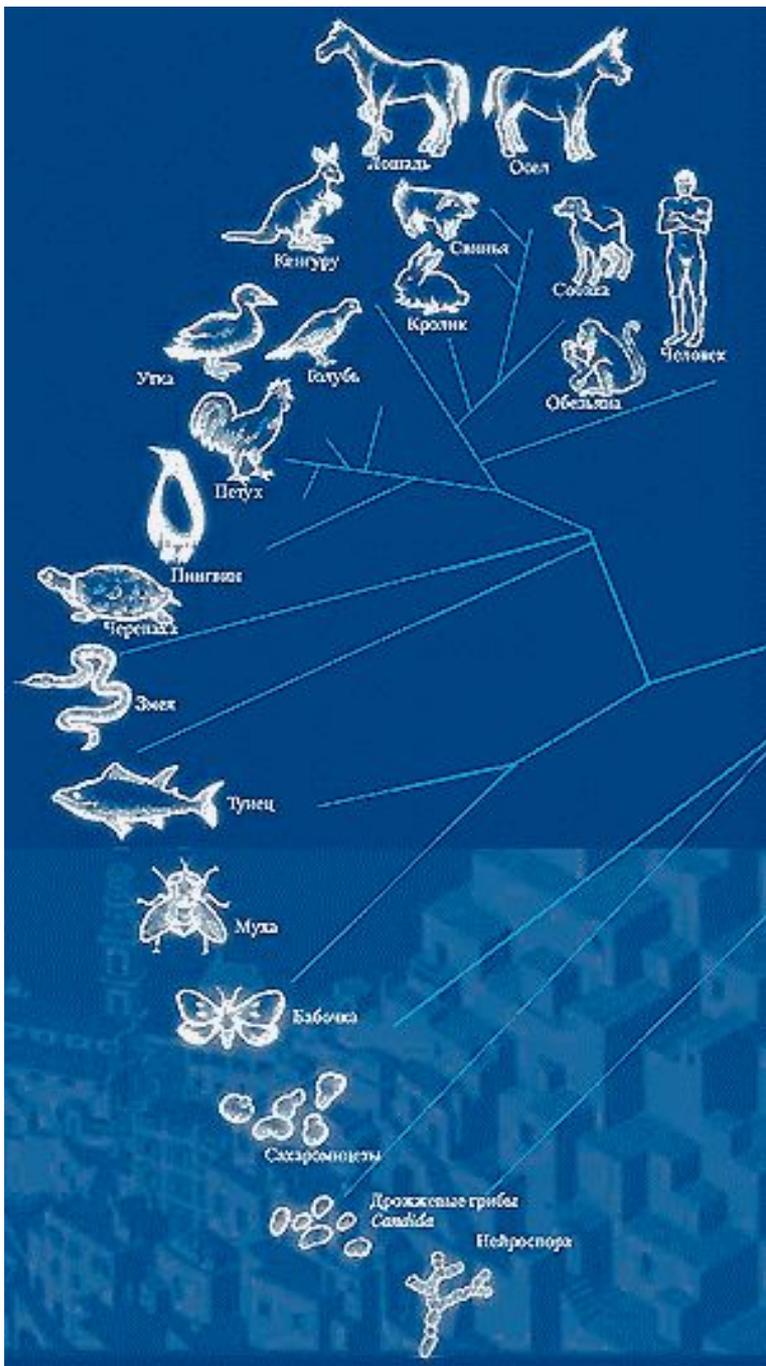
Бактерии

Археи

Эукариоты



Филогенетическое древо, построенное на основе анализа последовательностей генов [pРНК](#), показывает общее происхождение организмов всех трёх [доменов](#): [Бактерии](#), [Археи](#), [Эукариоты](#).



Бескорневое филогенетическое древо, построенное на сравнительном анализе генов, кодирующих синтез Fe- и Mn-супероксиддисмутазы (SOD). Красным цветом выделены Fe-, оранжевым — камбиалистические (Fe или Mn), черным Mn-супероксиддисмутазы.

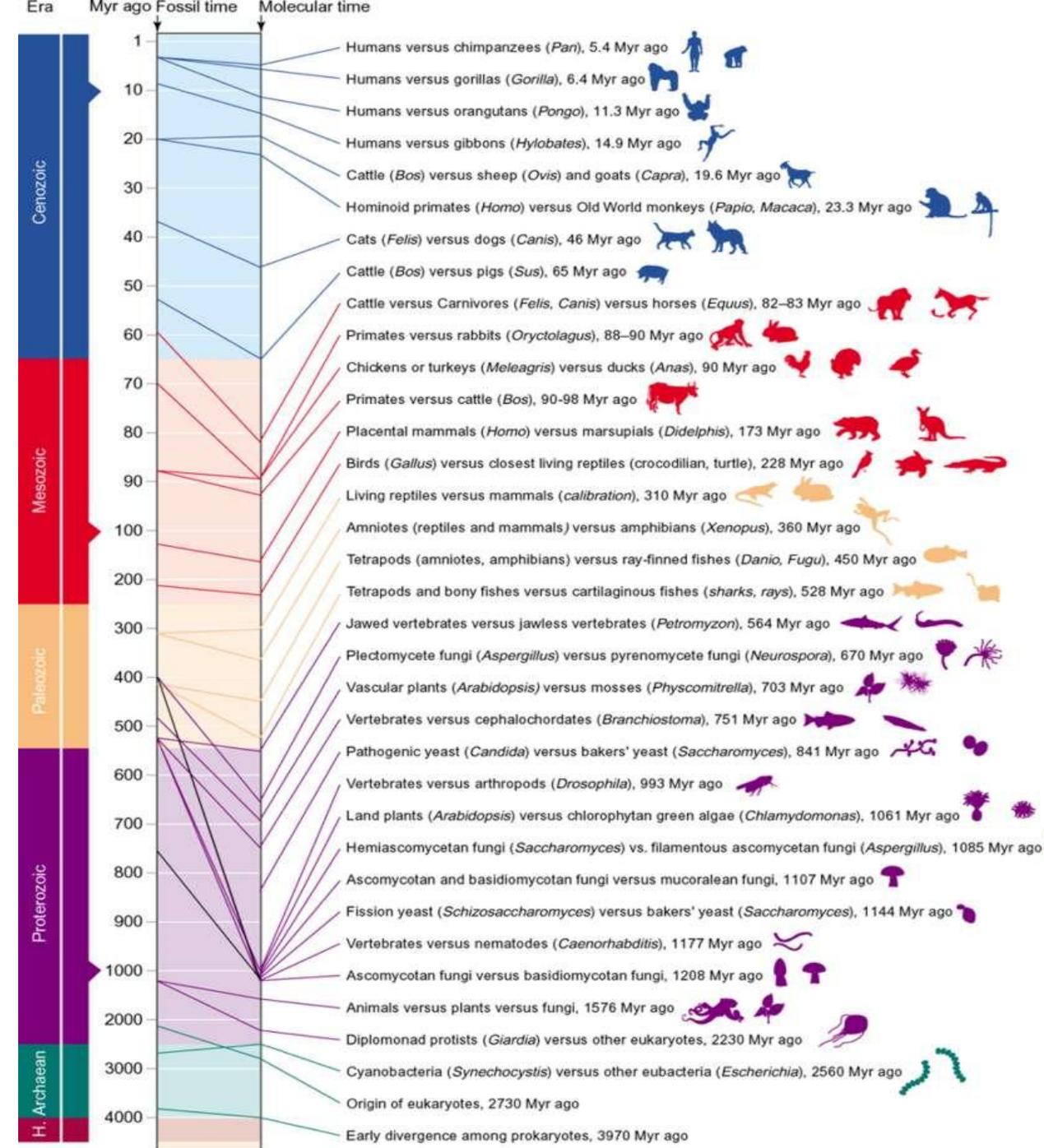


**Количественная оценка различий по молекулярным структурам** (генетическая дистанция) дает собственное время дивергенции, напрямую несопоставимое для разных групп организмов.

Перевод его в единое для них абсолютное время (в миллионах лет) осуществляется посредством калибровки «молекулярных часов».

Для этого вычисленные дистанции сопоставляются с временем появления в палеонтологической летописи первых представителей монофилетических групп, выявленных молекулярными средствами.

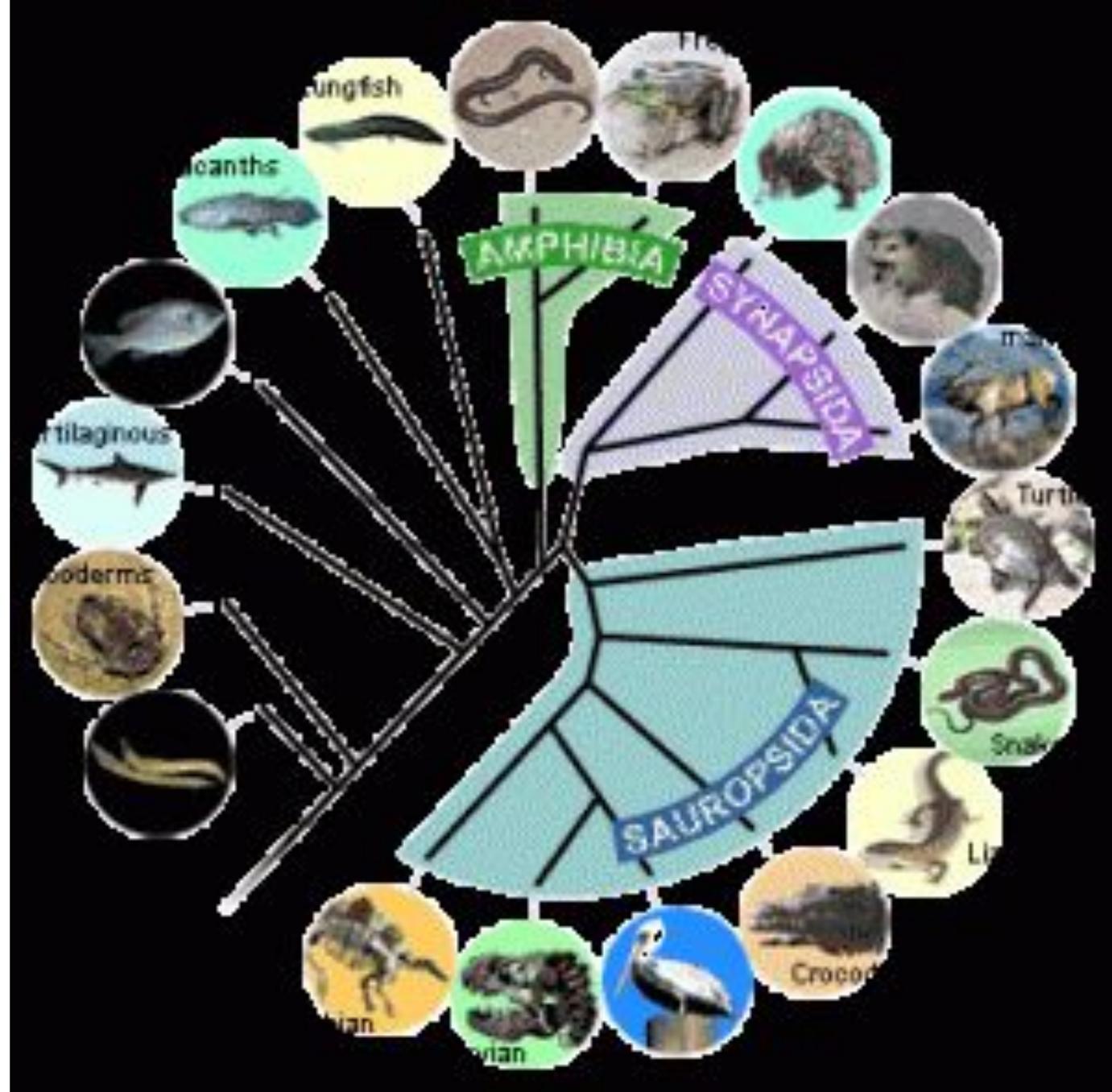
Затем проводится перерасчет дистанций в единицах скорости изменения первичной структуры



**Сравнение времени дивергенции основных групп органического мира по данным ископаемой летописи и молекулярных часов.**

**Масштаб шкалы времени меняется на границах интервалов 10-100, 100-1000 и 1000-5000 млн. лет. Конфликт данных палеонтологии и геномики заметно увеличивается по мере перехода к более ранним этапам биологической эволюции..**

- Задача калибровки «молекулярных часов» не решается в рамках самой молекулярной биологии: результат зависит от палеонтологических данных.
- Здесь очень важны точность определения времени захоронения ископаемых остатков и правильность их отнесения к группам, выделенным по молекулярным маркерам.
- Кроме того, разные методы оценки генетических дистанций, а также самой калибровки «часов» могут давать разные результаты.
- Все это служит серьезным основанием для критики исходной упрощенной трактовки концепции «молекулярных часов». Накопленные данные показывают, что скорость изменения первичной структуры различна для разных макромолекул, а для одних и тех же макромолекул – для разных их участков и в разных группах организмов. Значит, универсальных «молекулярных часов» не существует в силу неравномерности их хода.



## 6. **Генофилетика** (филогеномика)

– раздел новой филогенетики, в котором заключения о кладистической истории выводятся на основании анализа исключительно **молекулярно-генетических данных**.

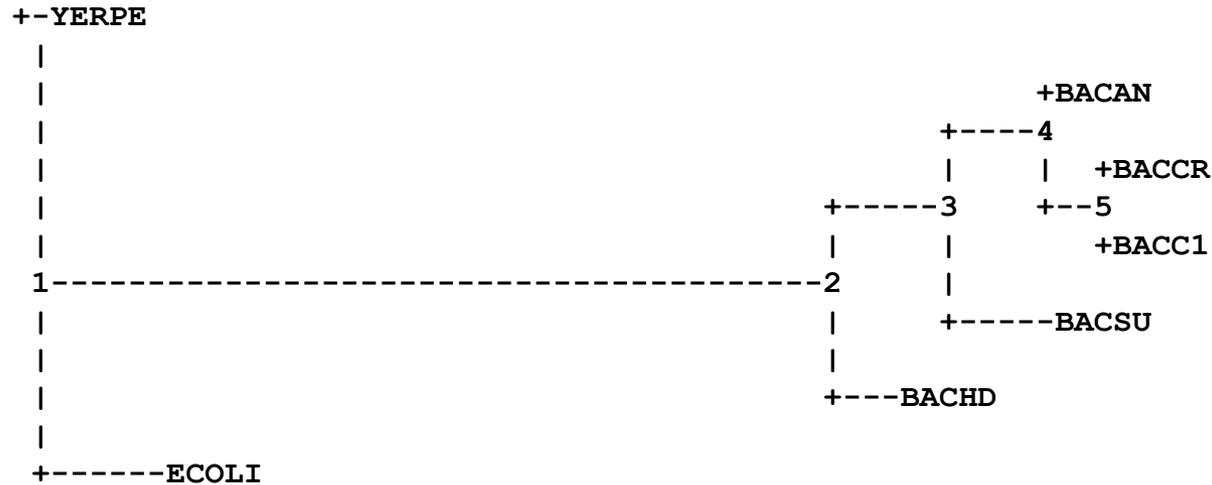
Это новейший этап развития молекулярной филогенетики, связанный с изучением **нуклеотидных последовательностей**.

Теоретические предпосылки для использования таких данных в филогенетике были сформулированы в рамках (СТЭ), которая свела эволюцию к изменениям, протекающим на генетическом уровне. На этом основании была выдвинута идея: **чем «ближе» признаки к генотипу, тем больше их значение для филогенетических реконструкций**.

Получение технического доступа к первичной структуре информационных макромолекул расценено как «молекулярная революция» в

- В генофилетике при реконструкции родственных отношений особое значение придается **изменениям в первичной структуре макромолекул**, не связанным с выработкой частных адаптаций.
- Такая трактовка эволюции вполне согласуется с принципами кладистики, что объединяет последнюю и генофилетику в рамках новой филогенетики.
- В генофилетике организм сводится к первичной структуре биополимеров, каждый элемент которых (нуклеотид) рассматривается как отдельный признак, а их может набираться несколько тысяч.
- Суждения о **родстве** базируются на **суммарной оценке сходства по этим элементарным признакам**, причем чем их больше (чем длиннее последовательность), тем более надежными считаются эти суждения. Поэтому единственный приемлемый метод оценки сходства – **количественный**.

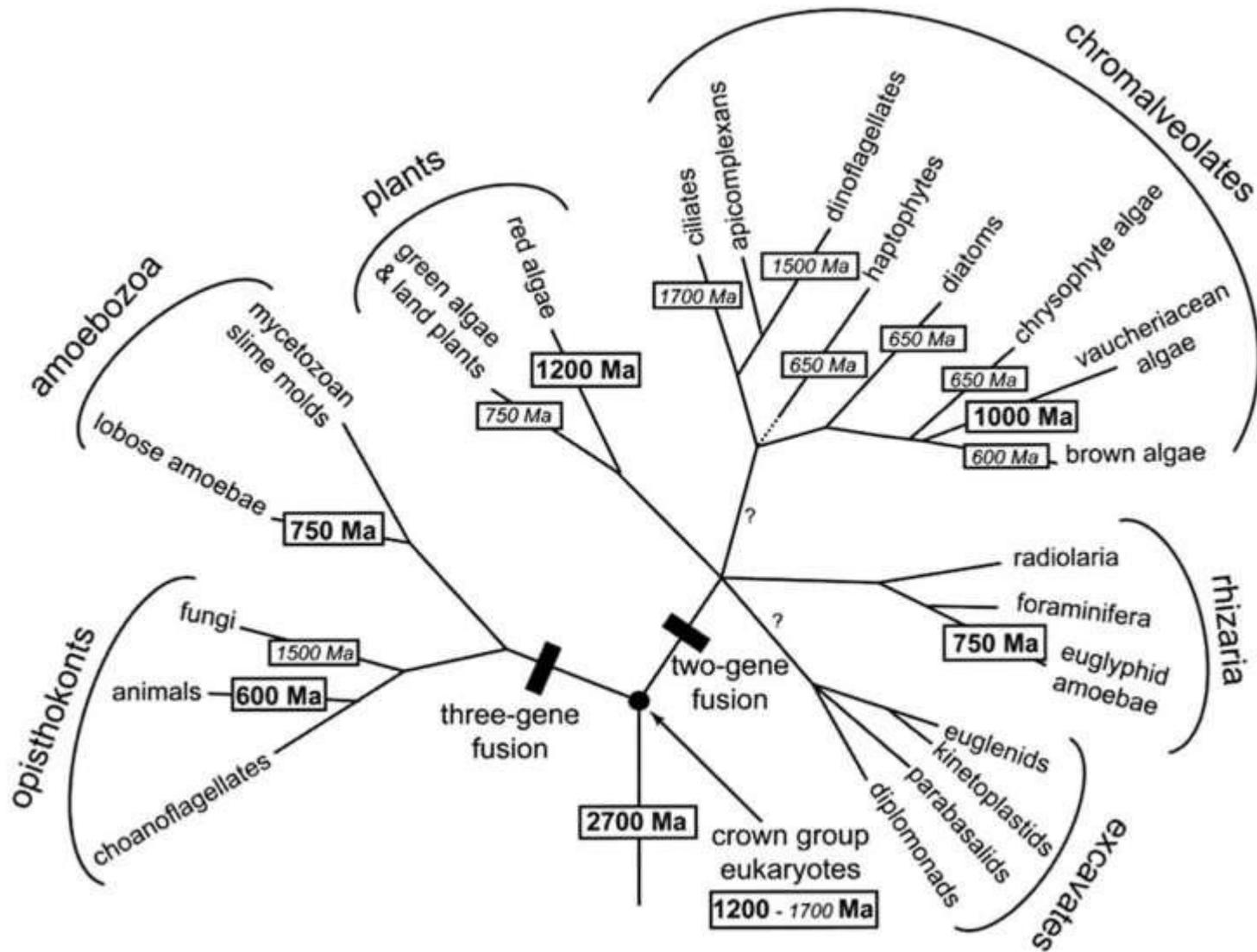
# Реконструкция предковой последовательности



node	Reconstructed sequence (caps if > 0.95)					
1	latMSqsPIE	LKGSSFTLSV	VHLHdsrPeV	IrQALqeKvd	QAPAFKKnAP	VViNVatLpn
YERPE	---MSQSPIE	LKGSSFTLSV	VHLHDSRPEV	IRQALQEKVD	QAPAFKKNAP	VVINVATLPN
2	MttqKqQaVT	IKGTKdGLTl	HLDDrCSFDs	ivgeLaeKLS	skHYymedgp	rlIqVkVlpn
3	MktKKQqNVT	IKGTKdGLTl	HLDDcCSFdE	LLdeLqeKLS	tehYyDGdGq	klIeVHVlpd
4	MEEKKQQNVT	IKGTKDGITL	HLDDCCSFSE	LLKELDEKLS	TeHYDGDGR	SLIEVHVlpd
BACAN	MEEKKQQNVT	IKGTKDGITL	HLDDCCSFSE	LLKELDEKLS	T-HYYDGDGR	SLIEVHV---
5	MEEKKQQNVT	IKGTKDGITL	HLDDCCSFSE	LLKELDEKLS	TeHYDGDGR	SLIEVHVlpd
BACCR	MEEKKQQNVT	IKGTKDGITL	HLDDCCSFSE	LLMELDEKLS	T-HYYDGDGR	SLIEVHV---
BACC1	MEEKKQQNVT	IKGTKDGITL	HLDDCCSFSE	LLKELDEKLS	T-HYYDGDGR	SLIEVHV---
BACSU	MKTKKQQYVT	IKGTKNGLTl	HLDDACSFDE	LLDGLQNMLS	IEQYTDGKGQ	K-ISVHV---
BACHD	MTTQKKQAVT	IKGTKDGLTF	HLDDRCsFDs	IVGELAEKLS	SKHYQMEDQP	R-IQVKV---
ECOLI	---MSNTPIE	LKGSSFTLSV	VHLHEAEPKV	IHQALEDKIA	QAPAFKKhAP	VVLNVSALED

# Реконструкция филогении

по биологическим  
последовательностям



**Современные представления о филогении эвкариот, основанные на синтезе данных ультраструктурных исследований и сравнительной геномики**



Возможности **генофилетики** существенно **ограничены** тем, что молекулярно-генетические данные, пригодные для филогенетических исследований, накоплены пока лишь для несколько десятков тысяч из почти 2 млн. современных видов, известных науке.

Есть и многие миллионы вымерших видов, по которым такого рода данные никогда не будут доступны.

Все это делает особо актуальной проблему неполноты выборки: чем меньше в исследуемой группе представлено относящихся к ней таксонов, тем менее точна оценка филогенетических отношений между ними