

# **Элементарные факторы ЭВОЛЮЦИИ**

Лекция №7

# Элементарное эволюционное явление

- — изменение генотипического состава популяции

Свойство популяции - генетическая гетерогенность

*Даже недавно возникшие клоны и чистые линии очень скоро под давлением мутационного процесса становятся гетерогенными смесями.*

Эта гетерогенность определяется

- давлением мутационного процесса,
- комбинаторикой, рекомбинацией генотипов в процессе перекрестного скрещивания.

# Давление среды

- При отсутствии давлений со стороны среды или сохранении постоянства условий генетический состав популяций будет оставаться в среднем статистически неизменным долгое время.

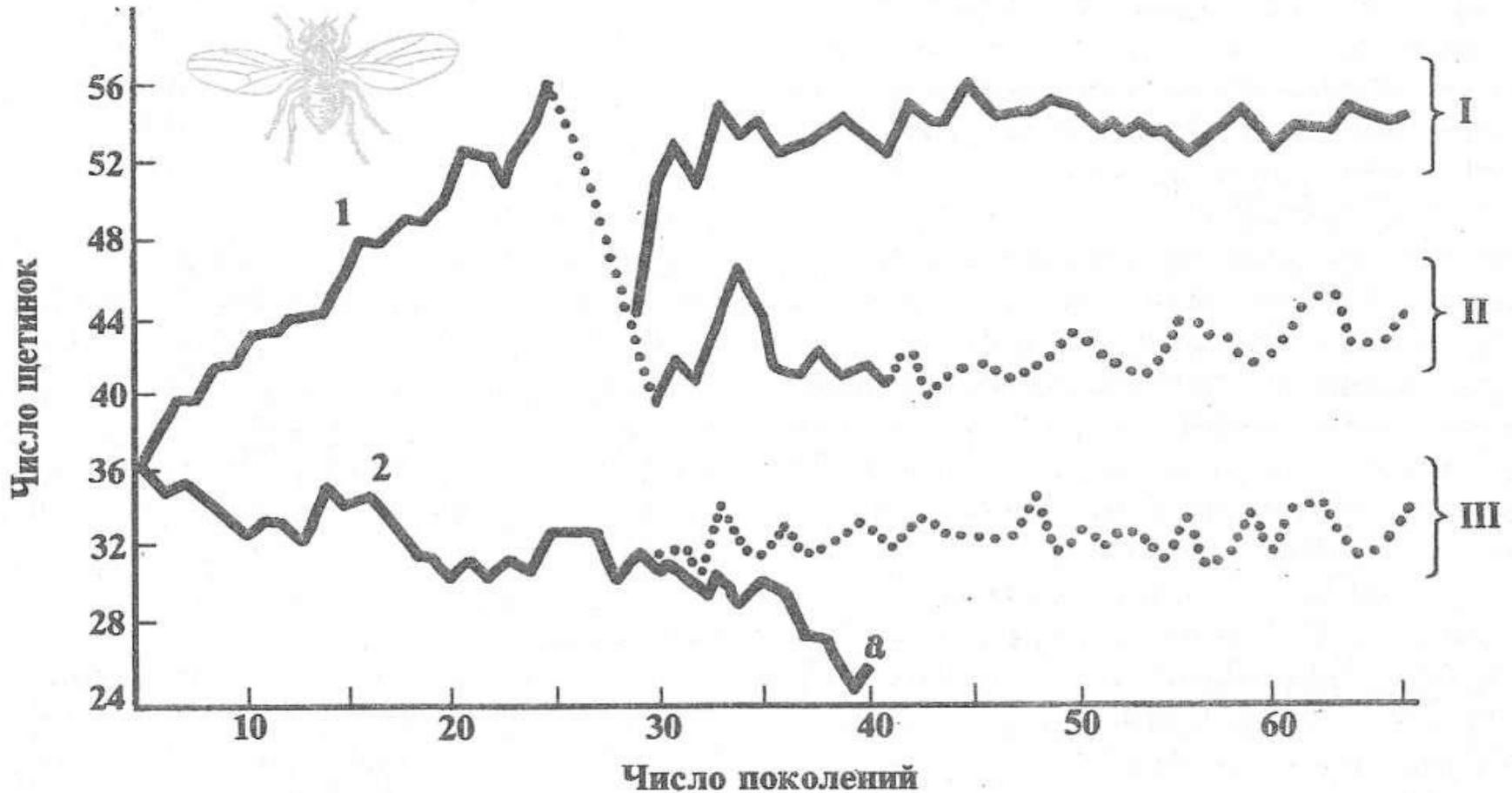
# **Элементарное эволюционное явление**

- Когда популяция испытывает сильное давление со стороны каких-либо внешних факторов, то неизбежно произойдет **изменение генотипического состава популяции.**
- **Эволюционно значимо длительное изменение генофонда.**

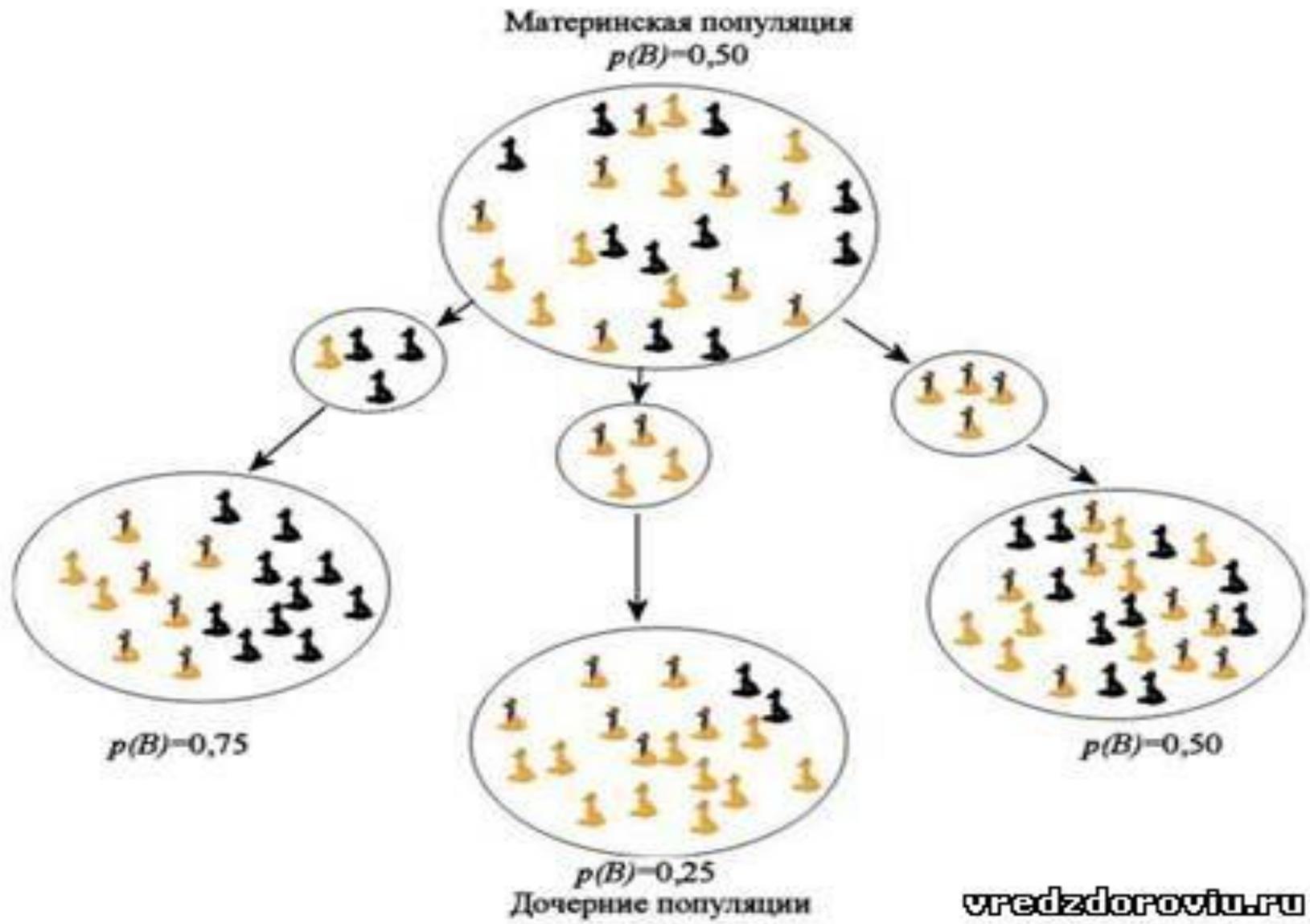
# **Элементарное эволюционное явление**

- **Изменение генофонда длительное, направленное, необратимое, — элементарное эволюционное явление.**
- **Без изменения генотипического состава популяции невозможно протекание любого эволюционного процесса**

# пример с изменением числа абдоминальных щетинок у дрозофилы



- Пример возникновения элементарного эволюционного явления при искусственном отборе по числу абдоминальных щетинок в эксперименте с *Drosophila melanogaster*
- Пунктир — линии без отбора; а — вымерла из-за стерильности потомства.
- Отбор на увеличение (1) и уменьшение (2) числа щетинок в течение поколений способствовал возникновению линий с их разным числом (I-III)



# Динамика эволюционного процесса

- Устойчивое изменение генотипического состава популяции - в результате естественного отбора – направляющий эволюционный фактор.
- Элементарное эволюционное явление — достаточно длительное изменение генотипического состава
- Это переход одного генотипического равновесия в другое.
- На этом (*самом низком*) эволюционном уровне процесс эволюции необратим

# 1. Мутации – фактор эволюции

- Мутации — элементарный эволюционный материал.
- Процесс возникновения мутаций — постоянно действующий элементарный эволюционный фактор
- Этот процесс оказывает давление на популяцию.
- *Значительная часть (от нескольких до нескольких десятков процентов) особей в популяции — носители вновь возникших мутаций. Постоянно идущий в природе мутационный процесс ведет к изменению в популяции частоты одного аллеля по отношению к другому. Хотя по каждому отдельному гену давление мутационного процесса обычно невелико, при наличии же большого числа генов в организме оно оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции (в сочетании с генетической комбинаторикой).*

# Генетическая комбинаторика

- **Свободное** скрещивание в популяции - множество новых сочетаний аллелей.
- Эта генетическая комбинаторика изменяет значение мутаций: они оказываются в разной генотипической среде.
- Реально осуществленная часть комбинаций определяет генетическую уникальность любой особи - естественный отбор!

# Комбинативная изменчивость

- механизм распределения хромосом в мейозе
- случайная встреча гамет при оплодотворении
- процессом кроссинговера - фактор, повышающий гетерогенность популяций. Подсчитано, что около 98% всех наследственных изменений в популяции обязано своим распространением процессу генетической комбинаторики первично сравнительно редких мутаций.

# Генетическая стабильность

- Безграничная изменчивость вредна
- не позволяла бы закрепляться полезным комбинациям генов
- механизмы, ведущие к понижению генотипической изменчивости.
- *Митоз, группы сцепления* в хромосомах, на уровне ДНК — механизмы репарации.
- На уровне популяции ограничение изменчивости - нарушением *панмиксии* (панмиксия никогда не бывает абсолютной) и гибелью в борьбе за существование.

# Пример – отбор бескрылых насекомых

- У классического объекта генетиков дрозофилы описано немало мутаций, затрагивающих крылья, вплоть до их полной редукции. три из них: *cut* («обрезанные крылья»), *vestigial* («зачаточные») и *apterous* («бескрылость»). Французский генетик Ж. Тесье содержал экспериментальную популяцию дрозофил, в которой мутанты *vestigial* были смешаны с диким типом в открытых ящиках на террасе рядом с морем. Через два месяца численность мух с зачаточными крыльями поднялась с 2,5 до 67%. В безветренные дни число гомозигот *vestigial* не повышалось: а когда ящики с популяцией перенесли в закрытое от ветра помещение, «дикие» мухи как более плодовитые стали вытеснять бескрылых. Появление бескрылых насекомых на океанических островах в результате естественного отбора подтвердилось экспериментально.

# **«Обезвреживание» мутаций в ЭВОЛЮЦИИ.**

- Мутации – чаще всего вредны («хуже» исходной нормы)
- Половой процесс - обезвреживание мутаций путем перевода их в гетерозиготное состояние.

# Ненаправленность мутационного процесса

- Спонтанный мутационный процесс статистичен и ненаправлен
- *Поэтому невозможно с точностью предсказать, где и когда произойдет та или иная мутация, но можно сказать, что такая мутация с определенной вероятностью появится в данном локусе.*

# Значение мутационного процесса как эволюционного фактора.

- поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций
- это основа для действия других факторов эволюции - естественного отбора.
- Мутационный процесс - возникновение наследственной изменчивости - возможность приспособления популяций к изменениям условий среды.
- *груз мутации, непрерывно пополняемый мутационным процессом,— это цена возможности сохранения в измененных условиях завтра, приобретения новых признаков и свойств и освоения ранее недоступных условий существования.*

## 2. Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор

- Колебания численности популяции — волн жизни (популяционные волны).
- Популяционные волны - самостоятельный фактор эволюции.
- Действие волн жизни - неизбежное, случайное уничтожение особей,
- редкий перед колебанием численности генотип (аллель) может сделаться обычным
- распространиться при естественном отборе.

# Классификация популяционных волн

Периодические колебания численности короткоживущих организмов

- характерны для насекомых, однолетних растений, грибов и микроорганизмов
- *весенние и осенние волны простудных заболеваний*
- сезонные колебания численности неодинаково отражаются на разных возрастно-половых группах популяции

# Непериодические колебания численности

- зависящие от сочетания разных факторов.
- благоприятные для данного вида (популяции) отношения в пищевых цепях: ослабление пресса хищников для популяций жертв или, например, увеличение кормовых ресурсов для популяций хищников.
- Такие колебания численности касаются не одного-двух, а многих видов и часто ведут к коренным перестройкам всего биогеоценоза.

# *Вспышки численности видов в новых районах*

- - отсутствуют их естественные враги.
- кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея, американская норка и ондатра в Евразии

# Резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами»

## Смены биоценозов

- наступление луговой растительности на болотистые места
- увеличение площади сухих лугов
- выгорание

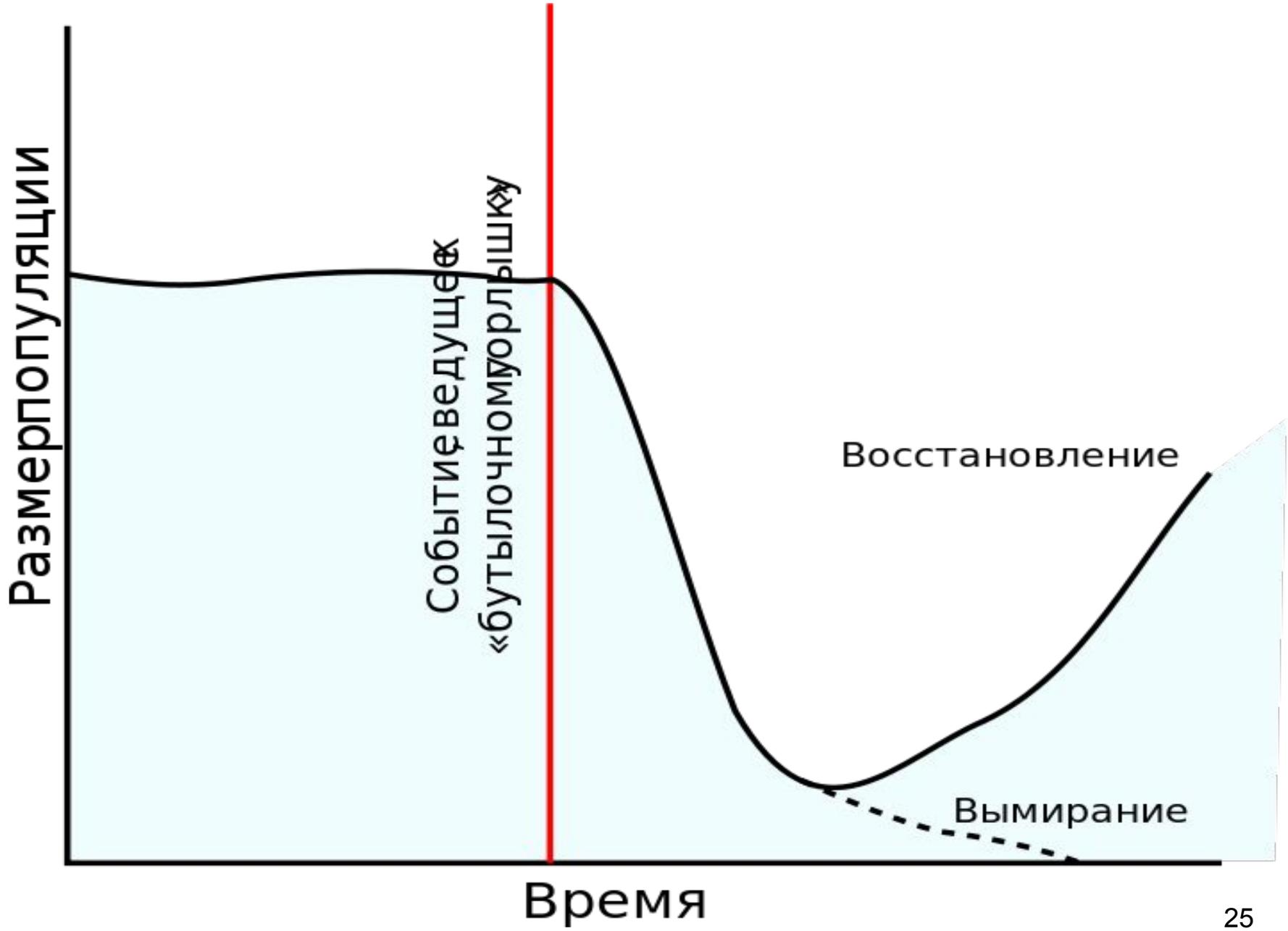
Виды с подвижными особями (крупные млекопитающие, насекомые, птицы) или живущими в глубоких слоях почвы страдают меньше неподвижных и малоподвижных форм, живущих в лесу на почве.

# **Эволюционное значение популяционных волн**

- **Эффект бутылочного горлышка — сокращение генофонда (т.е. генетического разнообразия) популяции**
- **из-за критического уменьшения её численности**
- **в дальнейшем восстановленного**

# Периоды в истории популяции

1. Первоначально - большое генетическое разнообразие, - многочисленность, благоприятные условия среды и широкий ареал обитания.
2. Численность сокращается до нескольких особей. Генофонд обедняется.
3. Численность популяции возрастает, но генетическое разнообразие не восстанавливается.
4. Создаются условия для случайного варьирования частот аллелей в популяции — дрейфа генов.
5. Также малые популяции подвержены инбридингу.



# Пример

- *Классическим примером действия эффекта является популяция гепардов. С использованием современных методов генетического анализа было установлено, что гепарды обладают очень малым генетическим разнообразием (предполагается, что в результате какой-то катастрофы выжила лишь одна пара особей). Недостаток генетического разнообразия поставил данный вид на грань вымирания. В настоящее время численность гепардов продолжает падать и насчитывает менее 20 тысяч особей. Эффект бутылочного горлышка сказался на жизнеспособности всего вида: у гепардов повышенная чувствительность к болезням и различные отклонения, приводящие к снижению плодовитости*

- Влияние популяционных волн может быть заметно в популяциях очень малой величины - при численности не более 500.
- в этих условиях популяционные волны вводят под действие естественного отбора редкие мутации (внося их в увеличенных концентрациях в популяционный генофонд)
- могут устранять обычные варианты.

- Популяционные волны - «поставщик» эволюционного материала.
- Теоретически давление популяционных волн, в малых по численности популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса.
- **действие популяционных волн статистично и ненаправленно**

# **Элементарные факторы ЭВОЛЮЦИИ**

Лекция № 8

# 3. Изоляция как элементарный эволюционный фактор

*Изоляция — возникновение любых барьеров, ограничивающих панмиксию.*

Значение изоляции - нарушение свободного скрещивания

Это ведет к увеличению и закреплению различий между популяциями

Без такого закрепления эволюционных различий невозможно формообразование.

# Виды изоляции

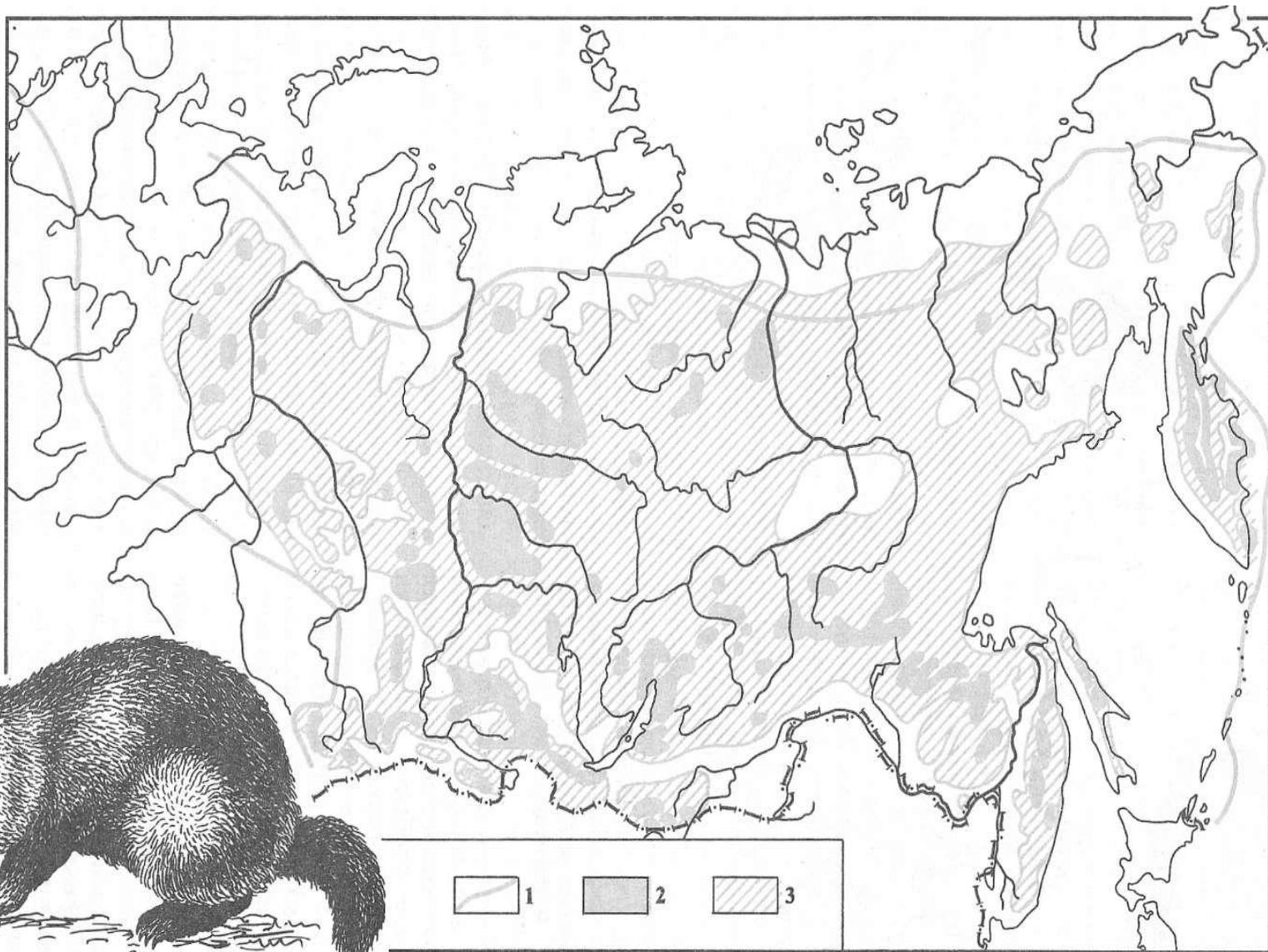
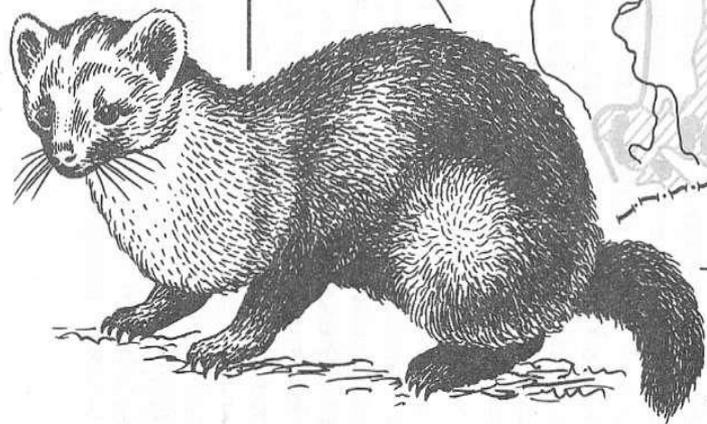
Пространственная (географическая)  
изоляция

- водные барьеры для «сухопутных» видов
- барьеры суши для гидробионтов и т.д

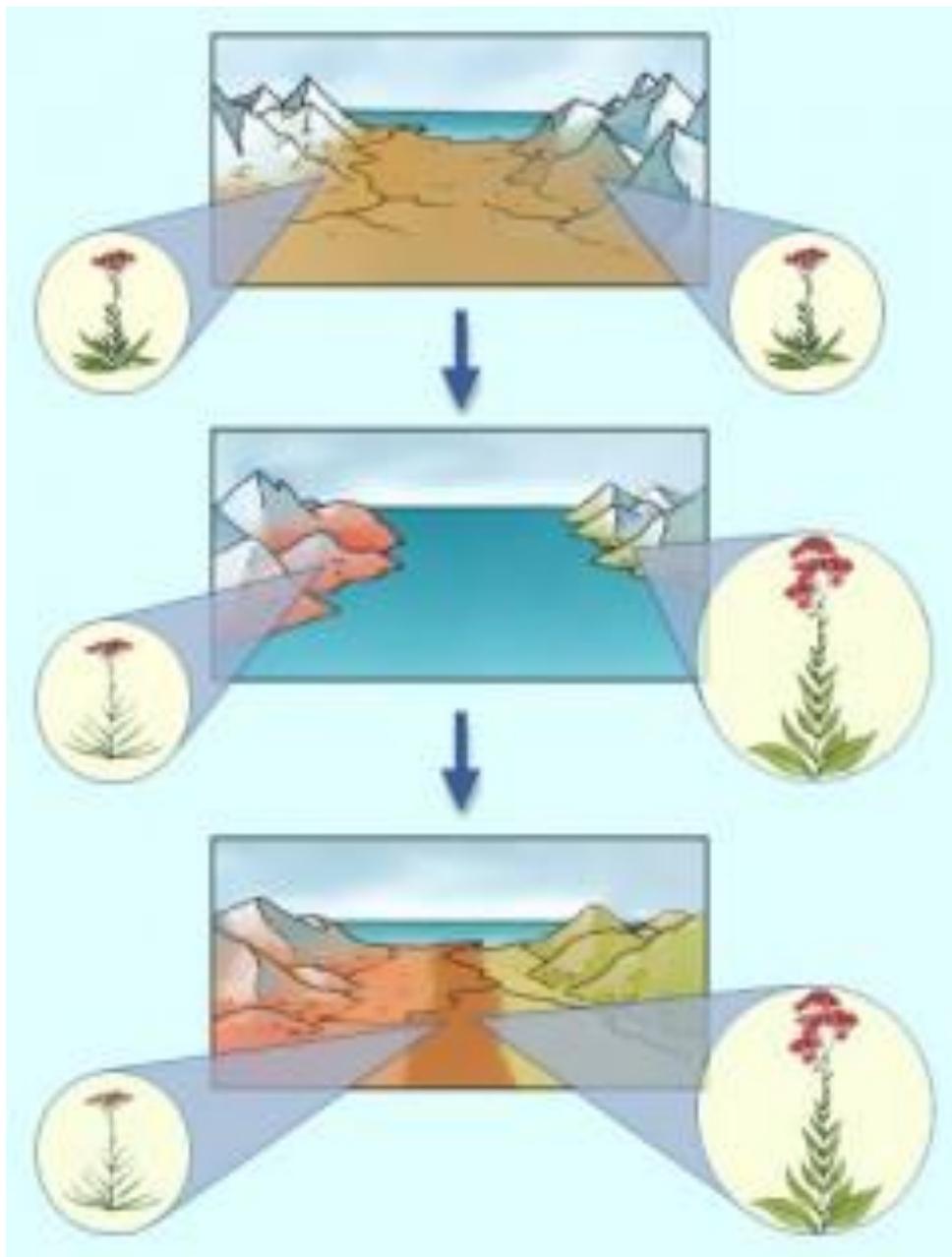
- *Так, на Гавайских островах популяции наземных улиток занимают долины, разделенные невысокими гребнями, преодоление которых моллюсками затрудняет сухость почвы и редколесье. Выраженная, хотя и не полная изоляция в течение многих поколений привела к ощутимым различиям фенотипов улиток из разных долин. В горах острова Оаху, например, один из видов улиток (*Achatinella mustelina*) представлен более чем сотней рас, выделяемых по морфологическим признакам.*

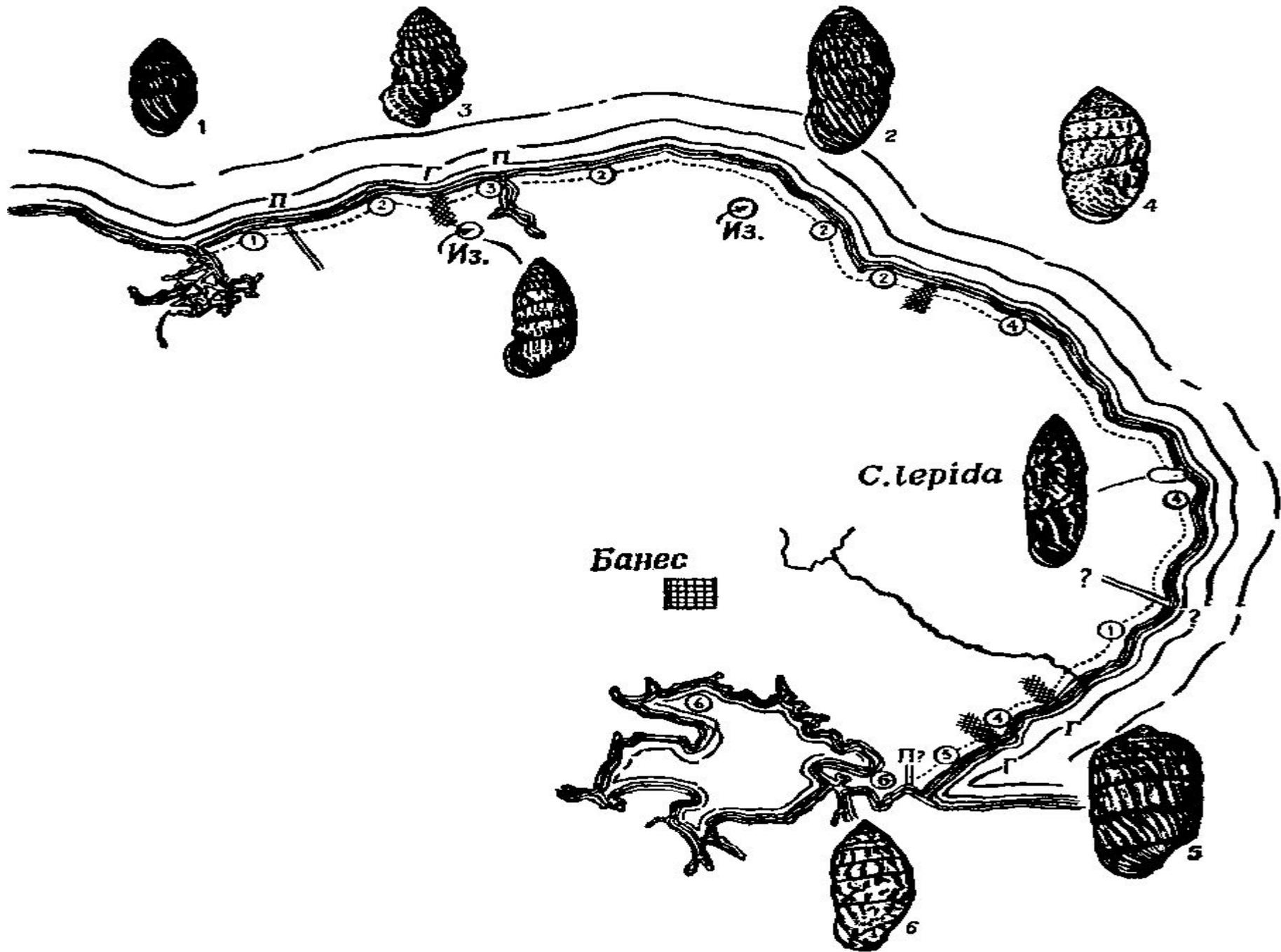
- У "береговой" рыбы бельдюги (*Zoarces viviparus*) в зависимости от места обитания (устье или конец фиорда) уменьшается число позвонков и лучей некоторых плавников. Сохранение изменчивости объясняется оседлым образом жизни бельдюги.
- Такая изменчивость наблюдается и у подвижных видов животных, например перелетных птиц с гнездовым консерватизмом. Так, молодь ласточек возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда, поэтому скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей.

- В связи с деятельностью человека в биосфере - пространственная изоляция разорванного ареала
- у соболя (*Martes zibellina*) — *результат интенсивного промысла*
- Возникновение разорванного ареала - возможное исчезновение вида.



- Возникновение пространственной изоляции связано с радиусом репродуктивной активности для особей вида





# Биологическая изоляция

- Экологическая изоляция
- Этологическая изоляция
- Морфофизиологическая изоляция
- Временная (сезонная) изоляция
- Генетическая изоляция

# Биологическую изоляцию

обеспечивают две группы механизмов

- устраняющие скрещивание (докопуляционные)
- изоляция при скрещивании (послекопуляционные).

# Экологическая изоляция

- животные не скрещиваются из-за неодинаковых сезонов или мест размножения
- *два обычных для средней полосы и обитающих в одних и тех же биотопах вида лягушек, в природе никогда не скрещиваются. Это происходит благодаря тому, что лягушки зимуют в различных местах, травяная - на дне водоемов, а остромордая - на суше. В силу этого травяные лягушки просыпаются и отправляются метать икру в водоемы на несколько недель раньше. К тому моменту, когда в те же самые водоемы приходят остромордые лягушки, у травяных период размножения заканчивается.*

# Пример

- На некошеных лугах большой погремок (*Alectorolophus major*) цветет и плодоносит в течение всего лета (А). При кошении в конце лета образовалась раса погремка, успевающая принести семена до начала покоса (Б). При более раннем покосе (В) возникли две расы — ранневесенняя и позднеосенняя. Позднеосенняя раса содержала растения, замедленно развивающиеся до начала покоса, очень низкие, не попадавшие под косу, но затем быстро зацветающие и успевающие дать семена до начала морозов. Пример фенологического полиморфизма



# ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

- осложнения спаривания, обусловленные особенностями поведения.
- *Вскрыто большое разнообразие и распространение способов этологической изоляции у животных.*
- *отличия в ритуале ухаживания и обмене зрительными, звуковыми, химическими раздражителями будут препятствовать продолжению ухаживания.*

- *Так, подвиды щеглов - седоголовый (Carduelis carduelis carduelis) и черноголовый (C. c. brevirostris) имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны (Corvus corone cornix) из крымской и североукраинской популяций, внешне неразличимые, отличаются карканьем.*

# морфофизиологическая ИЗОЛЯЦИЯ

- морфофизиологические различия в органах размножения.
- несоответствия в строении и функции половых аппаратов или просто разница в размерах тела.
- У растений к этой форме изоляции ведет приспособление цветка к определенному виду опылителей.

# Генетическая изоляция

- создает непреодолимые барьеры скрещивания
- возникает в результате несовместимости генетических систем - гамет, хромосом из-за полиплоидии или массивных хромосомных перестроек, резко изменяющих хромосомные наборы гамет мутантов по сравнению с исходными формами.
- *Полиплоидия распространена среди растений.*
- *Разные виды плодовой мухи нередко различаются хромосомными перестройками*
- *Гибриды от скрещивания близкородственных форм со сниженной жизнеспособностью известны для серой и черной ворон. Указанный фактор изолирует популяции этих птиц в Европе*

# Генетическая изоляция

- Чаще генетическая изоляция развивается вторично вследствие углубления морфологических различий организмов из популяций, длительно разобщенных другими формами изоляции.
- *В первом случае генетическая изоляция предшествует дивергенции признаков и начинает процесс видообразования, во втором - она его завершает.*



число  
хромосом 36

72

108

144

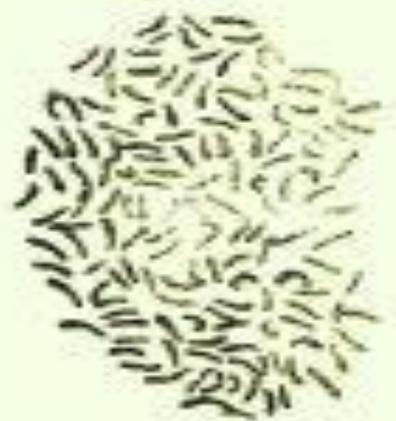
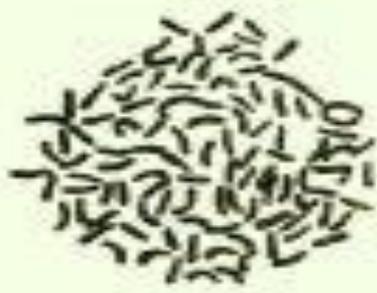
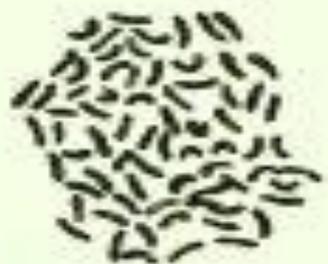


Рис. 3. Растения и наборы хромосом в соматических клетках *Solanum nigrum*

# ИЗОЛЯЦИЯ ПОСЛЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

- (собственно-генетическая изоляция)
- включающей гибель зигот после оплодотворения
- развитие полностью или частично стерильных гибридов
- пониженная жизнеспособность гибридов
- *В случаях, когда некий межвидовой гибрид достаточно жизнеспособен и способен к размножению, поколения его потомков будут содержать значительную долю нежизнеспособных, субвитальных, стерильных и полустерильных особей. Эти типы представляют собой неудачные продукты рекомбинации, возникшие при межвидовой гибридизации. Такое подавление мощности и плодовитости в гибридном потомстве называют разрушением гибридов (hybrid breakdown). Разрушение гибридов — последнее звено в последовательности преград, препятствующих межвидовому обмену генами.*

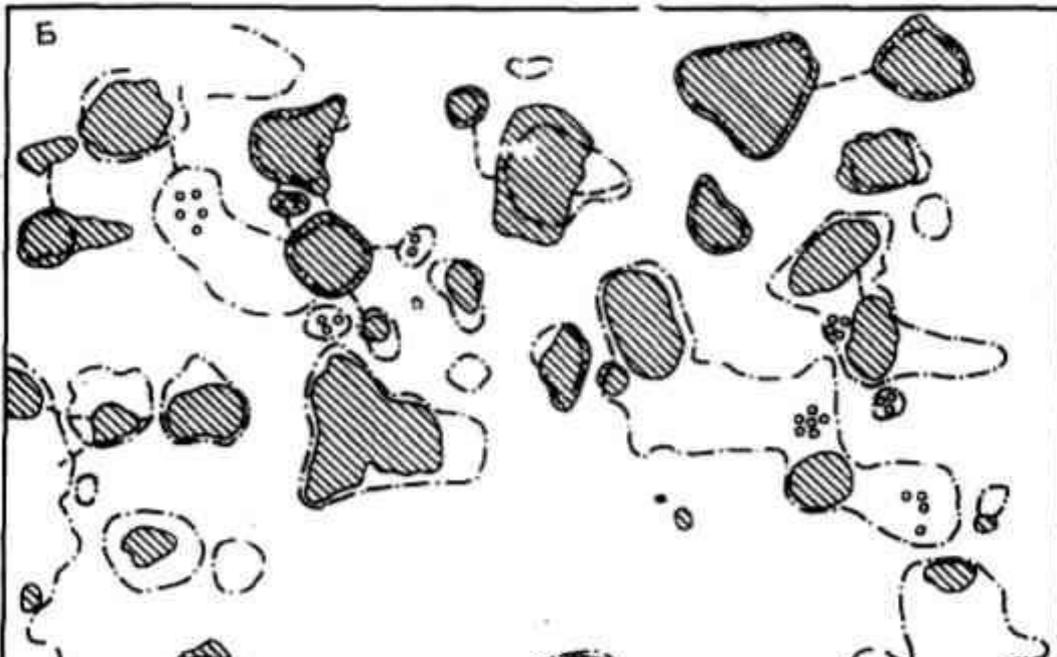
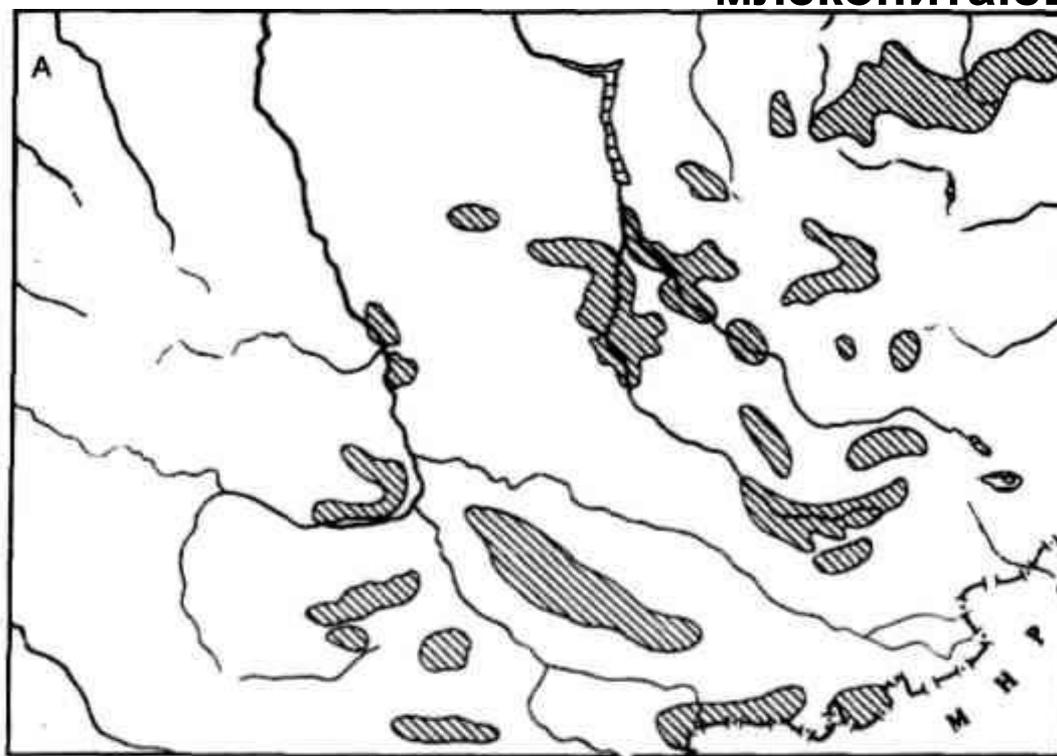
- Хотя в середине 50-х гг. и было установлено, что у человека и шимпанзе разное число хромосом (46 – у человека и 48 – у шимпанзе), директор Иеркесовского приматологического института в Атланте, один из «отцов-основателей» американской национальной приматологической программы Дж. Борн писал в 1971 г. о принципиальной возможности получения – путем

# Значение изоляции в ЭВОЛЮЦИИ.

- Изоляция не создает новых генотипов или внутривидовых форм.
- **Изоляция закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки,**
- разделенные барьерами части популяции или вида попадают под различное давление отбора.
- Изоляция ведет к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.
- Важная характеристика действия изоляции как фактора эволюции — это ее длительность.

# Действие изоляции на эволюционный материал

- **статистично и ненаправленно**
- на микроэволюционном уровне результат изоляции — возникновение *гомозиготизации* на окраинах ареала.
- давление изоляции обычно превосходит давление мутационного процесса, и, видимо, близко к величине давления волн жизни (в конкретных условиях эти величины могут быть различными).
- Изоляция расчленяет исходные популяции на две или более, а группы популяций — на различающиеся формы.
- **действие изоляции — обязательное условие всякого достаточно длительного этапа эволюционного процесса**



а Алтае; Б — узкочерепная  
ом из лугов Восточного Тян  
к другу, как 1 : 4000 (А — по  
й, 1964). 1 — границы по  
3 — тропинки; кружки норы

**Рис. 2. Основные варианты неравномерного распределения особей внутри ареала вида (схема)**  
а — ленточный тип; б и в — пятнистый, или островной, тип (по ТимофеевуРесовскому, 1939)

