

Факторы эволюции, их генетические основы



Факторы эволюции – агенты, вызывающие изменения частот генов в популяциях.

Для **пусковых механизмов эволюции** необходимы 3 типа факторов, оказывающих **давление** на популяции:

I. Факторы, поставляющие в популяции новый элементарный эволюционный материал:

1. мутационный процесс

2. комбинативная изменчивость

**3. колебания численности популяции
(волны жизни)**

4. дрейф (поток) генов

Действуют случайно и не направленно

II. Факторы, расчленяющие исходную популяцию на две или несколько новых

Все формы изоляции

- Роль - закрепляют генотипические различия в разных частях ареала популяции
- Действуют случайно и ненаправленно

III. Факторы, собственно направляющих эволюционный процесс

Все формы естественного отбора

Все группы факторов действуют совместно и оказывают давление на популяцию, изменяя ее генотипический состав.

I. Факторы - поставщики

1. Мутационный процесс - изменение частот аллелей в результате мутаций.

- Эффективность действия этого фактора определяет

а) скорость самого процесса

б) количество жизнеспособных признаков

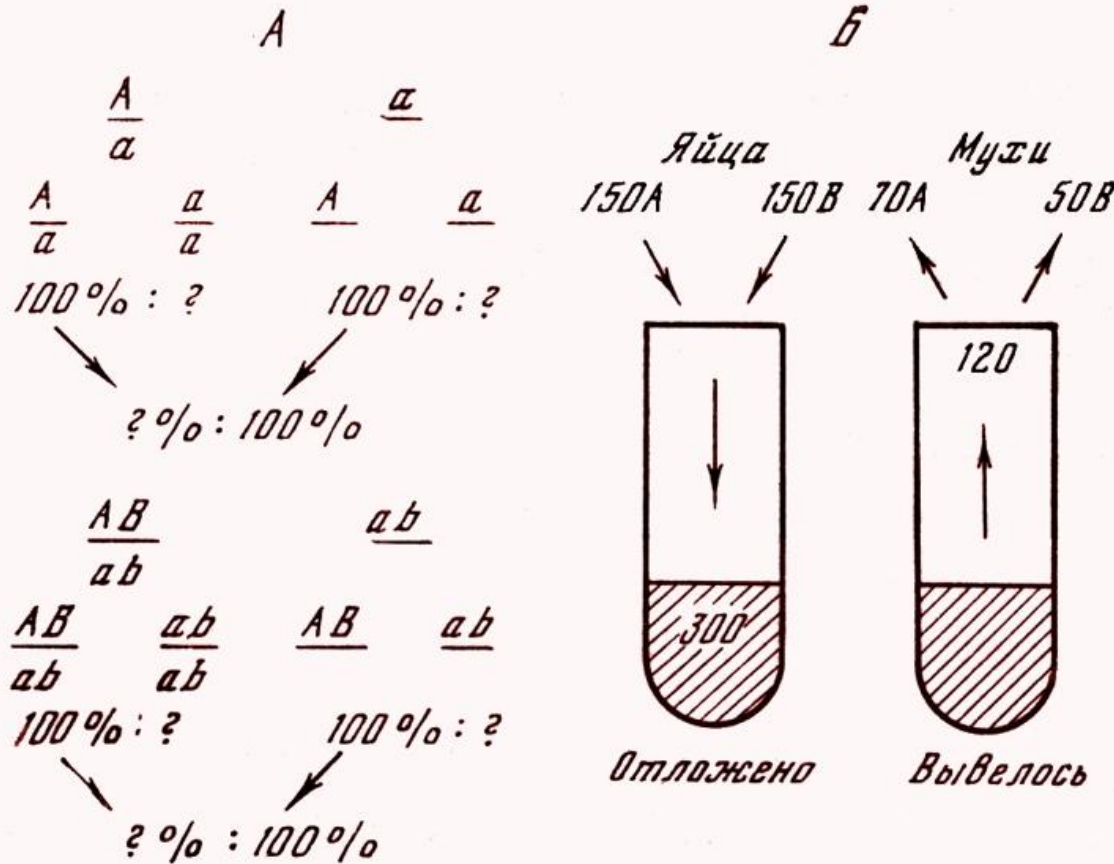
Оказывает ощутимое давление на многочисленные и короткоживущие виды

Хотя частота мутации 1 гена может быть небольшая, частоты мутаций гена на поколение – 10^{-4} - 10^{-8} . В каждом поколении хотя бы одну мутацию имеют от нескольких процентов до нескольких десятков процентов особей.

- **Большинство мутаций – рецессивны, более 90% мутаций снижают выживаемость гомозигот или летальны.**

- **Сам по себе процесс не может привести к эволюции, а его случайный и ненаправленный характер доказывается искусственным мутагенезом.**

мутации



А – установление отклонения от ожидаемого менделевского расщепления в перенаселённых культурах

В – установление отклонений в численном соотношении вылетевших мух разных генотипов из пробирок, в которые в избыточном числе были отложены яйца разных типов (одинаковое число)

Схема экспериментальной проверки жизнеспособности носителей мутаций

2. Комбинативная изменчивость

(генетическая комбинаторика)

дает **основной материал** для эволюционного явления, обуславливая до **98% изменчивости**.

Через образование множества сочетаний аллелей **при скрещивании**

- за счет всех механизмов **повышения резерва** изменчивости при половом размножении

(см. резерв популяционной изменчивости)

3. Популяционные волны

(«волны жизни» по С.С. Четверикову).

• При колебании численности **случайность выживания и последующего размножения особей, несущих определенные аллели, приводит к изменению их соотношения в популяции.**

• Закрепление этого изменения генофонда происходит, если будет подхвачено отбором.

Эффективность действия этого фактора усиливается:

а). при **резких колебаниях** численности у короткоживущих видов

б). **вспышке численности** при освоении новых ареалов

в). уменьшении численности под влиянием биотических отношений (хищник, конкуренция),

при сокращении ареала, изменения климатических условий, катастроф, антропогенного влияния.

«Популяционные волны»

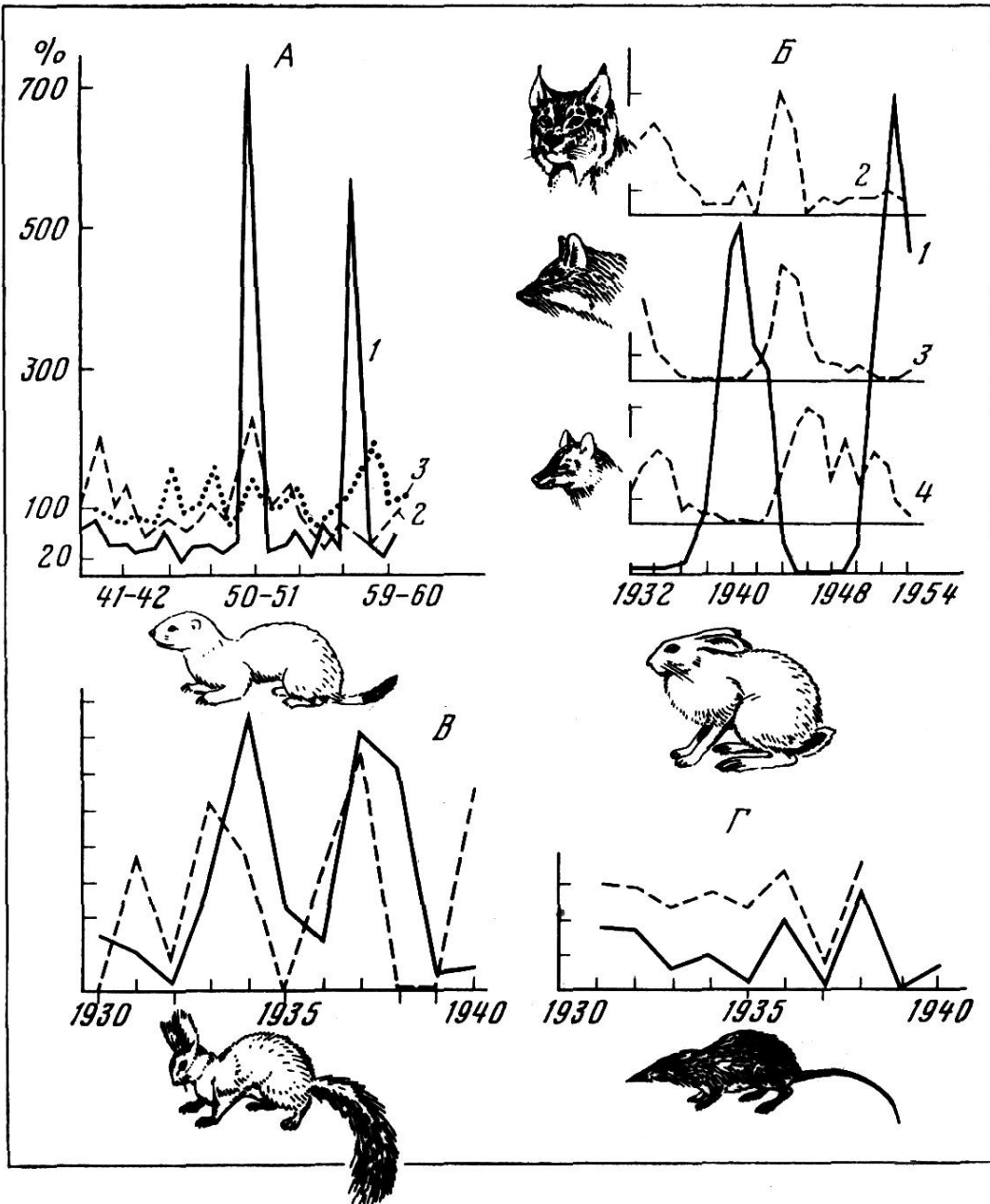
Колебания численности некоторых млекопитающих

А – горноста́й (*Mustella nivalis*): 1 – северные популяции, 2 – 3 – южные районы,

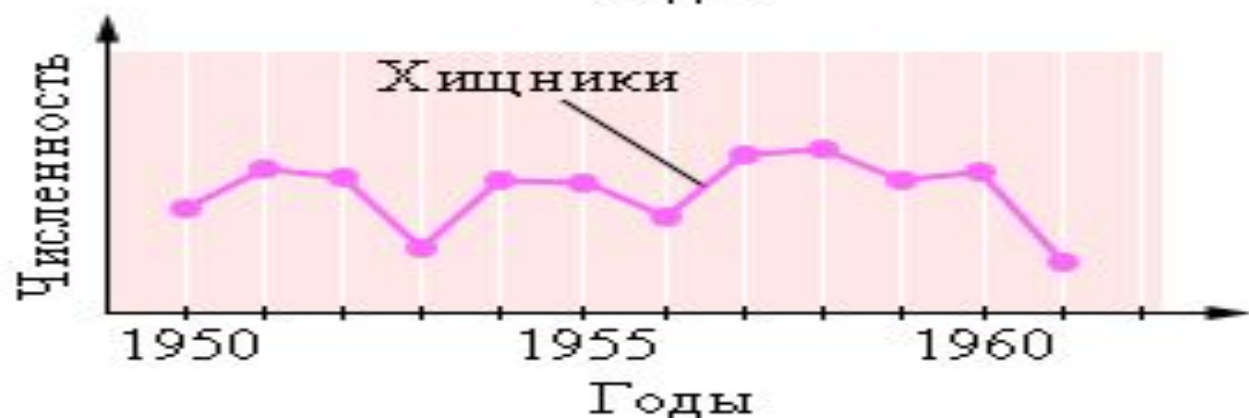
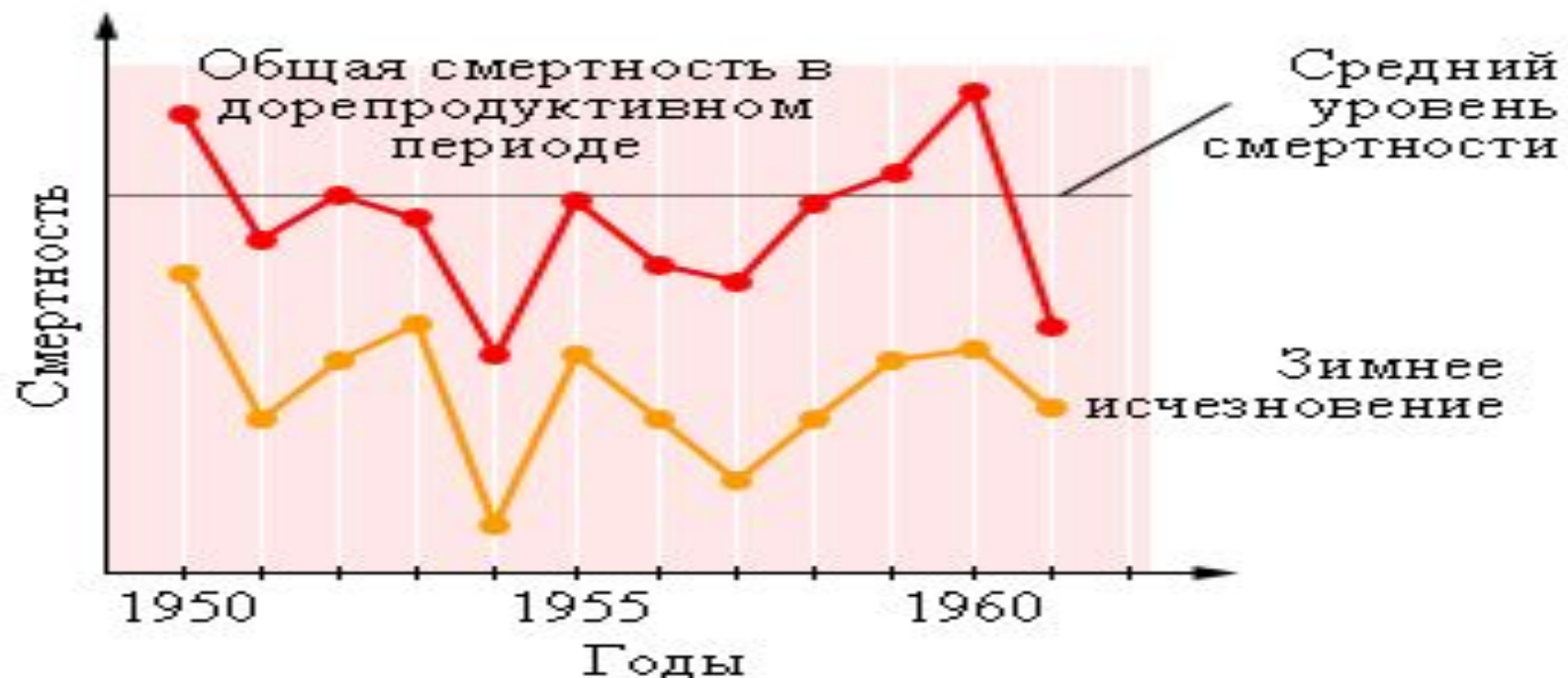
Б – заяц-беляк (*Lepus timidus*): хищники (2 – рысь, 3 – волк, 4 – лисица) в центральных районах европейской части СССР

В – обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*) (сплошная линия) и величина урожая семян ели (*Picea excelsa*) в Костромской области

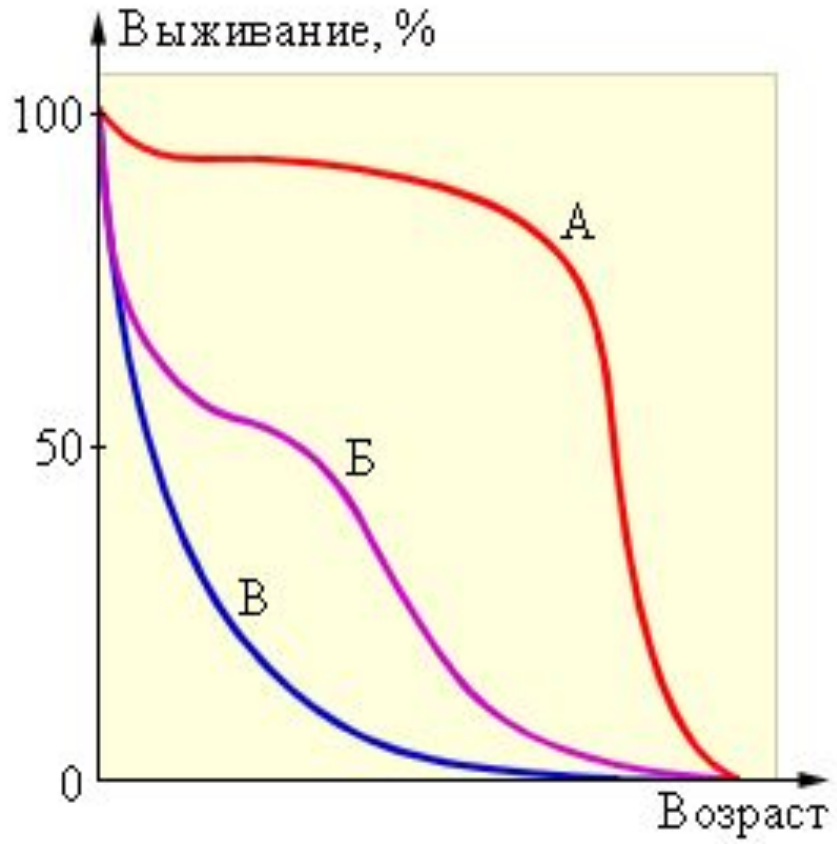
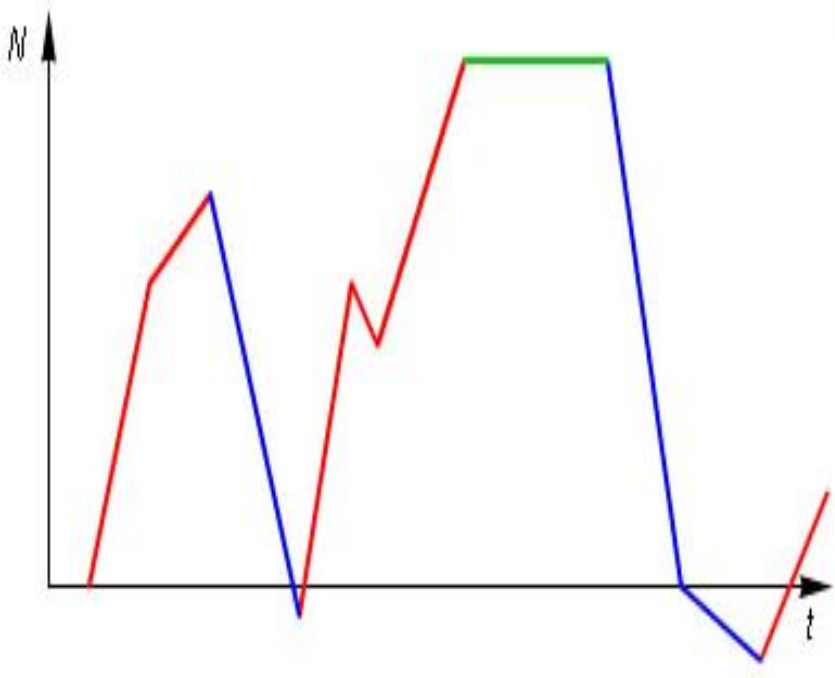
Г – землеройки рода *Sorex* и максимальная высота паводков в разные годы в той же области



Колебания численности популяции зимней пяденицы и её хищников



Популяционные волны и давление отбора



При колебаниях численности случайные изменения частот аллелей могут быть за счет следующих механизмов:

А). прямое изменение концентрации аллелей при гибели одних и размножении других генотипов

Б). косвенное - через изменение **характеристик отбора: скорости, давления и направления.**

- **скорость отбора** зависит от ослабления и нарастания борьбы за существование при снижении и нарастании численности.
- увеличение смертности может **сдвинуть** отбор в сторону определенных аллелей.
- повышение численности через расширение ареала может обеспечить выход в другую среду, что **изменит направление отбора.**

В). за счет взаимодействия популяций

- скрещивание с другими популяциями может увеличить долю определенных аллелей (сезонные >>>>).
- **внедрение в ареалы** других популяций на фоне **увеличения численности**
- **интрогрессия** - обмен генами с другими видами на границе ареала

Г). Избирательность скрещивания

(у жив-х :изменение полового отбора при изменении численности; у растений- отриц. обратная связь при пол. размн. двудомных).

IV. Дрейф генов (Райт)

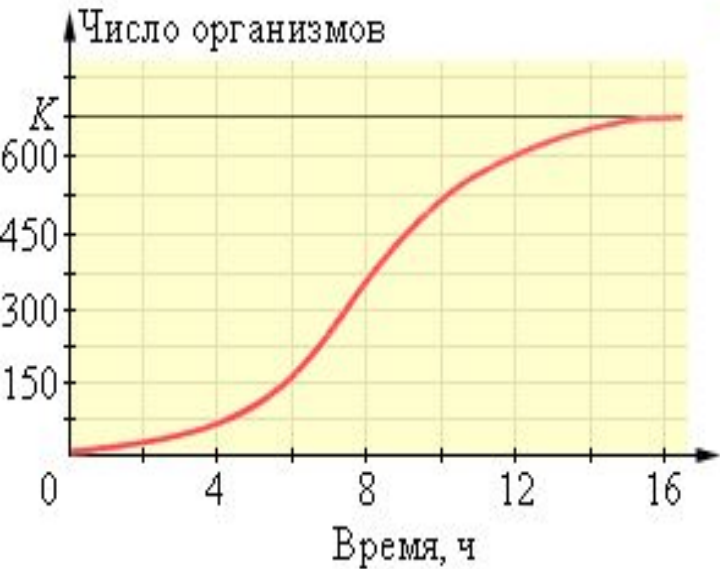
Процессы сопутствующие популяционным волнам численности -

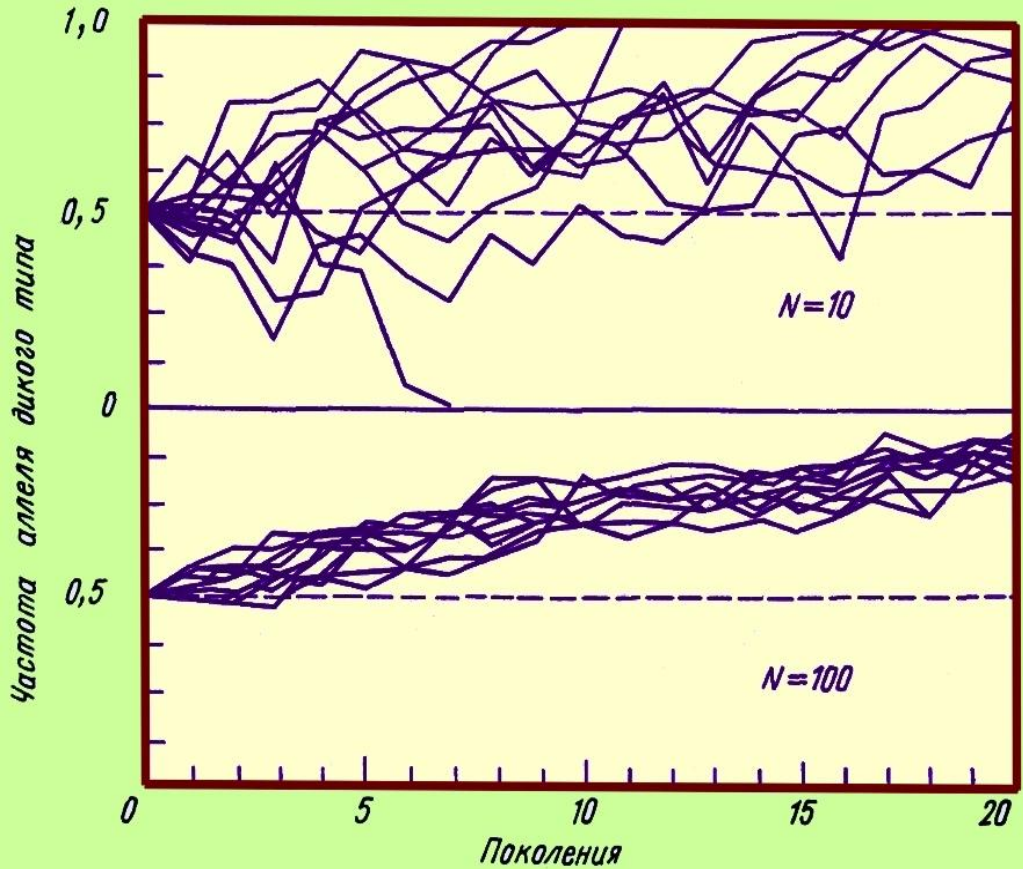
случайное отклонение частот аллелей в популяциях с резко изменяющейся численностью

ИЛИ

Поток генов - (Дубинин, Ромашов)

изменение частот аллелей под влиянием генетико-автоматических процессов



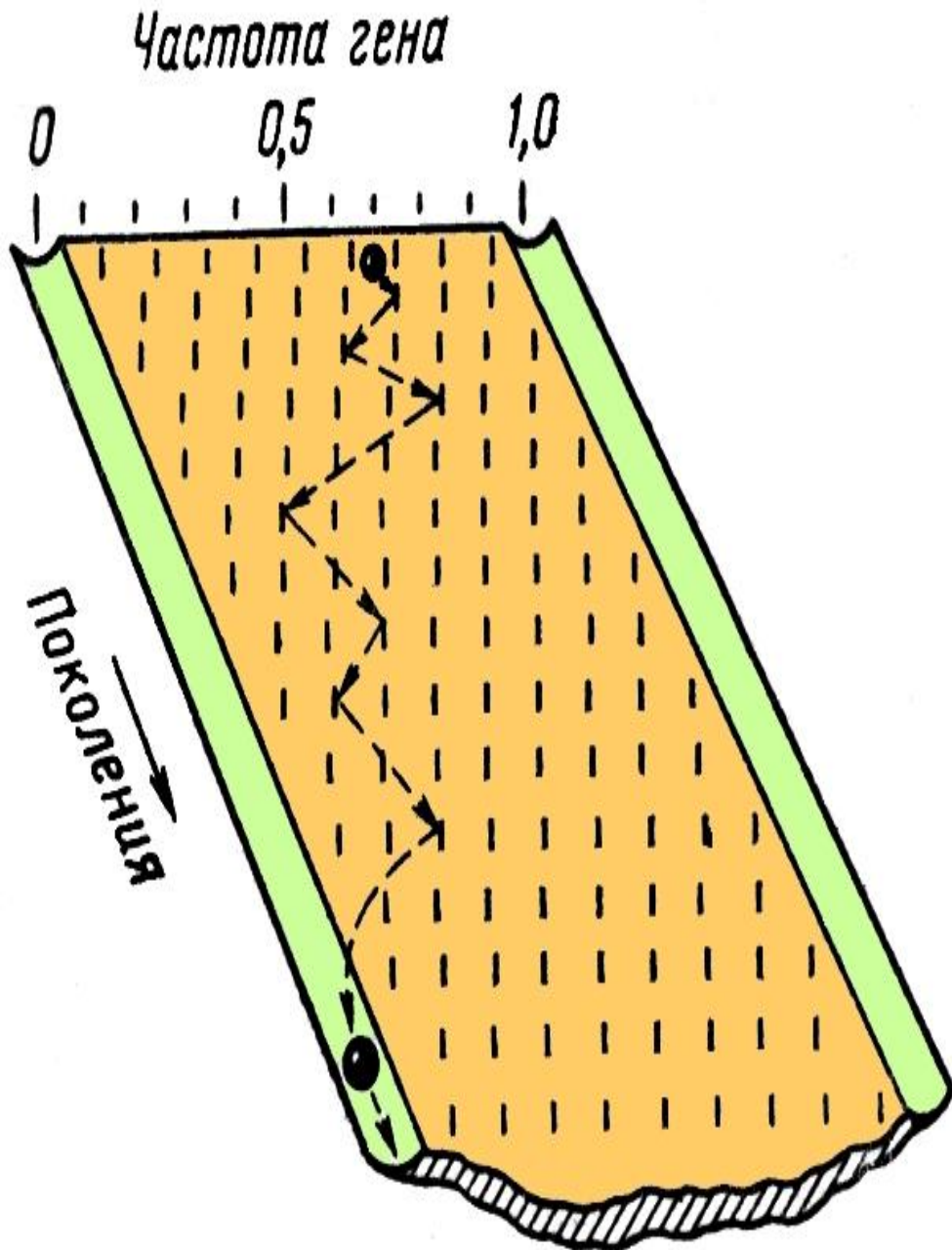


- Дрейф генов особенно отчетливо проявляется при**
- 1. резком сокращении численности,**
 - 2. миграциях**
 - 3. скрещивании с другими популяциями,**
 - 4. при изоляции - эффект островных популяций.**

Взаимодействие отбора и дрейфа при конкуренции жуков дикого типа и гена «black» у *Tribolium*. Эффект дрейфа генов выражается тем сильнее, чем меньше численность популяции. При $N > 100$ им можно пренебречь

Предпосылкой процессов, ведущих

- **к утрате** или
- **закреплению** какой-либо аллели в ряду поколений под действием **случайных** факторов, служит **снижение изменчивости**.
- Особенно **эффективно** этот фактор действует в **малых выборках**, которые подвержены **инбридингу**, так как близкородственное скрещивание быстро приводит к закреплению одних аллелей и утрате других.



Самое значимое проявление дрейфа генов – **случайное выпадение одного из аллелей.**

В **малой** популяции постоянно идут процессы **снижения генетического разнообразия**, накопления **гомозигот.**

Механизм связан с усилением процесса ГОМОЗИГОТИЗАЦИИ

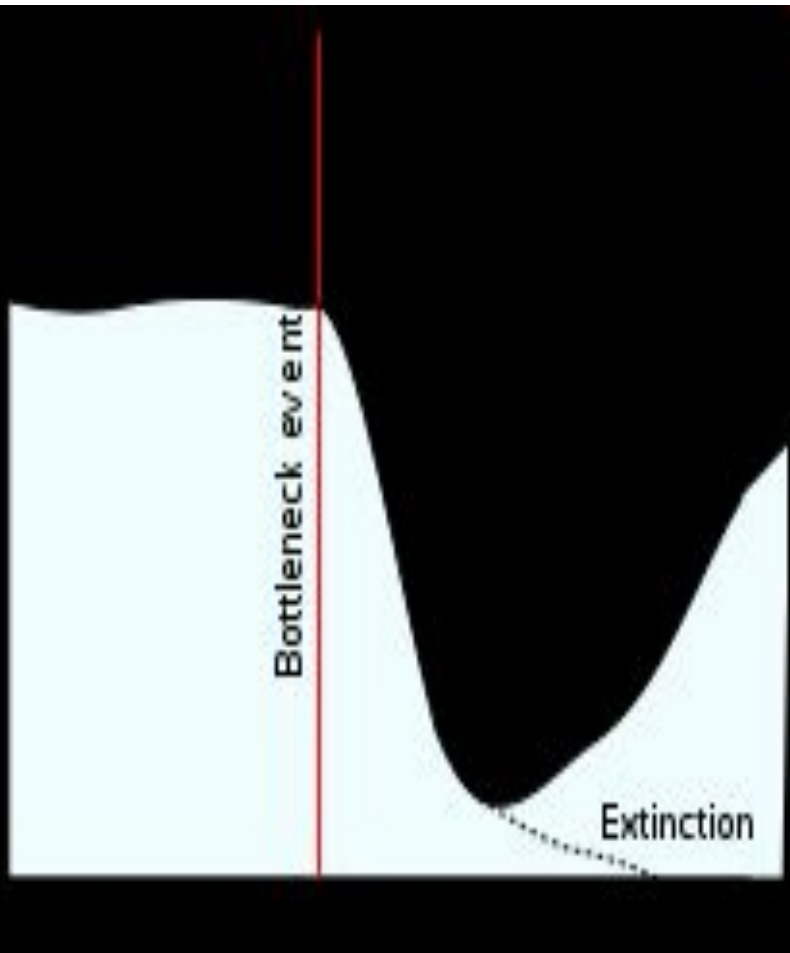


снижение изменчивости (другой генофонд)

/ \ /

- **Специализация:** в благоприятных условиях дальнейшее закрепление аллели □ **новый вид**
- **Быстрое размножение** в благоприятных условиях > численность □ **вспышка изменчивости** □ изменение генофонда □ видообразование
- **Генетический груз** □ вымирание □ освобождение. экологической ниши

- **Эффект бутылочного горлышка** — сокращение численности популяции.



Population size = Размер популяции;

Time = Время;

Bottleneck event — Событие, ведущее к "бутылочному горлышку";

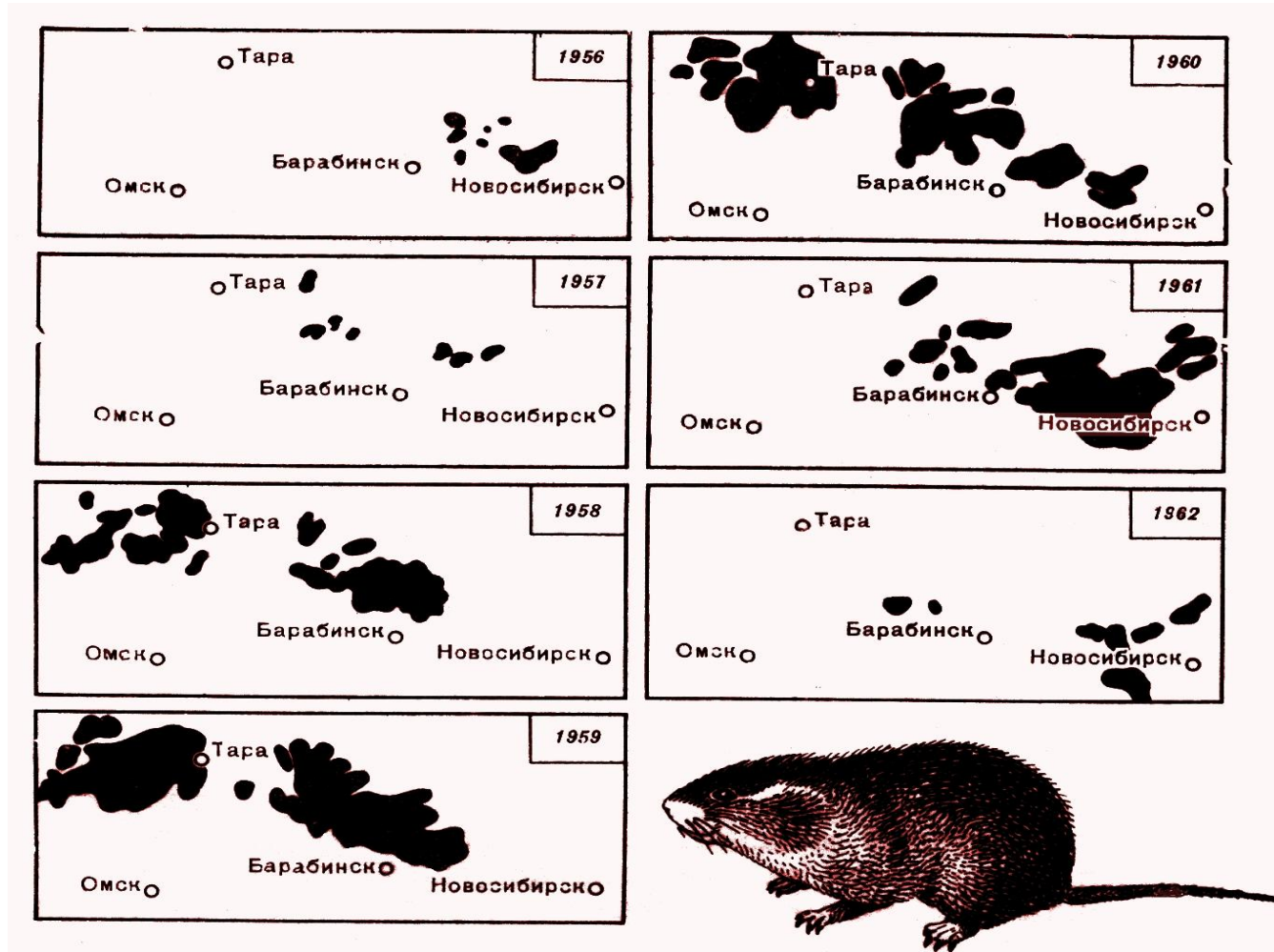
Recovery =

Восстановление;

Extinction = Вымирание.

дрейф генов

«Прохождение через бутылочное горлышко»



Распределение и величина очагов массового размножения водяной полёвки (*Arvicola terrestris*) в лесостепной зоне Западной Сибири на протяжении семи лет.

дрейф генов

«Прохождение через бутылочное горлышко»

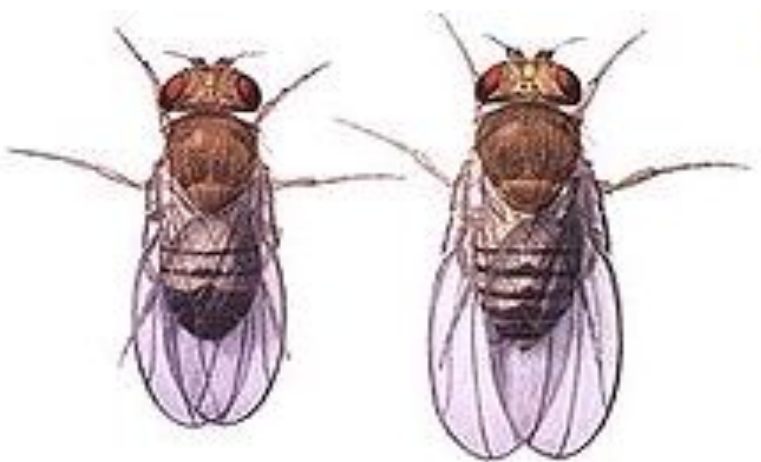


Схема колебаний численности на границе ареала вида с образованием и исчезновением отдельных популяционных островков.

Стрелки – направления миграций из основной части ареала, пунктир – кратковременные объединения групп.



Богомолы – периодически появляющаяся в Комсомольске-н/А и окрестностях группа насекомых, стабильно обитающая южнее Малмыжа.



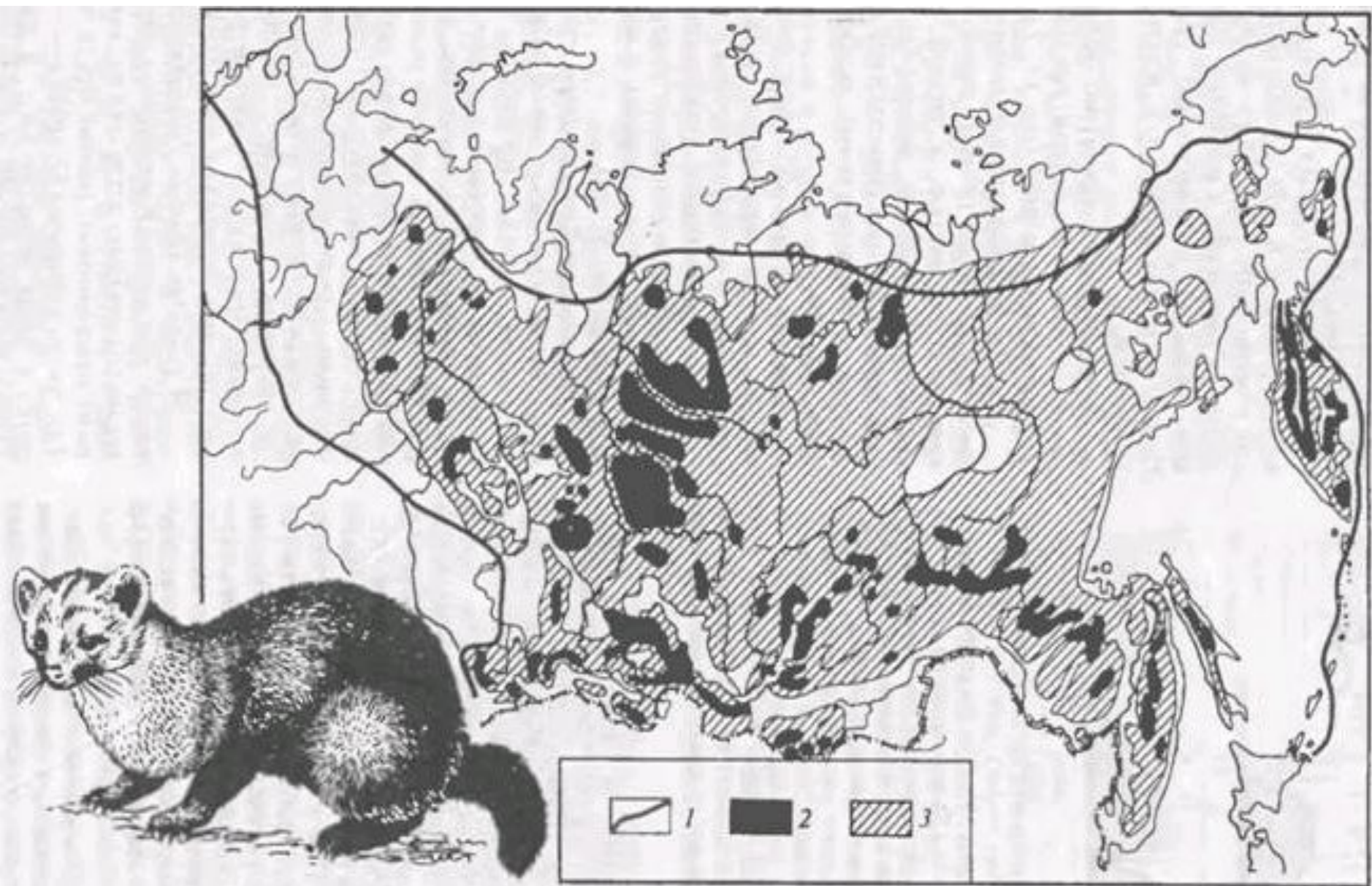
***Drosophila melanogaster** на территории России и ближнего зарубежья резко сокращают численность зимой и ежегодно восстанавливают размер в летний период*

- Прохождение через «бутылочное горлышко» характерно для популяций многих **насекомых**, резко сокращающих численность в **осенне-весенний период**.
- Это приводит к существенным **сдвигам в частотах** генетических маркеров.
- При восстановлении численности видов, находившихся на грани вымирания, также происходит **снижение генетического разнообразия**, обусловленное эффектом бутылочного горлышка.



Эффект бутылочного горлышка сказался на жизнеспособности всего вида: у гепардов повышенная чувствительность к болезням и различные отклонения, приводящие к снижению плодовитости.

- Классическим примером действия эффекта является **популяция гепардов**
- Современными методами генетического анализа было установлено, что гепарды обладают очень **малым генетическим разнообразием**
- Недостаток генетического разнообразия поставил данный вид на грань вымирания.
- **численность гепардов продолжает падать (менее 20 тыс. особей).**

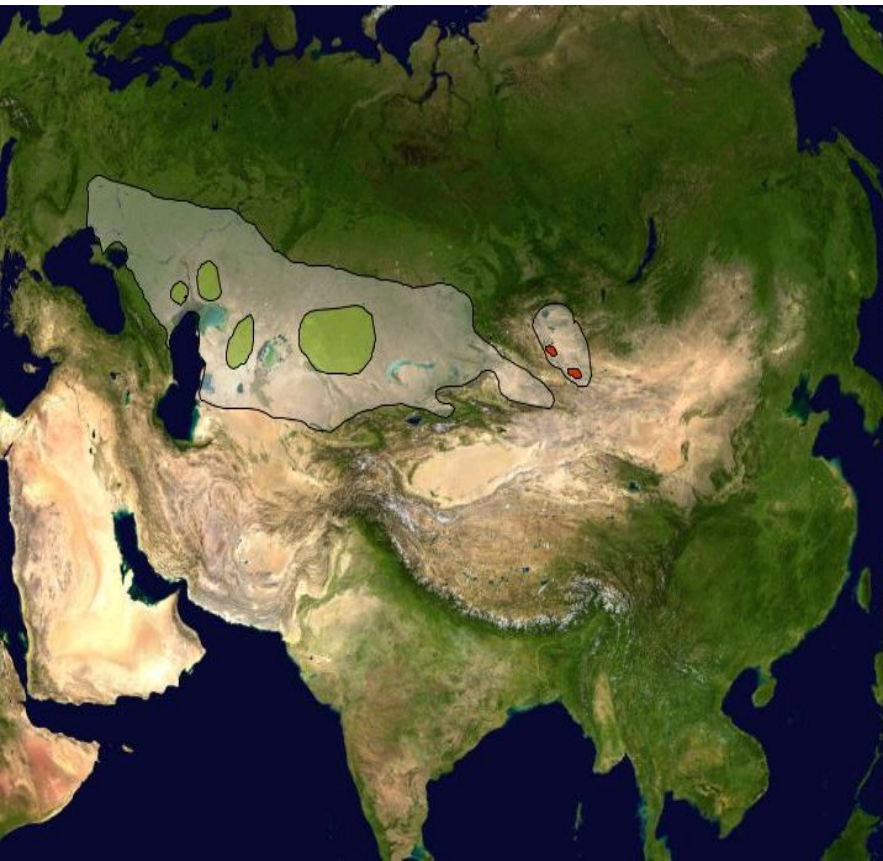


Р и с. 9.5. Пространственная структура ареала соболя (*Martes zibellina*) (по А.А. Насимовичу и В.В. Тимофееву, 1973):

1 — границы ареала; 2 — оставшиеся в 30-е годы популяционные островки населения; 3 — территория, занимаемая сободем в 80-е годы XX в.



- Пример действия эффекта бутылочного горлышка — **популяция сайгака.**
- Численность антилопы сократилась на 95 %
(браконьерство - для нужд традиционной китайской медицины)
- **древний ареал** обитания сайгаков (белый)
- **современный** ареал обитания двух подвидов



- В малой выборке возможны быстрые процессы видообразования по так называемого **"принципу основателя"**,
- то есть размножение небольшого числа особей, что приводит **к копированию** определенных аллелей.

Эффект родоначальника в человеческих популяциях возникает, когда несколько семей создают **новую популяцию на другой территории**.

- Механизм - высокий уровень **брачной изоляции**.
- Инбридинг способствует **случайному закреплению** в генофонде одних аллелей и **утрате других**.

Пример: **человеческие религиозные общины**.

А). Изменение генофонда секты данкеров.

в XVIII в. 27 семей иммигрировали из Германии в США и 200 лет **брачной изоляции** изменили частоты аллелей системы групп крови

- В пользу **дрейфа генов** свидетельствует увеличение в генофонде американских данкеров концентрация аллелей, контролирующих развитие заведомо **биологически нейтральных признаков**.
- Например, **оволосение средней фаланги пальцев,**
- **способность отставлять большой палец кисти.**



Члены **секты амишей** штата Пенсильвания, насчитывали к середине 19 в. около 8 тыс. человек. Сейчас более 200 тыс. человек



Б).

Например, все члены секты амишей в округе Ланкастер произошли от 3 пар, иммигрировавших в Америку в 1770 году



Б).





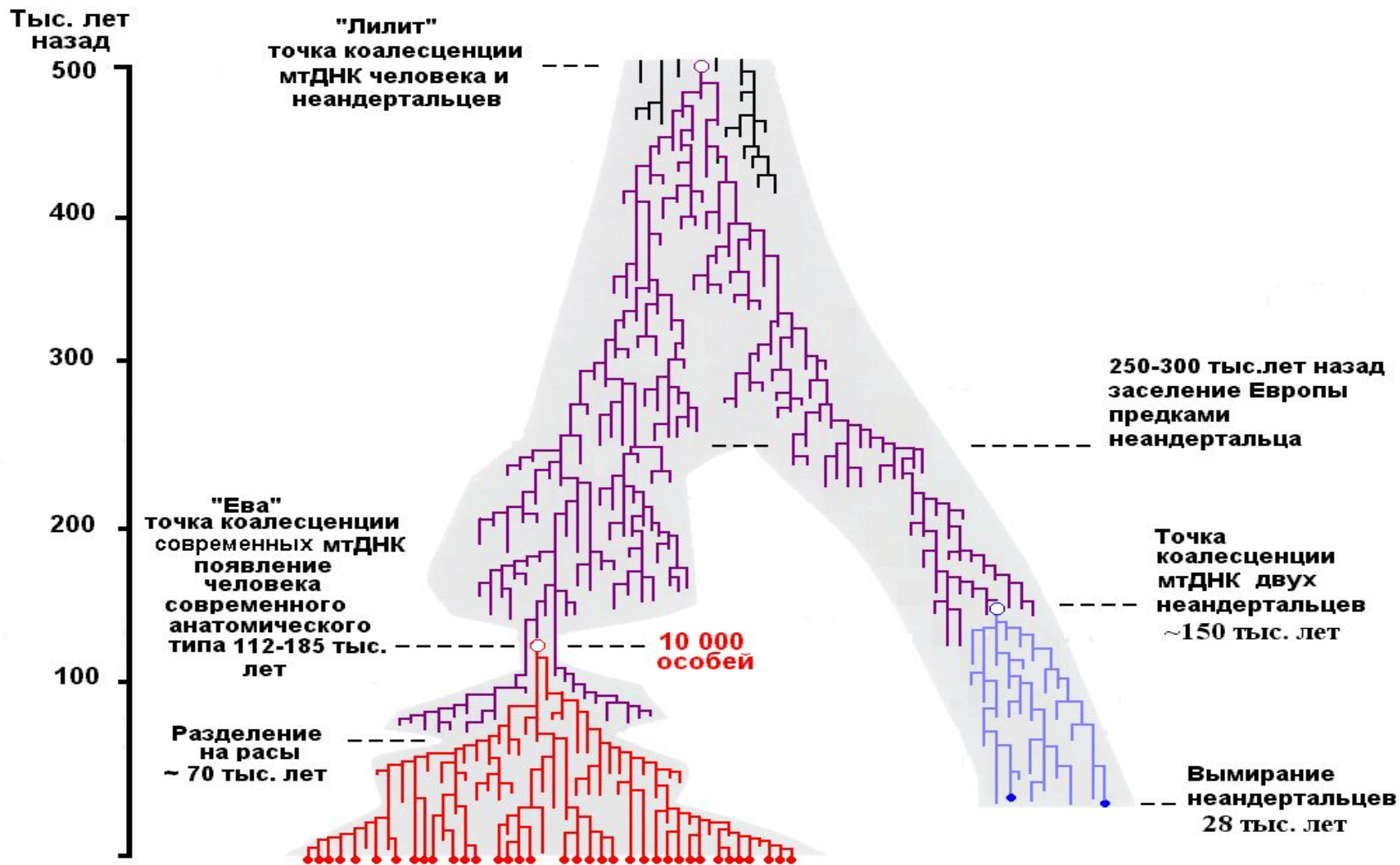


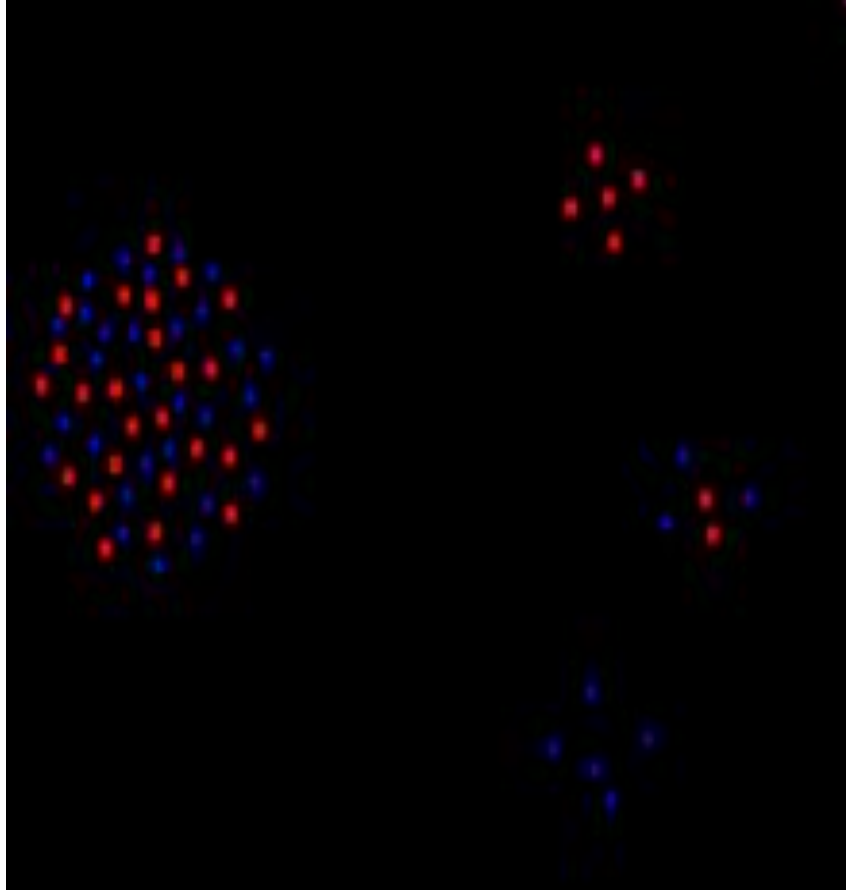
В этом изоляте обнаружено **55** случаев особой формы карликовости с **многопалостью**, которая наследуется по аутосомно-рецессивному типу. Эта аномалия не зарегистрирована среди амишей штатов Огайо и Индиана.



Очевидно, среди членов первых семей, находился **носитель** соответствующего **рецессивного мутантного аллеля** — **«родоначальник»** соответствующего фенотипа.

Реконструкция популяционной истории по мтДНК человека и неандертальца





- Иллюстрация эффекта основателя
Слева — исходная популяция, справа — три возможные дочерние колонии, имеющие одного или немногих основателей.

II гр./ ф-ров: **ИЗОЛЯЦИЯ**

- возникновение барьеров, ограничивающих панмиксию и закрепляющих различие в генофонде популяции в разных частях ареала.***

Можно разделить на 2 группы:

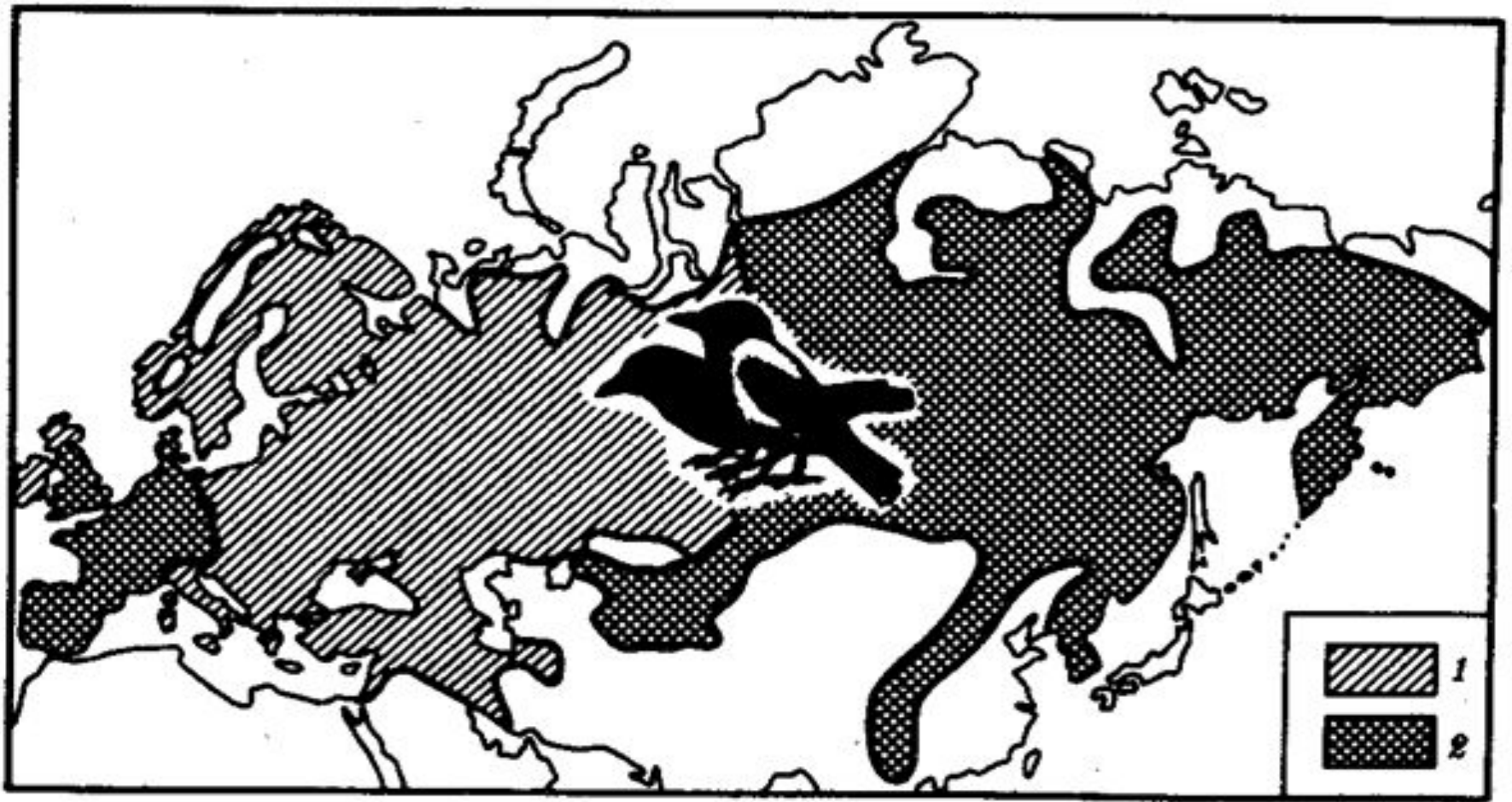
1. Пространственная изоляция:

- наличие разных сред (вода - суша)***
- территориально-механическая изоляция, связанная с историей развития ареала (ледник)***
- территориальная изоляция, связанная с ограничением подвижности особей (радиусом репродуктивной активности). Поэтому при широком ареале - всегда частичная изоляция***

2. Биологическая изоляция: выражена в 2-х формах:
предотвращение скрещивания: **собст. генетическая изоляция:**

МЕХАНИЗМЫ

- различия в динамике пол.активности гибель зигот
- **разные сроки созревания** стерильность гибридов
- биотопическая изоляция малая плодовитость
- **морфофизиологическая**
(различие в органах понижение жизнеспособности
размножения,
у растений
разная скорость
прорастания пыльцы)
- **этологическая:**
особенности поведения,
осложняющие спаривание.



**Сниженная жизнеспособность гибридов
как фактор разделения популяций серой и черной
ворон:**

1 — ареал серой вороны, 2 — ареал черной вороны

Значение изоляции:

С одной стороны, закрепление и усиление генетической дифференцировки, т.к. разные части генофонда попадают под разное давление отбора. - **возникновение полиморфизма**, то есть **материала для эволюции**.

Эффективность действия этого фактора эволюции зависит от его длительности.

С другой стороны, изоляция является **стабилизирующим фактором эволюции за счет:**

А) адаптивности к дисперсии среды

Б). в огранич. усл. сущ. ->специализация --> ограничение борьбы за сущест. --> меньше внутривид. разнообразие --> замедление темпов эволюции.

Все рассмотренные факторы эволюции носят случайный и ненаправленный характер:

поставляют материал для эволюции или усиливают генотипическое разнообразие.

Естественный отбор

План:

- 1. Понятие об отборе**
- 2. Основные черты и количественные характеристики отбора**
- 3. Формы отбора**

- **Естественный отбор - единственный направленный фактор эволюции, т.к**
- *направлен на формирование адаптаций для выживания вида в конкретных условиях.*

Предпосылки, необходимые для отбора:

1. разнокачественность особей (мутации, комбинации признаков).

2. прогрессивное размножение (давление жизни), вследствие которого появляется больше особей, чем выживает

Это, в свою очередь,

а). увеличивает разнообразие

б). обуславливает борьбу за существование на основе уникальности особи.

Борьба за существование

- Борьба за существование (*биологическое состязание*) - все формы активности особей для поддержания жизни и размножения.

Формы борьбы:

1. **Конституционная** - соревнование в устойчивости против неблагоприятных условий среды (голод, холод, засуха и др.).
2. Прямая борьба (внутривидовая) за ресурсы среды - это **динамика взаимоотношений** в зависимости от конкретного комплекса условий : **от сотрудничества** → **конкуренции** прямо → **му уничтожению**.

Классификация форм внутривидовой борьбы (по И. И. Шмальгаузену)

- 1. внутригрупповая:** активная + пассивная
(индив. св-ва особей. Напр. грызуны хвост-терморегуляция)
- 2. межсемейная:** активная + пассивная
(напр. территориальность – белки, синицы)
- 3. межгрупповая:** активная + пассивная
(стойкость к инвазиям и паразитов разных возрастных групп)

Борьба за существование связана с гибелью особей – **элиминацией**

- **Общая** - не ведет к образованию нового (стих. бедствия, r-стратегия) и **индивидуальная** - избирательный хар-р (биол. факторы: хищники, паразиты)
- **Прямая и косвенная** (недостаток пищи, снижение размножения).
- **Семейная и групповая**

- Сам факт выживания, если особь не оставит **жизнеспособного потомства** не имеет значения для эволюции, т.к. нет **вклада в генофонд** популяции.
- Только **успех в распространении и закреплении аллелей** ведет к изменению генотипического состава популяции и предшествует элементарному эволюционному явлению.

Т. о. успех особи в размножении - это генетико-экологический критерий естественного отбора.

Ест.отбор -избирательное воспроизведение генотипов

С точки зрения отбора, эволюция - это превращение изменчивости среди особей в пределах свободно скрещивающихся групп в изменчивость групп в пространстве и во времени.

1. Отбор носит **статистический** характер,
(это не функция контроля),
его **эффективность** зависит не от
преимуществ отдельного организма, а от
свойств группы, вероятности ее
выживания.

Другими словами, отбор имеет **полем действия** -
популяцию

- **Точки приложения отбора** - признаки,
полезные в данных условиях
- **Объекты отбора** - особи, так как борьба
за существование идет между
носителями признаков.

- 2. **Интегративный характер**, т. к. особи обладают коррелятивной целостностью и отбирается не один признак, а **свойства особи**.

- **Сфера действия отбора** - включаются не только жизненно важные признаки, но и нейтральные или менее жизненно важные признаки,

т.е. **шлейф автоматически отбираемых признаков** (основа - генные комплексы, сцепленное наследование, плейотропия, корреляция, пре- и постадаптации)

В сфере действия отбора существует ограничение – он не может работать против вида.

- Однако внутри вида и популяции отбор может быть направлен на выработку **групповых приспособлений**, **невыгодных** для индивидуума и даже приводящих к их **гибели** (материнский инстинкт, гибель лососевых, сигнал опасности - крик птицы в стае).

3. Отбор имеет сложнонаправленный характер,

что приводит к возникновению **полиморфизма** и **нелинейному** результату на основе:

- **сцепленного наследования,**
- **явления доминантности**
- **гетерозиготности популяций.**

Если высокой приспособленностью обладают гетерозиготы, а обе гомозиготы сублетальны, то это неизбежный балласт, снижающий среднюю приспособленность популяции - **сегрегационный груз**

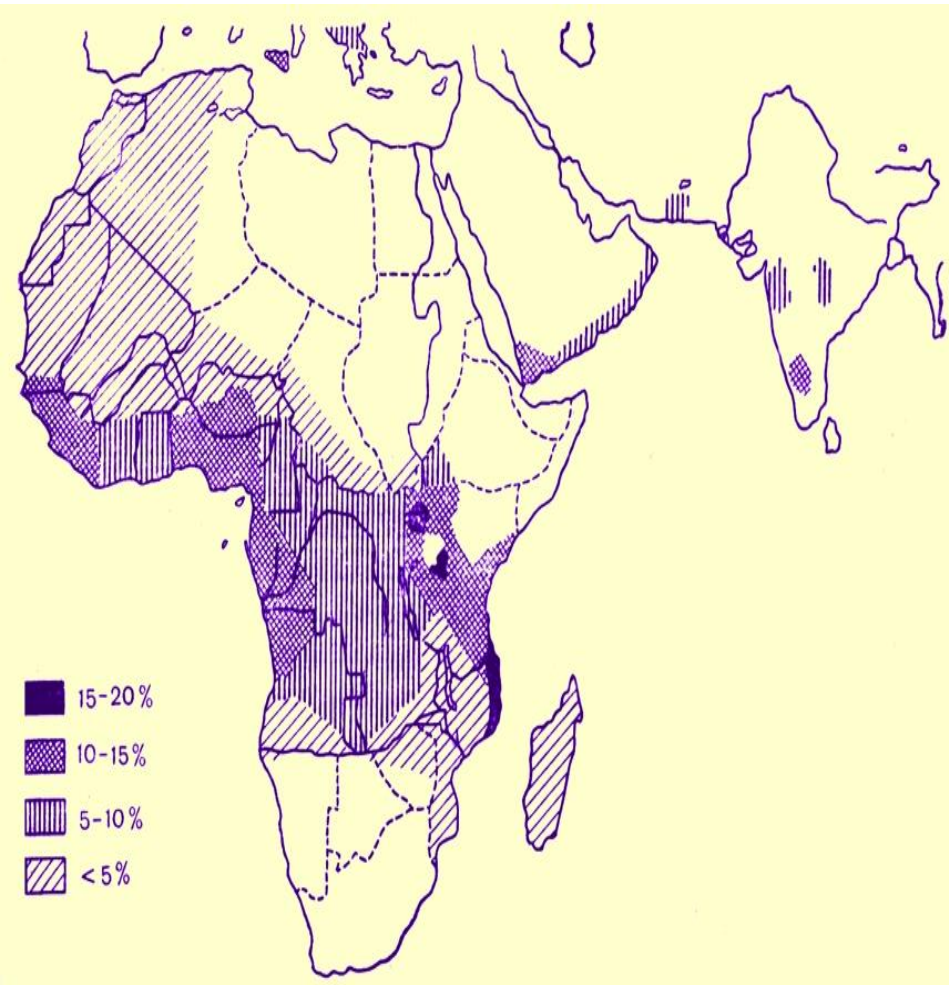
Издержки отбора: сегрегационный груз

СЕРПОВИДНОКЛЕТОЧНАЯ

АНЕМИЯ, дефект -
серповидные эритроциты.

Гомозиготы по рецессивной аллели погибают до 2-х лет, и при таком давлении отбора ген был должен исчезнуть из популяций.

Но ген имеется до 20% населения Африки, 9% негров США, 15% - Индия.



***в гетерозиготном состоянии ген -
устойчивость к малярии***

Издержки отбора: «холдейновская плата» за отбор

- ❖ Генетический груз – сумма всех элиминированных особей за поколение ($D = 1/W$). Это:
 - ❖ – *мутационный груз*
 - ❖ - *сегрегационный груз*
 - ❖ - *субституционный груз* направленного отбора
- ❖ Для того, чтобы полностью изъять вредный рецессив из популяции N особей, необходимо выместить отбором обычно более $10N$ особей за произвольное количество поколений (без учета повторного мутирования)
- ❖ Количество жертв отбора за все поколения называется ***коэффициентом платы (C)***.
- ❖ В большинстве случаев $C \approx 30$

Примеры:

Варфавин - яд для крыс, сначала гибель через 5 дней, а сейчас едят;

Комнатная муха - 9 мутаций за 30 лет устойчивых к инсектицидам.

Устойчивость к антибиотикам вирусов

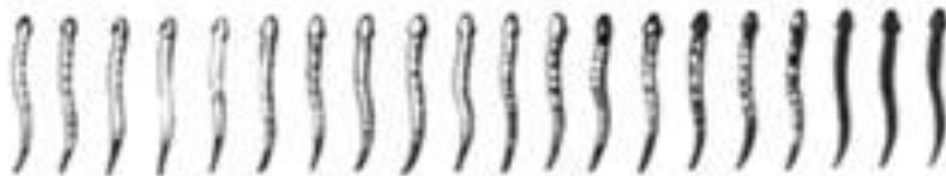
- *см. опыты с погремком (Цингер)*

4. Приспособительный характер , то есть не predetermined заранее и направлен в сторону адаптаций к конкретным и изменяющимся условиям среды.

5. Творческий характер отбора - появление новых признаков (эмерджентность....

- *Выбор из многих комбинаций – покровительственная окраска*
- **явление индустриального меланизма** - *эксперимент в природе как доказательство процесса отбора*
- **гибель воробьев в Нью-Йорке в бурю** - *особи, уклоняющиеся от среднего признака по длине крыльев.*
- **окраска ужей Эри** - *разное давление отбора при изоляции*

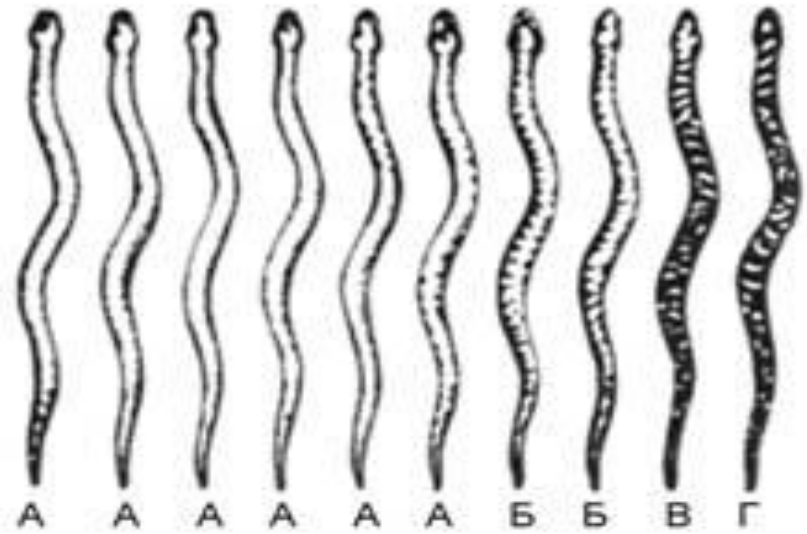
Новорожденные
особи



Дифференциальная
смертность



Взрослые особи
местного
происхождения



Случайные
иммигранты



Зона, где
«принимаются
решения»

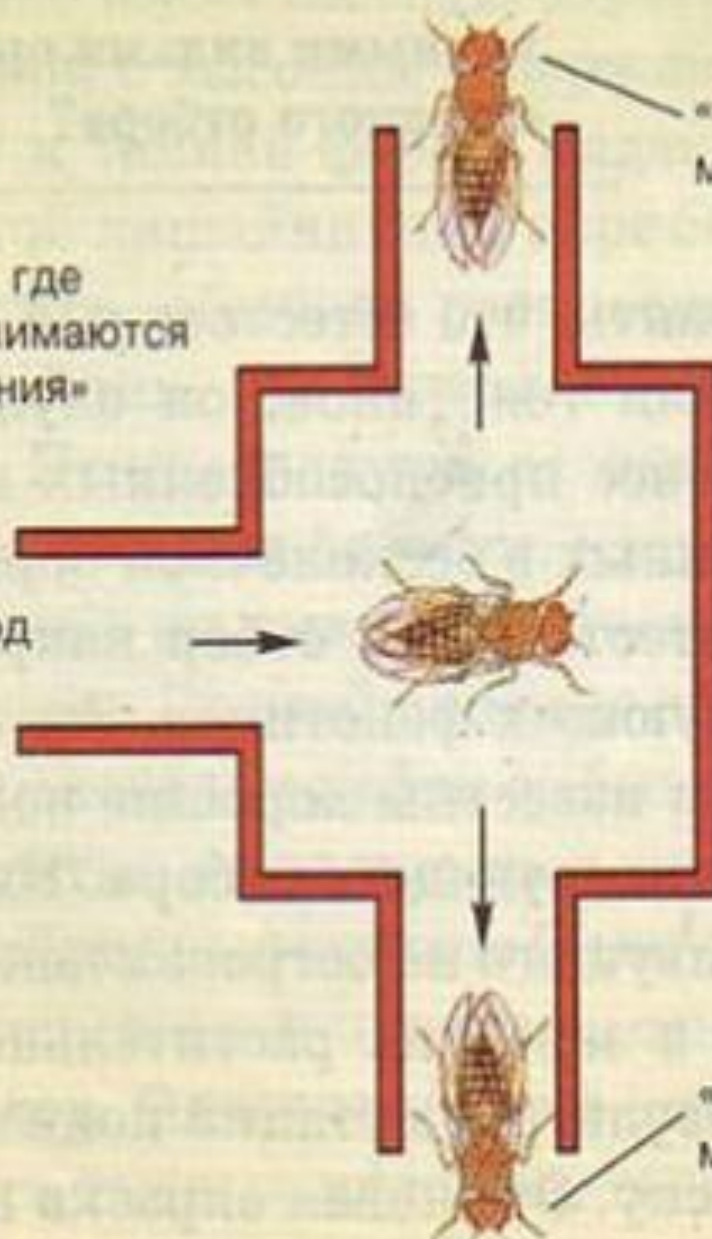
Вход

«Верхняя»
мушка

Животные,
у которых
отсутствует
предпочтение
в направлении
движений

«Нижняя»
мушка

Рис. 73.
Схема опыта
с плодовыми
мушками



Экспериментальные доказательства отбора, его творческого характера:

См. опыты:

- *богомолы (Беляев)*
- *бабочки-крапивницы (Паультон)*
- *одуванчик (Сукачев)*

6. Накапливающий характер отбора

длительный

постепенный процесс

**идет путем суммирование мелких
отклонений**

основа - многообразие материала

Количественные характеристики:

Для эффективности отбора важна передача генов потомкам, которая зависит от взаимно противоположных показателей

- **W- адаптивная ценность** - сохранение генотипа в поколении от **0 до 1** \square **т.е** к максимуму гамет с данным наследств. признаком (*частота аллелей до и после отбора, учет частот в поколениях*)
- **S - коэффициент отбора** - интенсивность элиминации мутантных аллелей **от 1 до 0**.

Чем больше **S**, тем меньше **W**, и тем больше давление отбора

Эффективность отбора - давление отбора за определенный отрезок времени
(зависит от концентрации гена)

- **Скорость действия отбора** (зависит от условий существования, конкретного признака, давления отбора)

- **Средняя приспособленность** для популяции рассчитывается по формуле Харди-Вайнберга

Основная теорема естественного отбора

(Р. Фишер, 1930): «Скорость повышения средней приспособленности популяции в любой момент равна её генетической дисперсии по приспособленности в этот момент»

• понятие «средняя приспособленность популяции»:

$$W = wA_{1,A_1} p^2 + 2 wA_{1,A_2} pq + wA_{2,A_2} q^2$$

• Генетическая дисперсия популяции для двулокусного аллеля –

• это мера отклонения приспособленностей аллелей A_1 и A_2 от средней приспособленности популяции

определение отбора

Выживаемость $\lambda = \frac{\text{Число носителей генной комбинаций в текущем поколении}}{\text{Число носителей генной комбинаций в прошлом поколении}}$

$$\lambda_{A_1, A_1} = \frac{3300}{3600} = 0,9$$

$$\lambda_{A_1, A_2} = \frac{2880}{4800} = 0,6$$

$$\lambda_{A_2, A_2} = \frac{800}{1600} = 0,5$$

Относительная приспособленность $W_{i,j} = \frac{\lambda_{A_i, A_j}}{\lambda_{\max}}$

$$W_{A_1, A_1} = \frac{0,9}{0,9} = 1,0$$

$$W_{A_1, A_2} = \frac{0,6}{0,9} = 0,66$$

$$W_{A_2, A_2} = \frac{0,5}{0,9} = 0,55$$

Коэффициент отбора $S_{i,j} = 1 - W_{i,j}$

$$S_{A_1, A_1} = 1 - W_{A_1, A_1} = 0$$

$$S_{A_1, A_2} = 1 - W_{A_1, A_2} = 0,34$$

$$S_{A_2, A_2} = 1 - W_{A_2, A_2} = 0,45$$

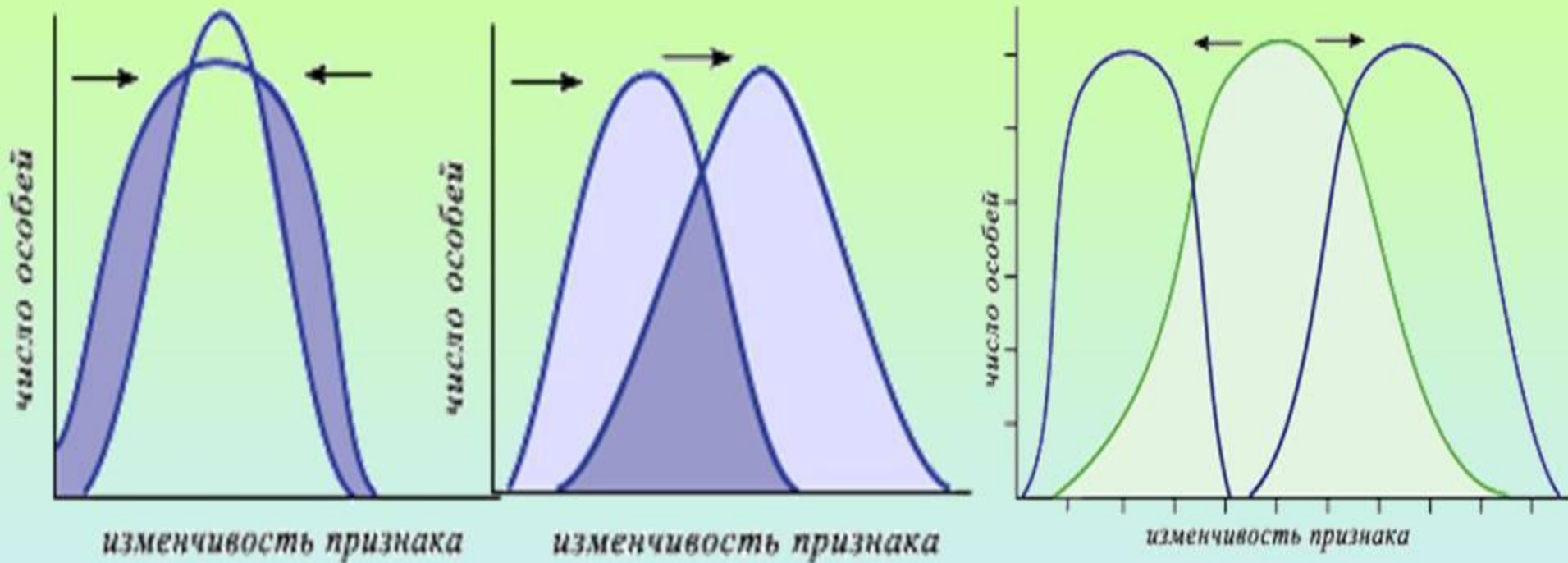
**Изменение частоты гена, Δq , после отбора в одном поколении
в зависимости от доминирования (Falconer, 1960)**

Условия доминирования и отбор	Исходные частоты и приспособленности генотипов			Изменение частоты Δq аллеля A_2
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
Отсутствие доминирования, отбор против аллеля A_2	p^2	$2pq$	q^2	$\frac{-\frac{1}{2} sq (1 - q)}{1 - sq}$
Полное доминирование, отбор против гомозигот A_2A_2	1	1	$1 - s$	$\frac{-sq^2 (1 - q)}{1 - sq^2}$
Полное доминирование, отбор против аллеля A_1	$1 - s$	$1 - s$	1	$\frac{+sq^2 (1 - q)}{1 - s(1 - q^2)}$
Сверхдоминирование, отбор против гомозигот A_1A_1 и A_2A_2	$1 - s_1$	1	$1 - s_2$	$\frac{+pq (s_1p - s_2q)}{1 - s_1p^2 - s_2q^2}$

- Частный биологический вывод из этой теоремы:
- ***наибольшая скорость отбора (изменения генных частот) будет происходить тогда, когда частоты конкурирующих аллелей приблизительно равны.***
- ***Если один из аллелей редок, то, несмотря на значимую величину его приспособленности, отбор будет слаб.***



Естественный отбор



**Стабилизи-
рующий**

Движущий

Дизруптивный

→ - Давление отбора

Формы отбора:

- **Стабилизирующий** - отбор на поддержание **среднего** значения признака при **постоянстве условий** среды (преимущество получают особи со средним выражением признака) - "**выживание заурядностей**".
- Особи с **крайними значениями** признака больше подвержены элиминации (*док-во, гибель воробьев при буре в Нью-Йорке*).

Чаще встречается данный вариант отбора - **нормализирующий**

Более жесткий вариант отбора -

канализирующий, связанный с выработкой "стандарта" - **узкое значение** признака и жесткая **элиминация** всех уклоняющихся от него.

Пример: коэволюционность развития цветка и насекомых-опылителей (уклоняющиеся от стандарта просто не могут участвовать в размножении).

- *биохимическое единство жизни (отбор на надежность воспроизведения).*
- *процесс онтогенеза*

Значение ст.отб. - обеспечивает **стабильность** вида устраняет разрушающее влияние мутаций, то есть **консервативная роль**

СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР



- × Направлена на сохранение установившегося в популяции при неизменных условиях среды среднего значения признаков результатом действий стабилизирующего отбора является большое сходство всех особей растений или животных, наблюдаемое в любой популяции. Эта форма естественного отбора предохраняет сложившийся генотип от разрушающего действия мутационного процесса.



- ***Движущий*** - отбор, способствующий ***сдвигу среднего значения*** признака
- на закрепление ***новой*** нормы,
- при ***изменении условий***.

(отражает дарвиновское понятие отбора).

Три варианта действия: ***усиление,***
ослабление, утрата признака.

Пример : редукция органа при
функциональной непригодности

(конечности змеи, проводящая система водных растений)

За счет мутаций, ведущих к нарушению системы корреляций.

ДВИЖУЩИЙ ОТБОР



- × Движущая форма естественного отбора способствует сдвигу среднего значения признака или свойства и приводит к появлению новой средней нормы вместо старой.
- × Например, в природных экосистемах преимущественно выживает светлая форма березовой пяденицы, незаметная на стволах деревьев. Однако, в районах с интенсивным промышленным загрязнением преимущество получает темноокрашенная форма, хорошо маскирующаяся на загрязненных копотью стволах берез.



Дизруптивный (расчленяющий) - отбор, действующий **против среднего** значения признака,

- благоприятствующий **более, чем 1 типу** фенотипа
- при **разнообразии условий** среды.
- В разных условиях отбираются разные признаки, что ведет к установлению **полиморфизма** в популяции.

(окраска улиток и цвет почвы: от коричневой □ к розовой)

В данной форме **сочетаются попеременно движущий и стабилизирующий**.

В целом, эволюция идет при чередовании форм отбора

Формы естественного отбора

Стабилизирующий
(стабильные условия среды)

Выживают и размножаются особи со средним проявлением признака

Примеры: соответствие строения цветка и насекомого-опылителя, «живые ископаемые».

Движущий
(изменяющиеся условия среды)

Выживают и размножаются особи с одним из крайних отклонений признака

Примеры: индустриальный меланизм берёзовой пяденицы, устойчивость вредителей к ядохимикатам

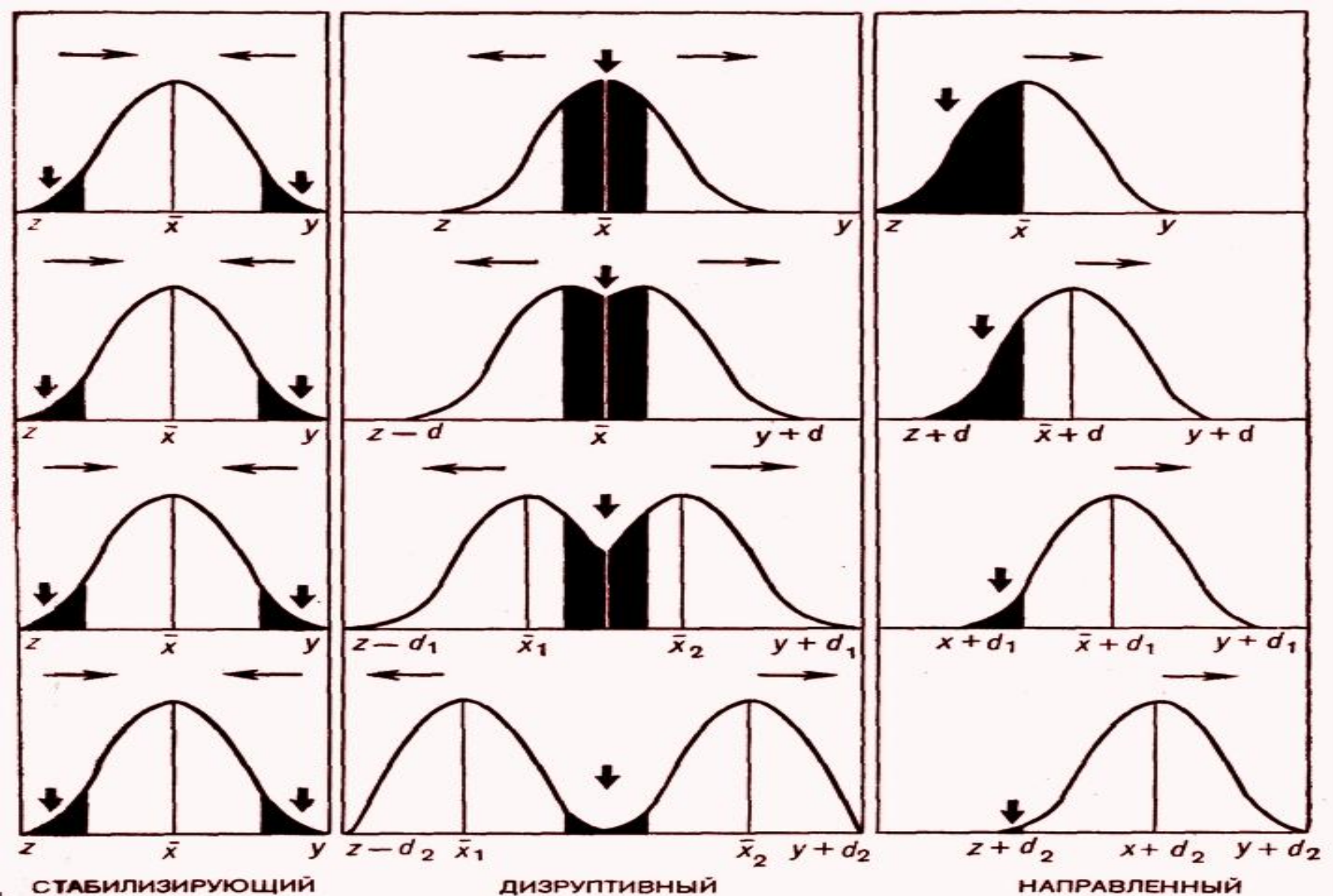
Дизруптивный
(изменяющиеся условия среды)

Выживают и размножаются особи со всеми крайними отклонениями признака

Примеры: полиморфизм, бескрылые и длиннокрылые птицы океанических островов



Формы отбора.



Тип отбора

Направленный

Стабилизирующий

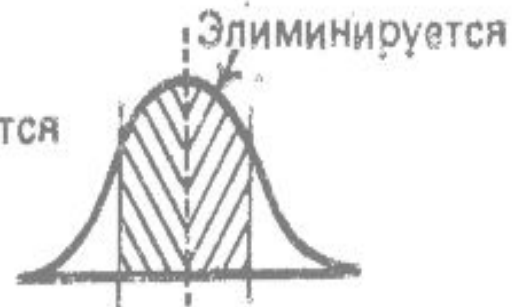
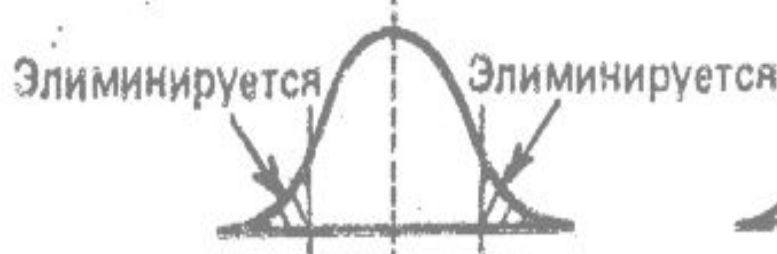
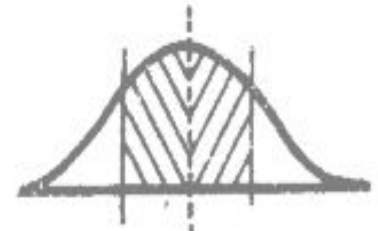
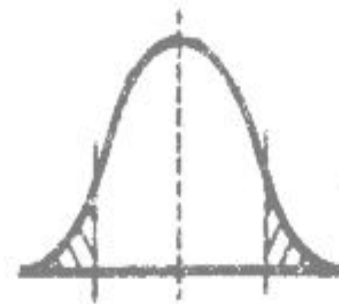
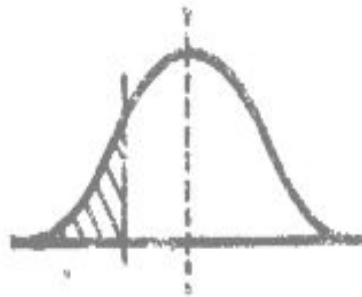
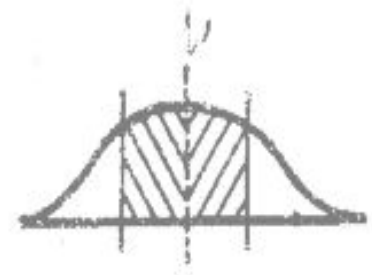
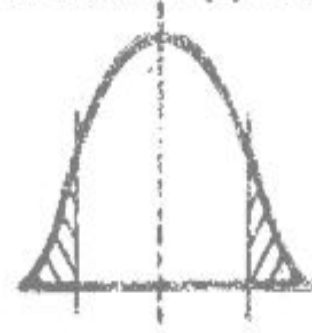
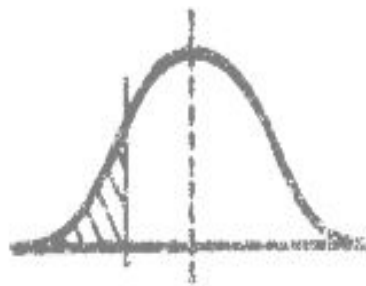
Дизруптивный

Поколения

3

2

1



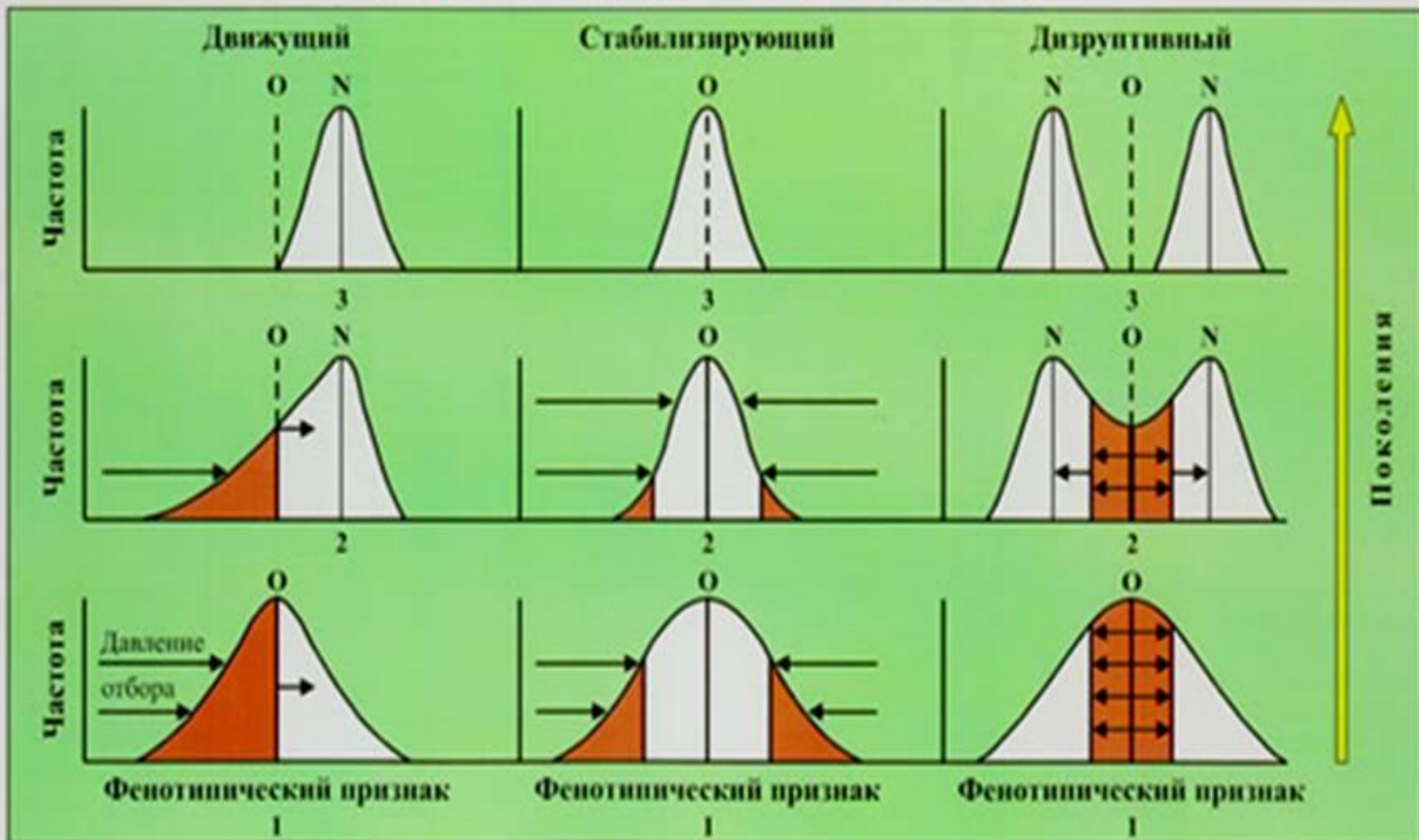
Среднее

Среднее

Среднее

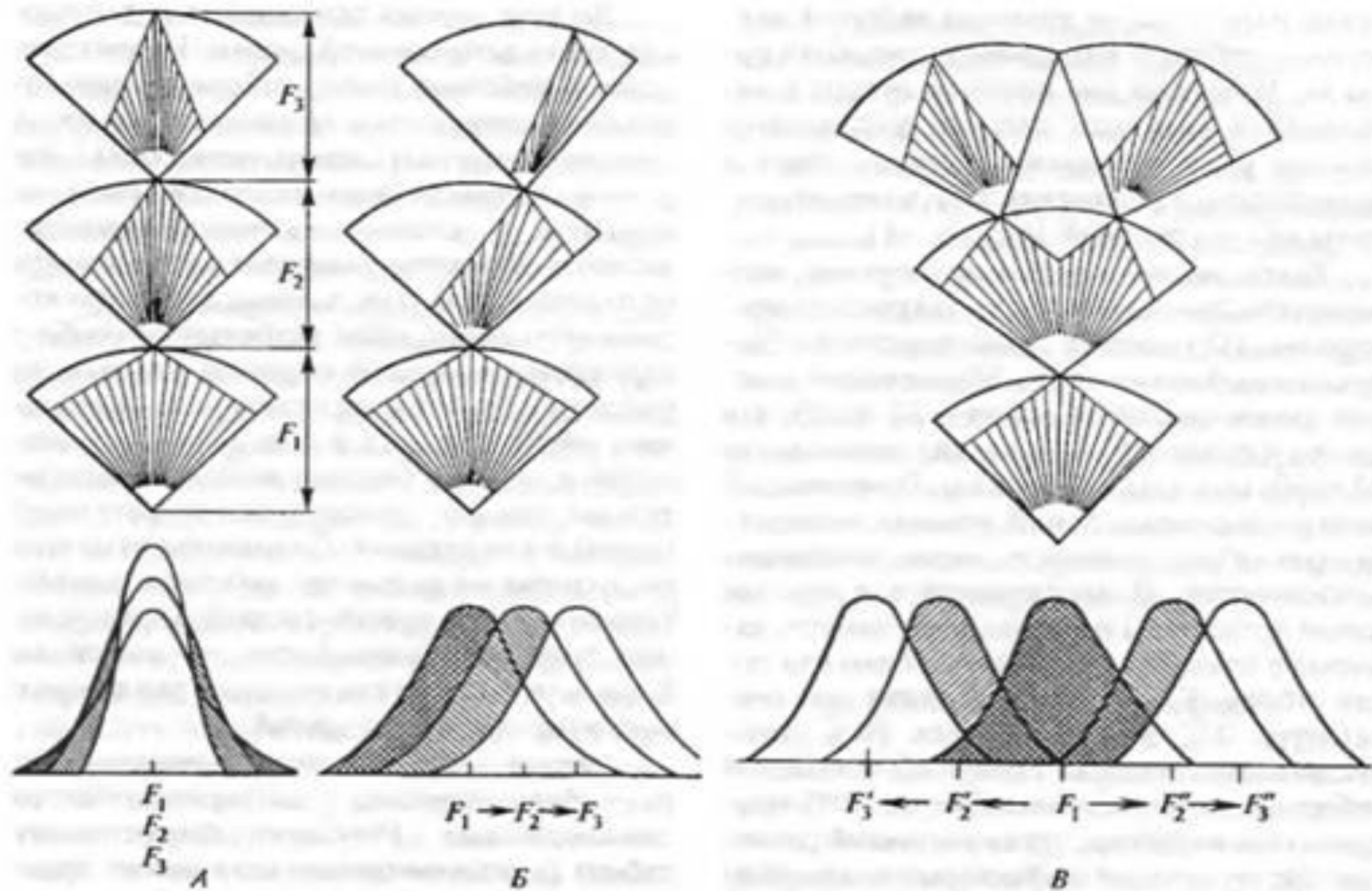
Генетическая изменчивость

ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА



O - исходное положение точки оптимального соответствия фенотипа оптимальным условиям среды

N - новое положение точки оптимального соответствия фенотипа оптимальным условиям среды



Р и с. 10.8. Схема действия стабилизирующей (А), движущей (Б) и дивергентной (В) форм естественного отбора (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977)

F_n — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку



Рис. 75. Действие стабилизирующего отбора

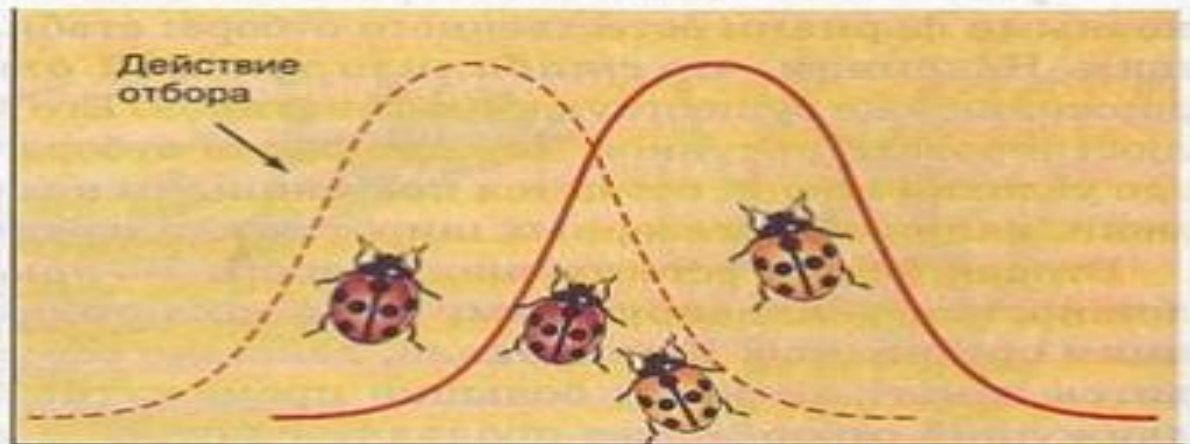
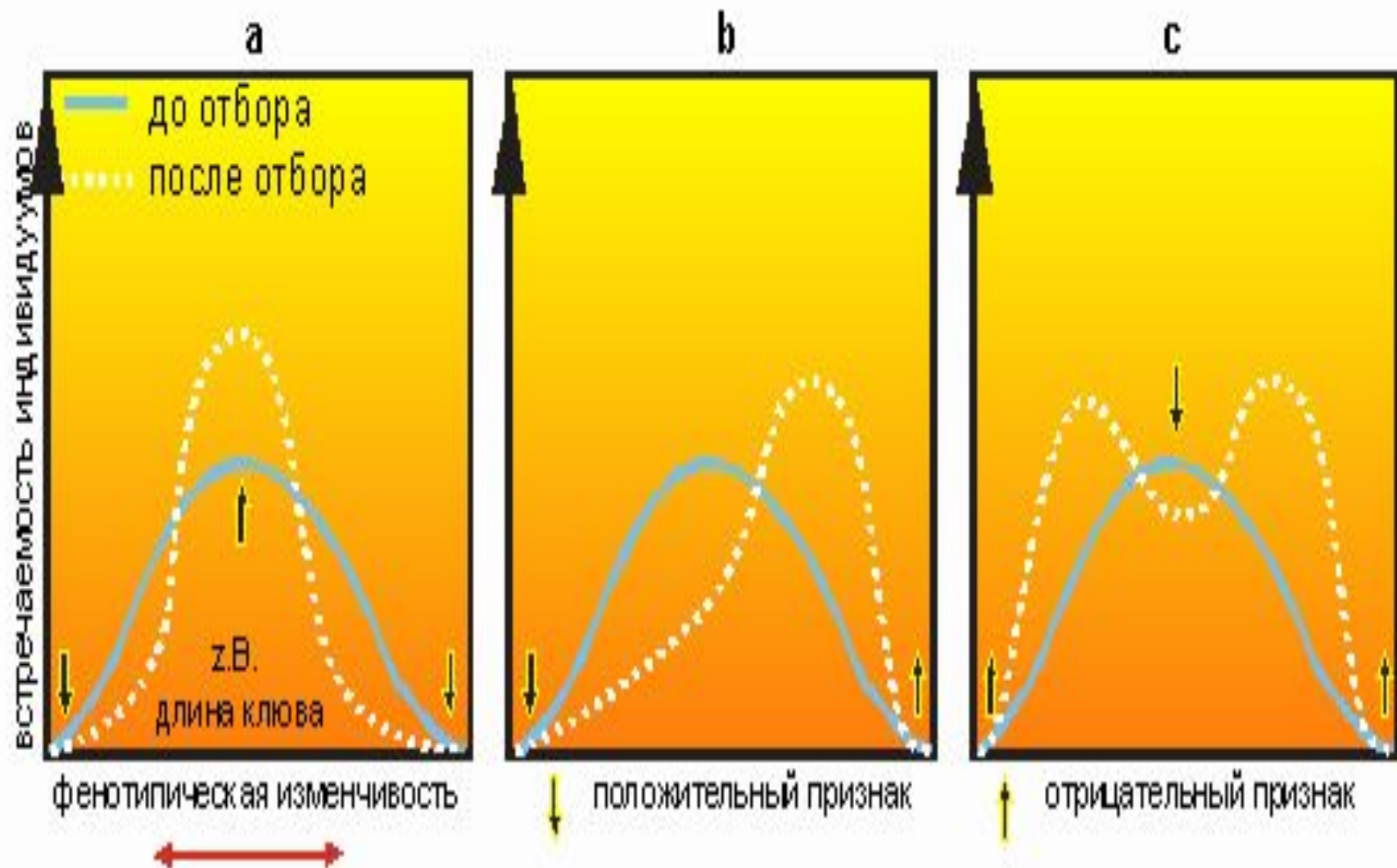


Рис. 76. Действие движущего отбора



Рис. 77. Действие дивергентного отбора



Другие формы отбора:

1. Половой отбор- внутривидовой

2. Групповой - преимущественное размножение какой-либо группы на фоне структурированности популяций.

- При этом **усиливаются уже имеющиеся адаптации особей.**
- **Закрепляются свойства, связанные с регуляцией численности.**

Может происходить:

А). вытеснение конкурирующей группы, что приводит к уменьшению внутривидового разнообразия.

Б). возникновение новых групп, что уменьшает давление отбора.

Примеры: группы с разным типом питания, что уменьшает конкуренцию, альтруистическое поведение



Специфический вид
группового,
(междомового) отбора,
Кин-отбор (*kin selection*);
родственный отбор
(отбор родичей).
направленный на
сохранение признаков,
благоприятствующих
выживанию близких
родичей.

Основа - «альтруизм» особей.

- **Пожертвование собой ради улья. Распространен у рабочих пчел, солдат термитов, муравьев, тлей.**

3. Отбор на полигенные системы

Полигены - гены, каждый из которых сам по себе дает незначительный кумулятивный эффект, а в сумме контролируют *непрерывную изменчивость*.



Пример:
Кошки окраса сил-пойнт.

В зависимости от того, как сильно воздействуют полигены, обусловлен худший или лучший контраст между пойнтами и корпусом кошки.





Окраса
блек сильвер
классик
тебби.

Из за сильного действия полигенов у кошки справа наблюдаются сильные **руфизмы** - характерное пожелтение на мордочке и лапках

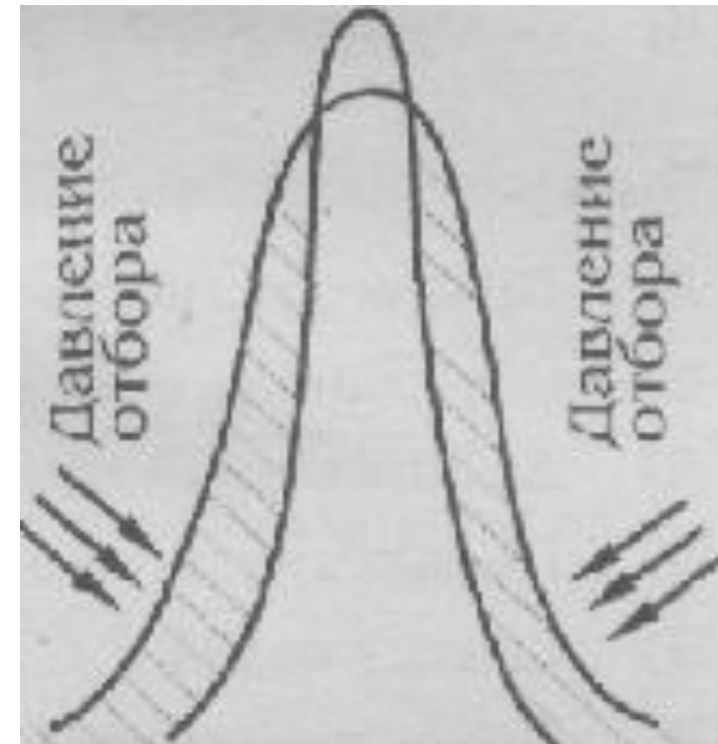


Именно
действием
полигенов
обусловлена
форма и
размер пятна -

фото слева: **рыхлые крупные пятна**, образующие розетки,
Или **мелкие отдельные точки** - фото справа

4. Частотнозависимый отбор - на селективное преимущество признака при **НЕВЫСОКОЙ** встречаемости особей с данным признаком.

- Пример 1. Явление **мимикрии** (*модели* должно быть больше, чем *подражателей*).



Пример 2. Поддержание полиморфизма жертв в системе "х-ж". Т.е. научение «х» на жертву с преобладающим признаком. Так, миноги в аквариуме чаще съедали жуков преобладающей окраски.

Пример 3. Биохимический полиморфизм в системе "возбудитель заболеваний – хозяин".

Защита хозяина через изменение биохимической среды будет создавать селективное преимущество, пока оно **редкое**, если усилится, то микроорганизм - возбудитель приспособится.

5. Плотностнозависимый - отбор на r- и K-стратегию.

6. Отбор на местообитание- на более полное использование пространство (сумма жизни) (дрозофила на Гавайях- на разных сторонах листа)

7. Дестабилизирующий, связанный с разрушением коррелятивных связей в организме при интенсивном действии отбора в каком-либо направлении (зоопарки - снижение агрессивности хищников --> круглогодичное размножение).

T.o. эволюция - это не упорядоченный процесс, а сложный поток сдвигающихся динамических равновесий

(для практики— это означает бесперспективность генетически однородных структур).

Факторы эволюции – то, что смещает

частоты генов

