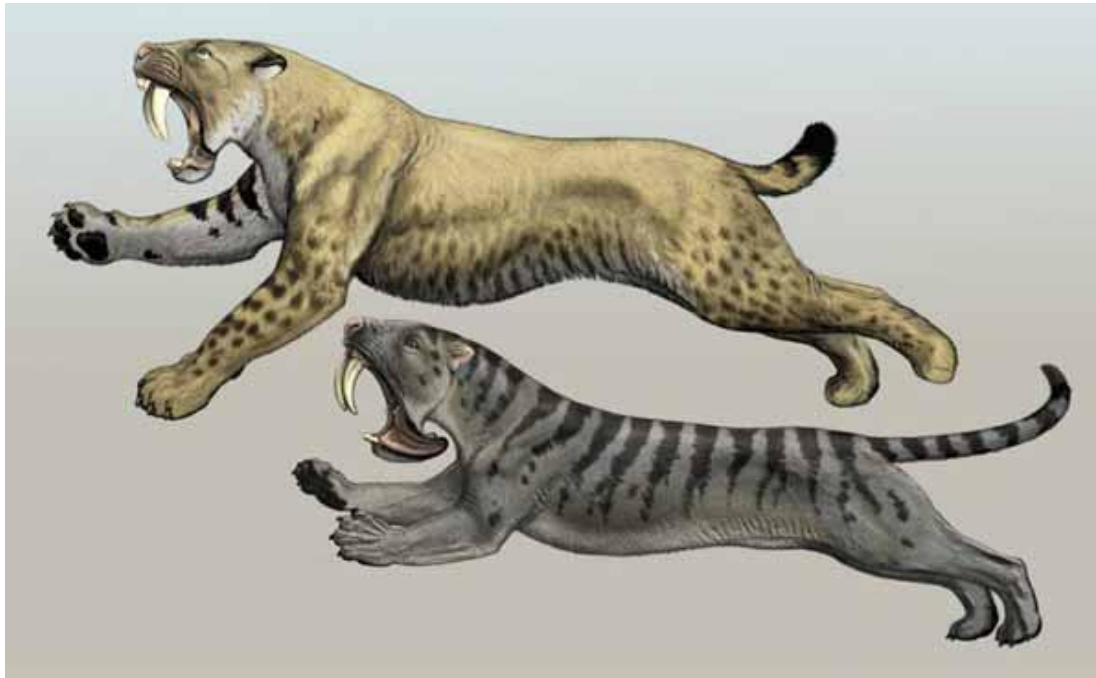


МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО  
ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –  
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА  
(ФГБОУ ВО РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева)

Факультет зоотехнии и биологии  
Кафедра зоологии

**Дивергенция, конвергенция и параллелизм**



Выполнила:  
Студентка 405 группы  
Факультета зоотехнии  
и биологии  
Василевская А.А.

## Понятие дивергенции

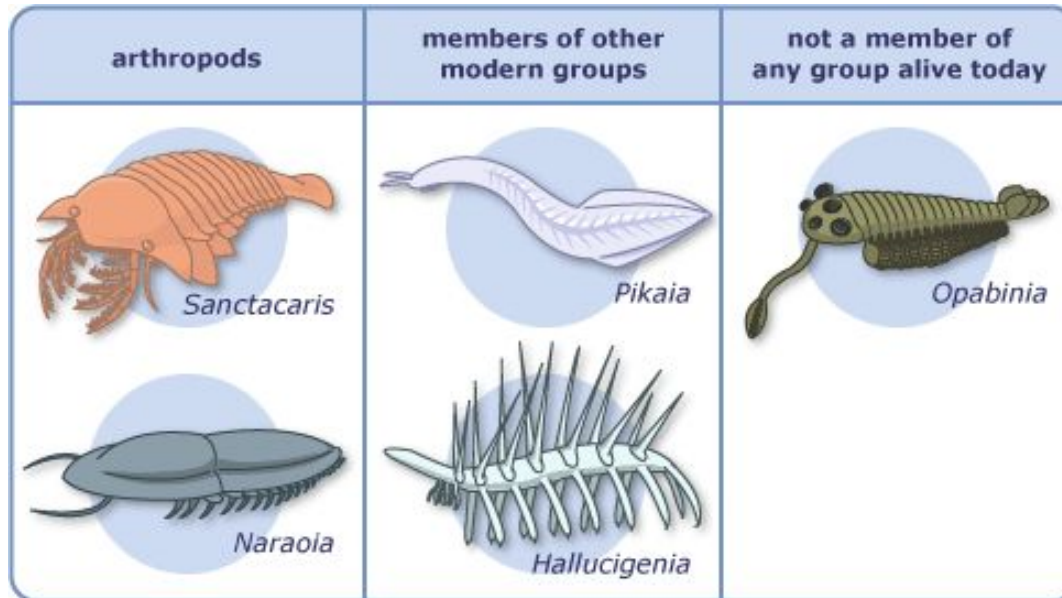
- Дивергенция – явление расхождения признаков у близких форм в процессе эволюции.
- Термин «дивергенция» (в русском переводе – «расхождение признаков») введён Чарльзом Дарвином в работе «Происхождение видов путём естественного отбора» (1859):

*«Мы можем также допустить, что в очень ранний период истории люди одного племени или в известной местности нуждались в лошадях, быстрых на бегу, а другие или в другом месте – в более сильных и грузных животных. Первоначальное различие могло быть очень мало, но с течением времени, вследствие постоянного отбора... различие могло возрасти и дать начало двум подпородам. Наконец, по истечении столетий эти подпороды превратились в две хорошо установившиеся и совершенно отличные одна от другой породы. <...> Здесь, в применении к человеческой деятельности, мы видим проявление того, что можно назвать началом расхождения признаков, вызывающим неизменное разрастание первоначально едва заметных различий в признаках пород как между собой, так и со своим общим предком.*

*Но, вероятно, спросят, может ли что-либо подобно этому началу быть применимо к природе? Я полагаю, что может... из того простейшего соображения, что чем более потомки какого-нибудь вида будут различаться между собой строением, общим складом и привычками, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономике природы, а следовательно, тем легче они будут размножаться»*

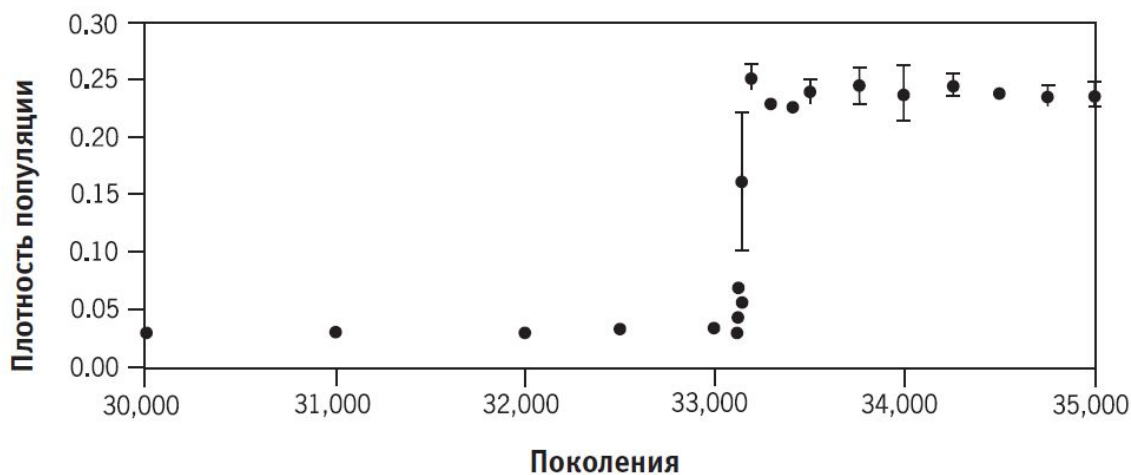
## Адаптивная радиация

- Генри Осборн расширил понятие дивергенции, введя термин «адаптивная радиация». По Осборну, это процесс, при котором эволюция идёт во все стороны от «центральной», то есть первоначальной формы (Osborn, 1910). Это может быть связано с распространением на новые территории или незанятые экологические ниши, а также с появлением хищников в сообществах.
- Яркий пример – «кембрийский взрыв», произошедший около 542 млн лет назад. Тогда образовалось большое количество крупных таксонов многоклеточных животных. Хотя многоклеточные животные начали образовывать множество таксонов ещё в эдиакарском (вендском) периоде, около 800 млн лет назад, уровень кислорода в морской воде достиг уровня, позволяющего вести более активный образ жизни и образовывать более сложные трофические сети, только к кембрию (Erwin et al., 2011).



## Как работает дивергенция у прокариот

- Вообще сложно говорить о дивергенции у прокариот, так как они практикуют горизонтальный перенос генов, и различия между популяциями и даже видами «смазаны». Однако в определённых условиях удаётся пронаблюдать расхождение конкретных признаков у разных популяций бактерий. Это демонстрирует, например, знаменитый эксперимент группы Ричарда Ленски с кишечной палочкой (*Escherichia coli*). В нём 12 линий *E. coli* в течение 40 тысяч поколений выращивались одновременно на минимальной питательной среде, в которой количество глюкозы являлось лимитирующим фактором, ограничивающим размножение бактерий. В целом у всех линий было отмечено усиление темпа мутагенеза и, как следствие, частота фиксации мутаций. А одна из линий, Ara-3 (по названию гена, ответственного за расщепление арабинозы), сумела резко нарастить свою численность, начиная с поколения № 33 100. В этой линии произошли две полезные мутации, позволившие бактериям использовать в качестве пищи цитрат, изначально присутствовавший в среде (Barrick et al., 2009).



## Как работает дивергенция у эукариот

- Основным фактором расхождения признаков, а в дальнейшем – видообразования у эукариот, практикующих амфимиксис (половое размножение), является изоляция популяции. Изоляция бывает нескольких видов.

- **Географическая изоляция.**

Наиболее известный тип. Имеет место на островах, по разные стороны горных массивов, рек или других природных барьеров. Приводит к аллопатрическому видообразованию.

Эволюция на островах – наиболее яркий пример действия географической изоляции. На остров Мрчара (Хорватия) в 1971 году были завезены ящерицы *Podarcis sicula*, обычные для другого хорватского острова - Копиште. В 2008 году группа Энтони Херрела обследовала популяцию этих ящериц на Мрчаре и обнаружила существенные морфологические изменения, связанные с переходом от насекомоядности к растительноядности (Herrel et al., 2008).



# Как работает дивергенция у эукариот

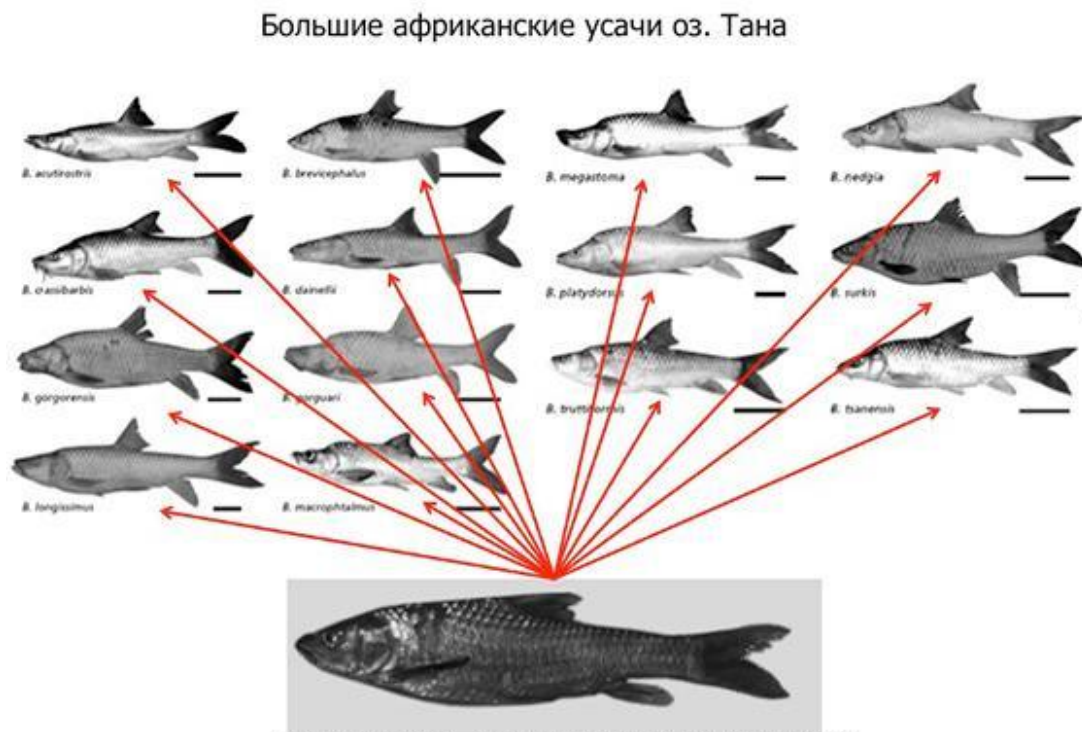
По-видимому, предки современного человека и шимпанзе разделились в какой-то степени географически. Практически все останки предков человека, ещё не вышедших из Африки, обнаруживаются к востоку от Великой Рифтовой долины (за исключением сахелянтропа, обнаруженного в Чаде).

Карта находок предков человека (версия 2.0)



## Как работает дивергенция у эукариот

- **Экологическая изоляция** происходит в пределах одной территории, когда часть популяции по тем или иным причинам занимает новую экологическую нишу.
- Показательный пример – эволюция усачей в эфиопском озере Тана. Предковый вид *Barbus intermedius* за 30 тысяч лет дал начало 14 новым. В данном случае причиной расхождения послужили бедность изначальной ихтиофауны и разнообразие биотопов в озере, которое заселили усачи. Кроме того, изменения в активности щитовидной железы в процессе онтогенеза этих рыб стали основой развития их морфологического разнообразия (Шкиль и др., 2010).



## Как работает дивергенция у эукариот

- **Репродуктивная изоляция** – самый главный фактор, способствующий видообразованию. Подразделяется на презиготическую и постзиготическую.  
**Презиготическая изоляция** препятствует самому скрещиванию и выражается в морфологической, экологической или поведенческой несовместимости (Mayr, 1942).  
**Постзиготическая изоляция**, в свою очередь, действует на генном уровне. По правилу Добжанского-Мёллера (Dobzhansky, 1934; Muller, 1942) постзиготическая изоляция возникает как неизбежный эффект разобщённости популяций и выражается в том, что со временем в разобщённых популяциях образуются пары несовместимых генов. Вероятность их появления растёт пропорционально квадрату числа различающихся генов.
- Репродуктивная изоляция может начать проявляться у близких популяций в стрессовых условиях. Это было показано, например, на двух линиях дрозофил (*Drosophila melanogaster*), заражённых вольбахией (*Wolbachia*), и ещё двух, вылеченных от вольбахии. Стрессовыми факторами являлись заражённость вольбахией и вредные мутации, которыми линии были специально отягощены. Самцы и самки разных линий помещались в пробирки. Под влиянием названных стрессовых факторов выявились чёткие предпочтения: заражённые самки предпочитали спариваться с заражёнными самцами, а вылеченные – с вылеченными (Куликов, Марков, 2009).



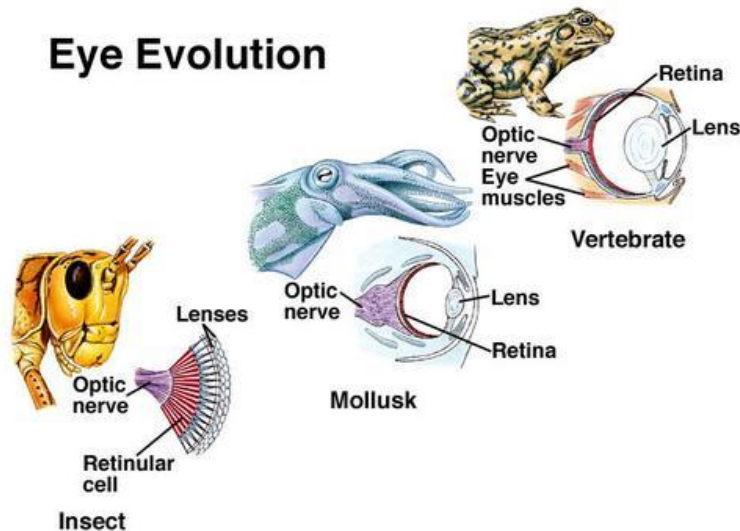
*Drosophila melanogaster*: а — самец линии \*W с мутациями «white» (белые глаза) и «yellow» (желтое тело), б — самец линии \*R с мутацией «yellow». Мутация «white» приводит к неспособности накопления зрительных пигментов в фасеточном глазу дрозофилы, в результате чего мухи практически слепы.



# Конвергенция и параллелизм

- Конвергенция – независимое приобретение **неродственными** организмами сходных признаков; **поверхностна, затрагивает немногие черты организации** (Шмальгаузен, 1969).
- Параллелизм – независимое возникновение сходных признаков **гомологичных** структур в ходе филогенеза разных, **более или менее родственных** таксонов; **как правило, более глубокий, чем конвергенция** (Шмальгаузен, 1969).
- Разграничение понятий «конвергенция» и «параллелизм» достаточно условно (Северцов, 1990). Все организмы в той или иной степени родственны друг другу. Естественно, сходства больше у более мелких таксонов. Однако есть примеры конвергентной и параллельной эволюции на более высоком уровне: в ходе эволюции царства Животные 40 раз независимо возникли органы зрения и 4 раза развилась способность к машущему полёту (у насекомых, птерозавров, птиц и рукокрылых) (Dawkins, 1996).

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

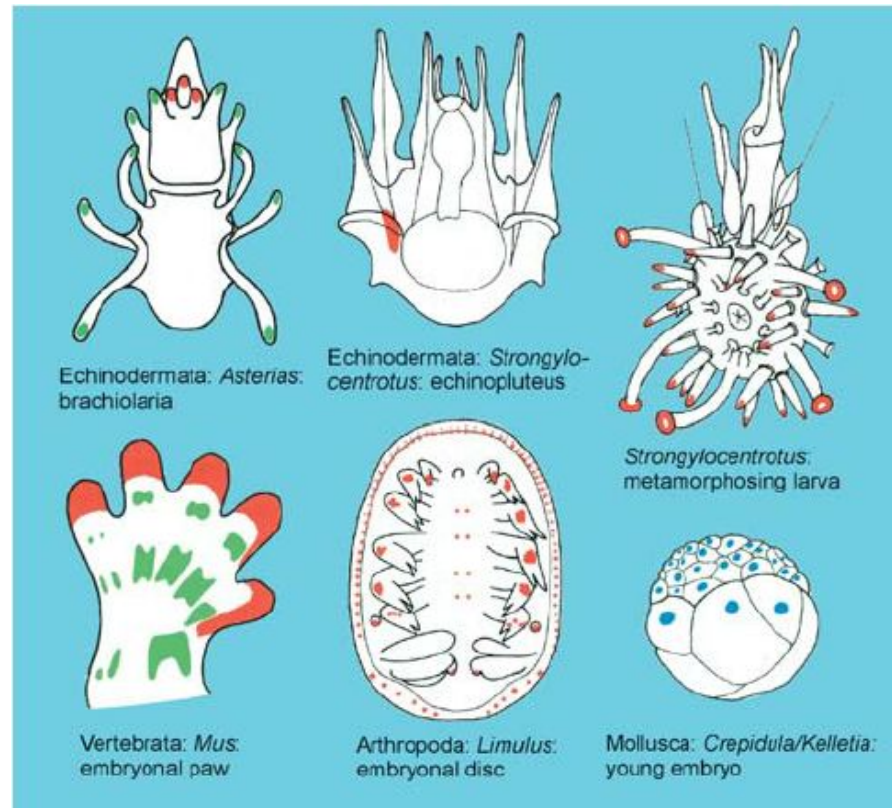


<http://www.mhhe.com/cgi-b>

<http://www.mhhe.com/cgi-b> ology7/student/olc/art\_quizzes/0684fq.htm& footer=/usr/web/home/mhhe/biosci/genbio/maderbiology7/student/olc/art\_quizzes/0684fa.htm&test=/usr/web/home/mhhe/biosci/genbio/made rbiology7/student/olc/art\_quizzes/0684q.txt&answers=/usr/web/home/mhhe/biosci/genbio/maderbiology7/student/olc/art\_quizzes/0684a.txt

# Глубокая гомология

- **Глубокая гомология** – явление, при котором негомологичные органы развиваются сходным путём, на основе работы одних и тех же генов.
- Понятие введено Нилом Шубиным, Клиффордом Табиным и Шоном Кэрролом (Shubin, Tabin, Carroll, 2009)
- Например, ген *Distal-less* у членистоногих отвечает за развитие конечностей, у позвоночных – за развитие пальцев, у иглокожих – за развитие амбулакральных ножек, то есть вообще отростков (Nielsen, Martinez, 2003).



[https://www.researchgate.net/figure/10810034\\_fig1\\_Fig-1-Expression-of-the-gene-Distal-less-Dl1Dlx-in-obviously-non-homologous](https://www.researchgate.net/figure/10810034_fig1_Fig-1-Expression-of-the-gene-Distal-less-Dl1Dlx-in-obviously-non-homologous)

## Список литературы

1. Дарвин, Ч. Происхождение видов путём естественного отбора. В 2 кн. Кн 1: Происхождение видов: Гл. I-VI / Пер. с англ. К. Тимирязева; Под общ. ред. Н. Вавилова. – М.: Книжный Клуб Книговек, 2014. – 320 с.
2. Карта находок предков человека (версия 2.0). [Электронный ресурс] Режим доступа: [http://antropogenez.ru/no\\_cache/map-2/](http://antropogenez.ru/no_cache/map-2/)
3. Куликов А.М., Марков А.В. 2009. Иммунная система, стресс и видообразование – звенья одной цепи? // Природа. №10. С. 11-17.
4. Северцов А.С. Направленность эволюции. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 272 с: ил.
5. Шкиль, Ф.Н. и др. Роль гормона щитовидной железы в онтогенезе и морфологической диверсификации *Barbus intermedius sensu* озера Тана, Эфиопия // Онтогенез. №6. С. 438-450.
6. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
7. Barrick, J., Yu, D., Yoon, S., Jeong, H., Oh, T., Schneider, D., Lenski, R., & Kim, J. (2009). Genome evolution and adaptation in a long-term experiment with *Escherichia coli* *Nature*, 461 (7268), 1243-1247
8. Dawkins, R. *Climbing Mount Improbable*. New York: W. W. Norton & Company. 1996
9. Dobzhansky, Theodosius. 1934. "Studies on Hybrid Sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura*". // *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*. 21: 169–221.
10. Douglas H. Erwin, Marc Laflamme, Sarah M. Tweedt, Erik A. Sperling, Davide Pisani, Kevin J. Peterson. *The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals* // *Science*. 2011. V. 334. P. 1091–1097.
11. Herrel, A., Vanhooydonsk, B., Backeljau, T., Breudelmans, K., Grbac, I., Van Damme, R. and Irschik, D.J. 2008. // Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource // *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 4792-5
12. Mayr, E. *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. - Cambridge: Harvard University Press, 1942.
13. Muller H. J. 1942. Isolating mechanisms, evolution and temperature. // *Biol. Symp*. 6:71–125.
14. Nielsen, C., Martinez, P. 2003. Patterns of gene expression: homology or homocracy? // *Dev Genes Evol* 213: 149-154
15. Osborn, Henry F. 1910. "Paleontologic Evidences of Adaptive Radiation". // *Popular Science Monthly* 77: 77-81.
16. Shubin, N., C. Tabin, and S. Carroll. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457:818-823.

# Спасибо за внимание!

АДАПТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

