



Соотношение микро- и макроэволюционных процессов

Постулаты СТЭ

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии /
М.: КМК, 2004. 432 с.

1. Материалом для эволюции служат, как правило, очень мелкие, но дискретные изменения наследственности - мутации. Мутационная изменчивость - поставщик материала для естественного отбора - носит случайный характер.
2. Основным или даже единственным движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе (селекции) случайных и мелких мутаций.
3. Наименьшая эволюционирующая единица эволюции - популяция, а не особь, как это допускалось, исходя из представлений о возможности "наследования благоприобретенных признаков".

4. Эволюция носит дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый тип, а в конечном итоге и единственную предковую популяцию.

5. Эволюция носит постепенный (градуалистический) и длительный характер.

6. Вид состоит из множества соподчиненных, морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц - подвидов, популяций.

7. Обмен аллелями, "поток генов" возможен лишь внутри вида. Если мутация имеет положительную селективную ценность на всей территории ареала вида, то она может распространиться за счет "потока генов" по всем его популяциям и подвидам. Отсюда следует краткое и достаточно емкое определение биологического вида: вид есть генетически целостная и замкнутая система.

8. Поскольку критерием так называемого биологического вида является его репродуктивная обособленность, то эти критерии вида не применимы к формам без полового процесса, агамным, амфимиктичным, партеногенетическим формам (следствие из п.7).

9. Таким образом, за рамками концепции биологического вида СТЭ оказалось огромное множество видов без полового процесса. Все ископаемые формы остаются за пределами биологической концепции вида.

10. Любой реальный, а не сборный таксон имеет однокорневое, монофилетическое происхождение (следствие из п. 4). Монофилетическое происхождение - обязательное условие самого права таксона на существование.

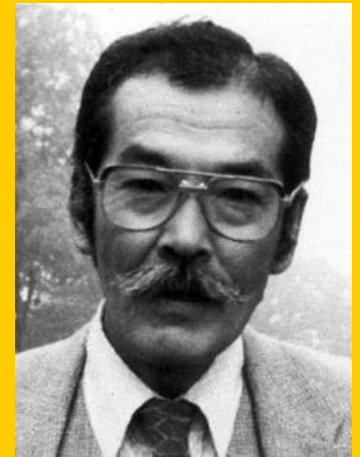
11. Исходя из всех упомянутых постулатов ясно, что эволюция непредсказуема, имеет не направленный к некоей конечной цели, т. е. нефиналистический, характер.

Главная черта СТЭ, иногда называемой неodarвинизмом, в том, что она представляет собой вероятностную концепцию, ибо и теория естественного отбора Ч. Дарвина, и наиболее успешные модели популяционной генетики основываются на неопределенной наследственной изменчивости. Но такая изменчивость, исследуемая как состояние или же как процесс, может быть выражена только в терминах теории вероятностей.

Воронцов Н.Н. Теория эволюции: Истоки, постулаты и проблемы. М.: Знание, 1984. 64 с. (Биология; № 7).

Сусумо Оно
(Susumu Ohno)

«Эволюция путем генных дупликаций»



«В эволюции ряда групп тесно связаны межвидовая гибридизация, стадия бесполого размножения (партеногенез или гиногенез) и полиплоидия»...

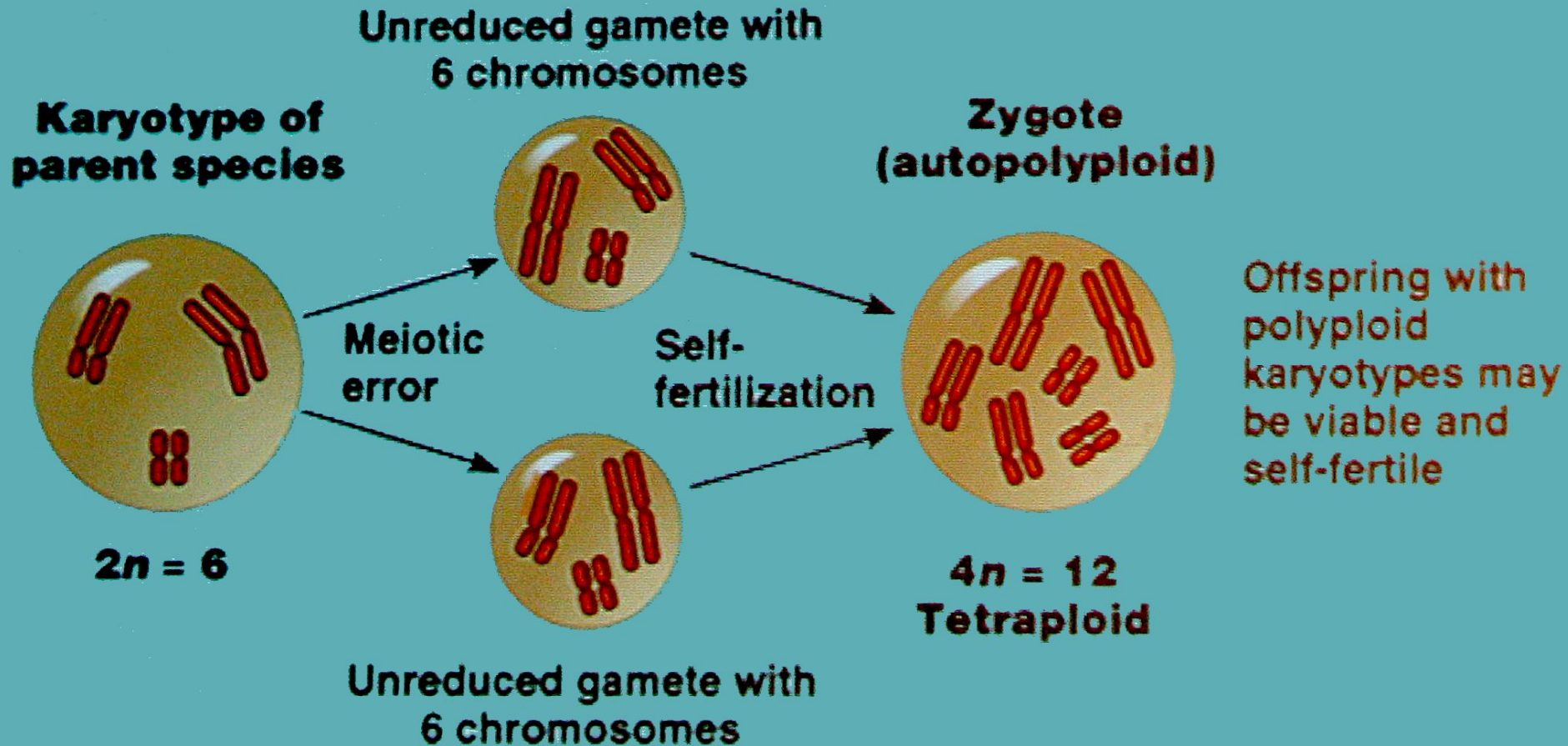
Ohno S. Evolution by gene duplication. Springer-Verlag, 1970. ISBN 0-04-575015-7.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.

1. При межвидовой гибридизации образуется диплоидная форма, переходящая к однополному размножению.
2. При скрещивании этих гибридных форм с одним из родительских (или близких к нему) бисексуальных видов образуется однополая триплоидная форма, размножающаяся гино- или партеногенетически.
3. Скрещивание триплоида с одним из близких бисексуальных диплоидных видов приводит к формированию тетраплоида, способного возвратиться к бисексуальному типу размножения

самец - $X_1X_2X_2Y_2 \Leftrightarrow X_1X_2$ - самка
самка - $X_1X_1X_2X_2$, самец - $X_1X_1X_2Y_2$

Появление тетраплоидов благодаря формированию нередуцированных гамет



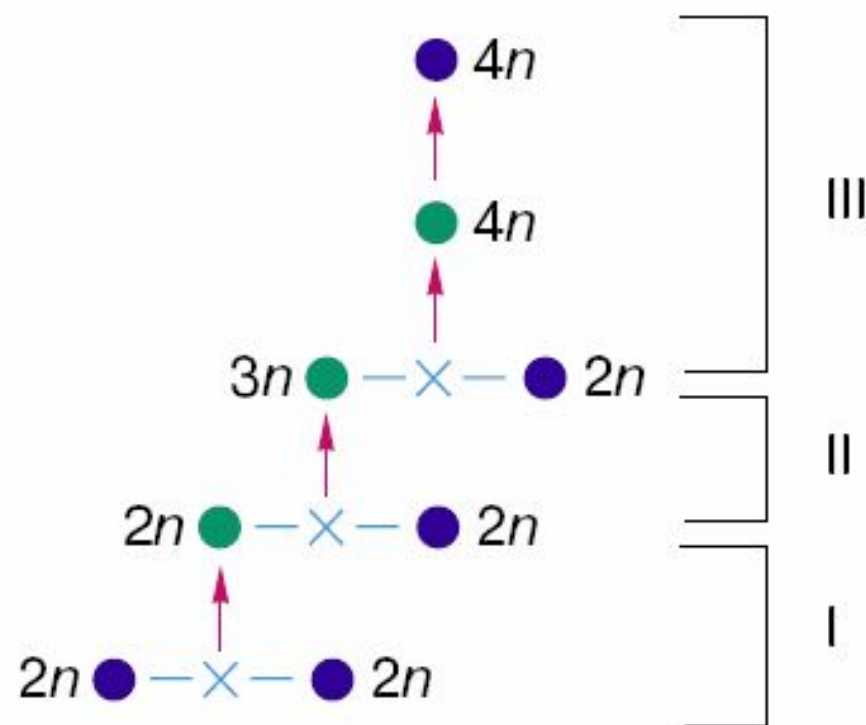


Схема гибридогенного (сетчатого) видообразования (до стадии аллотетраплоидии) у позвоночных. I–III – этапы последовательной гибридизации, приводящие к повышению степени ploидности гибридной формы. Фиолетовые кружки – бисексуальные виды, зеленые кружки – однополые гибридные виды

Ю. П. Алтухов Вид и видообразование // Соросовский образовательный журнал. 1997. №4.

Тибетская жаба (Индия) *Bufo zamdensis* с триплоидным кариотипом ($n=33$)

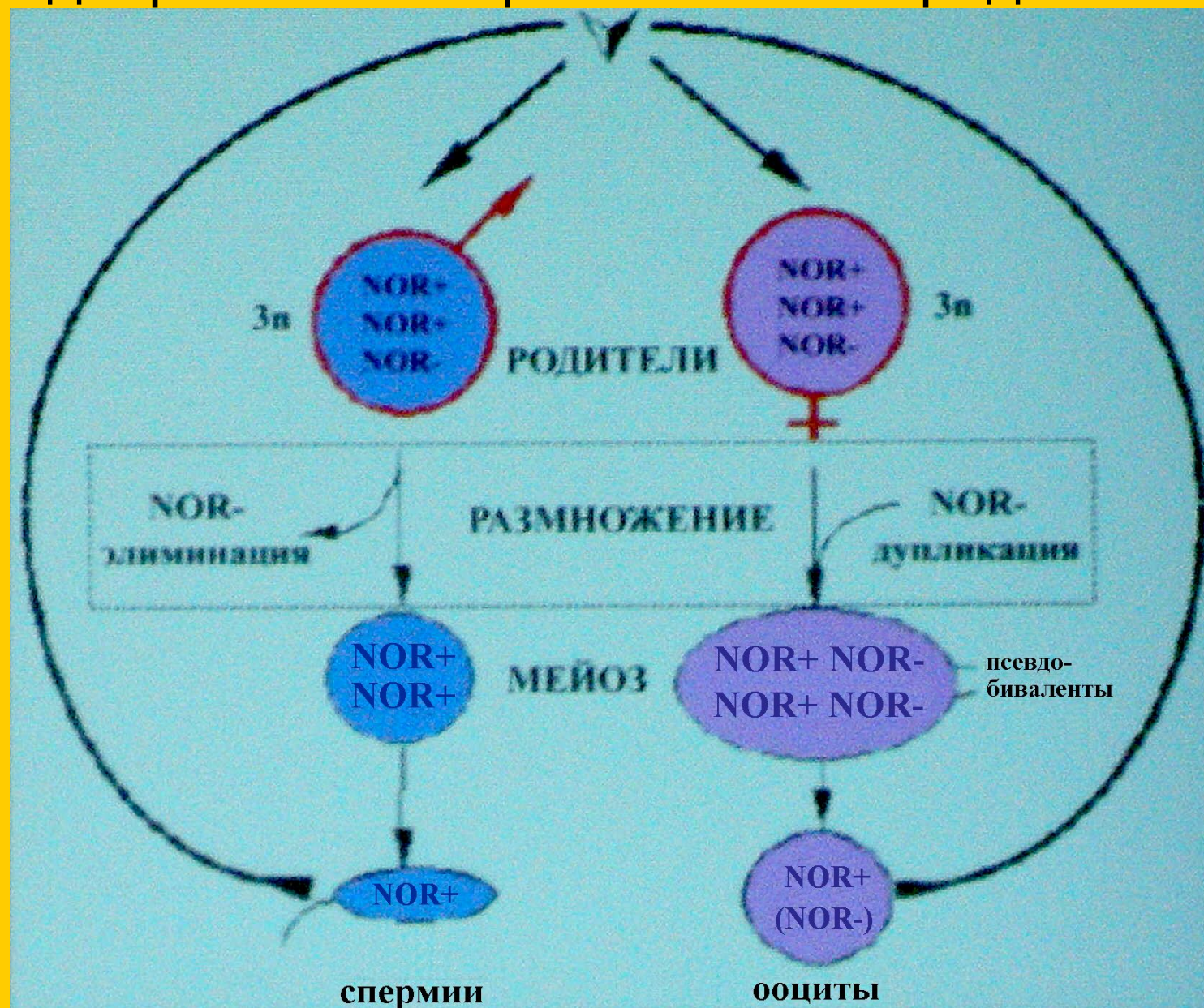


самка

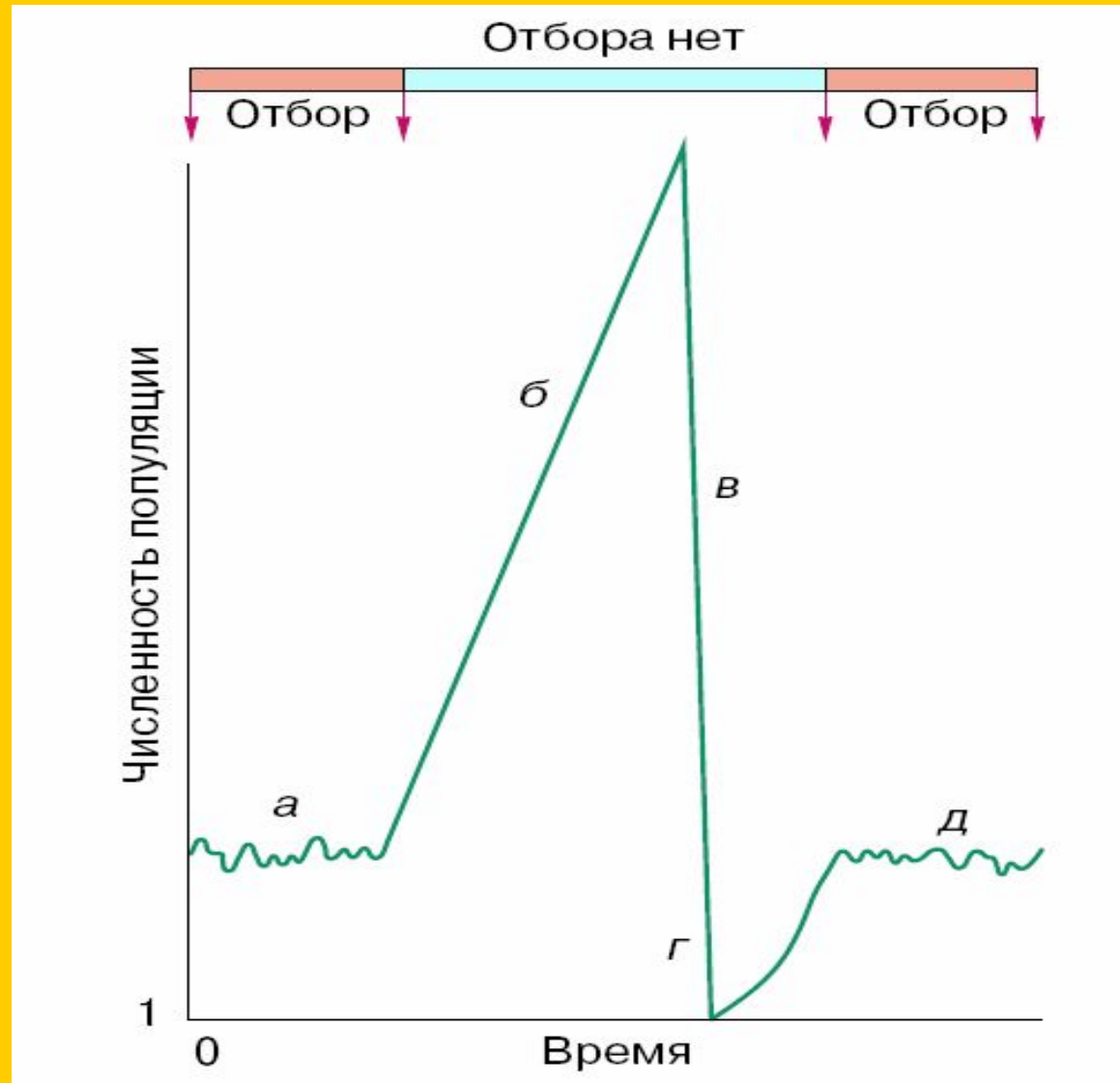


самец

Предварительно выровненный гибридный мейоз



Видообразование через реорганизацию закрытой системы генома



а - фаза отбора,
б - фаза расцвета,
в - фаза краха,
г - основатели,
д - фаза отбора

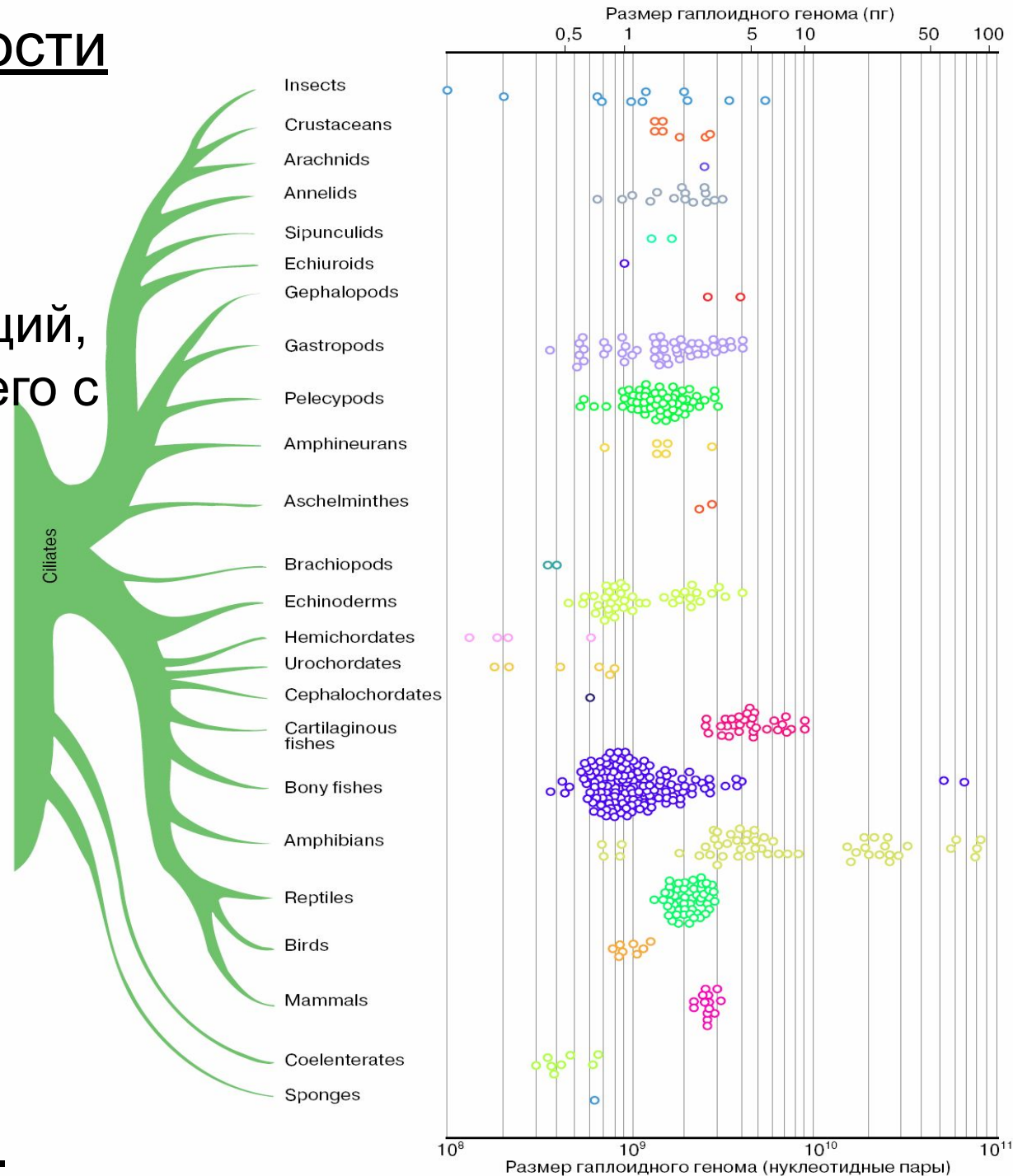
(основатели -
совместимые с
онтогенезом
реорганизации
закрытой
генетической
системы вида)

Carson H. The Genetics of Speciation at the Diploid Level // Amer. Natur. 1975. Vol. 109. P. 83-92.

Картина изменчивости размера генома у животных...

...следствие крупных
геномных реорганизаций,
связанных прежде всего с
тандемными
дупликациями генов,
межвидовой
гибридизацией и
полиплоидией.

Britten R., Davidson E.
Repetitive and
Non-repetitive DNA
Sequences and a
Speculation on the Origin
of Evolutionary Novelty //
Quart. Rev. Biol. 1971. Vol.

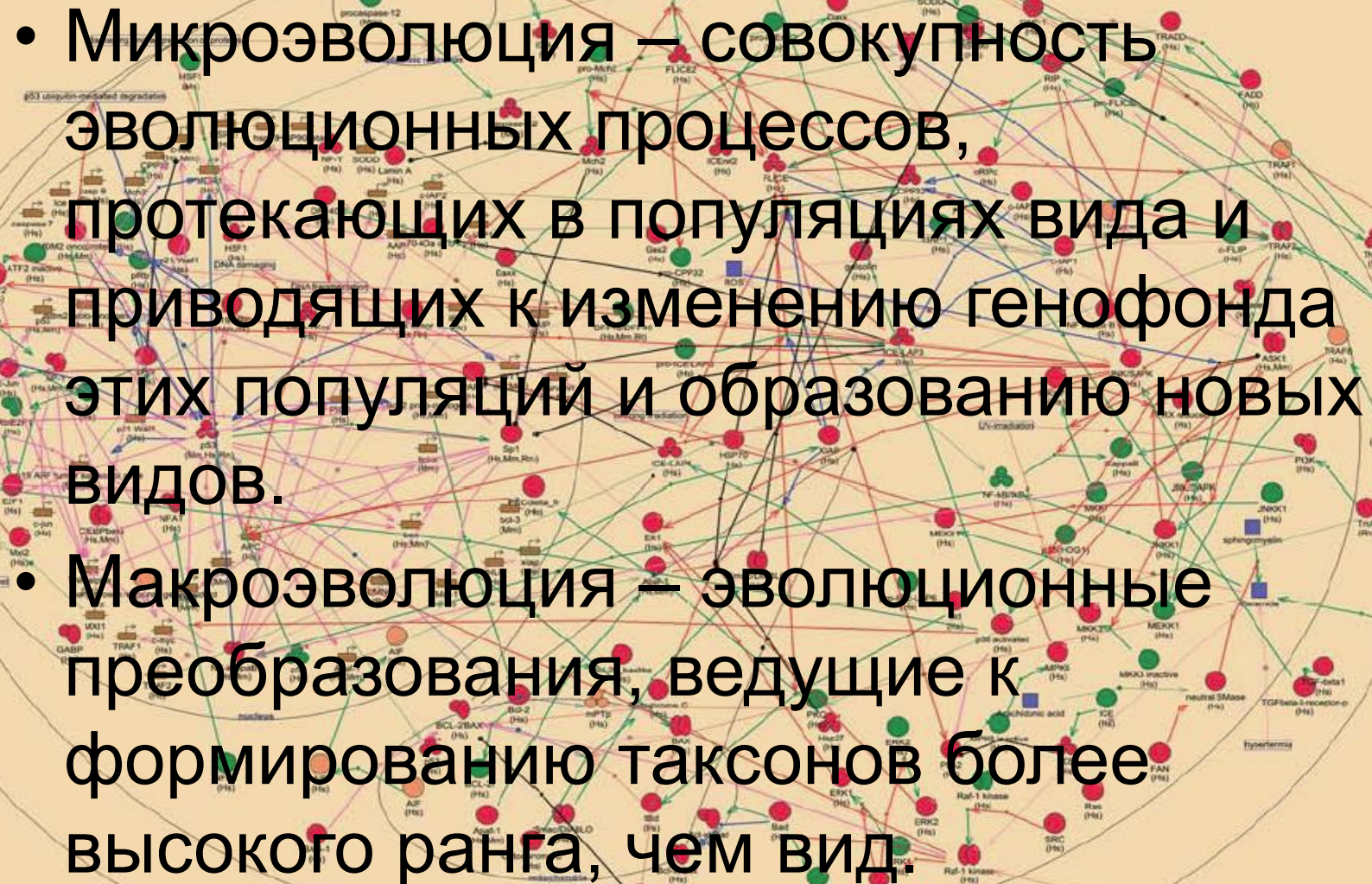


Оказалось, что элементарные эволюционные факторы (волны жизни, миграция, изоляция, эффект основателя, дрейф генов, эффект бутылочного горла и т.д.), которым в синтетической теории эволюции уделяется большое внимание, могут приводить к формированию лишь генетически неоднородной, полиморфной популяции.

...изменение структуры генотипа с помощью мелких мутаций способствует лишь увеличению разнообразия генофонда популяций и не может привести к образованию новых видов, а тем более крупных таксонов...

...Микроэволюцией следует называть не процесс видообразования, а процесс увеличения генетического полиморфизма популяций...

В соответствии с представлениями СТЭ:

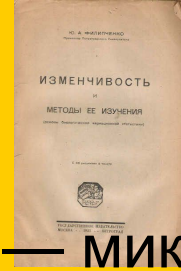
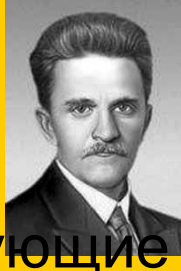
- 
- Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменению генофонда этих популяций и образованию новых видов.
 - Макроэволюция – эволюционные преобразования, ведущие к формированию таксонов более высокого ранга, чем вид.

В соответствии с представлениями СТЭ:

- Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменению генофонда этих популяций и образованию новых видов.
- Макроэволюция – эволюционные преобразования, ведущие к формированию таксонов более высокого ранга, чем вид.

Традиционно считается, что микроэволюция – процесс видообразования, макроэволюция – процесс образования более крупных таксонов.

Микро- и макроэволюция – необратимые процессы, но в отличие от микроэволюционных изменений макроэволюция отражается в филогенезе.



Соответствующие термины — микро- и макроэволюция — были предложены в 1927 Ю.А.Филипченко

Б. Ренш (1959) - эволюция может идти и по горизонтали и по вертикали. Адаптивная радиация (возникновение разнообразия на данном уровне организации) - кладогенез, а выход на новый уровень адаптивной радиации - анагенез.

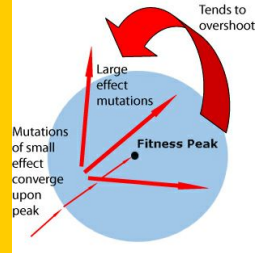
Задача: объяснить с единых позиций одновременное существование дивергентной (адаптивной) и филетической (прогрессивной) эволюции.



«Опыт показывает..., что единственный путь к пониманию механизмов макроэволюционных изменений, для которых необходимы геологические масштабы времени, — это доскональное изучение микроэволюционных процессов, наблюдаемых на протяжении одной человеческой жизни и нередко контролируемых волей человека» (Dobzhansky, 1937)

Р.Гольдшмидт «Эволюция», 1940

(R.Goldschmidt Evolution. New Haven, 1940. 436 p.)



- Микроэволюционные процессы обусловлены микромутациями.
- Макроэволюционные изменения детерминируются особыми процессами — системными мутациями (макромутациями) и скачкообразными изменениями, которые не действуют на микроэволюционном уровне.
- В условиях кризиса конкурентоспособность не имеет решающего значения, что способствует появлению своего рода экспериментальных форм — «перспективных монстров».

Дж. Симпсон

«Темпы и формы эволюции»



Единство факторов и механизмов микро- и макроэволюции.

Гипотеза «квантовой эволюции».

Концепция адаптивной зоны:

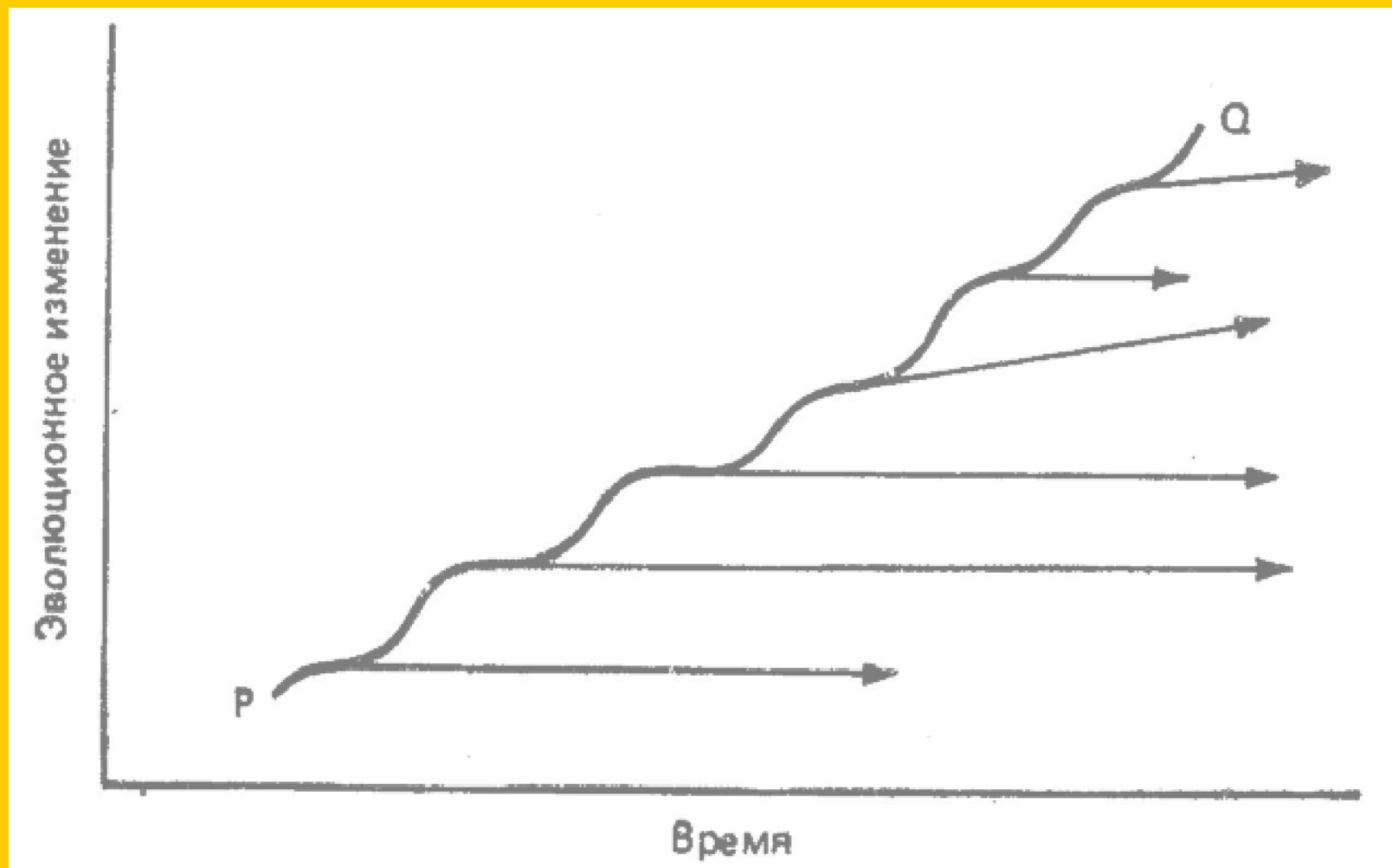
комплекс условий внешней среды, в которых протекает эволюция данного таксона и которые определяют направление его эволюции.

- вселение в новую зону;
- возникновение адаптаций, повышающих уровень организации;
- процесс дивергенции (адаптивной радиации по Г. Осборну (1929));

Формы эволюции (по Дж. Симпсону) Simpson, 1944, 1953

- **Видообразование** (адаптивная радиация таксона на несколько внутри одной адаптивной зоны);
- **Филетическая эволюция** [род, семейство] (направленный сдвиг средних значений признаков популяции - превращение одного таксона в другой без увеличения их числа)
- **Квантовая эволюция** [семейства, отряды, классы] (при смене адаптивной зоны)
 - 1 фаза - неадаптивная - утрата равновесия;
 - 2 - преадаптивная, сдвиг в сторону нового равновесия под давлением отбора;
 - 3 - адаптивная, достижение нового равновесия.

Общий механизм - накопление мелких мутаций с помощью естественного отбора.

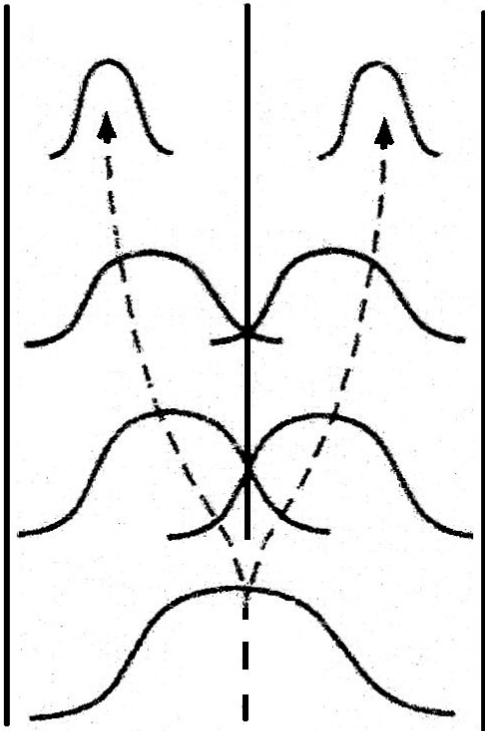


Направление видообразования. Направление (линия $P \rightarrow Q$) представляет собой результирующий вектор последовательных видообразовательных изменений в данном направлении (из Grant, 1963)

Различные формы видообразования

Адаптивная зона

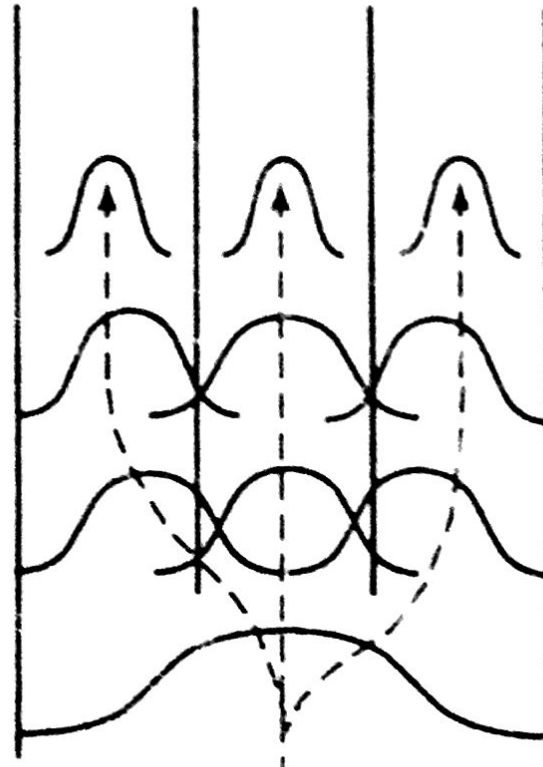
Субзона Субзона



Видообразование

Адаптивная зона

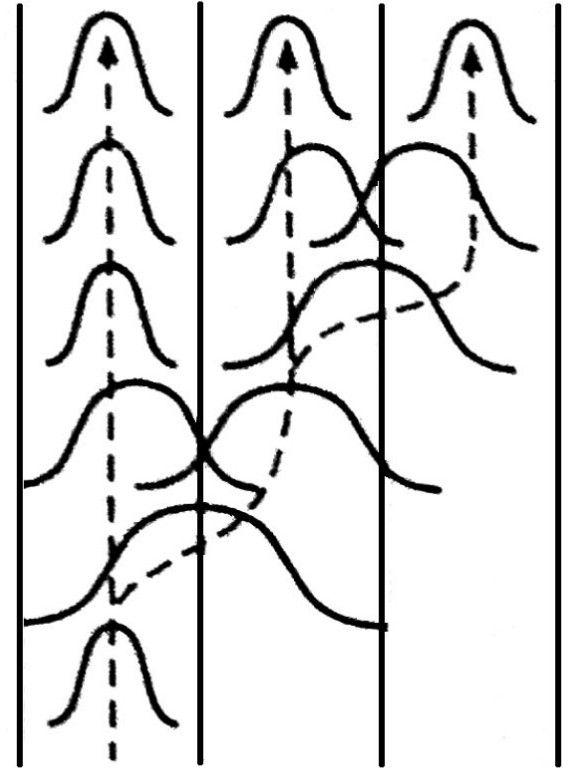
Субзона Субзона Субзона



Видообразование

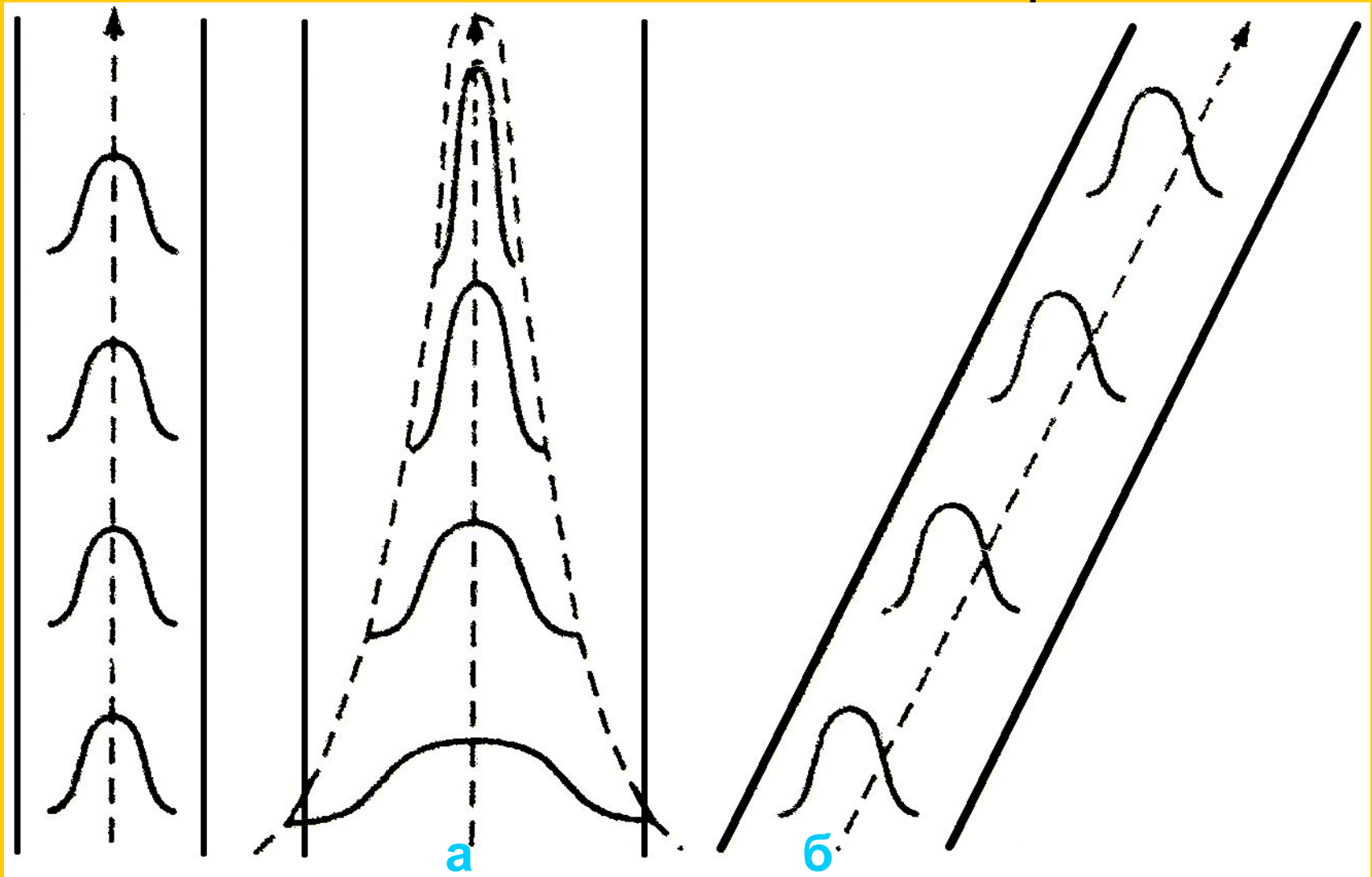
Адаптивная зона

Субзона Субзона Субзона

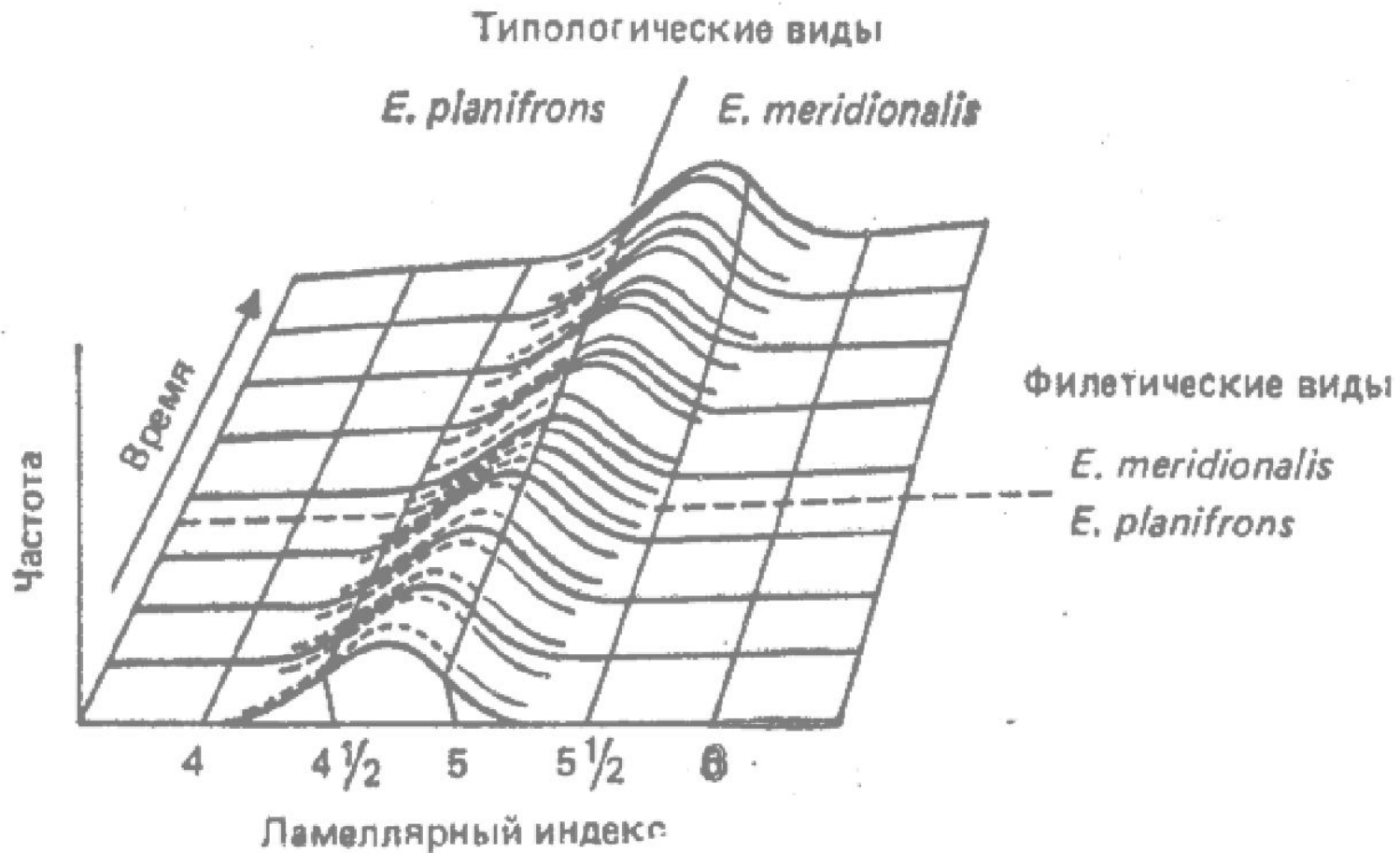


Видообразование

Филетическая эволюция

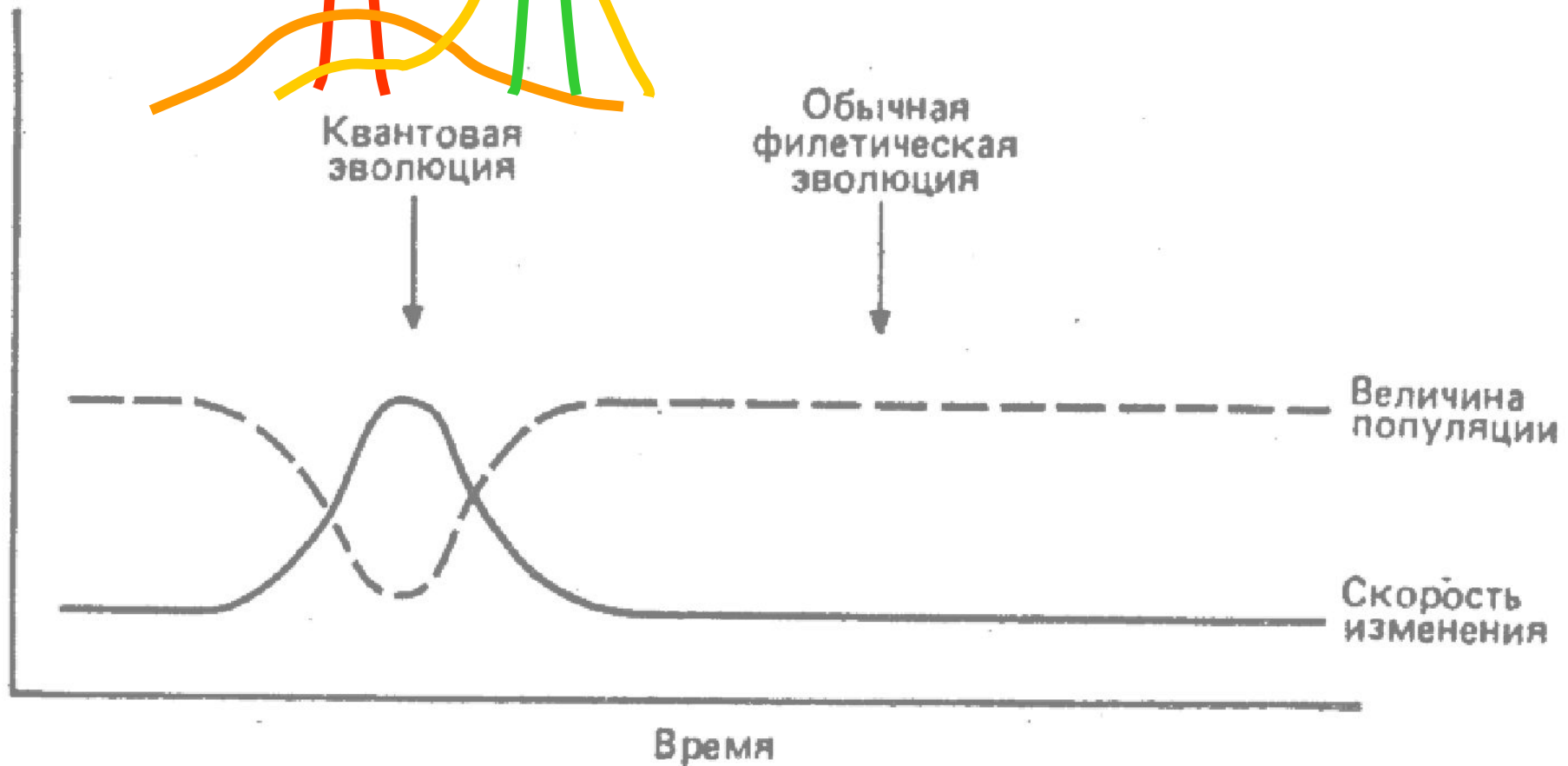


- а** - направленное движение популяции, хорошо приспособленной к устойчивой зоне;
- б** - направленная специализация ведущая к вымиранию;
- в** - направленное изменение популяции в ответ на сдвиг адаптивной зоны.

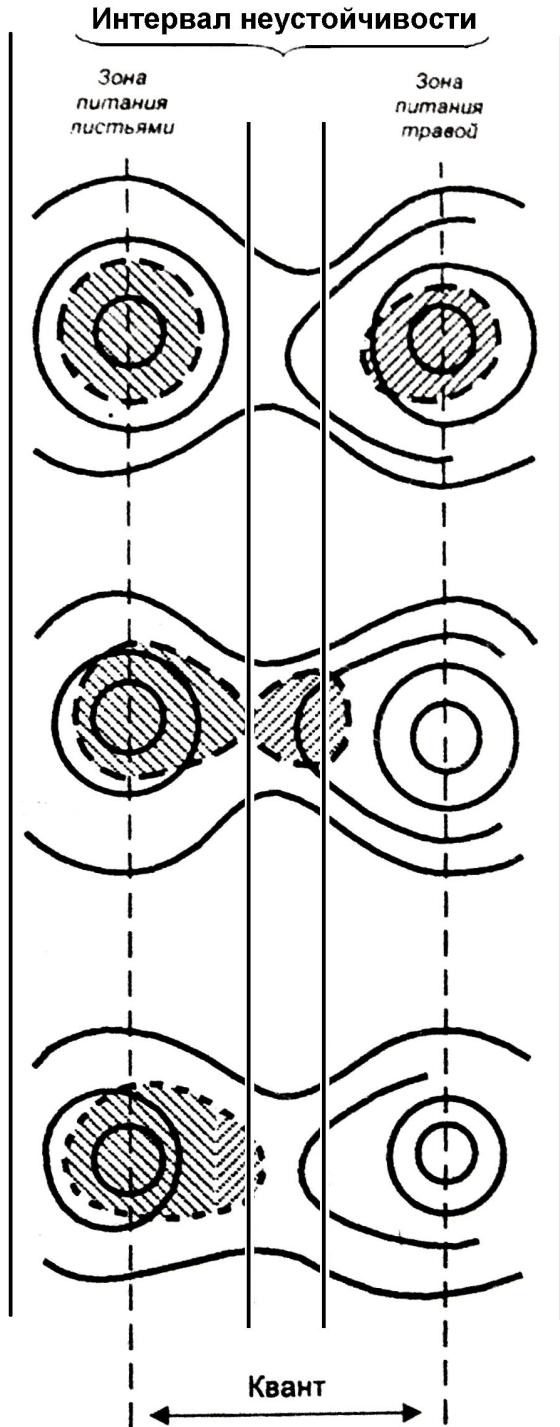


Филетическое направление в линии плейстоценовых европейских слонов *Elephas planifrons* — *E. meridionalis*. Ламеллярный индекс служит мерой количества эмали на коренных зубах. Филетические виды соответствуют последовательным видам, а типологические виды — таксономическим видам. (Из Simpson, 1953)

появление нового признака, ведущее к повышению уровня организации, начинается со случайной преадаптивной фазы



Сравнение скорости эволюционных изменений и величины популяции при квантовой и обычной филетической эволюции (Simpson, 1953)



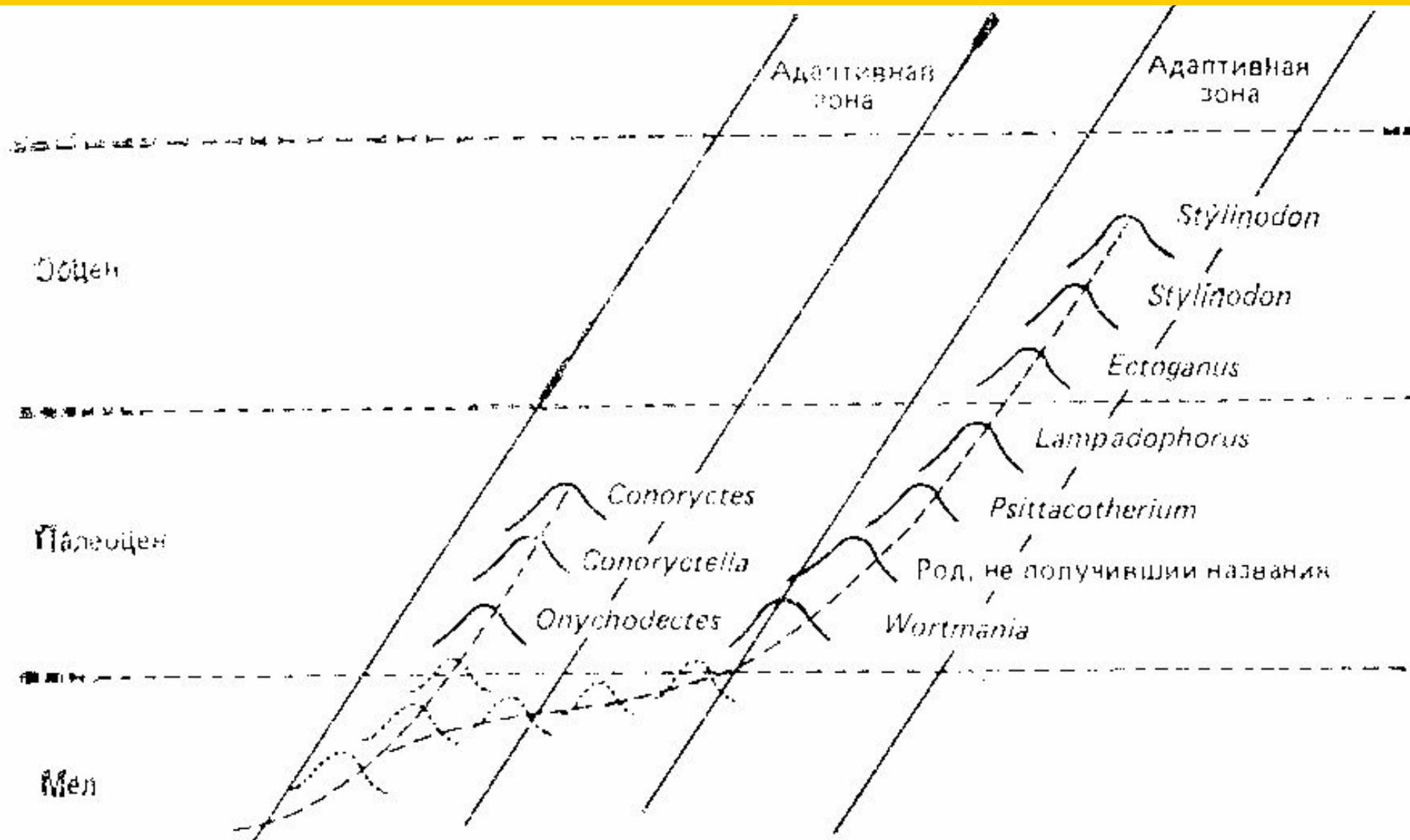
Адаптивная фаза

Преадаптивная фаза

Неадаптивная фаза

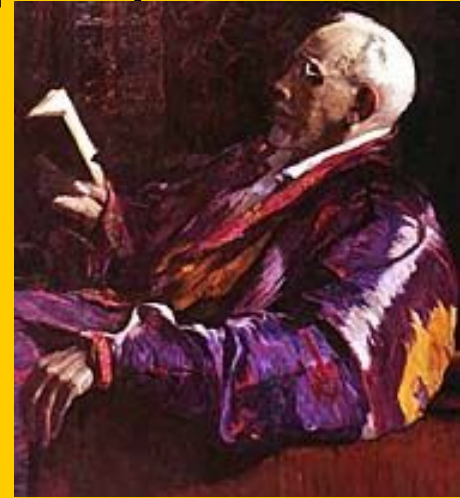
Квантовая эволюция
на примере семейства
Equidae
(переход от питания
листьями деревьев к
питанию травой)

Возникновение Stylinodontinae от Conoryctinae путем квантовой эволюции (Patterson, 1949)



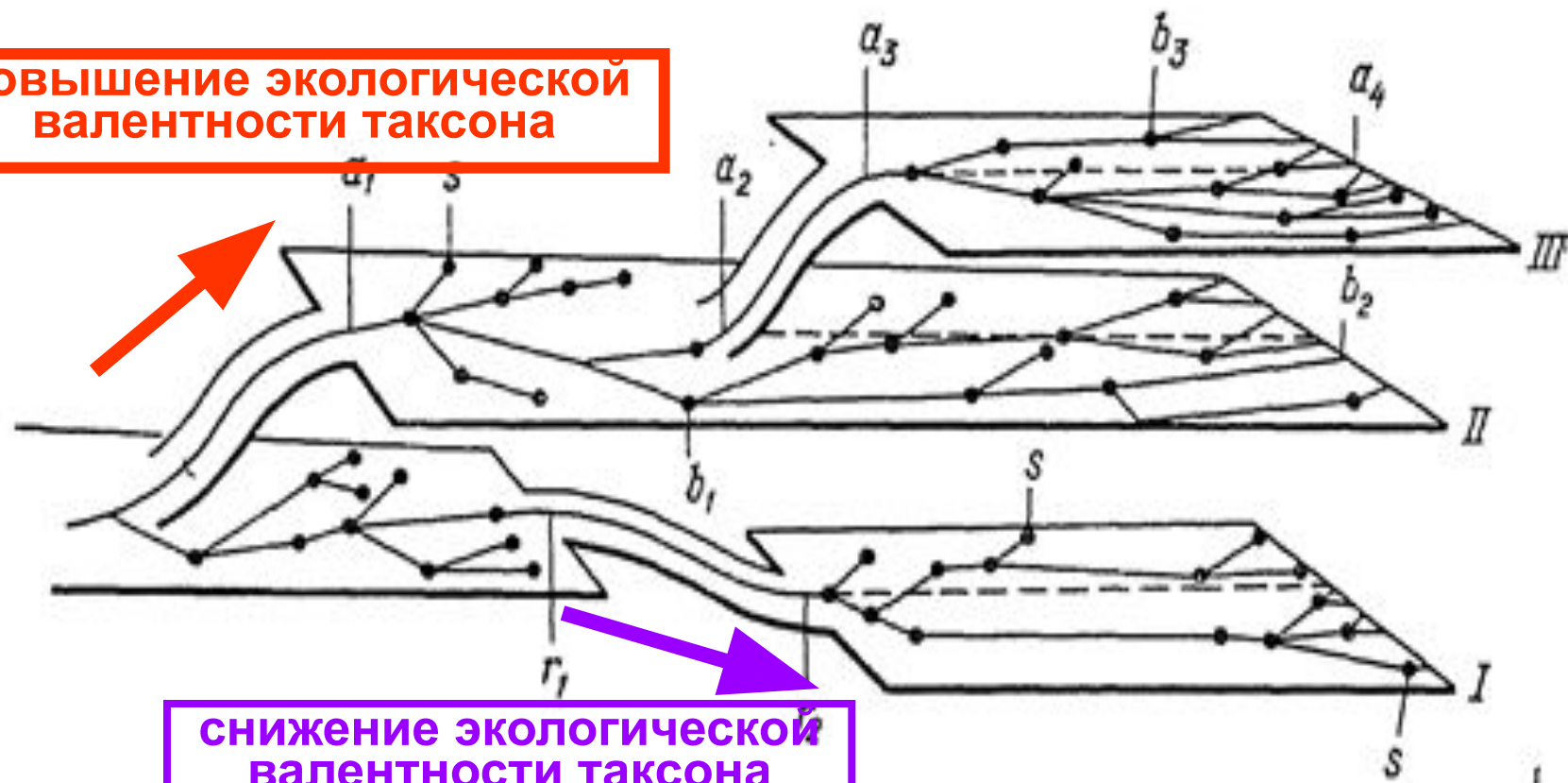
Теория главных направлений эволюции (А.Н. Северцов, 1939)

Общее и очевидное направление эволюции - прогрессивная эволюция, или биологический прогресс



- Ароморфоз - повышение уровня организации (арогенез).
- Идиоадаптация - выработка частных приспособлений одного масштаба (алломорфоз, аллогенез, кладогенез).
- Общая дегенерация - или вторичное упрощение организации (снижение экологической валентности).

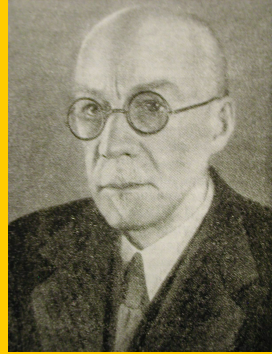
**повышение экологической
валентности таксона**



**снижение экологической
валентности таксона**

Схема главных направлений биологического прогресса: ароморфозы (a) изображены в виде подъема на более высокие уровни (II, III); идиоадаптации — в виде отклонений на данном уровне (b); специализация как частный случай идиоадаптации (s); общая дегенерация как переход на нижележащий уровень (I) (из А. Н. Северцова, 1939)

теория главных направлений эволюции (И. Шмальгаузен, 1939)



- Ароморфоз - повышение уровня организации (арогенез, эпиморфоз).
- Идиоадаптация -
 - алломорфоз, - специализация
 - (теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз,
 - гипоморфоз).

Правило чередования фаз (главного направления эволюции) - эволюция крупного таксона начинается обычно с ароморфоза, затем таксон переходит к алломорфозу и далее к специализации (Шмальгаузен, 1939).

Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям исходной адаптивной зоны.

- 1) **алломорфоз**, или смена среды, при котором одни связи организма со средой заменяются другими, более или менее равноценными;
- 2) **теломорфоз**, или сужение среды, при котором связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным;
- 3) **гиперморфоз** — нарушение координации со средой вследствие быстрого изменения среды и переразвития самого организма;
- 4) **катаморфоз** — переход к более простым соотношениям со средой, связанным с дегенерацией или недоразвитием;
- 5) **гипоморфоз** или недоразвитие - частная форма общей дегенерации, или катаморфоза;
- 6) **ароморфоз** — расширение среды, связанное с повышением организации и жизнедеятельности;
- 7) **эпиморфоз** — овладение средой, ее подчинение потребностям организма, достигаемое им лишь на высших ступенях развития (у человека).

Теломорфоз



кольчатая червяга



айолот

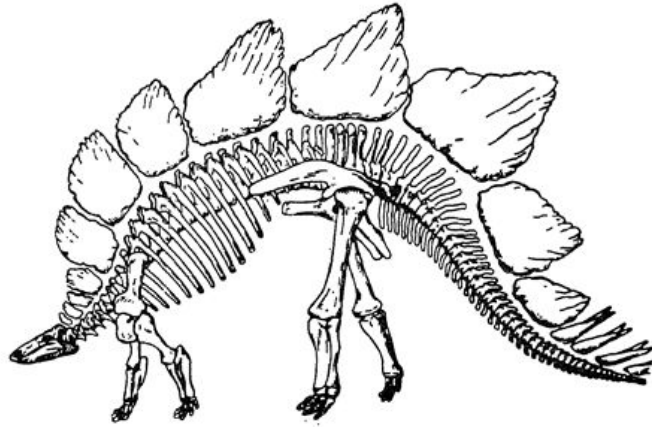


крот



назикобатрахус

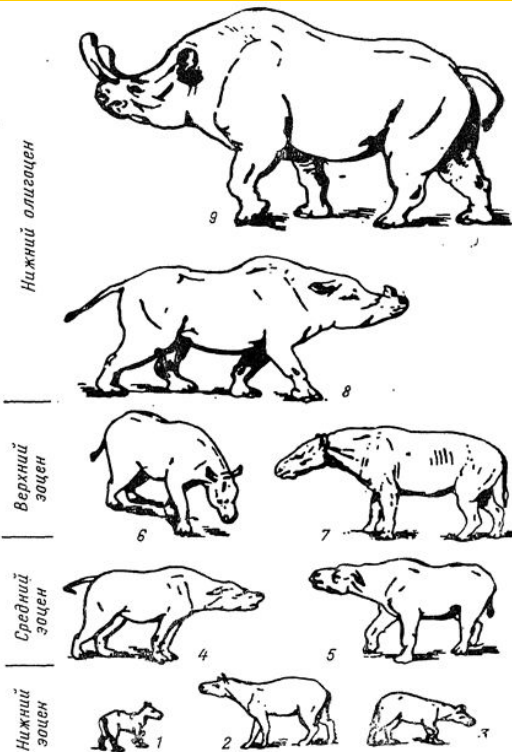
Гиперморфоз



Скелет стегозавра (из Шмальгаузена, 1969)

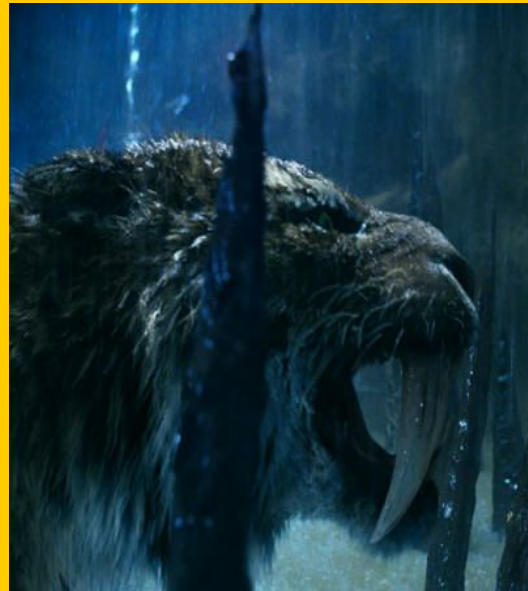


Скелет торфяного оленя *Megaloceros*, размах рогов около 2,5 м (из Рауппа, Стенли, 1974)

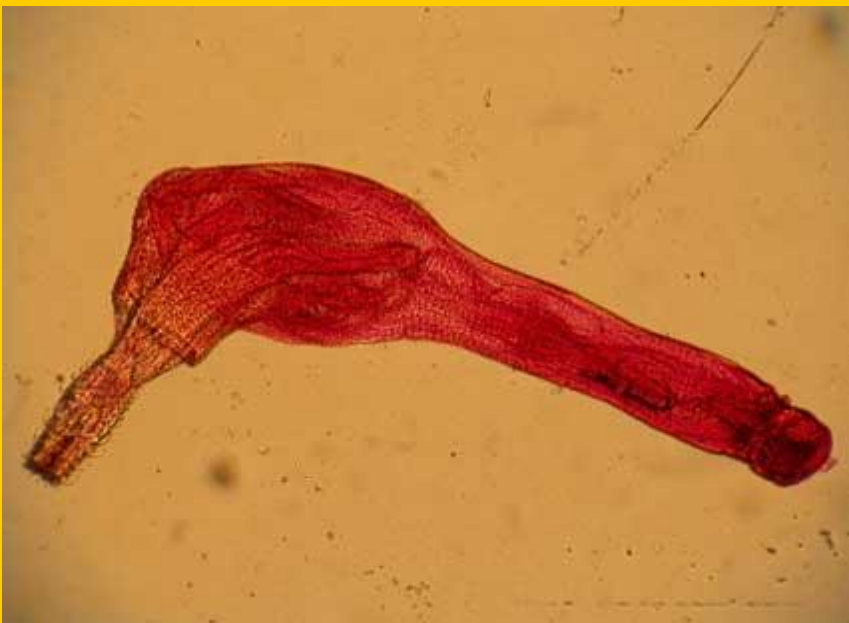


Палеонтологический ряд титанотериев. Увеличение размеров сопровождалось увеличением рогообразных выростов на конце морды:

1 — *Lambdotherium popoagiana*; 2 — *Eotitanops princeps*; 3 — *E. gregori*; 4 — *Mesotirhinus petersoni*; 5 — *Palaeosyops leidy*; 6 — *Manteoceras manteoceras*; 7 — *Dolichorhinus hyognathus*; 8 — *Brontotherium leidy*; 9 — *B. platyceras* (из Шмальгаузена, 1969)



Катаморфоз



Гипоморфоз



аксолотль



протей



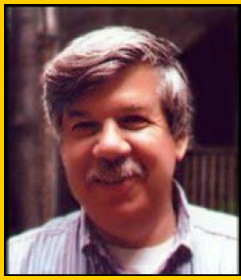
амфиума



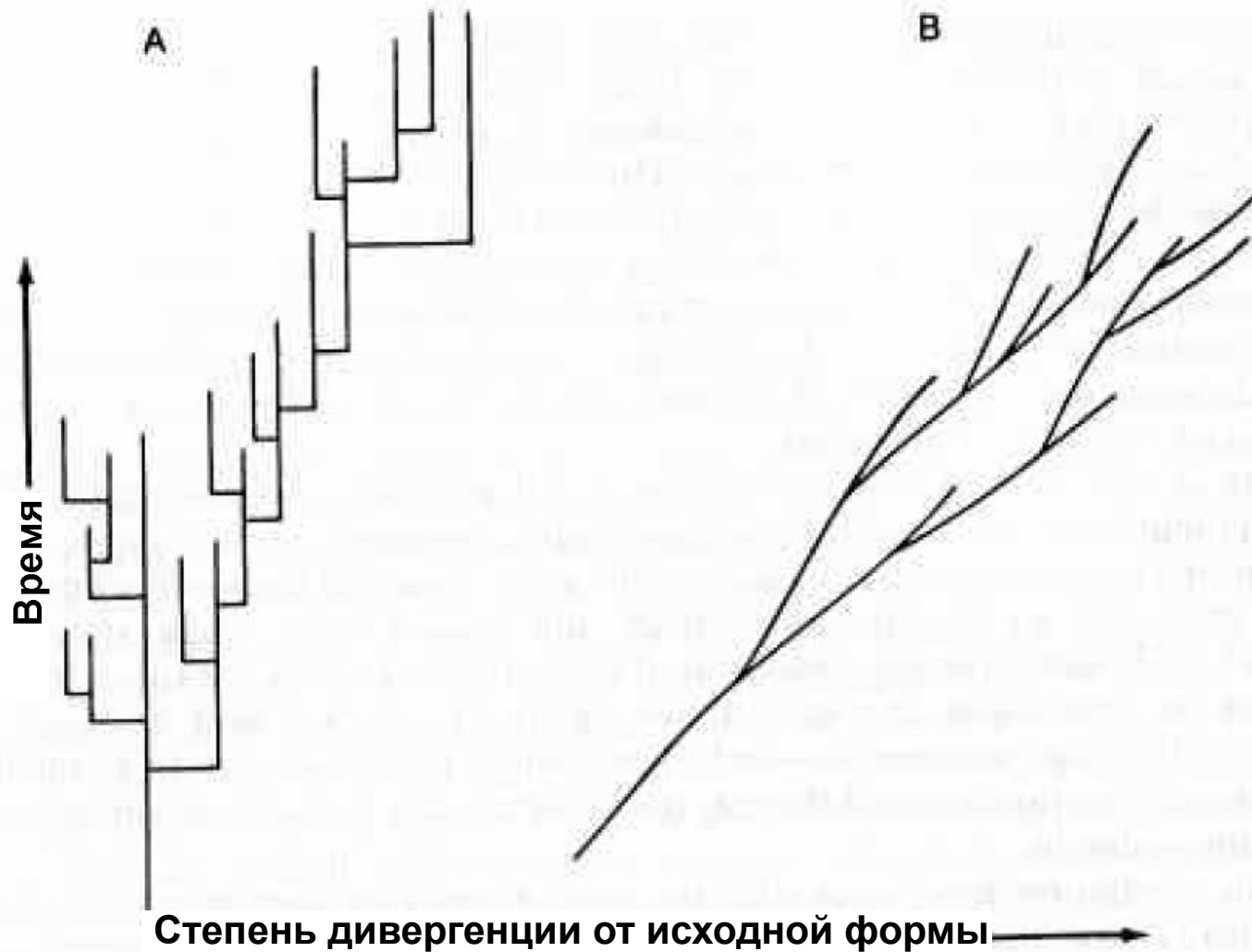
сирен



Гипотеза прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972, 1977)

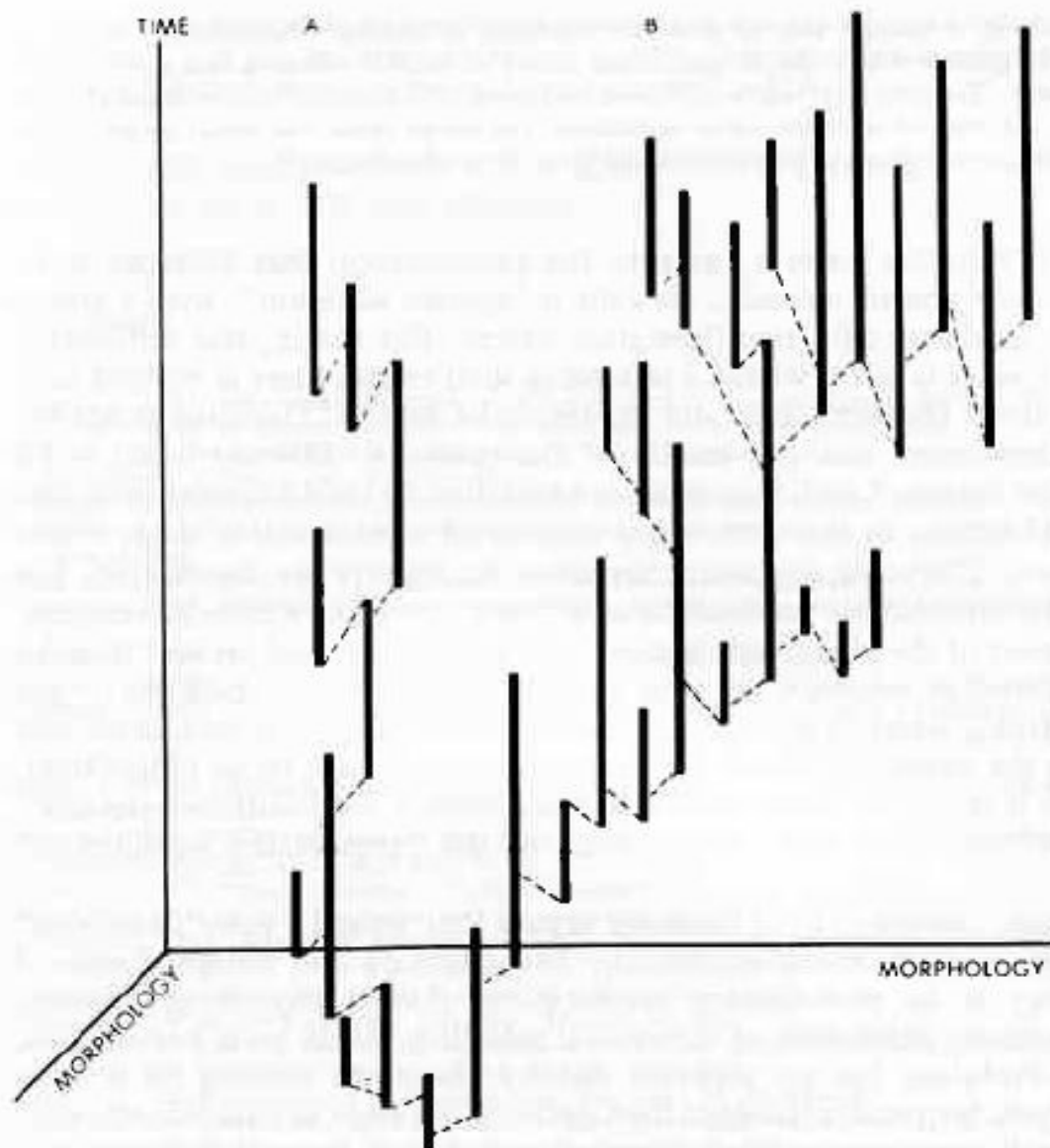


- 1) традиционно эволюцию рассматривают как состояние медленного и равномерного изменения, как случай «филетического градуализма»;
- 2) подлинные макроэволюционные изменения носят характер вспышек, так что длительные периоды постоянства (или «застоя») чередуются с короткими эпизодами быстрого изменения;
- 3) эпизоды существенного изменения совпадают с видообразовательными событиями.



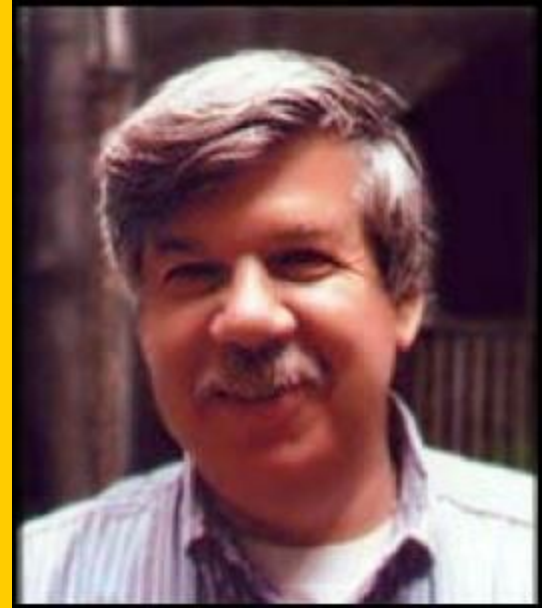
А. Прерывистое равновесие без изменений видов после их возникновения

В. Эволюция путем обычного анагенеза, направленность задается благодаря внутривидовым изменениям и видообразование просто увеличивает число линий, с заданной тенденцией



(Eldredge and Gould, 1972) Эволюционная тенденция в кладе В - нет предпочтительного направления видообразования, тенденция определяется просто дифференциальным успехом видов. Эволюционные изменения происходят в течение очень быстрого видообразования (прерывистое равновесие)

Стив Гулд
(Steve Gould, 1980, 1982)



- Существует коренное различие между микро- и макроэволюцией.
- Попытка объяснить макроэволюцию на основе микроэволюции - редукционизм и неоправданная экстраполяция

Проблема соотношений микро- и макроэволюции
остается остро дискуссионной...
сальтационная концепция рассматривает **микро-
и макроэволюцию** как качественно различные, не
связанные друг с другом процессы...
(Н.Н.Иорданский, 2001)



«Эволюционный процесс»



- Макроэволюция подразумевает изменения гораздо большего масштаба, чем те, которые происходят при микроэволюции и видообразовании.
- Изменения макроэволюционного уровня состоят в развитии признаков, по которым различаются такие крупные группы, как роды, семейства, отряды, классы и типы. Подобные события происходят в геологическом масштабе времени.
- В природе не существует разрыва между микро- и макроэволюцией. Этот предполагаемый разрыв заполняют явления видообразования.
- Многие микроэволюционные изменения повторимы и предсказуемы. В отличие от этого макроэволюция — процесс исторический.

Системная концепция макроэволюции - *интегратизм* (В.А.Энгельгардт)

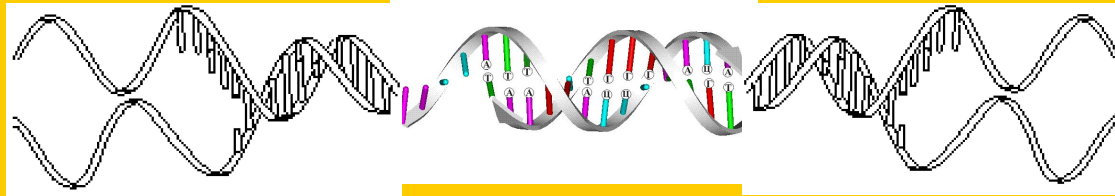


Макроэволюция - системно организованный процесс, организация которого выражается в его историчности и определенных закономерностях, отсутствующих в микроэволюционных изменениях.

Макроэволюция - не просто сумма микроэволюционных изменений, но результат их интеграции.

Направленность эволюции - фактор, обуславливающий единство механизмов эволюции на видовом и надвидовом уровнях.

«Напомним возражение — весьма обоснованное,— которое выдвигают телеологи против механистической теории эволюции: если эволюция направляется случайными мутациями, то каким образом она могла обеспечивать образование все более и более сложных структур вплоть до человека?»



МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ





Доклад С.Г.Инге-Вечтомова
на рабочем совещании
"Происхождение и эволюция
живых систем"

- Простые мутации, замены пар нуклеотидов не являются движущей силой эволюции (нестыковка по времени).
- «...трудно исправить часы, стреляя в них из пистолета» (Тимофеев-Ресовский).
- В популяции могут сохраняться только те мутации, которые не портят белки, то есть, только нейтральные мутации (М.Кимура).
- Нейтральная «эволюция» ведет к увеличению полиморфизма уже существующих генов и белков (Инге-Вечтомов, 2004).
- Коварионы (домены) участки фиксации нейтральных замен.
- Эволюция происходит за счет тиражирования, размножения доменов или целых генов с использованием мигрирующих генетических элементов и последующей их дивергенции (О. Сусумо - Susumu Ohno).
- Дубликатные копии превращаются в псевдогены.
- Использование псевдогенов в эволюции:
 - 1 - куски, кодирующие разные домены, используются для возникновения новых генов;
 - 2 - активация псевдогенов, запертых сдвигами считывания или нонсенсами, для предъявления их естественному отбору.

Блочный (модульный) принцип эволюции



- «...все ныне сущее возникло за счет комбинаторики исходно возникшего небольшого числа неких инвариантных доменов, которые далее комбинировались в разных сочетаниях» (Инге-Вечтомов).
- Возникновение крупных таксонов идет путем все большей и большей дивергенции. Основой дивергенции является дупликация и последующее расхождение.
- Без отбора эволюция невозможна.

Блочный принцип эволюции и наличие полиморфной части генома, ответственной за адаптацию популяций путем повышения ее разнообразия и мономорфной части генома, изменения которой определяют межвидовые различия (Алтухов, 2004), подразумевают принципиальное различие микро- и макроэволюционных процессов.

Единство механизмов микро- и макроэволюции (экологические механизмы)

- Эволюционная судьба каждого вида и их взаимодействие подчинены общей цели прогрессивного развития биосферы.
- С экологической точки зрения адаптивная радиация и прогрессивная эволюция - процесс освоения свободных экологических ниш.
- Эволюция направлена не столько на повышение организации всех без исключения групп, сколько на создание многообразных форм, приспособленных к эффективному использованию ресурсов среды на разных уровнях организации.

- Микроэволюция

- 1) процесс видообразования,
- 2) процесс увеличения генетического полиморфизма популяций,
- 3) процесс образования таксонов высокого ранга.

- Эволюция путем генных дупликаций

- 1) Х.Л. Карсон,
- 2) Кимура Мотто,
- 3) Сусуму Оно.

- Различия микро и макроэволюции

- 1) различия только в масштабе,
- 2) принципиальны,
- 3) нет различий.