

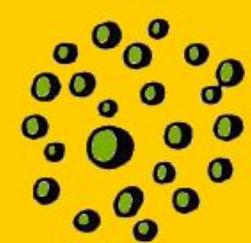


B

5

A

ВИД
И
ВИДОБРАЗОВАНИЕ
В РАМКАХ
ПРЕДСТАВЛЕНИЙ
СТЭ



Концепции вида:

- 1. Типологическая (К.Линней).
- 2. Номиналистическая (Ж.Б.Ламарк).
- 3. Политипическая (Ч.Дарвин).
- 4. Биологическая (Э.Майр).

Э. Майр

Биологическая концепция вида

- Особи какого-либо вида составляют репродуктивное сообщество: самцы и самки одного вида воспринимают друг друга как потенциальных партнеров для воспроизведения потомства.
- Вид является также экологической единицей: он взаимодействует как единое целое с другими видами.
- Вид - это генетическая единица, включающая большой взаимосвязанный генофонд.

Виды - это группы естественных скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп.

К. Иордан (1905) и Ф. Добжанский (1937).

- Виды определяются не различием, а особенностями.
- Виды, как правило, состоят не из особей, а из популяций.
- Решающий критерий вида - не плодовитость при скрещивании, а репродуктивная изоляция.
- Особи вида образуют генетическое единство, составляющее общий генофонд.
- Особи вида образуют репродуктивное сообщество: самцы и самки одного вида воспринимают друг друга как потенциальных партнеров для воспроизведения потомства.
- Вид - это экологическое единство: особи в популяции взаимодействуют как единое целое с другими популяциями экосистемы.

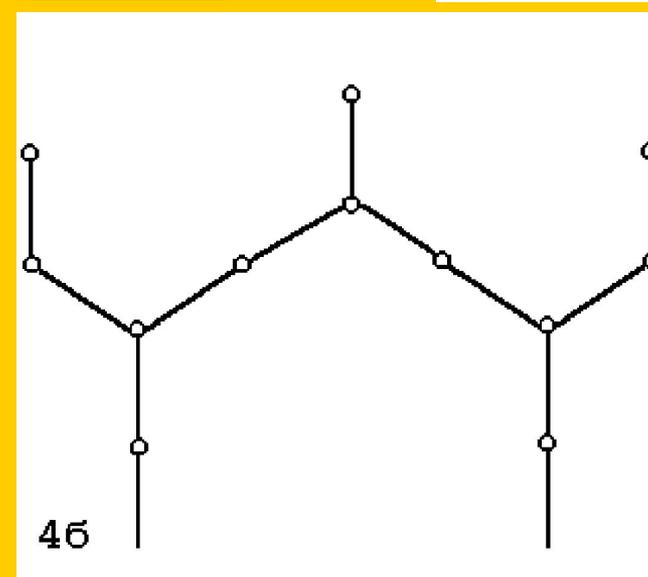
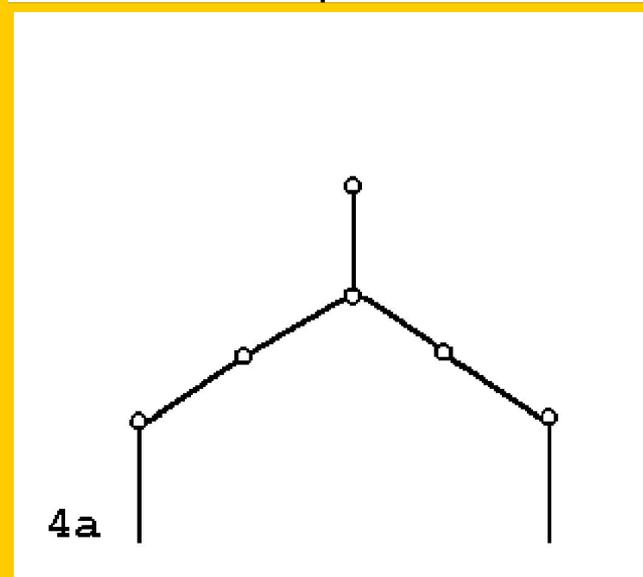
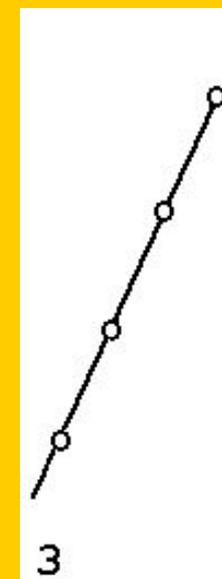
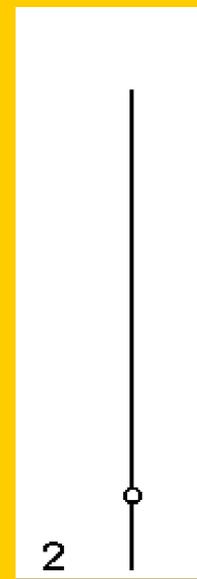
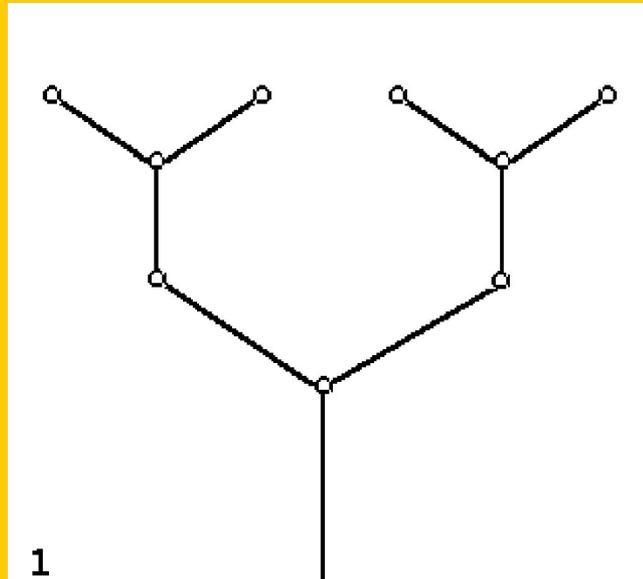
Критерии вида:

- 1. Морфологический.
- 2. Эколого-этологический.
- 3. Физиолого-биохимический.
- 4. Географический критерий.
- 5. Репродуктивный.
- 6. Эволюционный.

Вид – систематическая группа, отграниченная от других, состоящая из особей, обладающих едиными морфофизиологическими признаками, свободно скрещивающихся между собой, занимающих определенный ареал и определенную экологическую нишу.

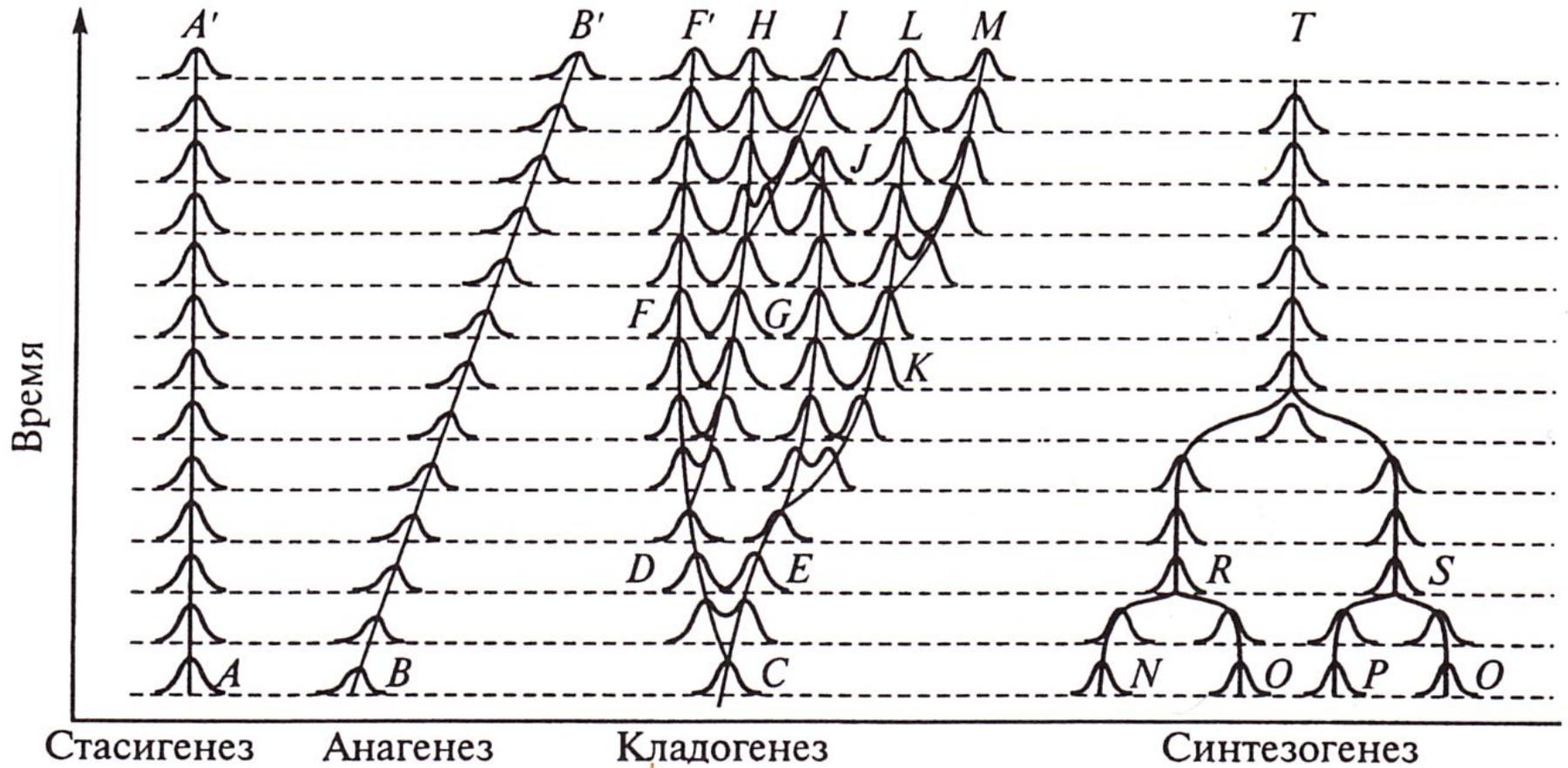
«Вид - совокупность особей, образующих географически или экологически викарирующие популяции, обладающих общими морфофизиологическими признаками, способных в природных условиях скрещиваться друг с другом, в совокупности занимающих общий сплошной или частично разорванный ареал; от других видов каждый вид отделяет в природных условиях практически полная биологическая изоляция, благодаря чему возможно полное или частичное перекрывание видовых ареалов. Вид представляет собой систему генотипов, формирующих определенную совокупность экологических ниш в биогеоценозах, обладающих общей эволюционной судьбой...» (Тимофеев-Ресовский, 1977).

Формы видообразования



1- кладогенез, 2- стасигенез, 3- анагенез (или филетическая эволюция), 4- гибридогенез – а- сингенез, б- синтезогенез

Формы видообразования



Основные формы филогенетического (во времени) видообразования (из Н.Н. Воронцова, 2001)

Гибридогенез



Helianthus anomalus

Территориальные аспекты видообразования

1 - аллопатрическое (с расселением вида и географической изоляцией - обособлением краевых изолятов),

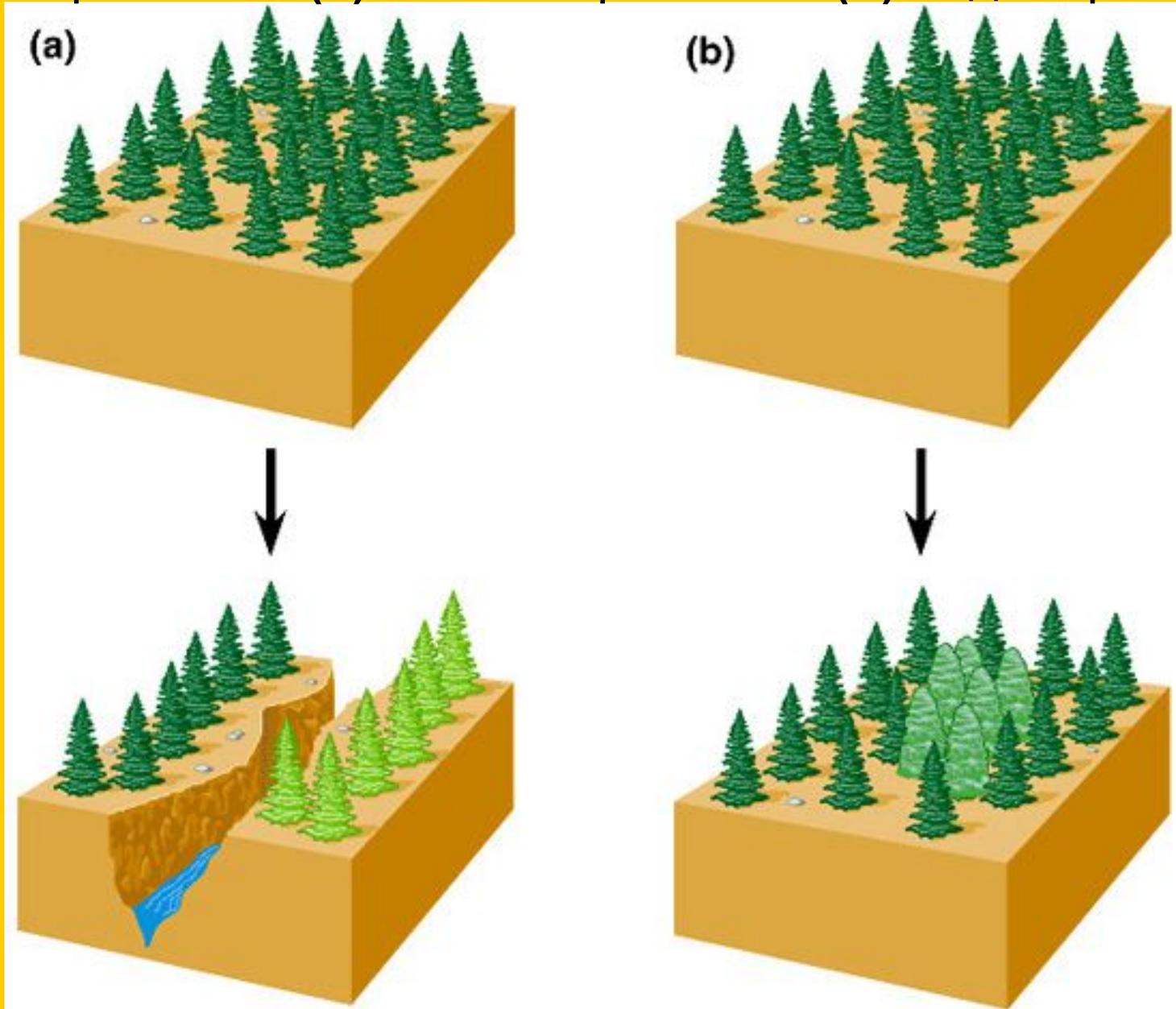
2 - парапатрическое – дивергенция викарирующих популяций в пределах существующего ареала,

3 - симпатрическое – подразделение первоначально единой популяции на две или более дочерних с их дальнейшей дивергенцией (по нишам внутри ареала исходного вида).

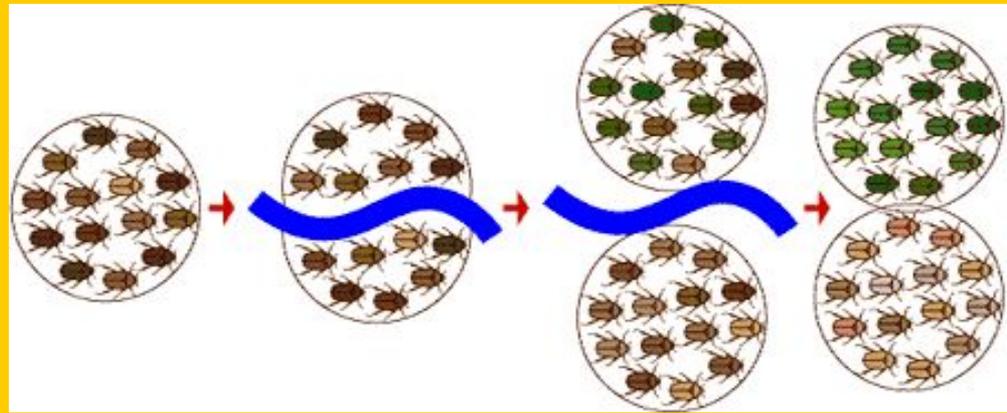
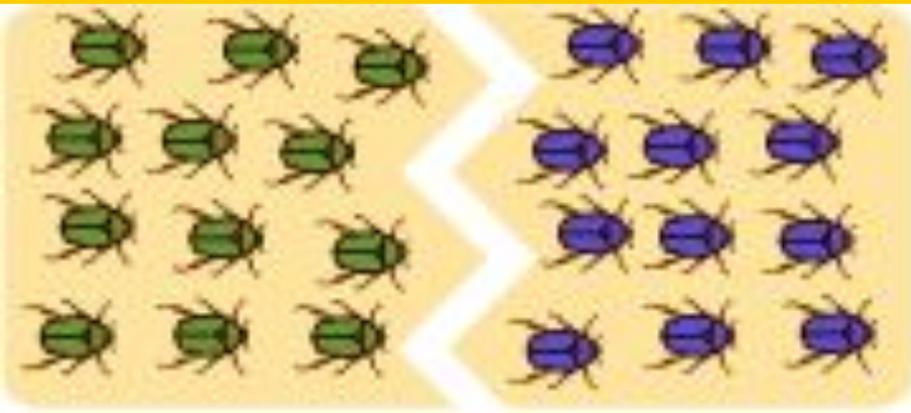
Теоретические основы концепции симпатрического видообразования:

- популяции внутри себя структурированы;
- дизруптивный отбор эффективен в том случае, если он идет по признакам, связанными с размножением;
- дивергенция уже обособившихся популяций зависит не только от степени их изоляции, но и от интенсивности движущего отбора, направленного на адаптацию каждой из них к условиям собственной ей субниши.

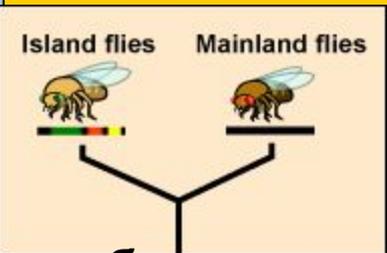
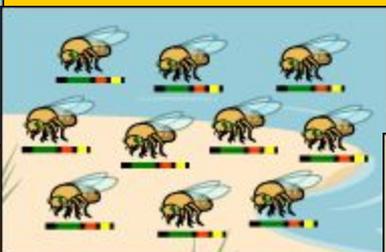
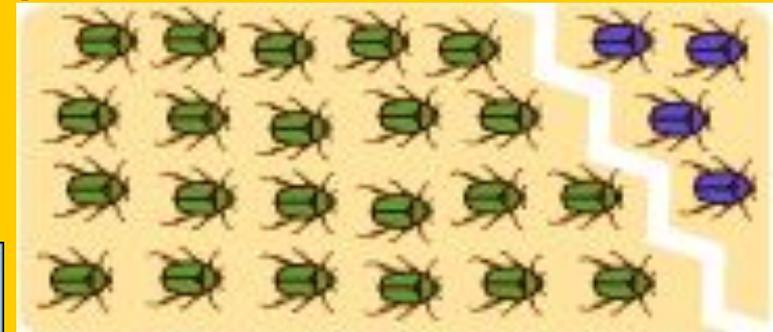
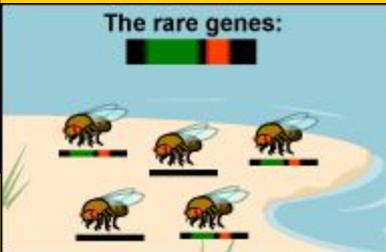
Аллопатрическое (a) и симпатрическое (b) видообразование



Аллопатрическое видообразование



Перипатрическое видообразование



малочисленная популяция

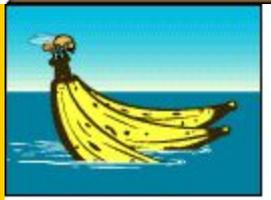
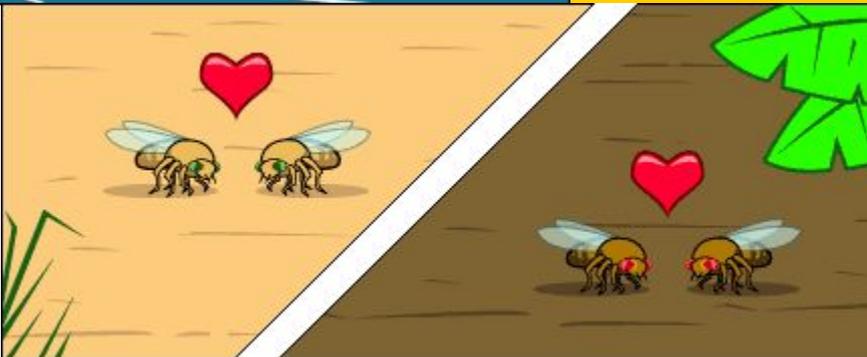
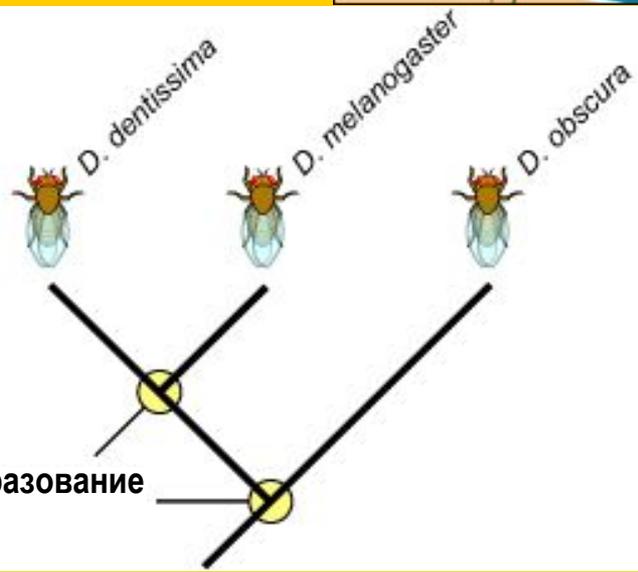
выживание редких генов

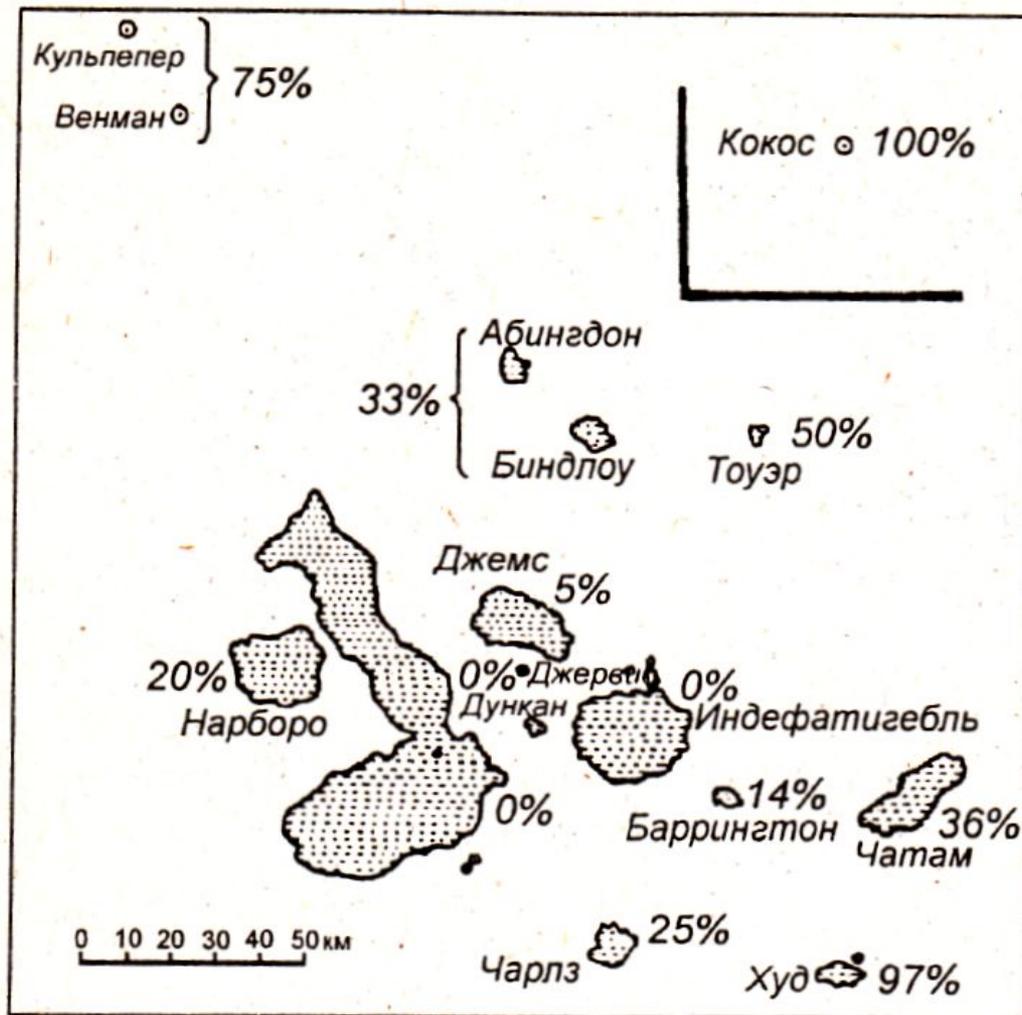
генетический дрейф

смена брачного ритуала

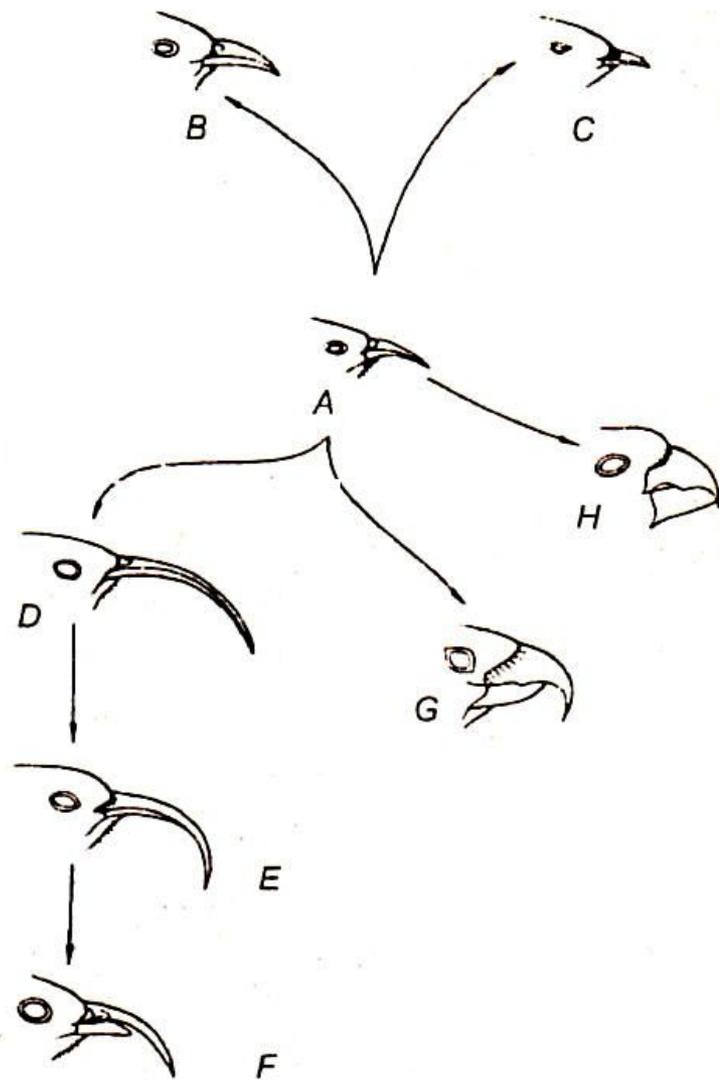
видообразование

Аллопатрическое видообразование

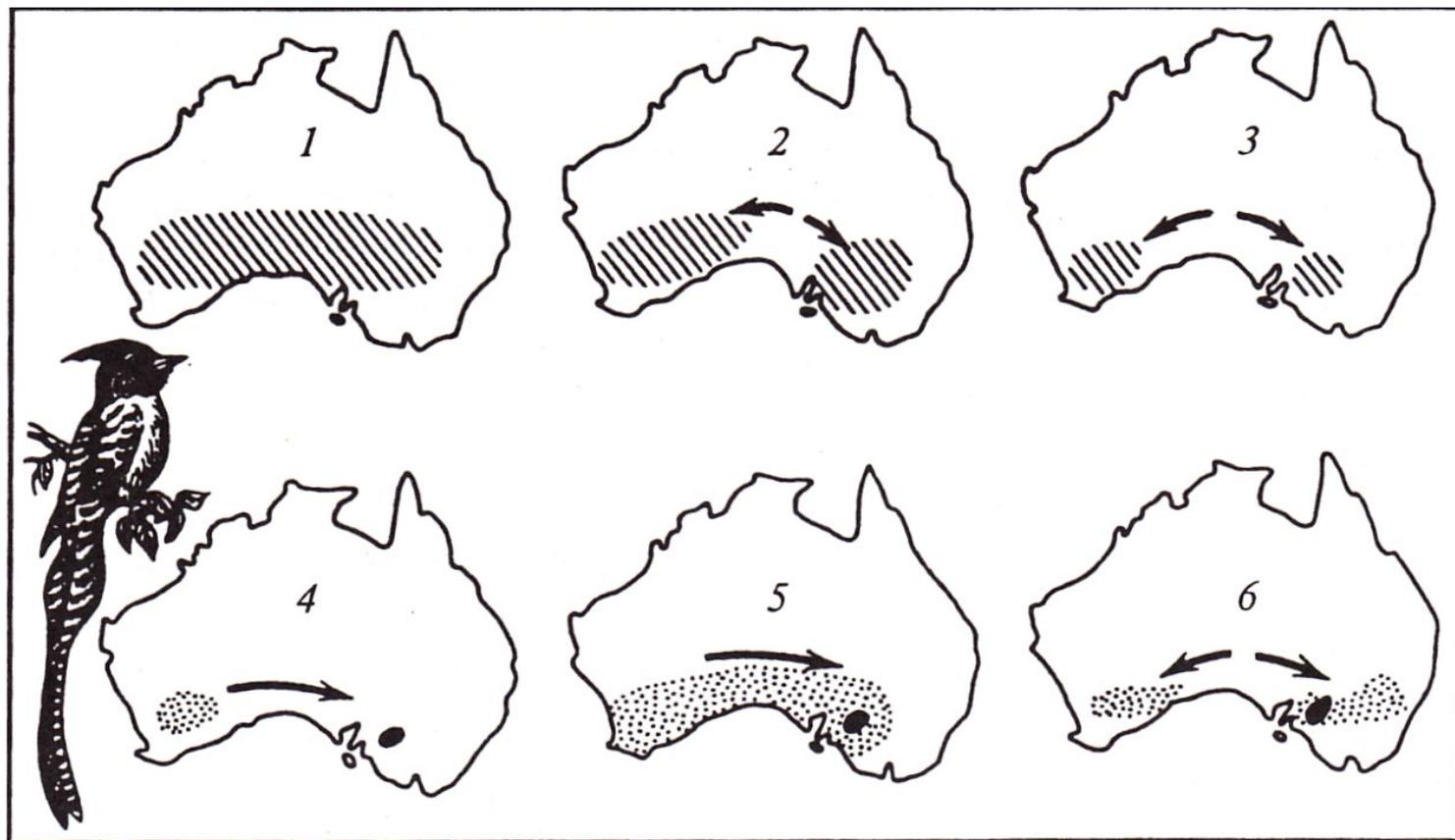




Увеличение процента эндемичных видов дарвиновых вьюрков (*Geospiza*) на Галапагосских островах по мере движения к периферии архипелага как косвенное свидетельство дивергентной эволюции в условиях изоляции. Из: D. Lack (1947).



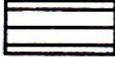
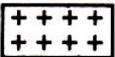
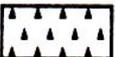
Дивергенция по форме клюва
и кладогенез гавайских цветочниц
(*Drepanididae*). По Е.О. Dodson
из Ст. Скаврона (1965).

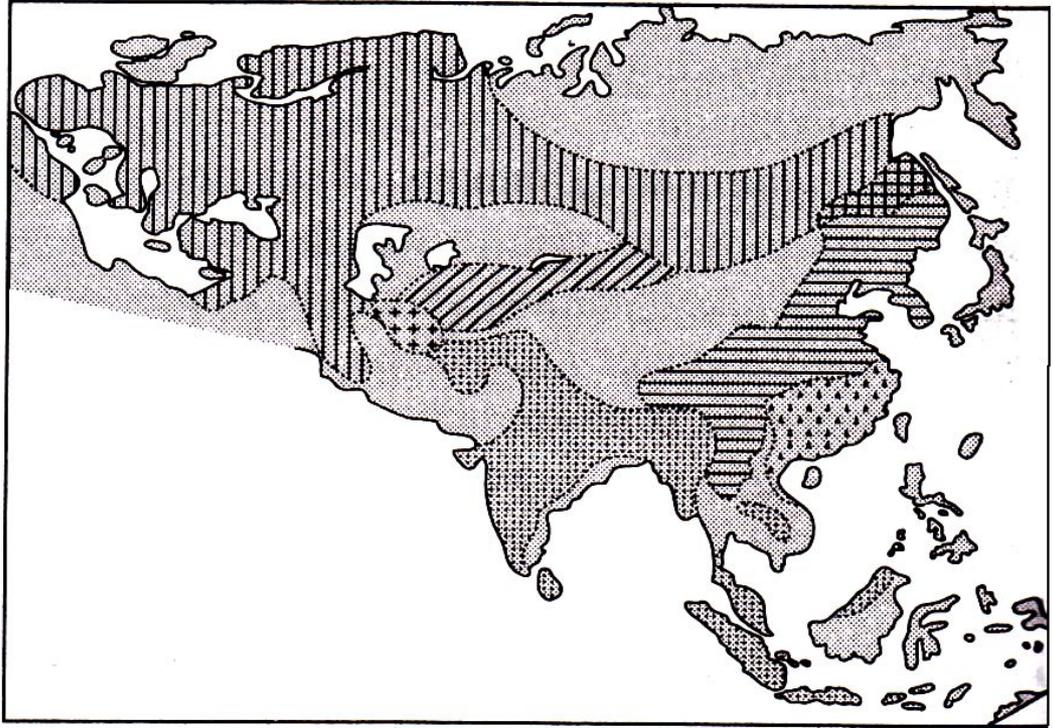


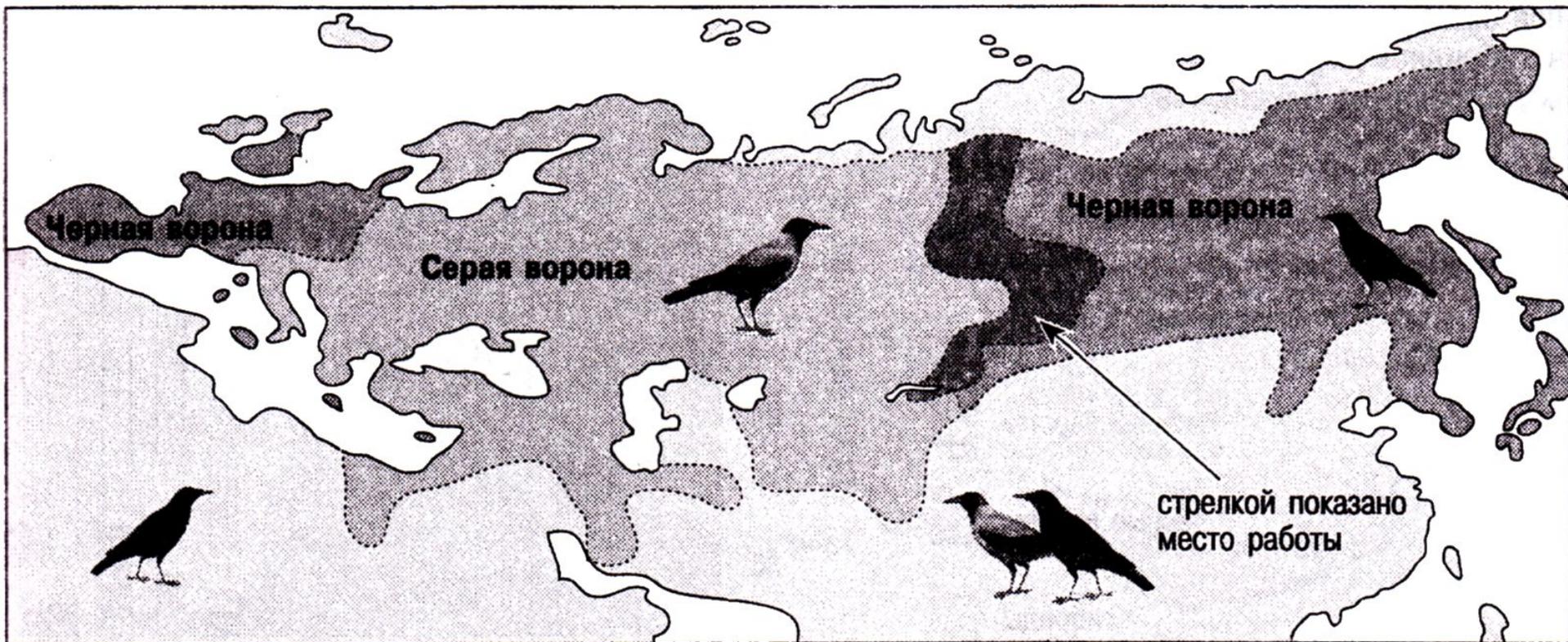
Видообразование в группе австралийских мухоловок *Pachycephala* (из Э. Майра, 1968)

Современное распространение показано на карте 6. Расширения и сокращения ареалов связаны с изменениями в растительности, вызванными, в свою очередь, историческими смещениями дождевых зон в разные периоды эволюции

Кольцевой ареал большой синицы
Parus major major (из Кейна, 1968)

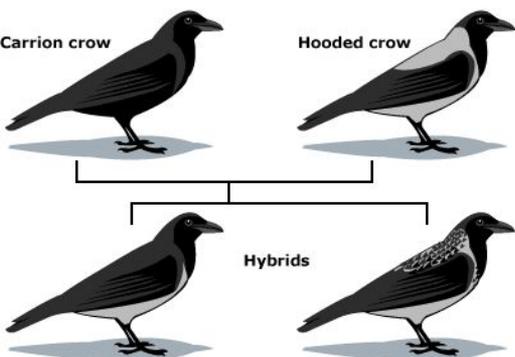
- P. m. major* 
- P. m. minor* 
- Перекрывание ареалов major и minor 
- P. m. boxharensis* 
- P. m. cinereus* 
- Переходные популяции (major x cinereus) 
- Переходные популяции (cinereus x minor) 





Гнездовые ареалы и зоны гибридизации серой и черной ворон (из Блинова, 1998)

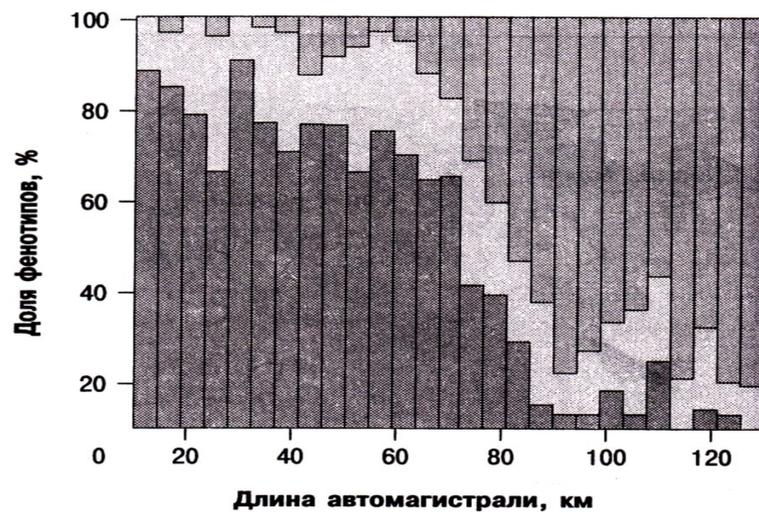
Частоты встречаемости фенотипов серой и черной ворон и их гибридов в гибридной зоне вдоль Транссибирской магистрали (из Блинов, 1998)

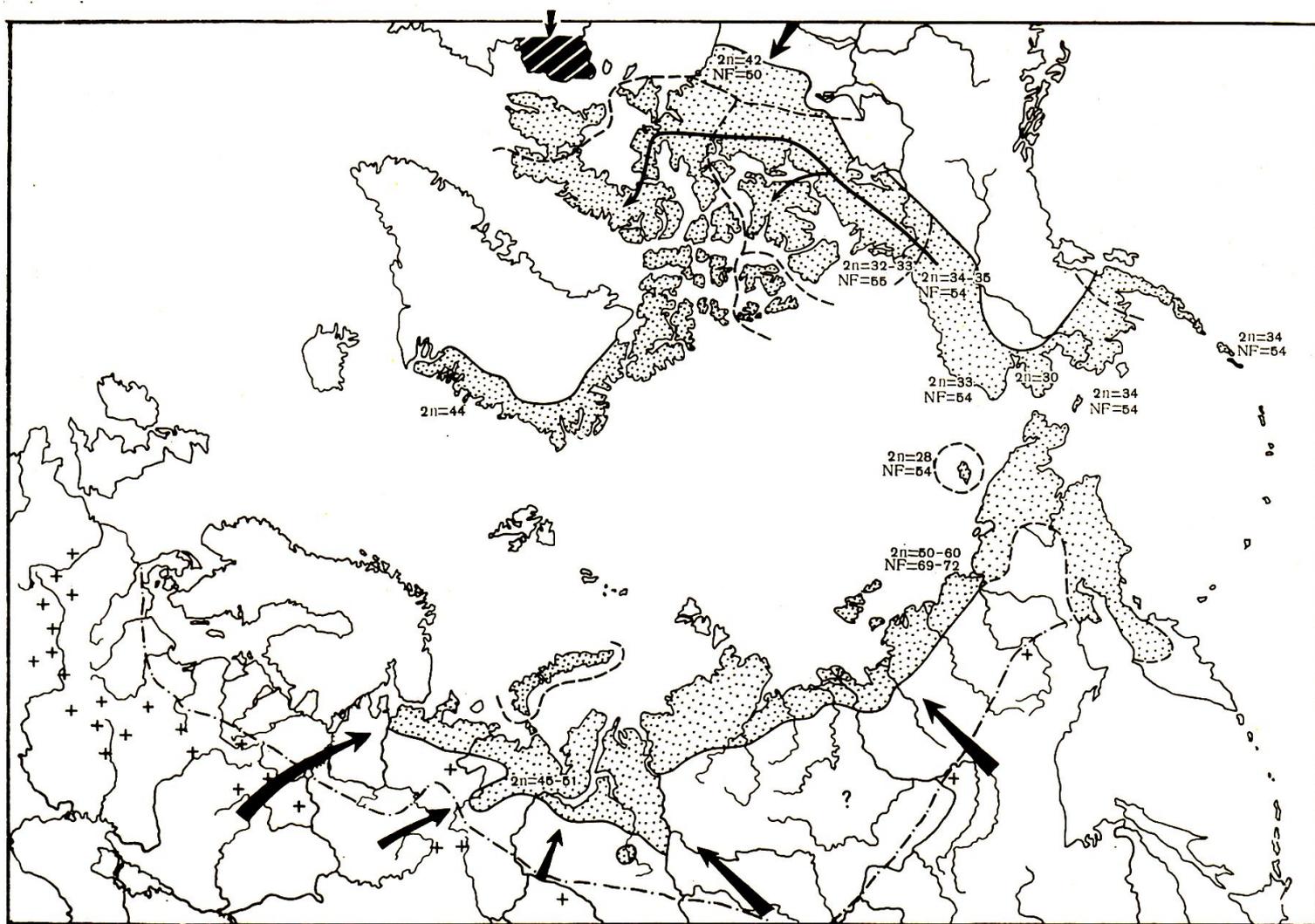


серые вороны

черные вороны

гибриды





Особенности циркулярного современного распространения и кариологическая дифференциация копытных леммингов рода *Dicrostonyx*

Живущие на п-ове Лабрадор лемминги *D. (Misothermus hudsonicus)* представляют реликтовый вид, близкий к среднеплейстоценовым леммингам Голарктики. Пунктир — границы ареалов, описанных для надвида *D. (s. str.) torquatus* подвидов, большинство из которых оказалось кариологически дифференцированным. Стрелки — возможное направление расселения леммингов в поствисконсинское время (для Америки по Макферсону, 1965). Крестики — находки плейстоценовых форм леммингов к югу от границы современного ареала (не показаны находки в Пенсильвании и на Алтае); цифры — число пар хромосом, в скобках — число плеч (по Рауш, Рауш, 1972; Козловскому, 1974; Гилевой, 1973). Ориг. рис. Н. Н. Воронцова и Е. А. Ляпуновой

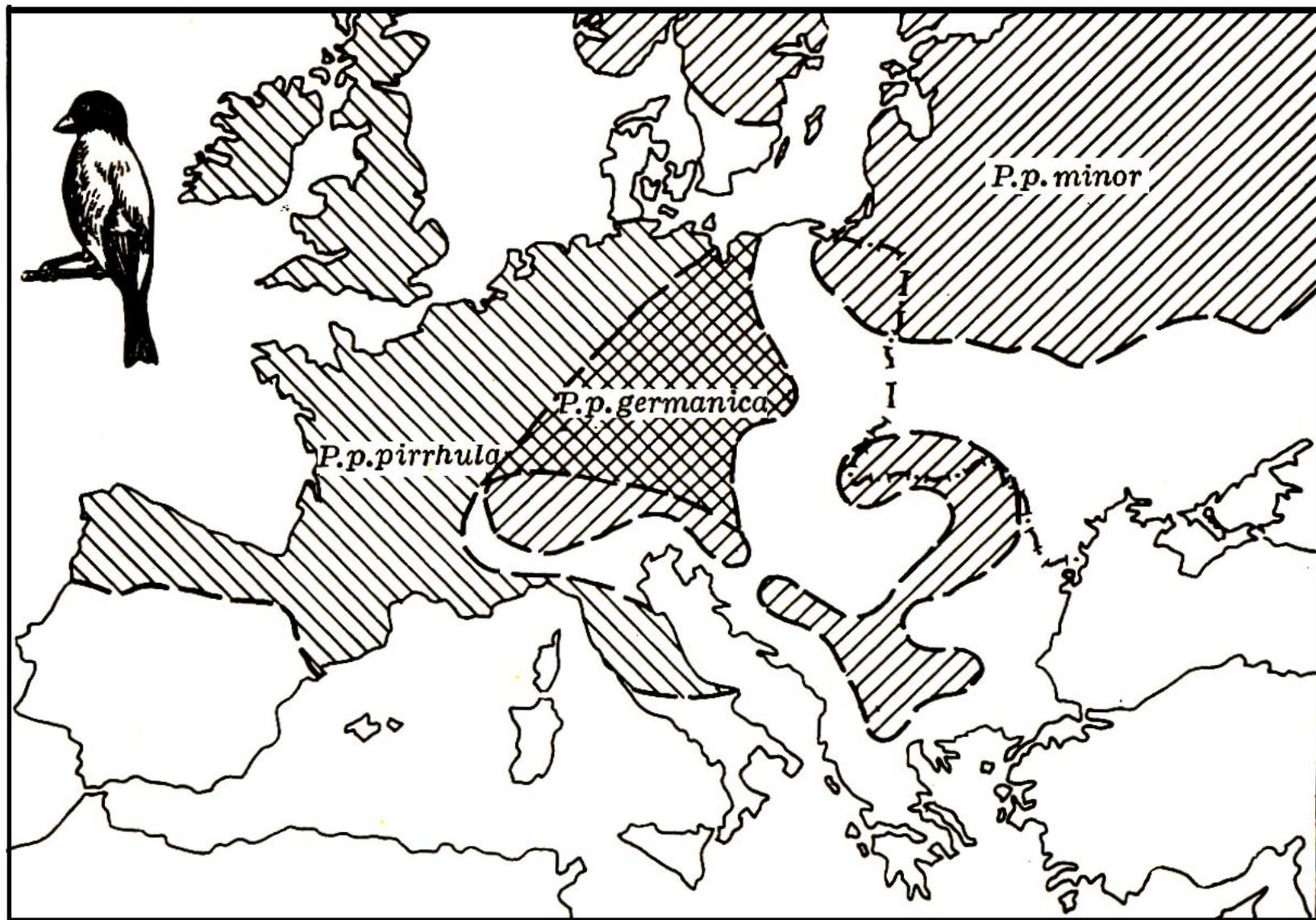
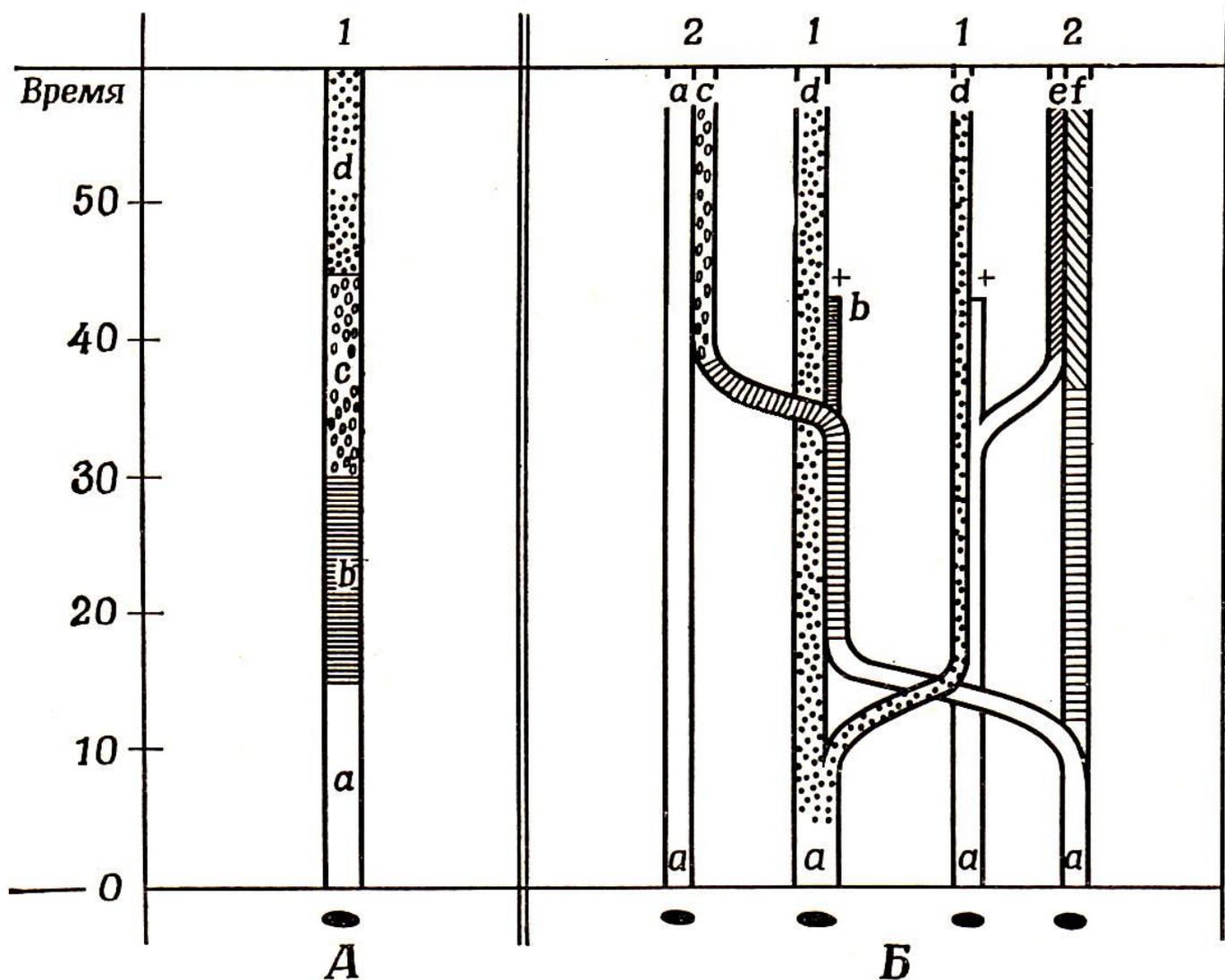


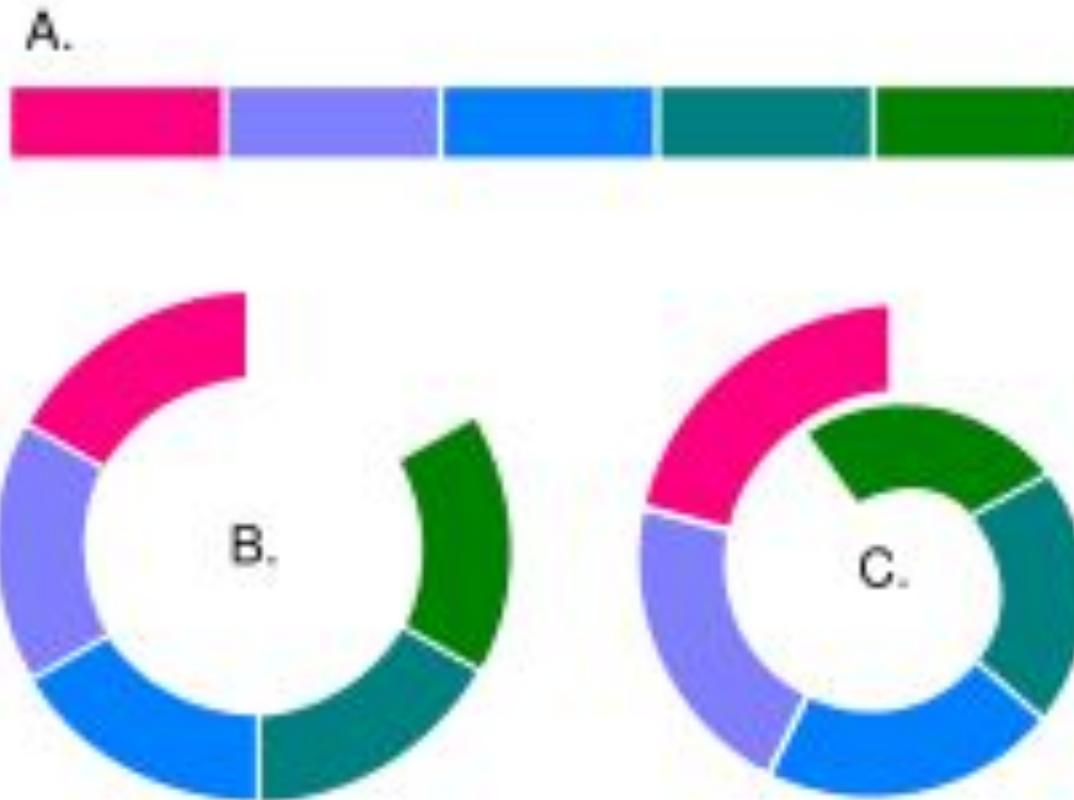
Схема распространения трех подвидов снегиря (*Pirrhula pirrhula*) в Европе
 В зоне трансгрессии восточного (*P. p. pirrhula*) и западного (*P. p. minor*) подвидов
 происходит образование нового подвида (*P. p. germanica*)
 (по Штреземану, 1919, из Тимофеева-Ресовского, 1938)



Разные случаи видообразования (Майр, 1949).

А. Сильно изолированный остров, на котором вид *a* изменяется в геологическом временном масштабе, проходя через стадии *b* и *c* до *d*. **Б.** Архипелаг из четырех островов, на которых изначально монотипический вид *a* в результате географического видообразования и перекрестной колонизации распадается на пять ныне живущих видов (*a*, *c*, *d*, *e*, *f*).

Промежуточные этапы видообразования



Диаграмма, демонстрирующая варианты скрещивания соседних популяций одного вида. В третьем случае распространение форм может образовать кольцо, в результате две соседние популяции друг с другом не скрещиваются, формально являются разными видами, хотя и связаны между собой непрерывным рядом взаимно совместимых популяций

Ensatina eschscholtzii eschscholtzii



Ensatina eschscholtzii klauberi



Ensatina eschscholtzii xanthopicta



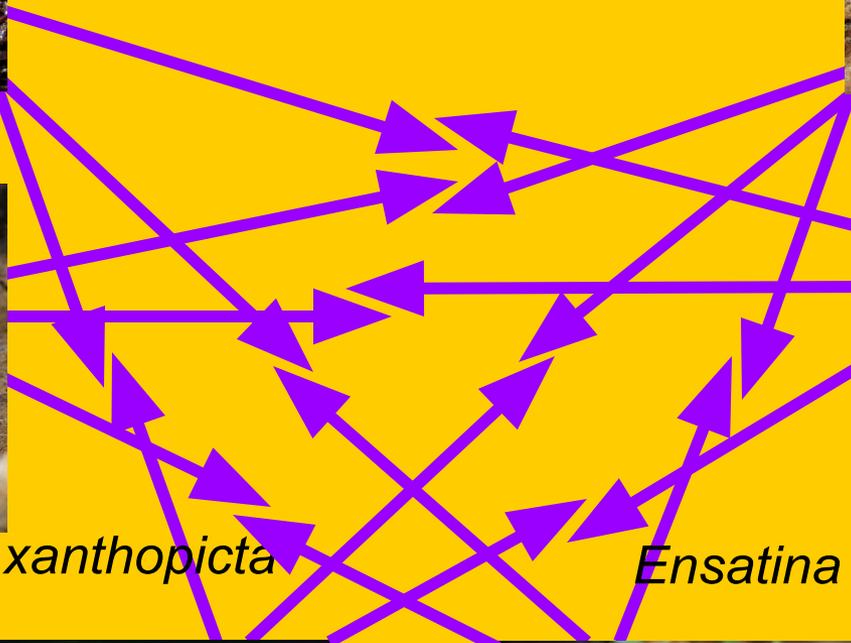
Ensatina eschscholtzii platensis



Ensatina eschscholtzii oregonensis



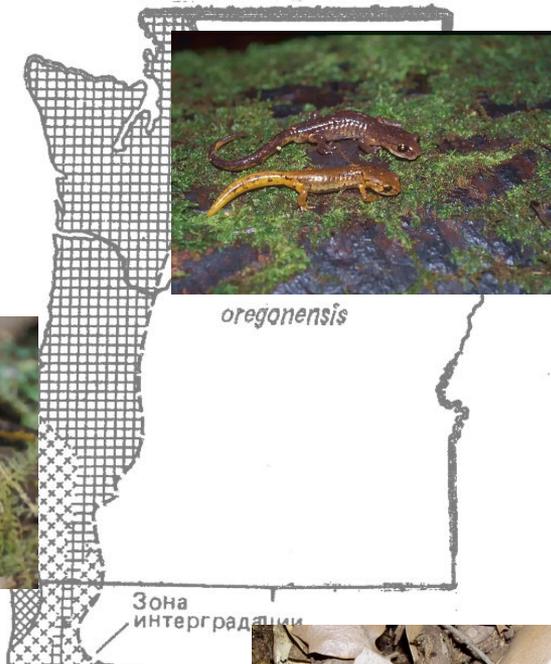
Ensatina eschscholtzii picta



Ensatina eschscholtzii picta



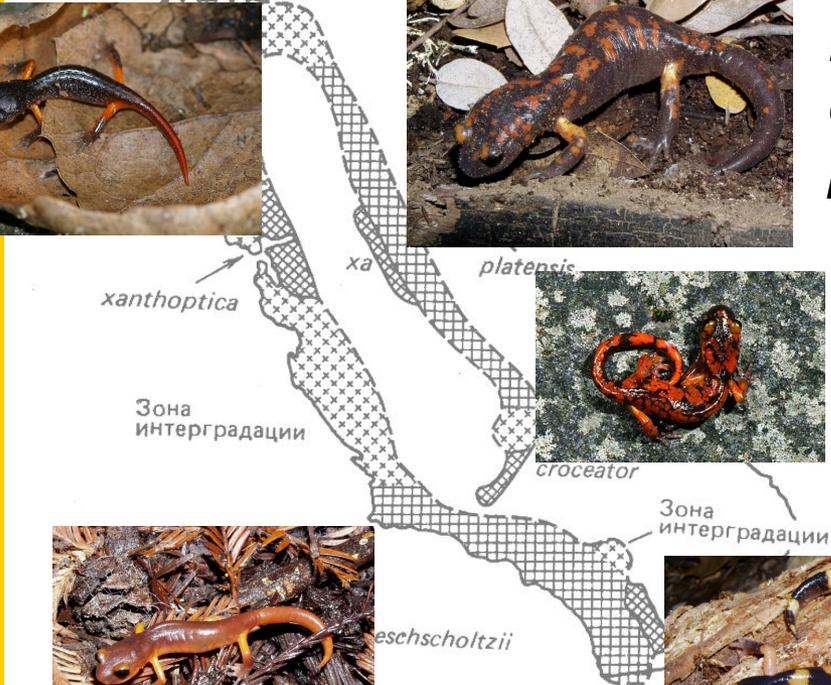
Ensatina eschscholtzii oregonensis



Ensatina eschscholtzii xanthoptica



Ensatina eschscholtzii platensis



Ensatina eschscholtzii croceator



Ensatina eschscholtzii eschscholtzii

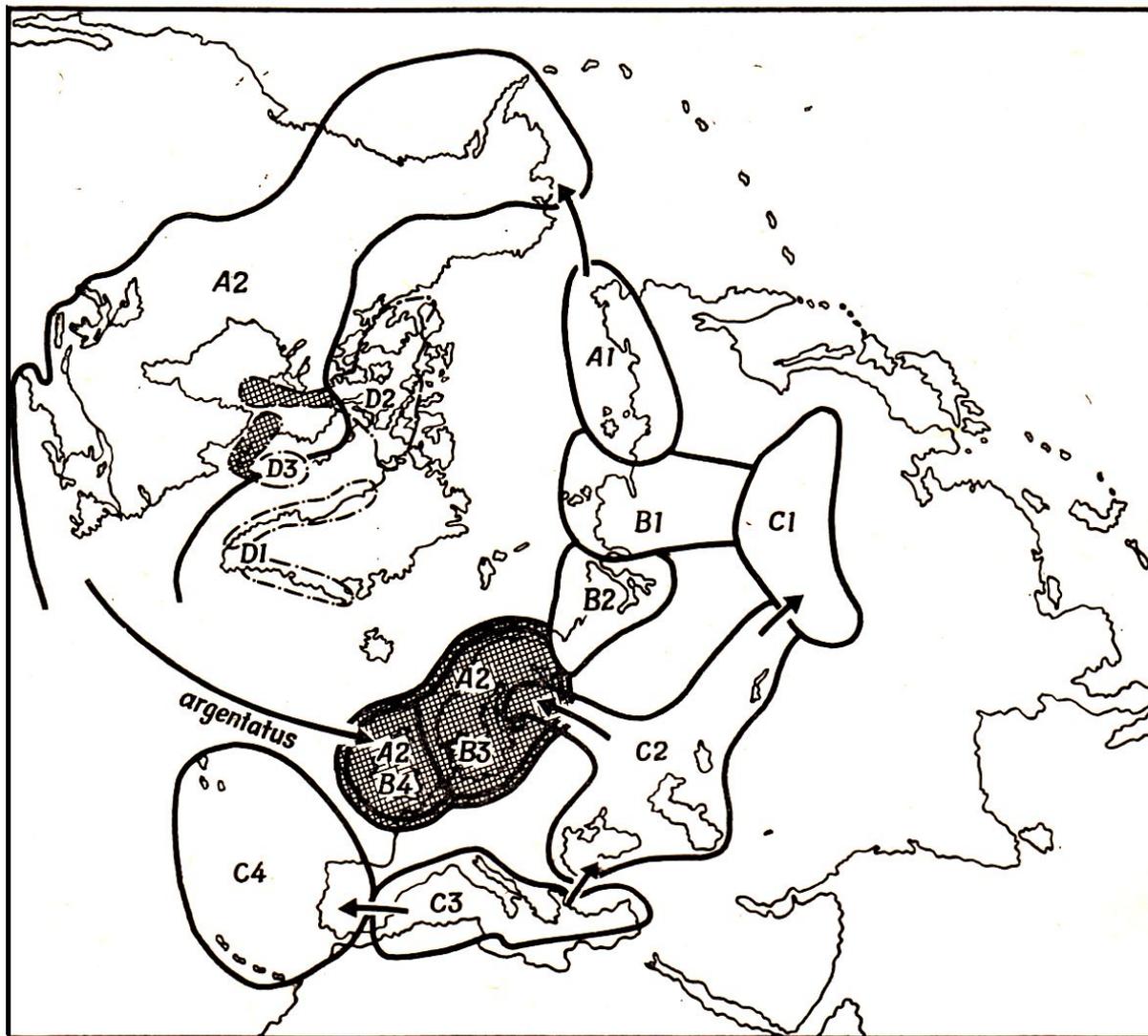


Ensatina eschscholtzii klauberi



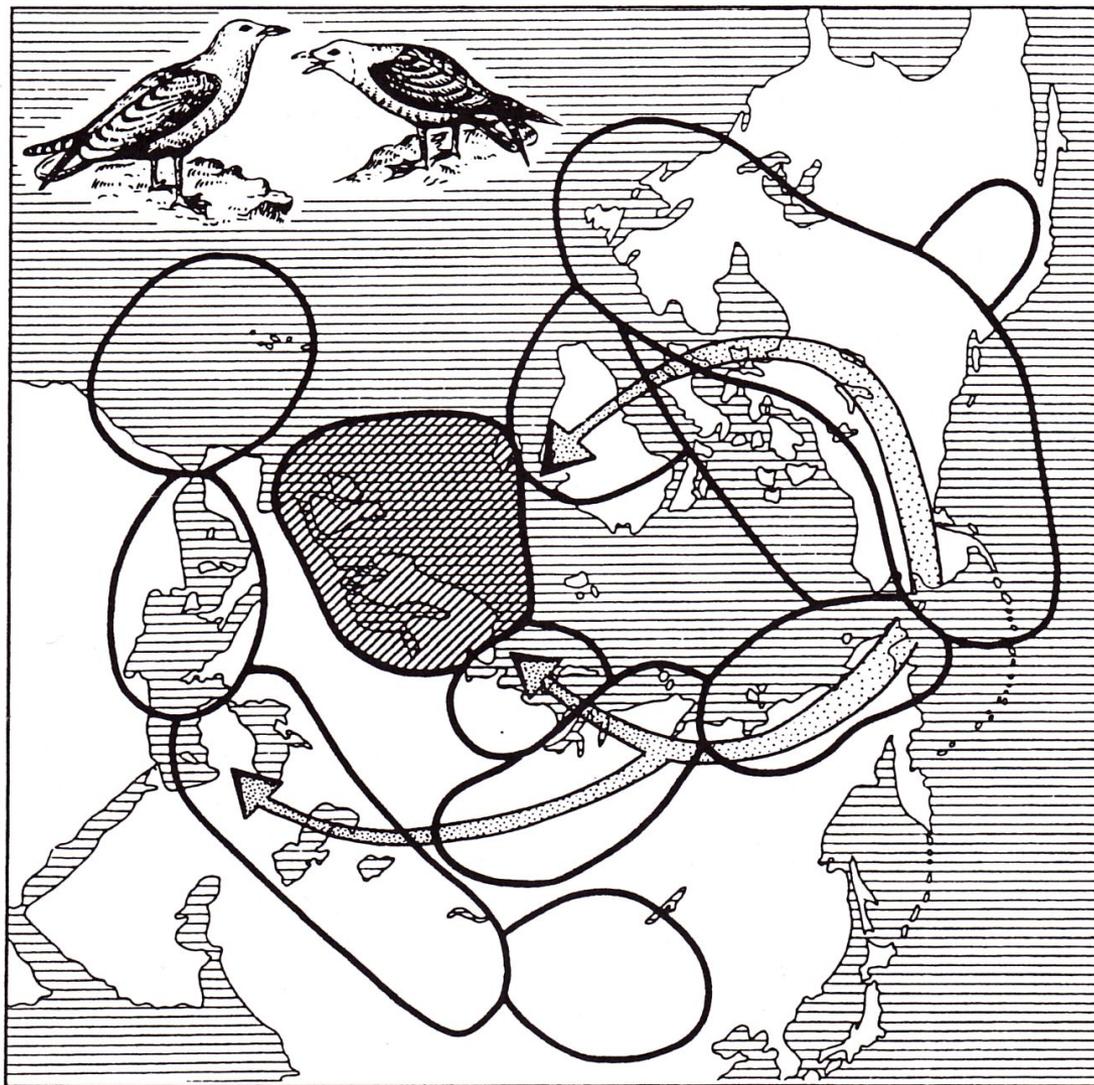
Larus argentatus argentatus - *Larus fuscus fuscus*





Кольцевое перекрытие у чаек группы *Larus argentatus*.

Подвиды А, В и С развились в плейстоценовых рефугиях; форма D в Северной Америке превратилась в самостоятельный вид (*L. glaucooides*). После расселения А (в позднем плейстоцене), вероятно из какой-либо рефугии на севере Тихого океана (Юкон? Аляска? Камчатка?), она распространилась по всей Северной Америке и в Западную Европу (*argentatus*). Здесь она стала симпатрической с *fuscus* (В3, В4), представляющей самое западное звено в цепи евразийских популяций.



Цепь подвидов больших чаек: серебристая — клуша-хохотунья (*Larus argentatus*, *L. fuscus*)
(по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977)

Выделены ареалы отдельных подвидов. Крайние звенья цепи в районе северо-западной Европы (двойная штриховка) обитают совместно и не скрещиваются в природе. Стрелки — направления вероятного расселения вида из Берингского центра происхождения. Иногда подвидам, показанным на схеме, придается видовой статус

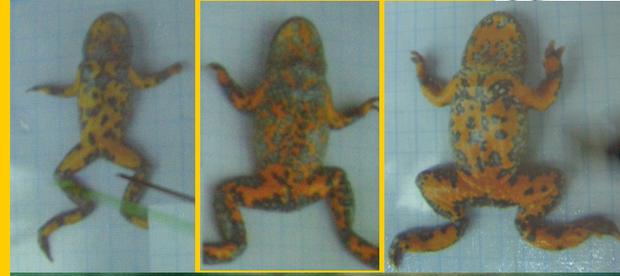
зелёная пеночка *Phylloscopus trochiloides*



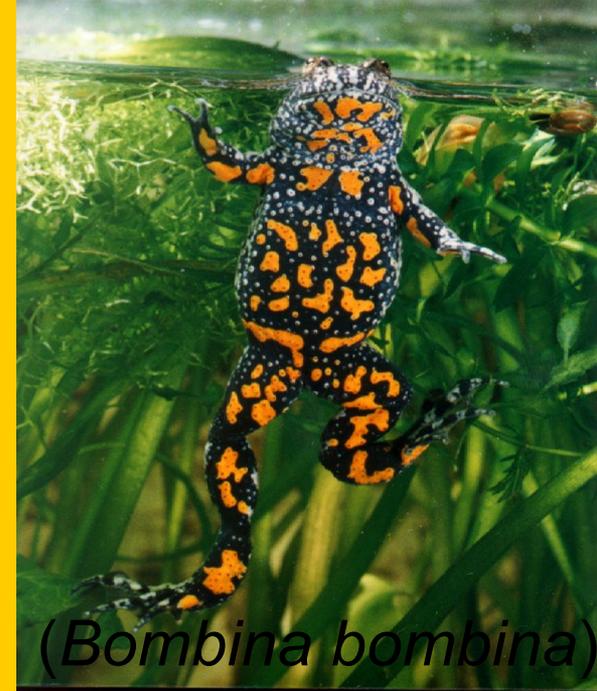
оленья мышь *Peromyscus maniculatus*



Снижение фертильности гибридов



(Bombina variegata)

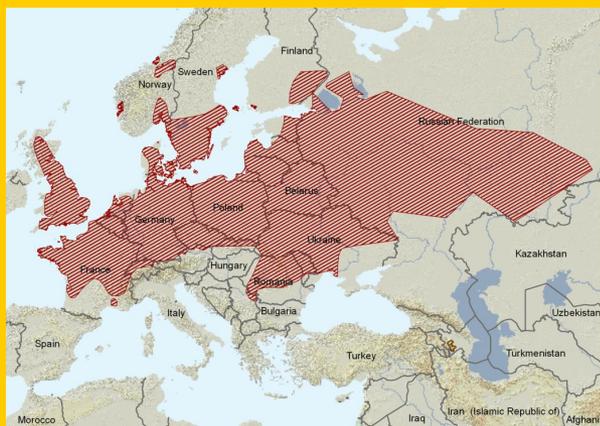


(Bombina orientalis)

Гибриды гребенчатого тритона и мраморного тритона бесплодны



Triturus cristatus



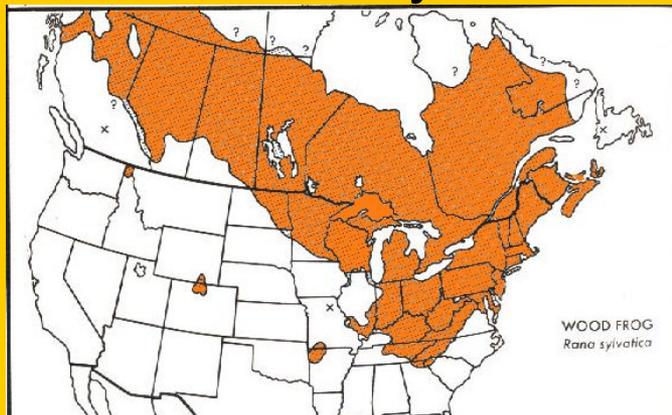
Triturus marmoratus



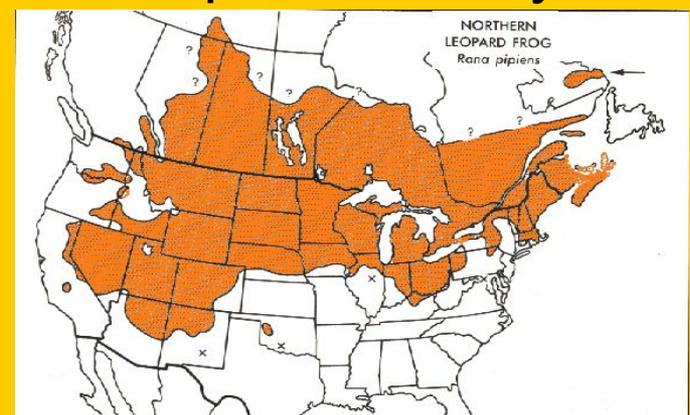
Достигается оплодотворение, но позднее
зародыш погибает



Rana sylvatica
лесная лягушка



Rana pipiens
леопардовая лягушка



Достигается оплодотворение, но позднее
зародыш погибает

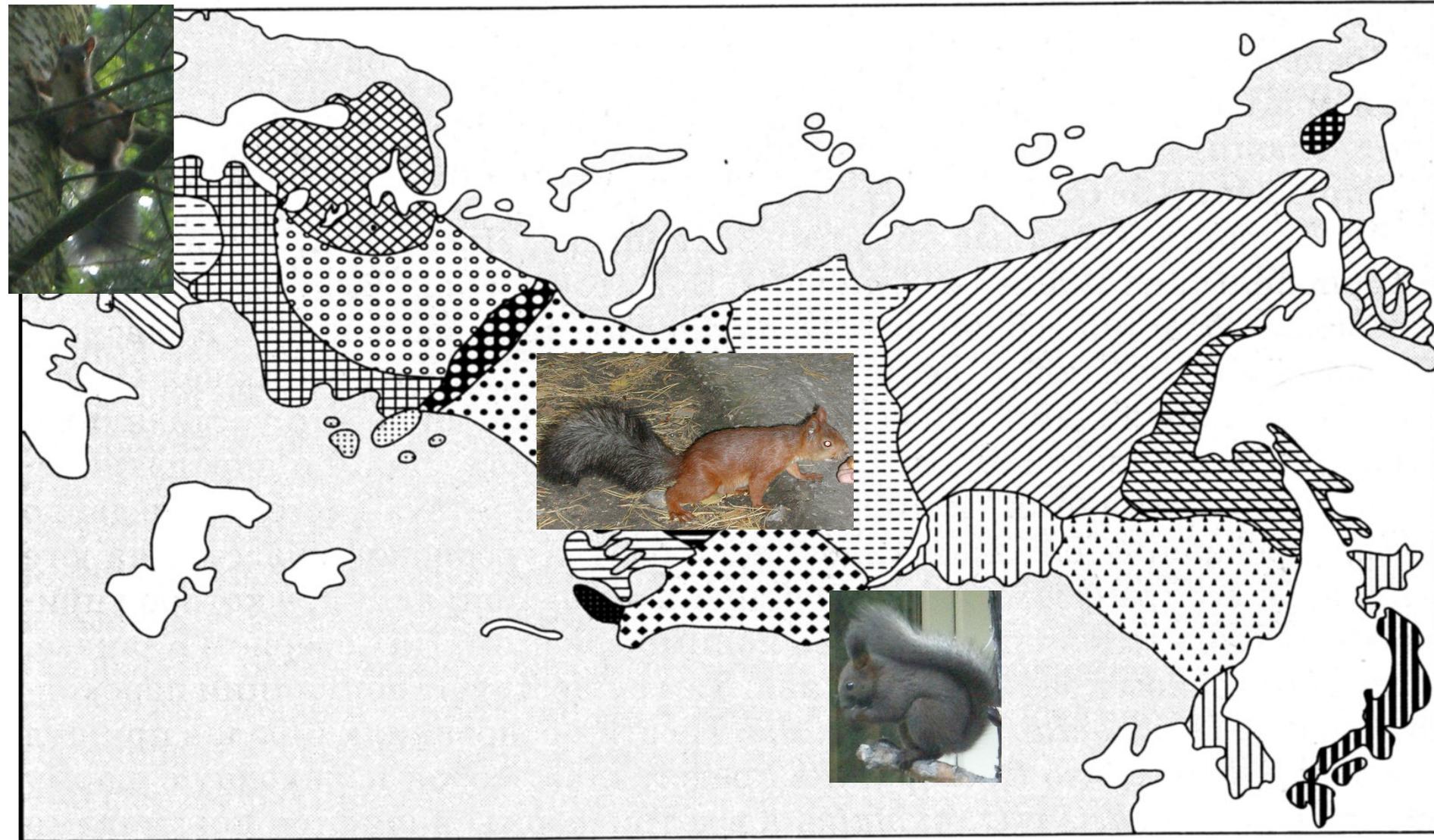


Gossypium hirsutum L. -
Хлопчатник обыкновенный



Gossypium barbadense -
Хлопчатник барбадосский

Парапатрическое видообразование



Распространение 20 подвидов обыкновенной белки *Sciurus vulgaris* в Евразии
(Тимофеев-Ресовский и др., 1969)

Симпатрическое видообразование



мухи-пестрокрылки
Rhagoletis pomonella

Боярышник

Яблоня (1647 г.)



Пальмы *Howea forsteriana* и *Howea belmoreana* на острове Лорд-Хау



Репродуктивная изоляция обеспечивается благодаря разным
срокам цветения

Vincent Savolainen, Marie-Charlotte Anstett, Christian Lexer, Ian Hutton, James J. Clarkson, Maria V. Norup, Martyn P. Powell, David Springate, Nicolas Salamin and William J. Baker. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // *Nature* advance online publication; published online 8 February 2006 | doi:10.1038/nature04566.



Anthoxanthum odoratum

вьюрки рода *Nesospiza*



small ground finch



medium ground finch



large ground finch



sharp-beaked ground finch



cactus finch



large cactus finch



small tree finch



large tree finch?



vegetarian finch



woodpecker finch



warbler finch

TRISTAN DA CUNHA

(ST. HELENS)



Архипелаг Тристан-да-Кунья

Edinburgh of the Seven Seas



Tristan da Cunha

Inaccessible Island



Southern Island



Nightingale Island



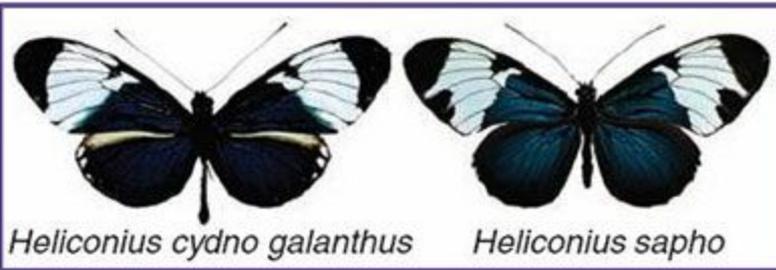
Схема эволюции вьюрков рода *Nesospiza*



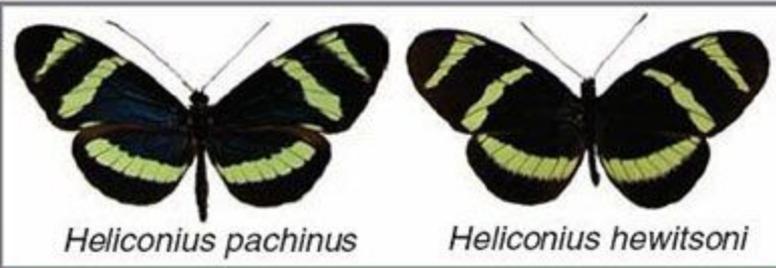
Бабочки
Heliconius
Коста-Рика



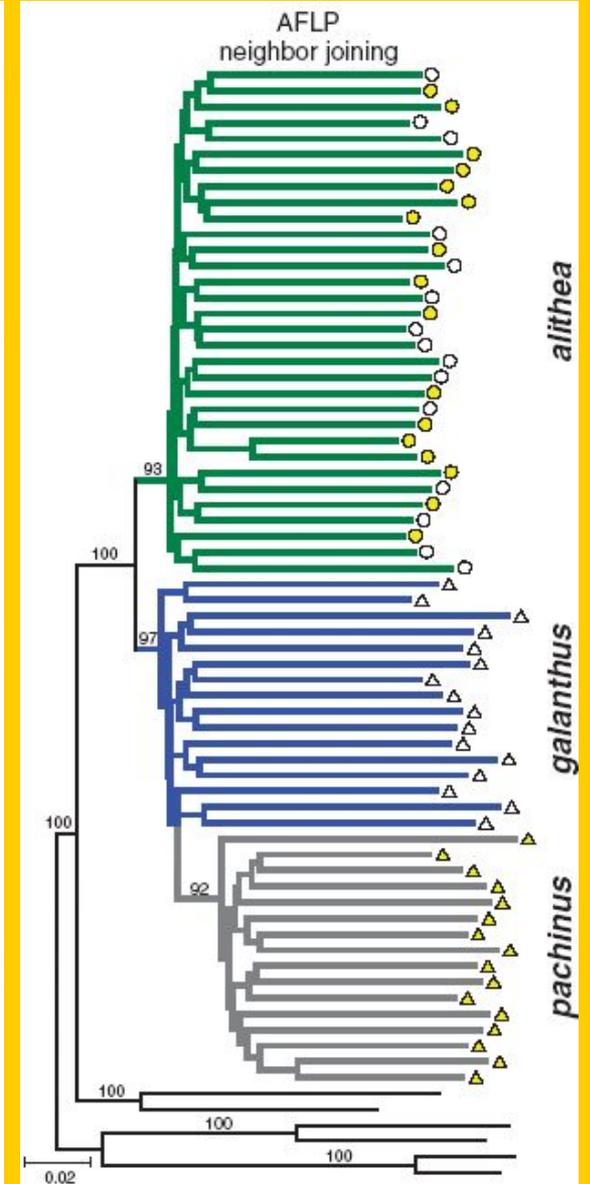
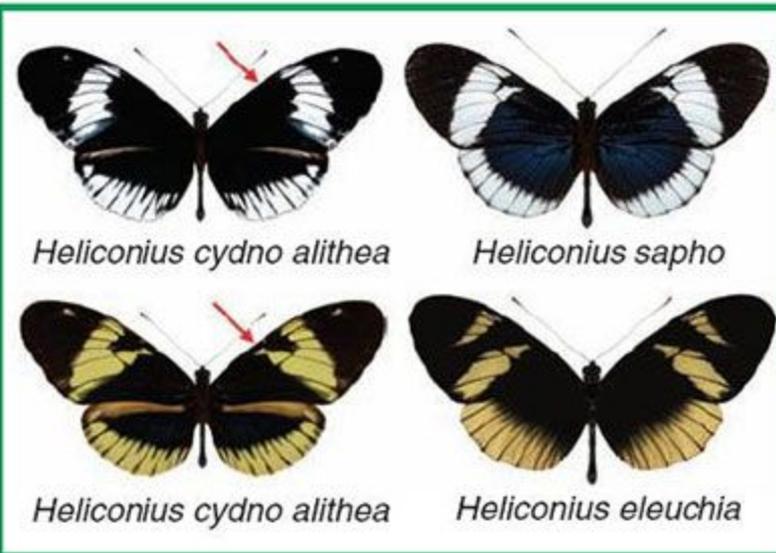
Подражатели



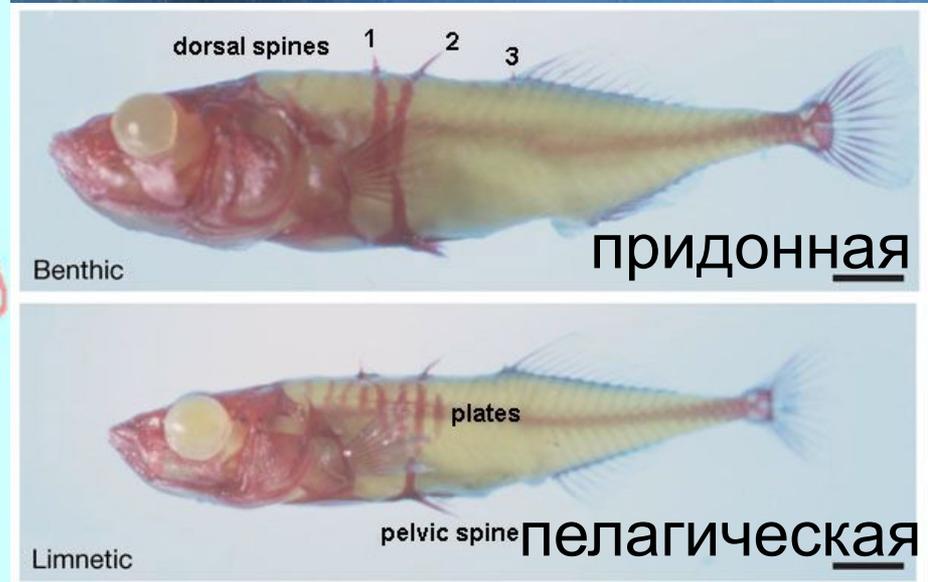
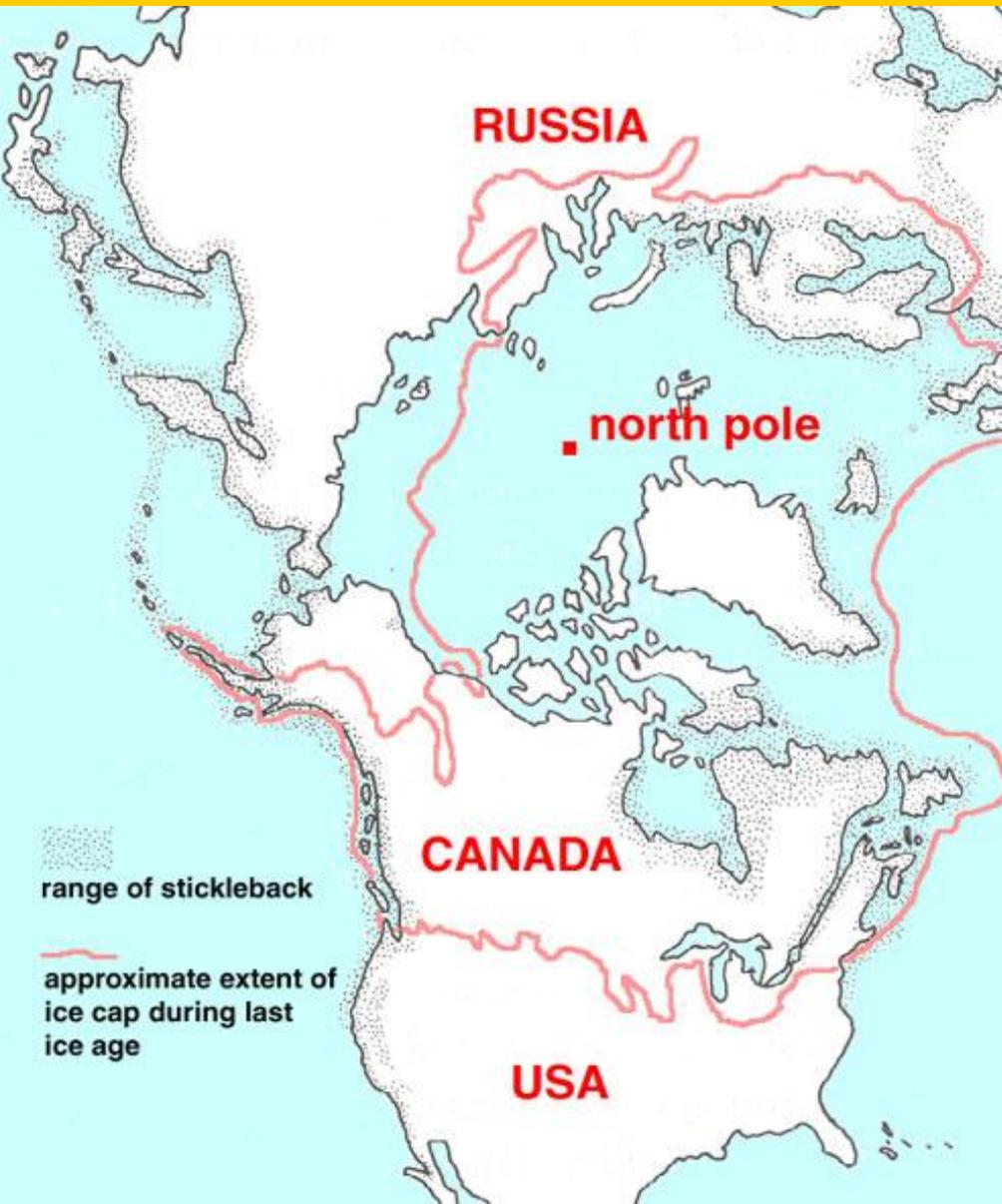
Модели



Эквадор



Nicola L. Chamberlain, Ryan I. Hill, Durrell D. Kapan, Lawrence E. Gilbert, Marcus R. Kronforst. Polymorphic Butterfly Reveals the Missing Link in Ecological Speciation // *Science*. V. 326. P. 847–850. 6 November 2009. DOI: 10.1126/science.1179141.



Luke J. Harmon, Blake Matthews, Simone Des Roches, Jonathan M. Chase, Jonathan B. Shurin, Dolph Schluter. Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning // *Nature*. 2009. Advance online publication.

Озеро Апойо (Никарагуа)



придонная

пелагическая



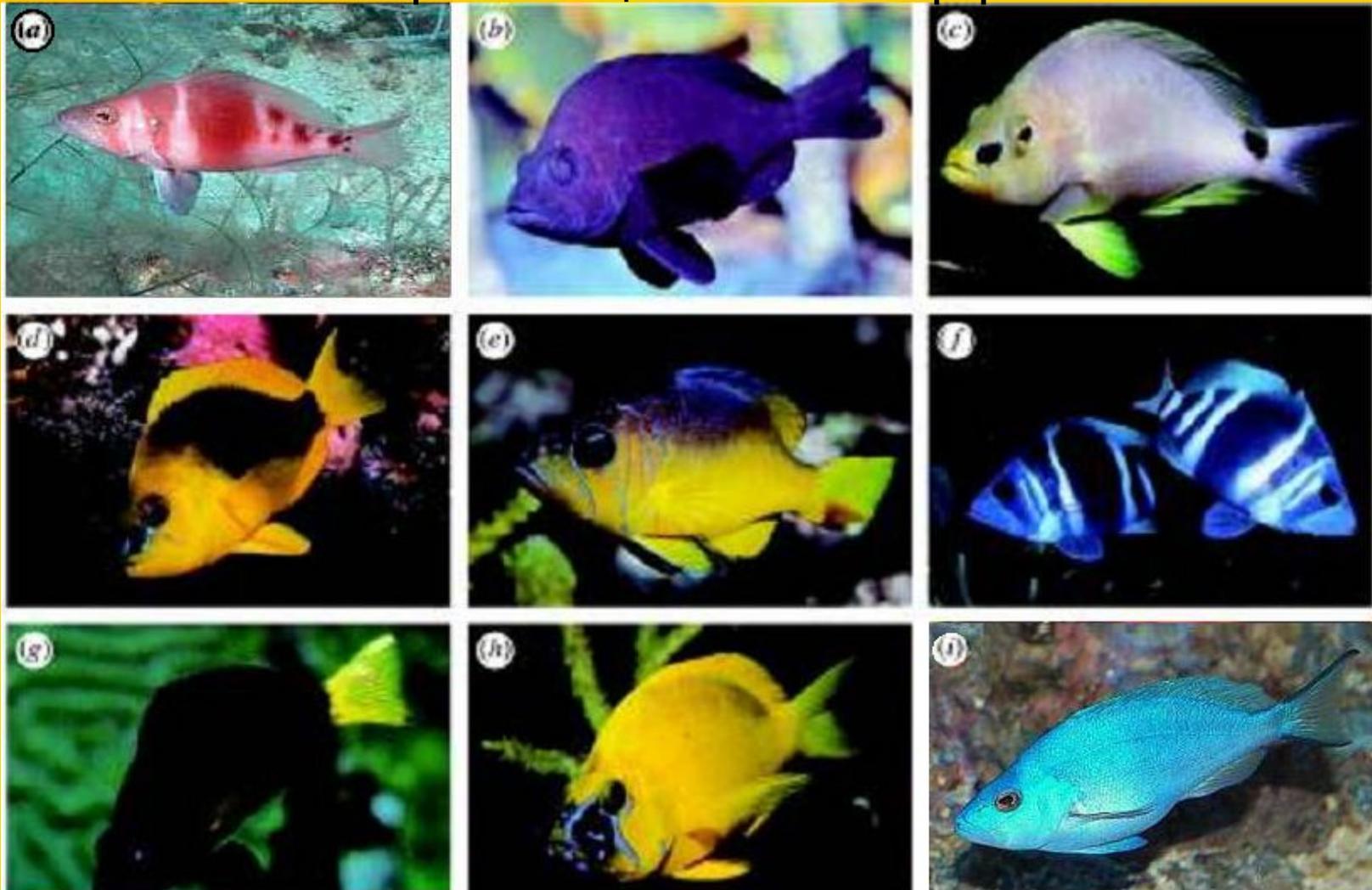
○ *Amphilophus citrinellus*



■ *Amphilophus zaliosus*

Marta Barluenga, Kai N. Stolting, Walter Salzburger, Moritz Muschick & Axel Meyer. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // Nature. Vol. 439. 9 February 2006. doi:10.1038/nature04325.

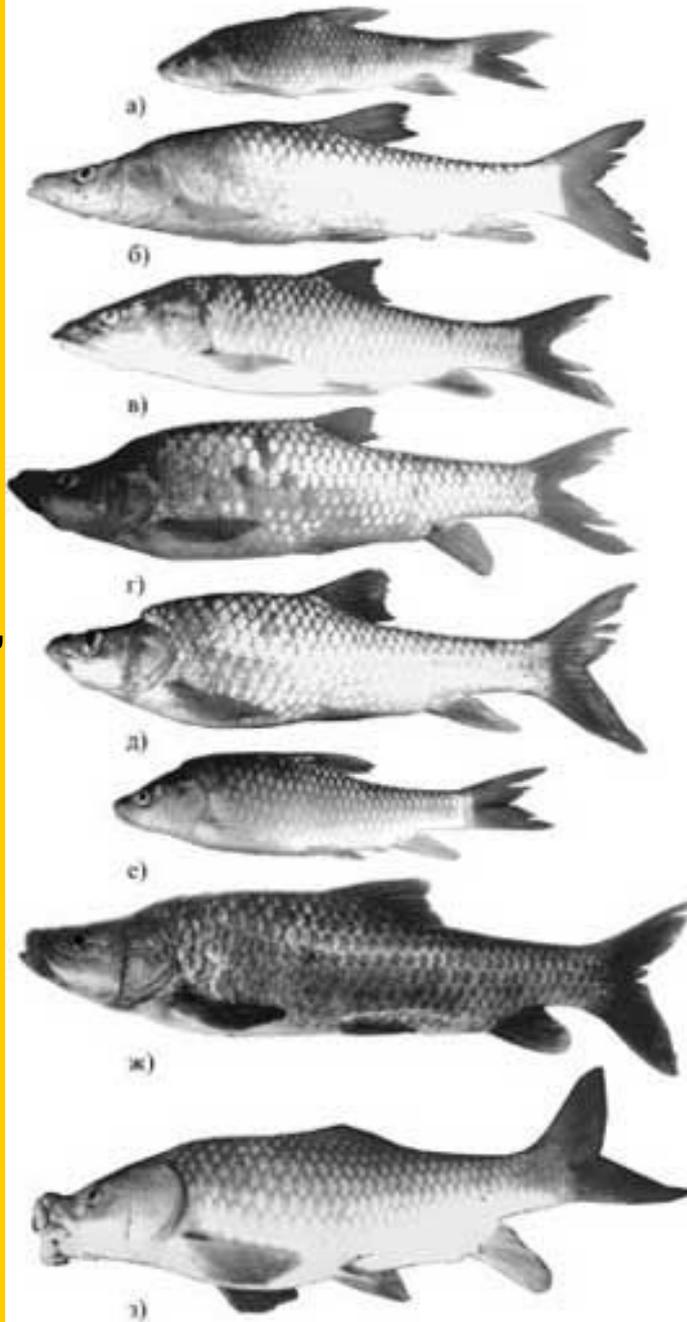
ассортативное скрещивание в сочетании с дизруптивным отбором по цветовым морфам



Рыбы *Hypoplectrus*: (a), *H. puella*; (b), *H. nigricans*; (c), *H. unicolor*; (d), *H. guttavarius*; (e), *H. aberrans*; (f), *H. indigo*; (g), *H. chlorurus*; (h), *H. gummigutta*; (i), *H. gemma*.

Рыбы-усачи озера Тана в Эфиопии

—
прекрасный объект для изучения симпатрического видообразования, механизмов репродуктивной изоляции, адаптивной радиации



а) форма, морфологически близкая к той, от которой произошли все прочие;
б) длиннорылая форма с конечным ртом;
в) длиннорылая форма с нижним ртом;
г) большеротая форма;
д) большеглазая форма;
е) “горбатая” светлая форма;
ж) “горбатая” темная форма;
з) форма с увеличенными губами.

Рыбы-цихлиды рода *Pundamilia*



Mimulus lewisii и

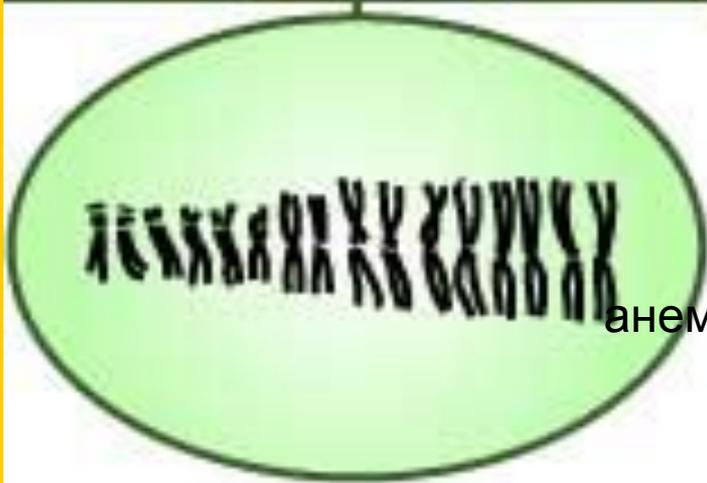
M. cardinalis



губастик Льюиса

губастик

Полиплоидизация

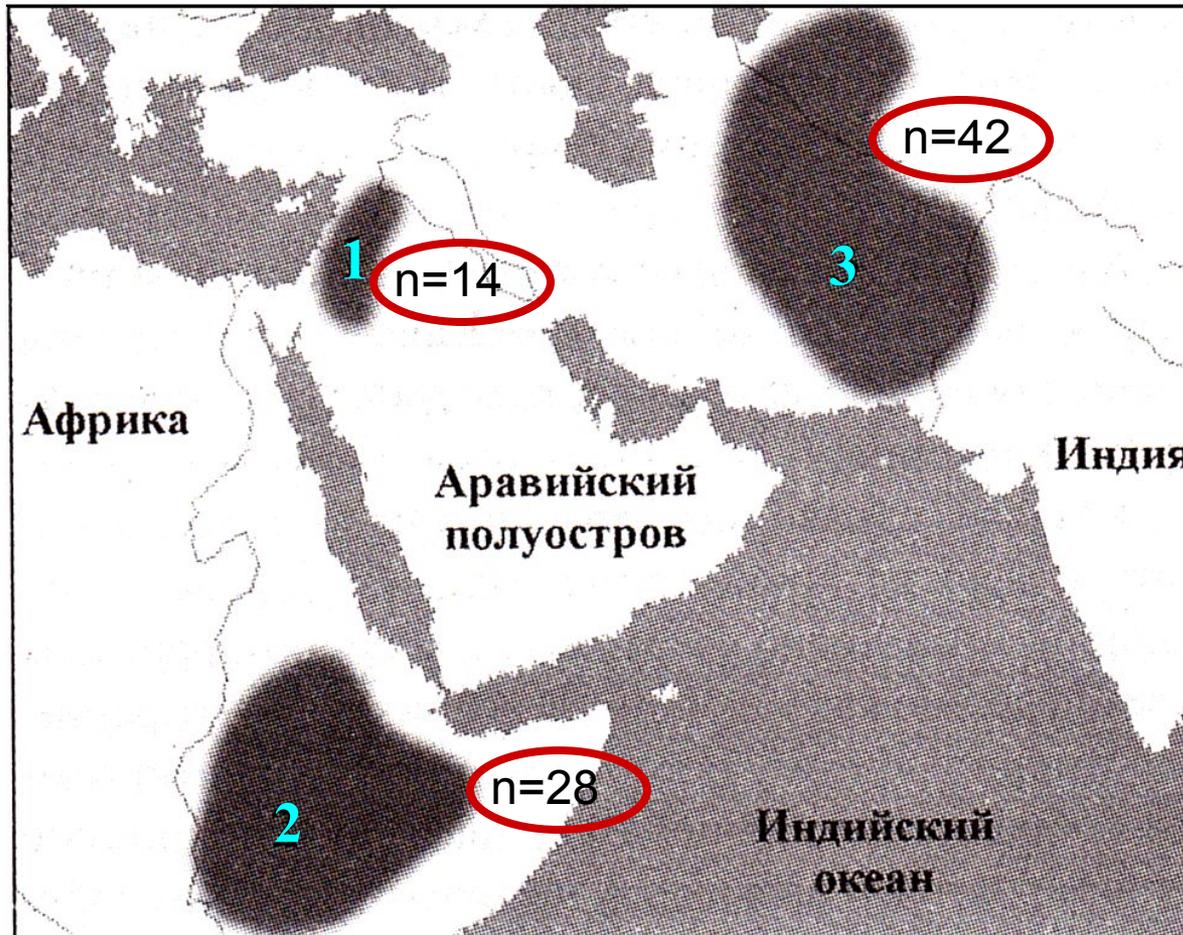


анемон



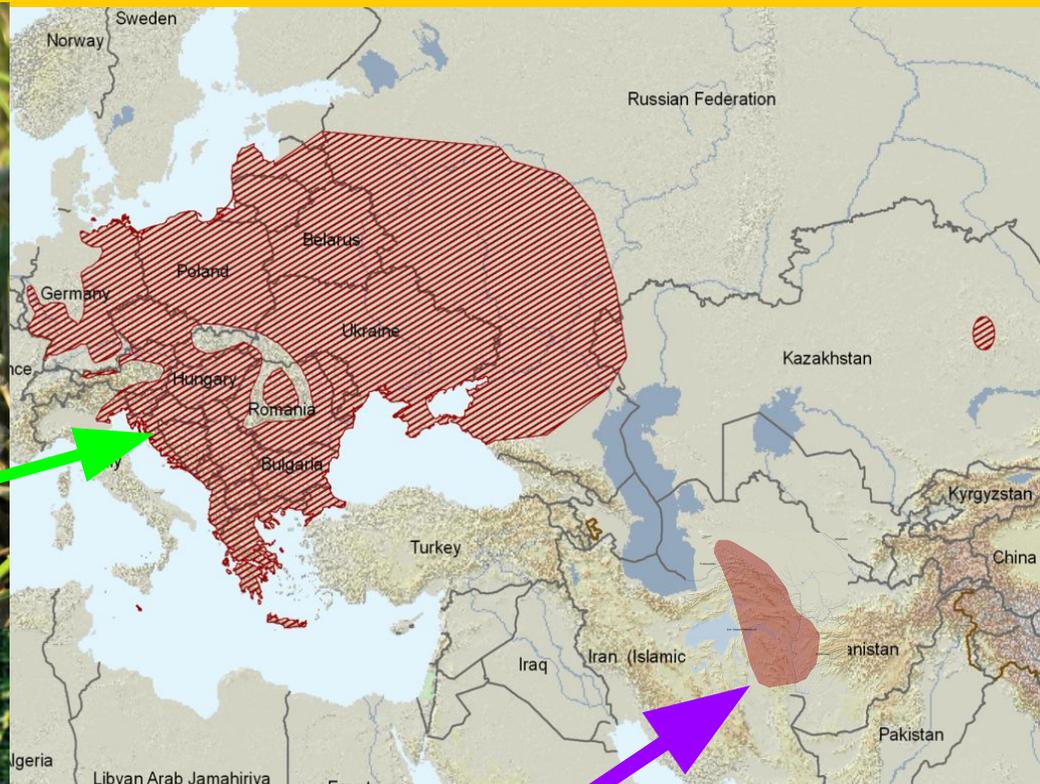
Видообразование посредством гибридизации и полиплоидизации:
конопля, крапива, первоцвет, редька, капуста, папоротники.

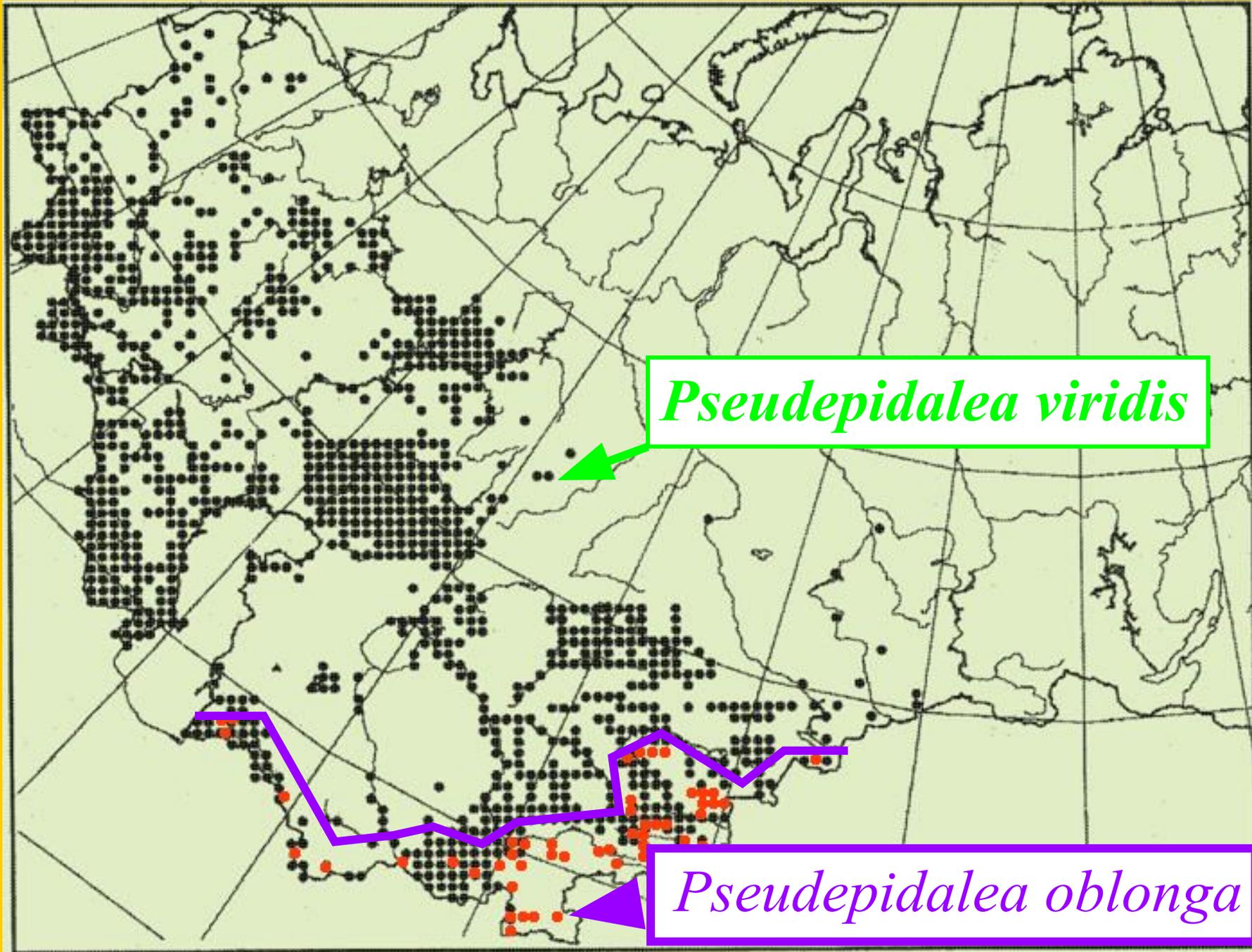
Полиплоидизация

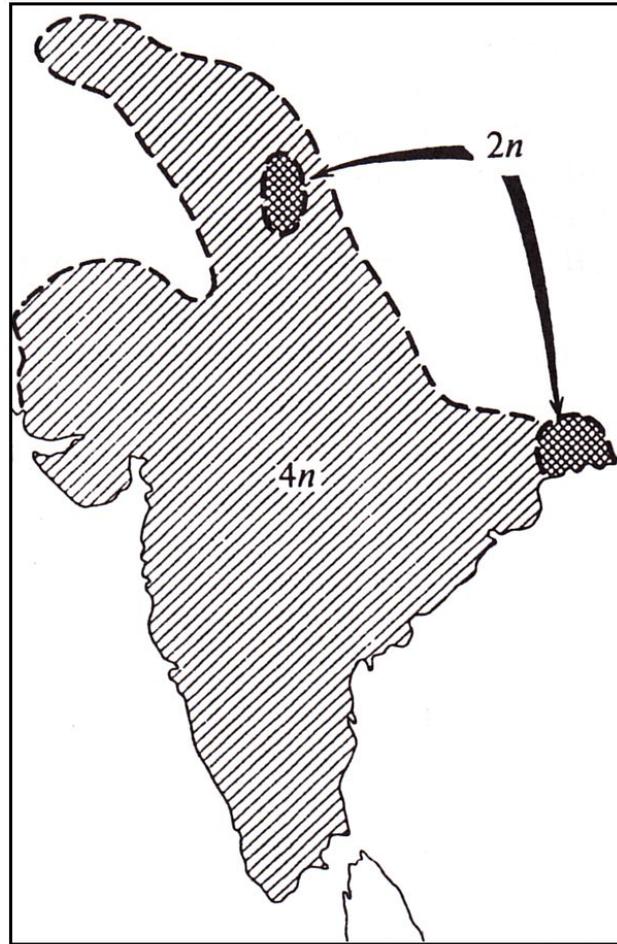


Родина пшеницы по данным Н.И. Вавилова
1 — «дикая» пшеница и пшеница-однозернянка;
2 — твердые сорта пшеницы;
3 — мягкие сорта пшеницы

Полиплоидизация



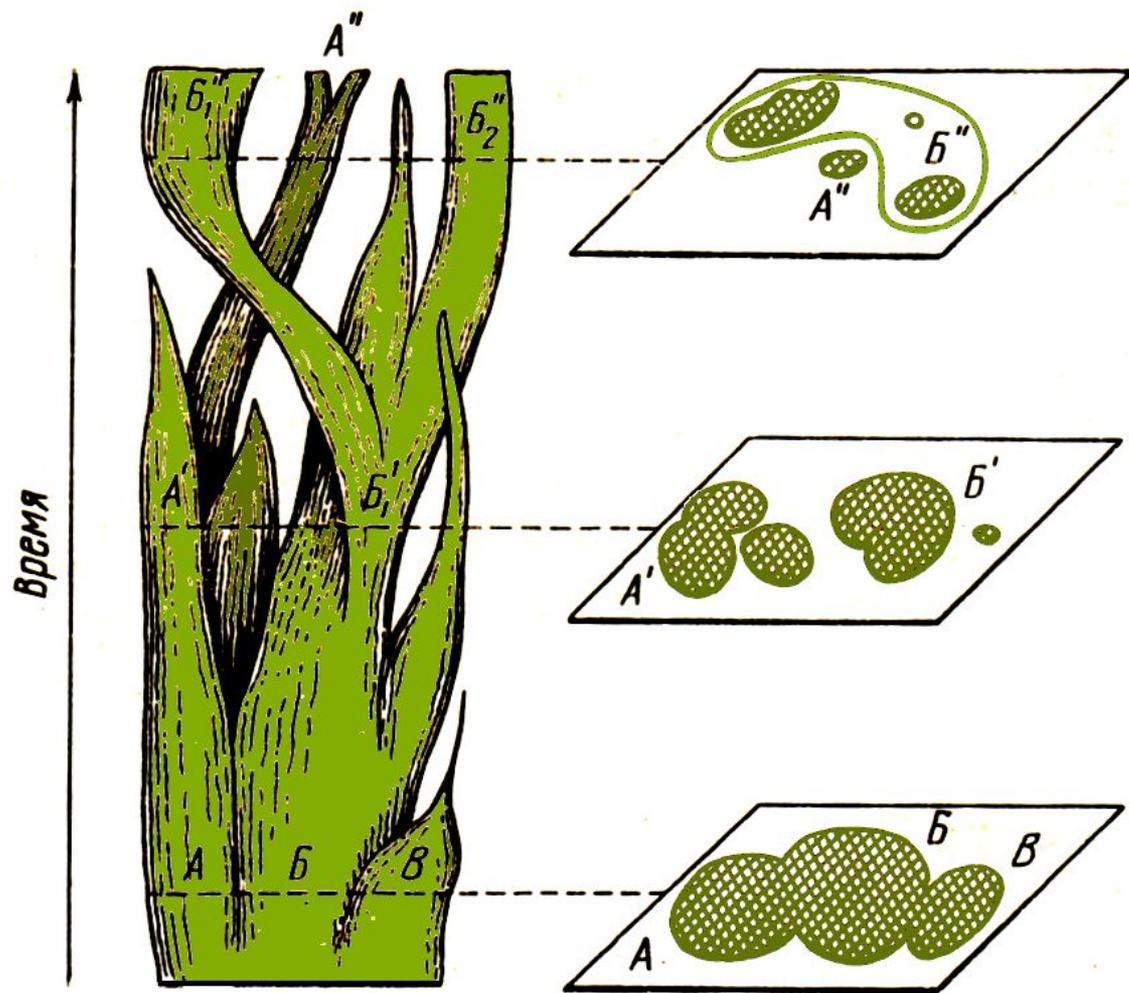




Пример возникновения репродуктивной изоляции при полиплоидизации: обитающий по всему Индостану тетраплоидный вид растений *Dicanthium annulatum*, несомненно, возник из диплоидной предковой формы, ныне занимающей небольшой дизъюнктивный ареал (по Н. Россу, 1962)

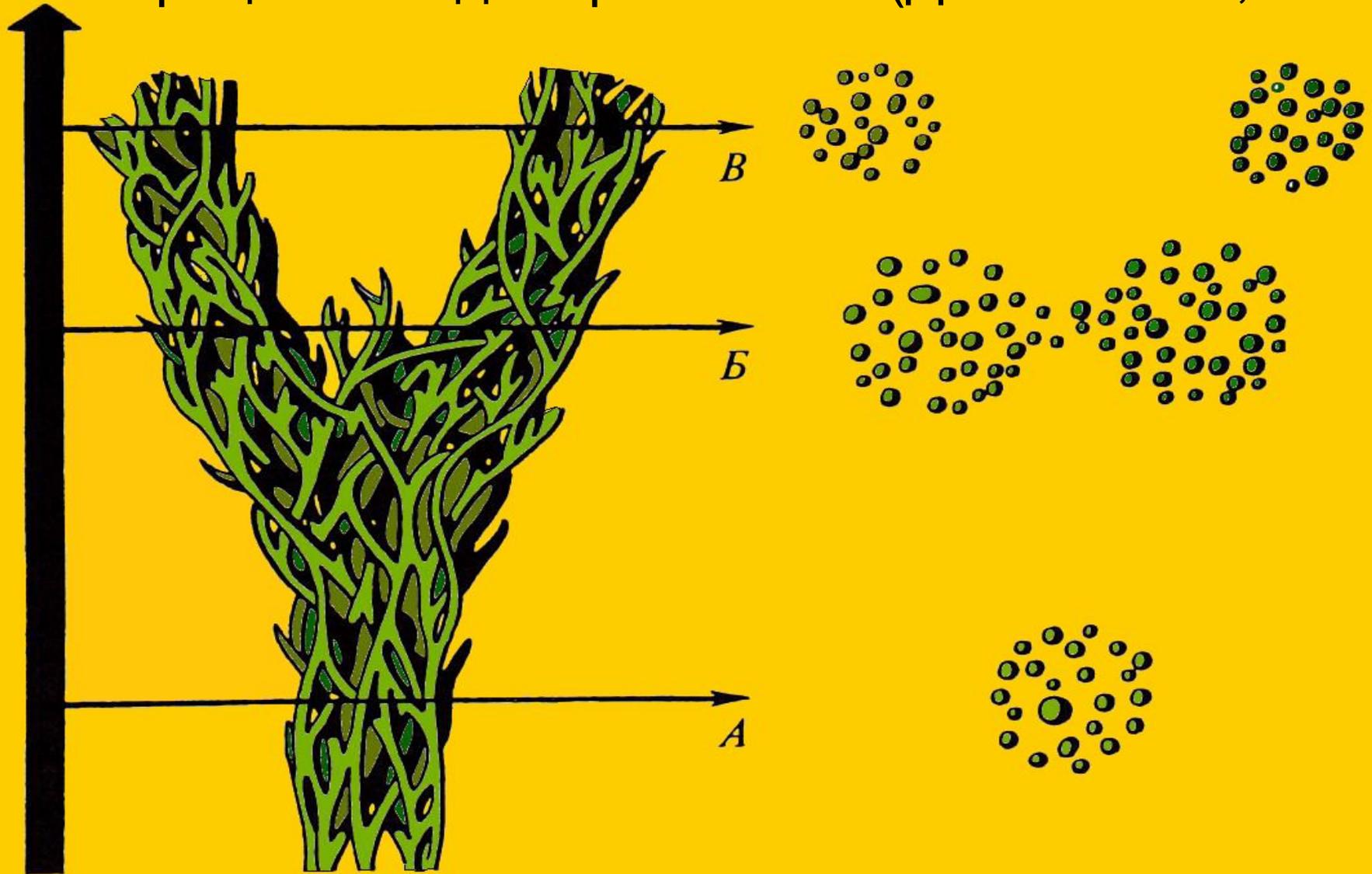
Два класса механизмов дивергенции популяционных структур:

- интенсивный естественный отбор приводит к такой перестройке генотипов, которая определяет и адаптацию к новым условиям, и изоляцию от исходной формы;
- сначала возникает изоляция от исходной формы, а адаптация к новым условиям формируется в уже изолированной группировке.



Возможные варианты возникновения морфологических разрывов между близкими видами за счет действительного филогенетического расхождения (между стволами А и Б) и за счет вымирания промежуточных форм (между отдельными ветвями в группе стволов Б). Ориг. (схема)

Схема процесса видообразования (Добжанский, 1937)



Видообразование - процесс превращения одной генетически открытой системы в две или более генетически закрытые

- Филетическая эволюция :
 - 1) стасигенез,
 - 2) анагенез,
 - 3) сингенез.
- Симпатрическое видообразование:
 - 1) с расселением за пределы ареала,
 - 2) в пределах исторического ареала,
 - 3) с образованием полиплоидов.
- Галапагосские вьюрки:
 - 1) симпатрическое видообразование,
 - 2) аллопатрическое видообразование,
 - 3) парапатрическое видообразование.