



БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА

*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

# ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

ШУРУПОВА  
ЯНА АНДРЕЕВНА

---

БИОФАК МГУ

---

КОНСПЕКТ ПОДГОТОВЛЕН  
СТУДЕНТАМИ, НЕ ПРОХОДИЛ  
ПРОФ. РЕДАКТУРУ И МОЖЕТ  
СОДЕРЖАТЬ ОШИБКИ.  
СЛЕДИТЕ ЗА ОБНОВЛЕНИЯМИ  
НА [VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).

ЕСЛИ ВЫ ОБНАРУЖИЛИ  
ОШИБКИ ИЛИ ОПЕЧАТКИ,  
ТО СООБЩИТЕ ОБ ЭТОМ,  
НАПИСАВ СООБЩЕСТВУ  
[VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).



БЛАГОДАРИМ ЗА ПОДГОТОВКУ КОНСПЕКТА  
СТУДЕНТКУ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА МГУ  
**ГИРЕНКО ЕЛЕНУ ЮРЬЕВНУ**



## Содержание

<b>Лекция 1. История развития эволюционных взглядов</b> .....	5
1.1. Введение.....	5
1.2. История эволюционных взглядов.....	6
<b>Лекция 2. Синтетическая теория эволюции и современные взгляды</b> .....	22
2.1. Становление генетики.....	22
2.2. Синтетическая теория эволюции.....	29
2.3. Возникновение новых отраслей биологии.....	31
2.4. Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ).....	33
<b>Лекция 3. Движущие силы эволюции: наследственность</b> .....	35
3.1. Наследственность как культурное явление.....	35
<b>Лекция 4. Движущие силы эволюции: изменчивость</b> .....	51
4.1. Типы изменчивости.....	51
4.2. Генетическая изменчивость.....	51
4.3. Фенотипическая (модификационная) изменчивость.....	63
<b>Лекция 5. Движущие силы эволюции: естественный отбор</b> .....	69
5.1. Борьба за существование (введение).....	69
5.2. Классификация борьбы за существование.....	71
5.3. Естественный отбор.....	71
<b>Лекция 6. Вид и видообразование</b> .....	88
6.1. Биологический вид.....	88
6.2. Видообразование.....	95
<b>Лекция 7. Популяция</b> .....	107
7.1. Понятие «популяция».....	107
7.2. Пространственная структура изменчивости внутри вида.....	113
<b>Лекция 8. Макроэволюция и эволюция экосистем</b> .....	121
8.1. Разные «масштабы» эволюции.....	121
8.3. Биологический прогресс.....	132
8.3. Макроэволюция: как развивается группа.....	138
<b>Лекция 9. История развития жизни на Земле</b> .....	145
9.1. Введение.....	145
9.2. Важнейшие события Земли (докембрий).....	145
9.3. Важнейшие события Земли (палеозойская эра).....	151

---

9.4. Важнейшие события Земли (мезозойская эра).....	162
9.5. Важнейшие события Земли (кайнозойская эра).....	169
Список рекомендуемой литературы.....	175
<b>Лекция 10. Онтогенез и эволюция онтогенеза; коэволюция.....</b>	<b>176</b>
10.1. Онтогенез и эволюция онтогенеза.....	176
10.2. Коэволюция и Eco-Evo-Devo .....	195

## Лекция 1. История развития эволюционных взглядов

### 1.1. Введение

Понятие «теория эволюции» у обычного человека неразрывно связано с именем Чарльза Дарвина. Несмотря на то, что Чарльз Дарвин – один из величайших эволюционистов, эволюционные взгляды начали формироваться до него и даже задолго до появления науки.

#### Когда люди начали познавать и описывать жизнь?

От того, насколько хорошо изучено биоразнообразие, зависит наше выживание, развитие сельского хозяйства, медицины и в целом качества жизни. На заре человечества общины охотников и собирателей должны были понимать какие растения съедобны, а какие ядовиты, какие растения обладают лечебными свойствами; какие животные могут быть хищниками, а какие являются добычей. В настоящее время понимание биоразнообразия несет еще более значительную роль. От развития биологии и от понимания эволюции зависит то, как развивается сельское хозяйство или, например, медицина. Поэтому понятия биоразнообразия и эволюции влияют на наше качество жизни напрямую.

Процесс понимания биоразнообразия в жизни у людей начался задолго до появления науки. Благодаря наскальным живописям ученые обнаружили, что около 30 000 лет назад люди отличали различные виды животных, которых они изображали достоверно (рис. 1.1, 1.2). Еще одним интересным примером является скульптура летучей мыши в Перу (рис. 1.3), на которой сохранились диагностические признаки и по которым зоологи смогли определить вид это летучей мыши. Если рассмотреть древнюю керамику индейцев пуэбло (рис. 1.4), то на ней можно рассмотреть изображения маленьких рачков остракод (рис. 1.5), которые обитают в водоемах. Они тяжело различимы невооруженным взглядом.



Рис. 1.1. Наскальная живопись в пещере Шове (Франция), возраст около 30 000 лет

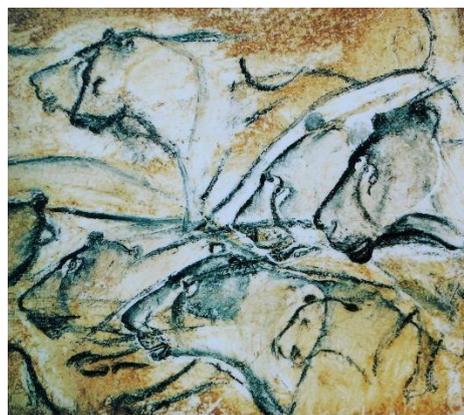


Рис. 1.2. Наскальная живопись в пещере Шове (Франция), возраст около 30 000 лет



Рис. 1.3. *Histiotus mochica* – длинноухий кожан, Перу. Статуэтка культуры мочика (1 – 8 вв). (Velazco et al., 2021)



Рис. 1.4. Рачки остракоды Cyprididae керамика индейцев пуэбло (10 – 11 вв)



Рис. 1.5. Рачки остракоды Cyprididae

## 1.2. История эволюционных взглядов

### Древняя Греция

В момент зарождения науки люди начали задумываться об эволюции и о том, как меняется биоразнообразие. Это началось в Древней Греции, где жил древнегреческий философ Анаксимандр (611 – 546 до н.э), который высказывал следующую идею: «Молодая Земля осветилась Солнцем, поверхность затвердела, потом забродила и возникли гниения, покрытые тонкими оболочками. В этих оболочках зародились всевозможные породы животных. Человек же как будто возник из рыбы или из похожего на рыбу животного». Т.е. «рождение живого из неживого».

У древнегреческого философа и естествоиспытателя Эмпедокла (490 до н. э. - ок. 430 до н. э.) (рис. 1.6) была идея, основанная на протоестественном отборе: «выросло

много голов – затылков, лишенных шеи; голые руки блуждали в плечах не имея приюта; очи скитались по свету, одни, безо лбов сиротей», т.е. из множества блуждающих частей (голов, рук, затылков и прочего) сложились нежизнеспособные и жизнеспособные существа (рис. 1.7).

О природе он писал, что в ранние дни на Земле были животные, неприспособленные к жизни, которые вымирали.

В труде *On Nature* появились «просто-идеи» естественного отбора.



Рис. 1.6. Эмпедокл



Рис. 1.7. Иллюстрация к идее Эмпедокла

*Аристотель* (384 – 322 до н.э.) – один из основателей научного мышления. Он написал 10 томов «История животных» (рис. 1.8) и делил живое на растения и животных (с «горячей» и «холодной» кровью), т.е. выстроил «лестницу живых существ» (рис. 1.9), что было первой попыткой составить иерархическую систему организмов.

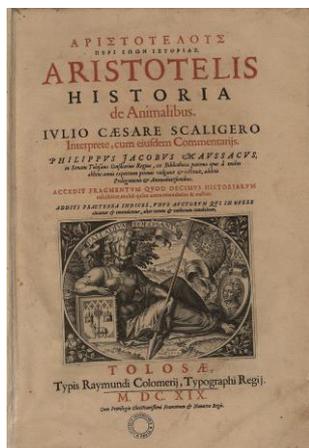


Рис. 1.8. «История животных», 10 томов

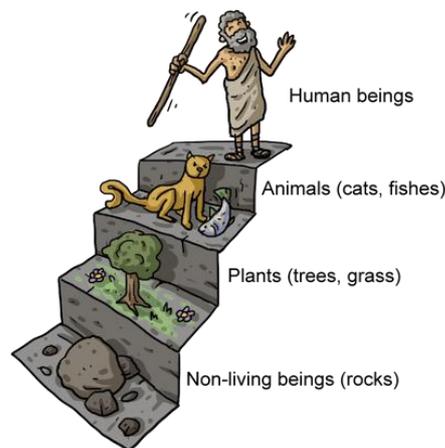


Рис. 1.9. «Лестница живых существ»

### Исламский мир

Труды Аристотеля оказали влияние на последующие труды мусульманских мыслителей.

*Аль-Джахиз* (868-775 гг.) – арабский писатель, автор «Книги животных», которую написал под влиянием переводов Аристотеля. Идея: «Каждое слабое животное

пожирает тех, кто слабее его. Сильные животные пожирают тех, кто сильнее их», т.е. вызывает сильнейший; одни живые существа – причина смерти других. В своей книге Аль-Джахиз придерживается идеи, что люди не отличаются от животных и в отношении друг друга доходят «до тех же крайностей».

### **Средние века**

В средние века идет постепенное накопление знаний, их осмысление. В то время наука была неразрывно связана с религиозными идеями.

*Фома Аквинский* (1225 – 1274 гг.) – итальянский философ и теолог, изучал труды Аристотеля. Он воспринимал сотворение мира, описанное в Библии, как процесс постепенного развертывания возможностей, заложенных в материю Творцом.

### **Новое время**

В Новое время биологические науки начали быстро развиваться.

*Роберт Гук* (1635 – 1703) – один из первых микроскопистов, который выпустил свою книгу, где детально был изображен микромир. Он высказал следующую идею: «возможно, мы сможем разобрать все тайные механизмы природы почти также, как мы способны разбирать механизмы, которые произведены посредством искусства и управляются колесами, двигателем и пружинами». Это было революционной идеей того времени, так как во времена Фомы Аквинского было главное священное писание, в котором все было описано как сотворение Земли Богом, что являлось большой тайной. Роберт Гук говорил же, что это не тайна и ее можно разгадать.

Кроме того, Роберт Гук был первым, кто предположил, что окаменелости – это следы древних существ, которые были погружены в некую грязь/глину, которая способствует окаменению.

В новое время изучать эволюцию было все еще сложно, так как у людей не было понимания о возрасте Земли.

*Шарль Бонне* (1720 – 1793 гг.) – швейцарский натуралист и философ. Впервые использовал термин «эволюция» (от латинского *evolutionem* – развертывать) в книге «Рассуждение об организованных телах», перенося представление о развитии эмбриона на развитие видов. Шарль Бонне считал, что план строения всех форм жизни содержался в виде зародышей в первом живом существе. Это понятие эволюции очень не нравилось Чарльзу Дарвину.

Все идеи эволюции можно разделить на три течения:

- 1) Креационизм
- 2) Трансформизм
- 3) Эволюционизм

*Карл Линней* (1707 – 1778 гг.) – шведский естествоиспытатель, сын пастора, профессор ботаники.

Про биоразнообразие Карл Линней говорил: «Вид и род – всегда творения природы, разновидность – чаще всего создание культуры, а классы и порядки – создания и природы, и искусства». Он считал, что существует столько видов, сколько сотворено Творцом.

В своих трудах «Система природы» (рис. 1.10) Карл Линней разделил всё на:

- животных;
- растения;
- минералы.



Рис. 1.10. Классификация К. Линнея

К. Линней ввел бинарную номенклатуру, которая упростила жизнь всем биологам и естествоиспытателям. Все биологические виды должны были быть описаны по определенным правилам. За всю историю были накоплены разрозненные описания, обывательские названия видов и т.д. Главный смысл и ценность бинарной номенклатуры – систематизация и универсальность.

Бинарная номенклатура включает латинское и русское названия вида, автор описания и год. Например: Лисица обыкновенная *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758).

### Креационизм

К. Линней являлся сторонником креационизма: биоразнообразие неизменно, одинаково и в прошлом, и в современности, создано Творцом.

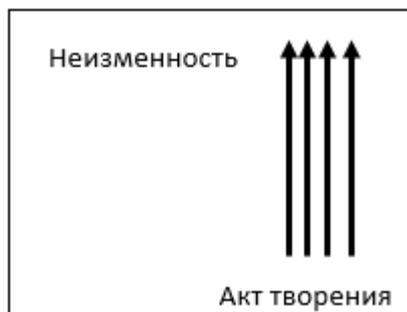


Рис. 1.11. Идея креационизма

В конце жизни К. Линней начал сталкиваться с фактами, которые не сопоставляются с идеями креационизма, и признал гибридогенное видообразование у растений, но это не повлияло на его основные идеи.

### Трансформизм

Первым, кто утверждал, что человек произошел от обезьяны был Жорж-Луи Бюффон.

*Жорж-Луи Леклерк, граф де Бюффон* (1707-1788) – французский натуралист, который сначала внес вклад в математику – «задача Бюффона о бросании иглы». 41 год он занимал пост суперинтенданта Королевского ботанического сада. В 36 томах

истории он ни разу не упоминал Творца, библейских сюжетов или бога. Первым попытался оценить возраст Земли с научной точки зрения.

Опыт Жоржа Бюффона: он нагревал железные шары разного размера, затем измерял за какое время они остывали. Большие шары остывали дольше. Шар, размером с Землю, должен был бы остыть примерно за 75 000 лет.

Бюффон опубликовал эти расчеты и указал в «Естественной истории», хотя и понимал, что действительный возраст Земли должен быть еще больше (в рукописях указывал 3 млн лет, но не осмелился опубликовать это).

Труды «Естественная история» (Histoire Naturelle) – бестселлер – книга написана доступным языком, описано множество животных и растений (хотя и не всегда достоверно), Бюффон выдвинул предположение, что человек произошел от обезьяны.

Бюффон – сторонник трансформизма. Революционная идея заключалась в мысли: виды могут меняться (рис. 1.12). В прошлом биоразнообразии было меньше. Творцом были созданы предки-архетипы, которые изменяются под воздействием внешних факторов.

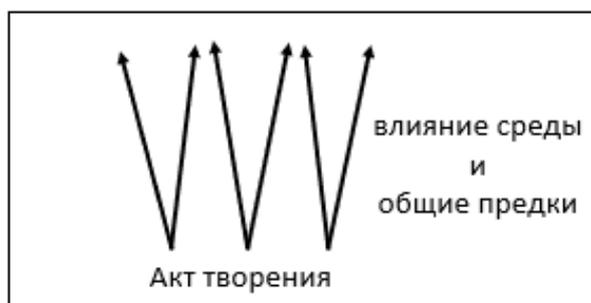


Рис. 1.12. Идея трансформизма

Под воздействием внешних факторов (климата и пищи) виды могут изменять свои размеры и внешний вид (лапы, уши и др.). Бюффон выдвинул идею об архетипах: существует «прототип», от которого произошло все разнообразие животных (рис 1.13). Это объясняет общность планов строения.

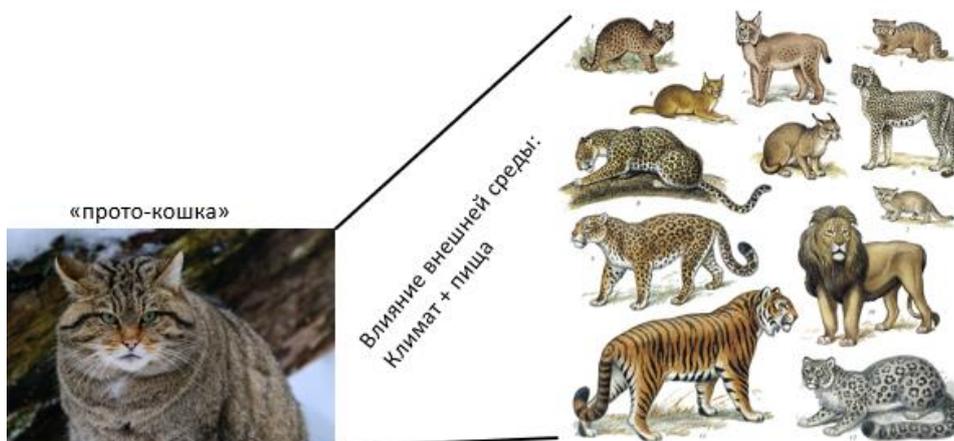


Рис. 1.13. Идея об архетипах

## Катастрофизм и предпосылки эволюционизма

У эволюционизма были различные предпосылки.

*Жорж Кювье* (1769 – 1832 гг.) – профессор Сада растений, анатом, палеонтолог, креационист. Ж. Кювье был сторонником идеи постоянства видов, но изучая породы в разных слоях, он увидел различные виды и задумался о том, как это объяснить.

Жорж Кювье написал учение о типах (4 царства): «позвоночные», «моллюски», «членистые» и «лучистые». Он был противником теории эволюции и трансформизма и создал теорию катастроф.

*Катастрофизм* – спокойные периоды заканчиваются катастрофами. В результате катастроф погибало все биоразнообразие и Творец создавал все заново. По этой причине фауна и флора в каждом геологическом периоде сильно отличается (рис. 1.14).

*Революционная идея*: виды вымирали. Массовые вымирания происходили на границах периодов, а самые крупные вымирания маркируют границы между эрами. После каждого вымирания – новый акт творения.



Рис. 1.14. Стратиграфическая шкала

Жорж Кювье на протяжении жизни бурно спорил с эволюционистами Ламарком и с Сент-Илером.

В начале карьеры Жорж Кювье изучил скелеты африканских и индийских слонов, сравнил со скелетами мамонтов.

Его важная идея: «корреляции частей тела» (1798) – все части тела животного взаимосвязаны и обусловлены его образом жизни. Из этого реконструировал вымерших животных по фрагментарным остаткам (хотя иногда и немного преувеличивая свои возможности).

Пример: по фрагменту челюсти с некоторой точностью можно реконструировать облик животного и его образ жизни.

Еще одни предвестники эволюционизма – это Этьен Сент-Илер и Эразм Дарвин.

*Этьен Сент-Илер* (1772 – 1844 гг.) – французский зоолог.

Он высказал идеи:

- 1) Единство плана строения всех живых организмов;
- 2) Общность индивидуального развития.

Этьен Сент-Илер считал, что причина трансформации видов заключается в целесообразных и наследуемых реакциях зародышей организмов на изменения среды.

Эразм Дарвин высказывал следующие идеи:

- 1) Вся органическая жизнь на Земле пошла от одной живой частицы, которую неизвестная великая первопричина наделила силой жизни (общность происхождения).
- 2) Частица, управляемая раздражителями, чувствами и силой воли, и обладающая способностью обзаводиться новыми частями, дающими новые способности, передавала эти улучшения из поколения в поколение, и этому процессу нет конца.
- 3) Наиболее сильная и активная особь лучше размножается, тем самым улучшая следующее поколение.

### Эволюционизм

Автор первой теории эволюции – Жан Батист Ламарк.

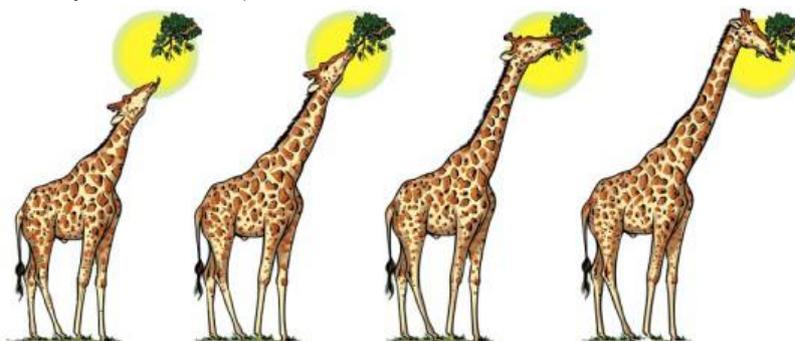
*Жан Батист Ламарк* (1744-1829) – французский естествоиспытатель, ботаник, автор термина «беспозвоночные», профессор кафедры зоологии насекомых, червей и микроскопических животных (в Музее естественной истории).

#### Ламаркизм

В 1809 году была выпущена книга Ламарка – «Философия зоологии».

Положения теории Ламарка:

- 1) Упражнение (не упражнение) органов приводит к их усилению (ослаблению), наследование благоприобретённых признаков (под влиянием флюидов, с помощью усилий воли).



*Рис. 1.15. Иллюстрация к первому положению теории Ламарка о благоприобретенных признаках*

Одна из проблем этого положения такова: некоторые признаки можно объяснить упражнениями (крылья птицы, шея жирафа), а некоторые – нет (например, панцирь черепахи или раковина улитки).

- 2) Закон градации и стремление к совершенствованию («каждая инфузория стремится стать человеком»).

По теории Ламарка каждое простейшее (например, каждая инфузория) стремится стать человеком.

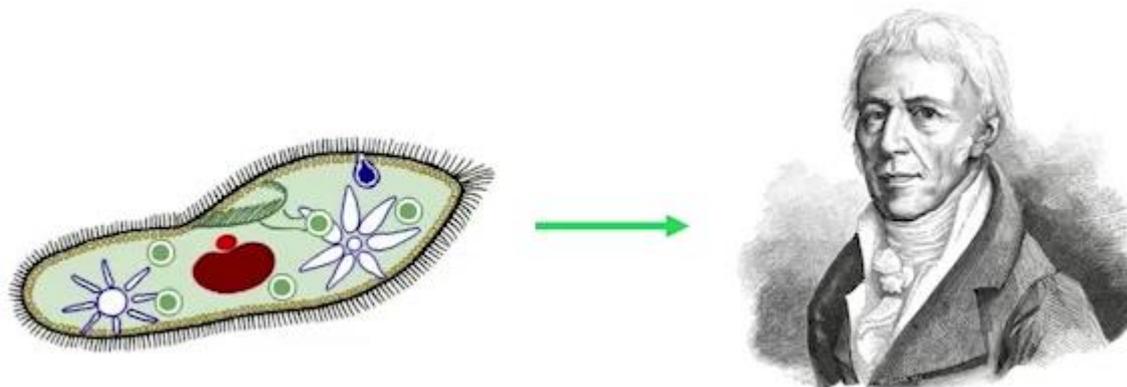


Рис. 1.16. Иллюстрация ко второму положению теории Ламарка о градации и стремлении

3) Самозарождение жизни.

4) Видов не существует (категории, созданные для нашего удобства) (рис. 1.17).

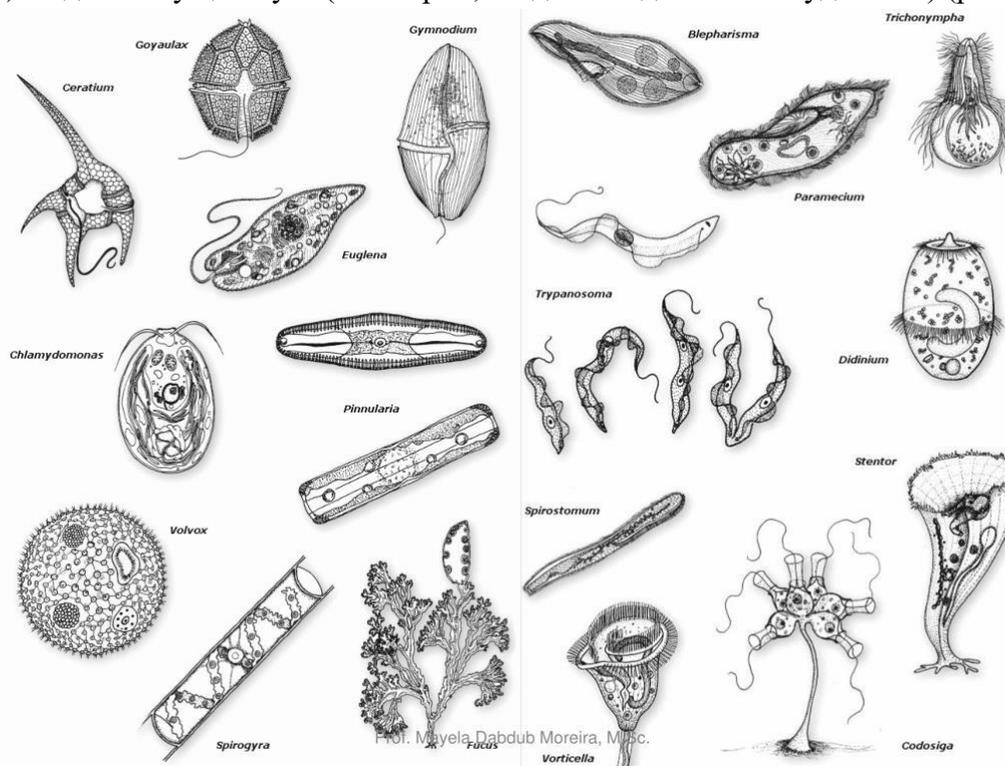


Рис. 1.17. Иллюстрация к третьему и четвертому положениям теории Ламарка о самозарождении жизни и существовании видов

Ламарк – автор первой теории эволюции: виды происходят от общих предков, изменяются под воздействием внешних факторов, появляются новые (рис. 1.18).



Рис. 1.18. Теория эволюции

### Влияние на Дарвина

Томас Мальтус (1731 – 1802) – экономист, который выпустил в 1798 году очерк о законе народонаселения. Идея: народонаселение растёт в геометрической прогрессии, а средства существования – в арифметической. Он подчеркивал: любая популяция, если дать ей возможность, растет в геометрической прогрессии. Но рост популяции сдерживают хищники, болезни, количество доступной пищи.

Томас Мальтус утверждал, что человечество рано или поздно столкнется с мальтузианской ловушкой (рис. 1.19): рано или поздно кривые популяции и продуктов пересекутся и разойдутся. И затем ресурсов на такое количество популяции будет не хватать.

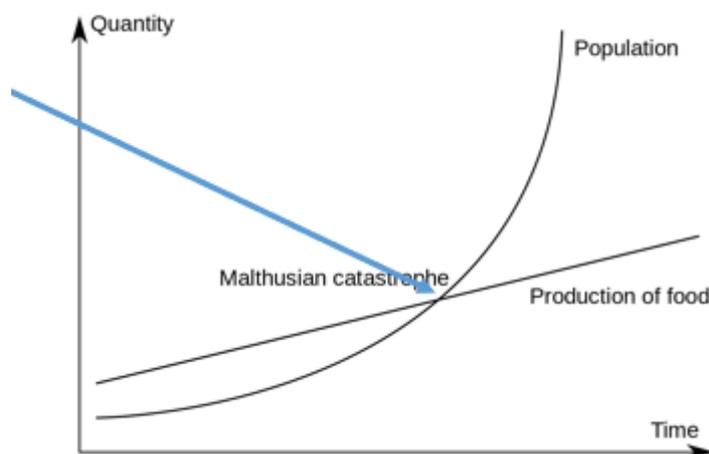


Рис. 1.19. Мальтузианская ловушка

В настоящее время есть шанс выйти из мальтузианской ловушки, так как график не является абсолютно актуальным в связи с развитием сельского хозяйства, появлением высокопродуктивных сортов растений.

Кроме того, Чарльз Дарвин был знаком с Ч. Лайелем (1797 – 1875 гг.), который вместо теории катастроф предложил принцип актуализма: вместо катастроф – «актуальные» факторы (вулканизм, оледенения, выветривания, смена климата и др.).

Идея Ч. Лайеля: современный облик Земли складывался постепенно под влиянием тех же естественных сил, что действуют и в настоящее время.

Дарвин был знаком с эволюционными идеями Эразма Дарвина, Ламарка и других ранних эволюционистов, но они не казались ему убедительными.

Предпосылки дарвинизма:

- 3) Географические открытия (рис 1.20);
- 4) Развитие капитализма, селекции и сельского хозяйства;
- 5) Развитие микроскопии;
- 6) Развитие палеонтологии, эмбриологии и т.д.



Рис. 1.20. Карта с результатами экспедиций Васко да Гамы

### Эволюционизм

До Дарвина многие великие умы пытались объяснить приспособленность живых организмов и гармоничность природы, но чаще всего для объяснения привлекались сверхъестественные силы. Недостаточно высказать красивую догадку, необходимо её логически обосновать, подкрепить фактами, и она должна оказаться верной. Дарвину, задолго до многих важных открытий, удавалось выдвигать гипотезы, которые впоследствии подтверждались.

*Чарльз Роберт Дарвин* (12 февраля 1809 – 19 апреля 1882) магистр искусств и доктор права, основоположник эволюционного учения, член Лондонского королевского общества, член Петербургской, Берлинской и Парижской академии наук, почётный доктор Боннского, Бреславльского, Лейденского и Кембриджского университетов, кавалер прусского ордена Pour le mérite, председатель кембриджского Клуба обжор.

### Детство

Чарльз Дарвин родом из состоятельной семьи. В то время заниматься наукой было сложно без достаточного капитала. Его родители – Сьюзан и финансист и врач Роберт Дарвин. Когда Дарвину было 8 лет, он потерял мать. С детства мальчик питал интерес к живой природе, собирал коллекции бабочек, жуков, минералов, раковин.

### Учеба в университете

В Эдинбургском университете Ч. Дарвин изучал медицину, геологию, хирургию и т.д. , но без энтузиазма. Затем перевелся в Кембриджский университет, закончил в 1831 году и изучал теологию, чтоб стать пастором.

Там завязывается дружба с многими значимыми натуралистами (например, ботаником Генслоу). В этот момент он начал заниматься таксидермией с Джоном Эдмонстоуном – освобождённым чёрным рабом. Таксидермия помогла Ч. Дарвину понять устройство животных.

#### Клуб обжор

В Кембридже состоял в студенческом «Клубе обжор». Задача членов клуба: отведать всех «птиц и зверей, доселе неведомых человеческому вкусу».

#### Кругосветное путешествие на «Бигле»

Капитану Фицрою был необходим натуралист и джентльмен-компаньон. Дарвина взяли на должность натуралиста. В его обязанности входило исследовать флору, фауну, окаменелости по пути (рис. 1.21).

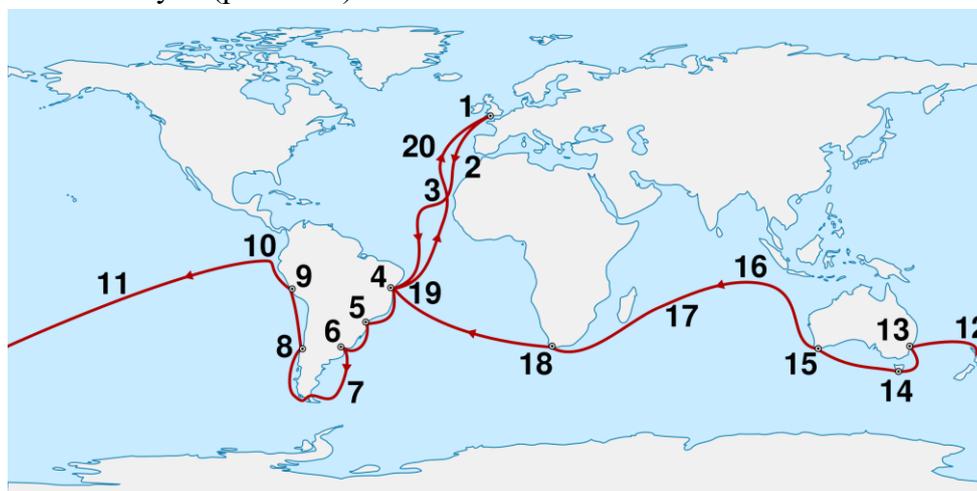


Рис. 1.21. Маршрут кругосветного путешествия на «Бигле»

Начало экспедиции было назначено на 1831 год. Она длилась 5 лет.

Команда занималась съемкой местности и картированием. В этот момент Ч. Дарвин исследовал множество ископаемых. Кроме того, он заметил, что на разных островах различались животные и провел сравнение животных, например, на Галапагосских островах и материке. Таким образом, колоссальный фактический материал, собранный в экспедиции, лег в основу «Происхождения видов» и других важных работ.

После кругосветного путешествия Дарвин выпустил книгу «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле Бигль», ставшую бестселлером.

После этого Дарвин занимается изучением усконогих и записывает в дневник свои идеи и наблюдения. В 1842 году он написал первый очерк о происхождении видов, а в 1856 году начал подготовку к публикации работы «Происхождение видов», которая заняла у него почти 20 лет.

К похожим идеям эволюции приходили и другие коллеги Дарвина.

*Альфред Рассел Уоллес* (1823-1913) – английский натуралист, занимался сбором коллекций за деньги. В отличие от Ч. Дарвина, Альфред Уоллес был из бедной семьи. Он внес огромный вклад в биологию.

*Линия Уоллеса* – западная граница биогеографической переходной зоны между азиатской и австралийской фауной. Названа в честь Уоллеса, работавшего в Индонезии между 1854 и 1862 годами.

Уоллес вел переписку с Дарвином и в 1858 году послал ему рукопись статьи «О тенденции разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа».

Дарвин был готов отказаться от публикации своего труда, но Лайель (геолог) и Гукер (ботаник) отговорили и настояли, что обе работы должны быть опубликованы одновременно.

Альфред Уоллес собрал множество ценных образцов и выпустил несколько книг: «Островная жизнь», «Географическое распространение животных» и «Малазийский архипелаг», который посвятил Дарвину.

Экспедиции Уоллеса сопровождались большими лишениями и сложностями. Он никогда не жил в достатке, особенно в последние годы. В конце 1860-х увлёкся модным тогда спиритизмом. Позже он судился с плоскоземельцами (но проиграл деньги), чем заслужил гнев натуралистов-джентльменов ((например, Гукера).

Дарвин несколько раз ратовал за выделение пенсии Уоллесу за его значимый вклад в науку. Не с первого раза, но государство выделило её в размере 200 фунтов.

В целом Уоллес разделял идеи Дарвина, но спорил с ним в вопросе о происхождении человека, и считал, что у человека – особое место. При этом Уоллес был ярким сторонником эволюционизма.

Широкое распространение идей Дарвина началось после публикации в 1859 году: «Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» – это была первая структурированная, подкреплённая научной базой, теория эволюции.

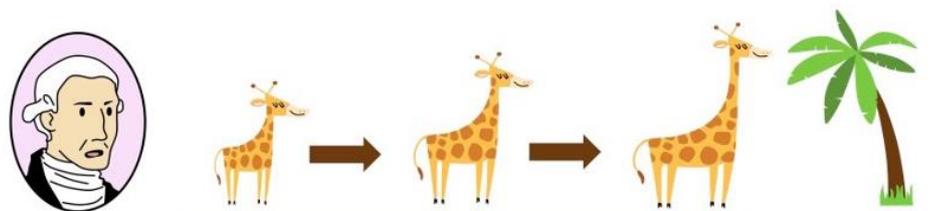
Большая часть натуралистов приняла идеи. Труд переводится на множество языков, входит в учебную программу. На русский язык перевод делал Климент Аркадьевич Тимирязев.

### Искусственный отбор

Особое внимание Дарвин уделял искусственному отбору – это отбор человеком животных и растений с нужными качествами, выведение новых сортов и пород. Поэтому книга начиналась с главы 1: «Изменение под влиянием одомашнивания».

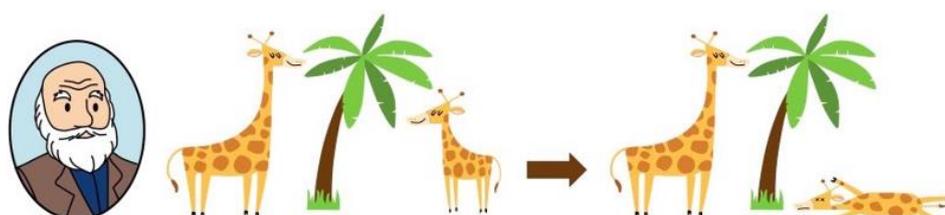
Отличие идей Дарвина от идей Ламарка заключалось в следующем (рис. 1.22):

- В идеях Ламарка присутствовало стремление к совершенству; наследование приобретенных признаков; самозарождение жизни.
- В идеях Дарвина был механизм – естественный отбор – выживает наиболее приспособленный; общее происхождение и дерево жизни; постепенный и дивергентный ход эволюции.



Jean Baptiste Lamarck – Evolution by *Transformation* (1809)

Long-necked giraffes evolved as generations of giraffes stretched their necks to reach higher leaves



Charles Darwin – Evolution by *Descent with Modification* (1859)

Рис. 1.22. Отличие идей Дарвина от идей Ламарка

### Механизм естественного отбора

Механизм естественного отбора (рис. 1.23):

- 1) Виды размножаются в геометрической прогрессии, но ресурсы ограничены.
- 2) Борьба за существование. Выживают только самые приспособленные.

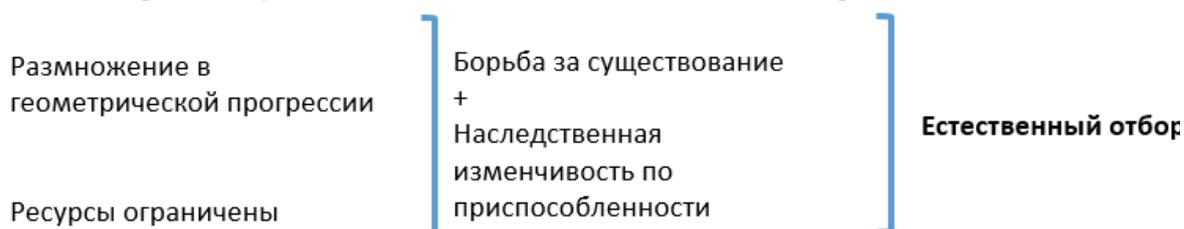


Рис. 1.23. Механизм естественного отбора

Движущими силами эволюции являются:

- наследственность – потомки похожи на предков.
- изменчивость – потомки похожи на предков, но при этом от них отличаются (рис. 1.24).
- естественный отбор – выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные.

### Реакция общественности на «Происхождение видов»

После публикации «Происхождения видов» научное сообщество было в восторге, а широкая общественность, наоборот, было в недоумении, так как Дарвин отвергал главную движущую силу прошлого – религию. Дарвин считал, что Творец для регуляции жизни не нужен. На этом фоне завязывались большие споры, в которых участвовали и его друзья (например, Томас Гексли).

Томас Гексли (1825 – 1895 гг.) – «Бульдог Дарвина» – зоолог, эволюционист, просветитель, изучал сравнительную анатомию.

В те времена выходило множество карикатур на Дарвина (рис. 1.25).



Рис. 1.24. Иллюстрация изменчивости



Рис. 1.25. Карикатуры на идеи Чарльза Дарвина

### Обезьяний процесс, XX век

Противоборство религии и науки актуально до сих пор.

В 20 веке произошел «Обезьяний процесс», где Штат Теннесси выступил против Джона Томаса Скоупса (1925 – 1926 гг.). Учитель нарушил акт Батлера, запрещающий преподавать в образовательном учреждении штата «любую теорию, которая отвергает

историю Божественного Сотворения человека, которой нас учит Библия». Нарушителю был выписан штраф, но спустя год оправдали.

Процесс показал, что в обществе существует огромный раскол между фундаменталистами-консерваторами и людьми, считающими, что наука и религия не противоречат друг другу.

В 2006 году в Санкт-Петербурге состоялся свой «обезьяний процесс» (суд проигран).

### Другая научная деятельность Дарвина

Чарльз Дарвин выпустил и множество других полезных трудов:

- Дарвин и Экман выпустили книгу «О выражении эмоций у человека и животных» – одна из первых книг с фотографиями.

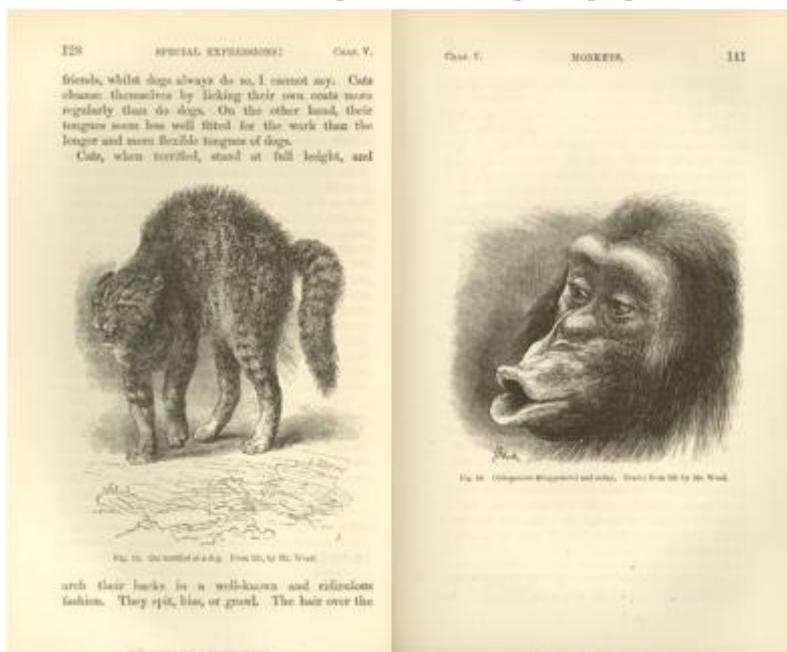


Рис. 1.26. Иллюстрации в книге «О выражении эмоций у человека и животных»

- Монография по усоногим ракам.
- Изменение домашних животных и культурных растений (2 тома, 1868 год). Русское издание готовил Владимир Онуфриевич Ковалевский (палеонтолог, геолог).
- «Происхождение человека и половой отбор». В 1871 году вышла книга, где Дарвин выдвинул идею об общем происхождении человека и других приматов.  
Половой отбор – частный случай естественного отбора. В основе – конкуренция за партнёра между особями одного пола. Отсюда следует, что спариваются и оставляют потомство самые привлекательные особи.  
По этой идее чаще всего выбирает женский пол.

### Кризис дарвинизма

В науке того времени была масса ограничений, поэтому существовали вопросы, на которые Дарвин ответить не мог:

- Неясен механизм наследственности.  
Генри Дженкин предложил гипотетическую ситуацию: что если на остров, где живут аборигены, приедет европеец. Его дети будут метисами. Со временем полезные признаки размоются в популяции. Так появилась идея кошмара Дженкина: полезные признаки «размываются»?
- Если эволюция плавная, почему в палеонтологической летописи видны скачкообразные изменения?

*Генри Дженкин* (1833 – 1885 гг.) – инженер, экономист, изобретатель канатной дороги и подводных телеграфных кабелей.

#### Вклад Дарвина, главные положения

Чарльз Дарвин внес большой вклад не только в науку, но и в культуру (изображения марок и монет; в Москве находится Дарвиновский музей, бюст Дарвина есть в музее земледования МГУ).

Чарльз Дарвин умер в возрасте 73 лет.

Главные положения теории Дарвина:

- 1) Движущие силы эволюции: изменчивость, наследственность, естественный отбор.
- 2) Естественный отбор приводит к повышению адаптивности.
- 3) Популяционное мышление.
- 4) Видообразование медленное, происходит за счет дивергенции.

Большая часть идей актуальны и в 21 веке, но за последние полтора века теория эволюции продолжала развиваться.

## Лекция 2. Синтетическая теория эволюции и современные взгляды

### 2.1. Становление генетики

Генетика начала закладываться еще во времена Чарльза Дарвина. Первые генетические исследования проводил Г. Мендель.

*Грегор Иоганн Мендель* (1822 – 1884 гг.) – монах, который проводил эксперименты на территории монастырского сада, выращивал различные растения (в том числе горох) и следил, как изменяются признаки в разных поколениях.

В 20 веке происходит переоткрытие законов Менделя независимыми учеными. Таким образом появляется и развивается генетика. В это же время начинает формулироваться синтетическая теория эволюции (СТЭ).

#### Основные положения теории наследственности Менделя

Каждый диплоидный организм содержит пару аллелей гена, отвечающих за признак (рис. 2.1).

*Аллели* – варианты гена, определяющие разное развитие признака.

*Гомозиготный организм* – если аллели одинаковые.

*Гетерозиготный организм* – если аллели разные.

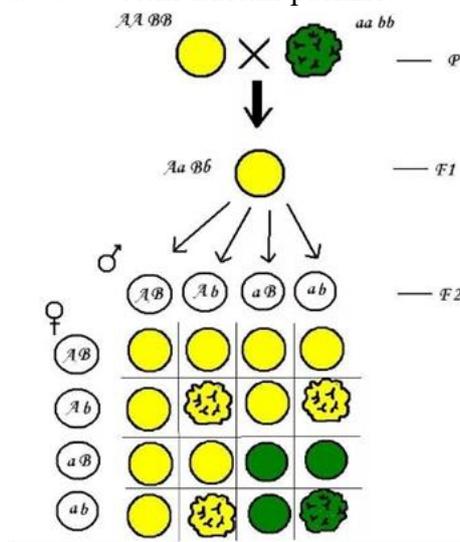


Рис. 2.1. Признаки наследственности

#### Основатели синтетической теории эволюции

Основателями синтетической теории эволюции считаются Феодосий Добржанский (1900 – 1975), Сьюалл Райт (1889 – 1988), Джон Холдейн (1892 – 1964), Рональд Фишер (1890 – 1962), Сергей Четвериков (1880 – 1959).

Феодосий Добржанский (1900 – 1975) – генетик, выучившийся в Ленинграде, который позже работал в лаборатории Моргана. Сьюалл Райт, Джон Холдейн, Рональд Фишер к биологической основе поставили математический аппарат.

Феодосий Добржанский: «Ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции».

#### Становление генетики

*Август Вейсман* (1834 – 1914 гг.) – немецкий зоолог, эволюционист, основоположник неодарвинизма (дарвинизм+генетика).

Идеи: приобретенные признаки не наследуются; предположил, что наследственный материал содержится в гаметах, а именно – в хромосомах (позднее подтвердилось). А. Вейсман решил провести эксперимент: взял популяцию мышей (рис. 2.2) и отрубил им хвосты. На протяжении 19 поколений он наблюдал за тем, какими рождаются потомки. Но их потомки рождались с обычными хвостами. Это было экспериментальное опровержение наследования приобретенных признаков.

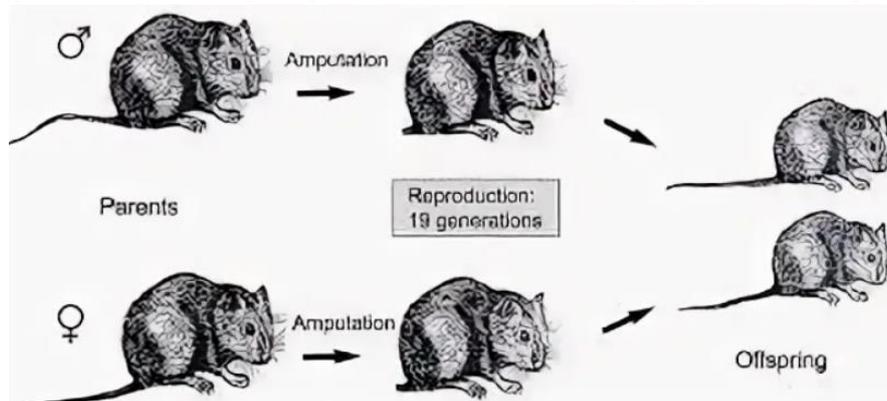


Рис. 2.2. Эксперимент А. Вейсмана

*Хуго де Фриз* (1848 – 1935 гг.) – голландский ботаник, один из основателей мутационной теории и генетики.

Идея: за изменчивость признаков могут отвечать мутации (внезапное и резкое изменение).

Хуго де Фриз вне зависимости от Менделя подтвердил те же закономерности.

#### Сальтационизм против теории эволюции Дарвина

Главным предмет изучения: быстрые изменения или постепенная эволюция.

Хуго де Фриз изучал горох, ослинник и другие растения. Изначально он не был знаком с работами Менделя. Однако впоследствии он оценил их по достоинству.

Томас Хант Морган (1866 – 1945 гг.) – лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине 1933 «За открытия, связанные с ролью хромосом в наследственности».

Идея:

- наследственность содержится в генах, ген – носитель определенных свойств (рис. 2.3);
- при копировании генов могут происходить «ошибки» (рис. 2.4, пример мутации: мушки с разными крыльями).

Мутации:

- 1) Полезные (поддерживаются отбором; могут оказаться полезными при изменении условий)
- 2) Нейтральные

### 3) Вредные (отсеиваются)

Накопление полезных мутаций – естественный отбор.

СТЭ развивалась из генетического дарвинизма.

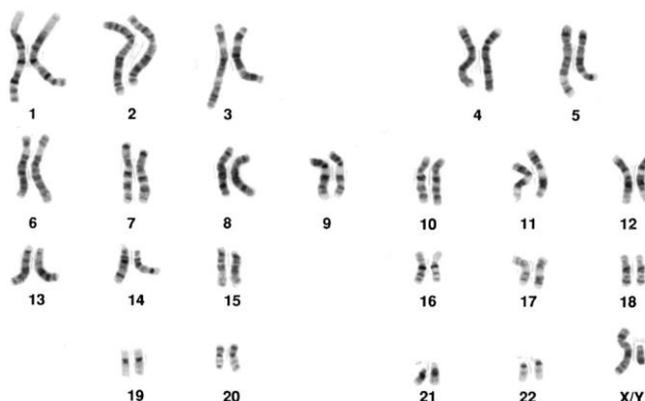


Рис. 2.3. Набор хромосом человека



Рис. 2.4. Мутации

*Сергей Сергеевич Четвериков* (1880 – 1959 гг.) – один из основателей генетики. Его важнейший труд носит название: «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926).

Четвериков выдвинул интересную идею: мутации возникают постоянно, большинство находятся в рецессивном состоянии → они накапливаются в популяции.

В 1921 году Четвериков организовал неформальный семинар генетиков «Дрозсоор» («Совместное ориентирование о дрозофиле»), где изучалась генетика популяций. Важность семинаров заключалась в том, что молодые генетики проводили эксперименты с мушками, описанные в учебнике, и обсуждали эволюционные проблемы. Четвериков в 1929 году арестован, отправлен в ссылку. С этих времен начинаются гонения на генетику.

*Николай Иванович Вавилов* (1887 – 1943 гг.) – один из основателей генетики, изучал сельскохозяйственные растения.

Главные идеи:

- гомологические ряды в наследственной изменчивости (например, у близкородственных сортов пшеницы близкие наборы признаков);
- учение о центрах происхождения культурных растений.

### Репрессии генетики в СССР

*Трофим Денисович Лысенко* (1898 – 1976 гг.) – агроном, начал карьеру в 1934 году, к 1939 стал академиком АН СССР. Он отрицал генетику как науку.

Главные идеи:

- 1) Наследственность не в генах, а в самих организмах;
- 2) Взаимодействие окружающей среды вызывает адекватный ответ со стороны организма;
- 3) Внутривидовой конкуренции нет, есть только межвидовая.

С 1935 года начались разговоры о вредителях в науке. Запрещается генетика, начинаются открытые гонения генетиков и эволюционистов. Лысенковщина имела силу вплоть до 1965 года (до тех пор, пока Лысенко не отстранили). Исследования в области генетики приравнивались к государственной измене.

В стране появлялись различные карикатуры и карикатурные журналы. Происходил опасный союз идеологии и науки. Лысенковщина имела колоссальные негативные последствия для развития биологии в СССР.

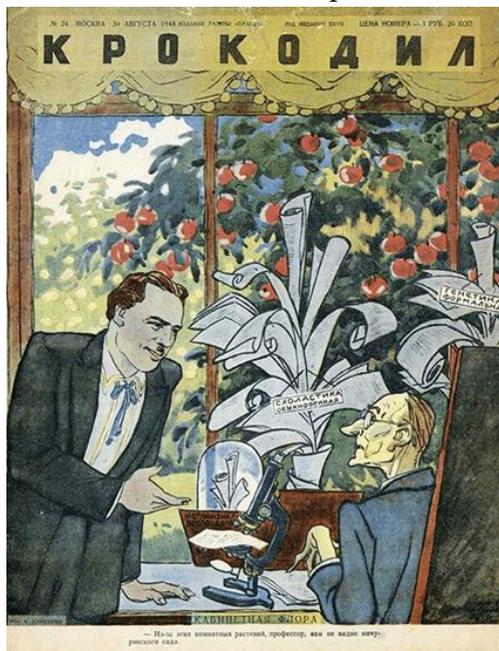


Рис. 2.5. "Кабинетная флора", слева Исаак Израилевич Презент: «Из-за этих комнатных растений, профессор, вам не видно мичуринского сада!» Презент в 1948-1951 годах был заведующим кафедрой дарвинизма.

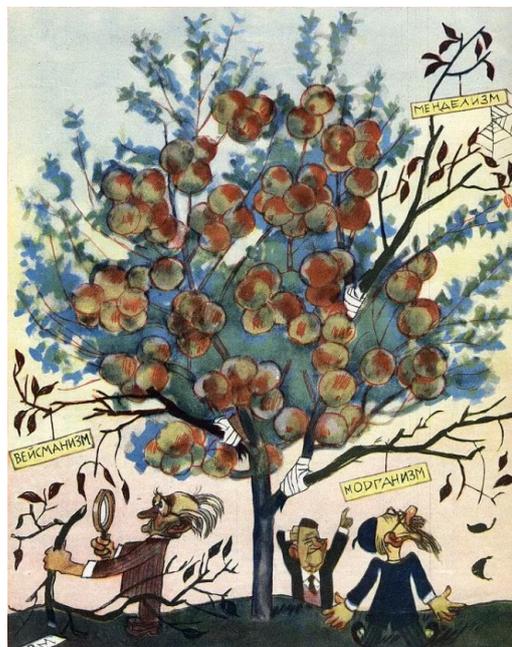


Рис. 2.6. "Кабинетная флора", слева Исаак Израилевич Презент: «Из-за этих комнатных растений, профессор, вам не видно мичуринского сада!» Презент в 1948-1951 годах был заведующим кафедрой дарвинизма.

Многие ученые за свои научные идеи заплатили карьерой, здоровьем, а некоторые и жизнью.

Николай Константинович Беляев (1899 – 1937 гг.) – советский генетик, ученик Н.К. Кольцова. Подготовил докторскую диссертацию «Проблемы генетики и селекции тутового шелкопряда» (Тифлис, 1936). Защита не состоялась из-за ареста. Н. Беляев был расстрелян 10 ноября 1937 года. Позже, в 1956 году, он был реабилитирован.

В 1940 Николая Ивановича Вавилова арестовали по сфабрикованному делу. Сначала был приговорен к расстрелу, но приговор «смягчили» о заключения в тюрьме, где в 1943 он умер. Реабилитирован в 1955 году.

Многие биологи, которые не отрекались от своих идей были отправлены в ссылки, тюрьмы.

## Историческое формирование СТЭ

*Рональд Фишер* (1890 – 1962 гг.) – статистик, генетик, основатель популяционной генетики.

Главный труд Р. Фишера: «Генетическая теория естественного отбора» (1930).

Главные идеи:

- 1) Комбинативная изменчивость - материал эволюции.
- 2) Смена доминирования.
- 3) Механизм сохранения вредных мутаций.

Р. Фишер объяснил существование двух морф в популяциях за счет повышенной приспособленности гетерозигот. В одних условиях признаки могут быть доминантными, а в других – нет. Р. Фишер объяснил повышенную приспособленность гетерозигот.

*Пример:* мутантный рецессивный аллель гена, вызывающий серповидноклеточную анемию:

- гомозиготы с нормальным аллелем – могут погибнуть от малярии;
- гомозиготы с мутантным аллелем – могут погибнуть от анемии;
- гетерозиготы с мутантным аллелем – не болеют анемией и устойчивы к малярии.

*Сьюэл Райт* (1889 – 1988 гг.) – генетик, основатель популяционной генетики.

Райт высказал идеи:

- концепция адаптивного ландшафта (1932);
- случайные процессы больше влияют на малые популяции, которые могут быстрее попасть на новые адаптивные пики.

*Джон Холдейн* (1892 – 1964 гг.) – генетик. Он встретился с Четвериковым на V Международном генетическом конгрессе в Берлине в 1927. В его лаборатории был сделан перевод работы Четверикова (в 1936).

Идея Райта: многомерный адаптивный ландшафт (рис. 2.7), где по осям – фенотипические признаки. Состоит из: пиков (наиболее приспособленные варианты); седловин (хуже приспособленные варианты) и впадин («бесперспективные мутанты»). Гипотеза смещающегося равновесия: в малых популяциях из-за инбридинга может «раскрыться» резерв изменчивости за счет гетерозигот.

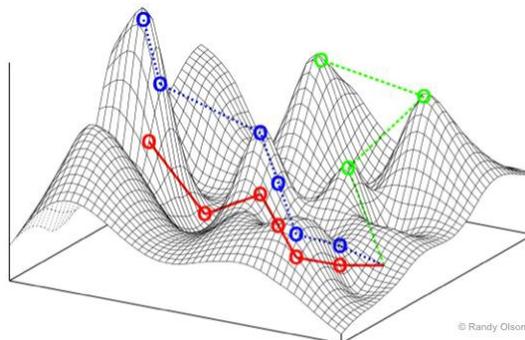


Рис. 2.7. Адаптивный ландшафт

СТЭ сформировалась к 1937 году. Важную роль в этом сыграл Феодосий Добржанский.

*Феодосий Добржанский* (1900 – 1975 гг.) – генетик, один из основателей СТЭ.

Главный труд Добржанского: «Генетика и происхождение видов» (1937).

Одни из главных идей:

- тезис об изолирующих механизмах эволюции;
- привлек внимание к вопросам генетического дрейфа;
- привлек внимание к закону Харди-Вайнберга.

#### Закон Харди-Вайнберга

Закон Харди-Вайнберга был открыт независимо двумя учеными: Годфри Харди (1877 – 1947 гг.) и Вильгельмом Вайнбергом (1862 – 1937 гг.). Тезис: если популяция – идеальная, тогда будет работать закон единообразия гибридов первого поколения, в идеальной популяции поддерживается постоянная скорость появления новых аллелей.

Аллель	Частота
A	p
a	q

---

$p+q=1$

**Закон единообразия гибридов первого поколения**

P: AA x aa  
F1: Aa  
F2: 1 AA  
      2 Aa  
      3 aa

Генотип	Частота
AA	$p^2$
Aa	$q^2$
Aa	$2pq$

Рис. 2.8. Закон Харди-Вайнберга

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

где  $p^2$  – доля гомозигот по одному из аллелей;  $p$  – частота этого аллеля;  $q^2$  – доля гомозигот по альтернативному аллелю;  $q$  – частота соответствующего аллеля;  $2pq$  – доля гетерозигот.

Идеальная популяция

- бесконечно большая популяция;
- со свободным скрещиванием;
- нет мутаций и миграций;
- все генотипы обладают одинаковой приспособленностью.

#### Системы скрещивания

Свободное скрещивание в реальных популяциях невозможно. В реальных популяциях существуют разные системы скрещивания:

- панмиксия – вероятность скрещивания двух генотипов равна произведению их частот. Такой тип скрещивания характерен для сидячих морских беспозвоночных, которые выбрасывают в воду половые клетки.
- гомогамия – скрещивание подобных. Такой тип скрещивания наблюдается у насекомых по кормовому растению. У высших животных положительное ассортативное скрещивание часто поддерживается за счет импринтинга.
- гетерогамия – скрещивание наиболее «непохожих». Главный комплекс гистосовместимости у млекопитающих играет важную роль при формировании иммунитета и помогает избежать инбридинга.

На реальные популяции помимо свободного скрещивания сильно влияют мутации, миграции и генетический дрейф.

*Генетический дрейф* – ненаправленное случайное изменение частот аллелей в общем генофонде популяции.

Пример: в одной популяции есть особи с разным набором признаков (рис. 2.9) (красные и синие). Из-за генетического дрейфа может изменяться соотношение признаков популяции. Особенно сильно он влияет на малые популяции.

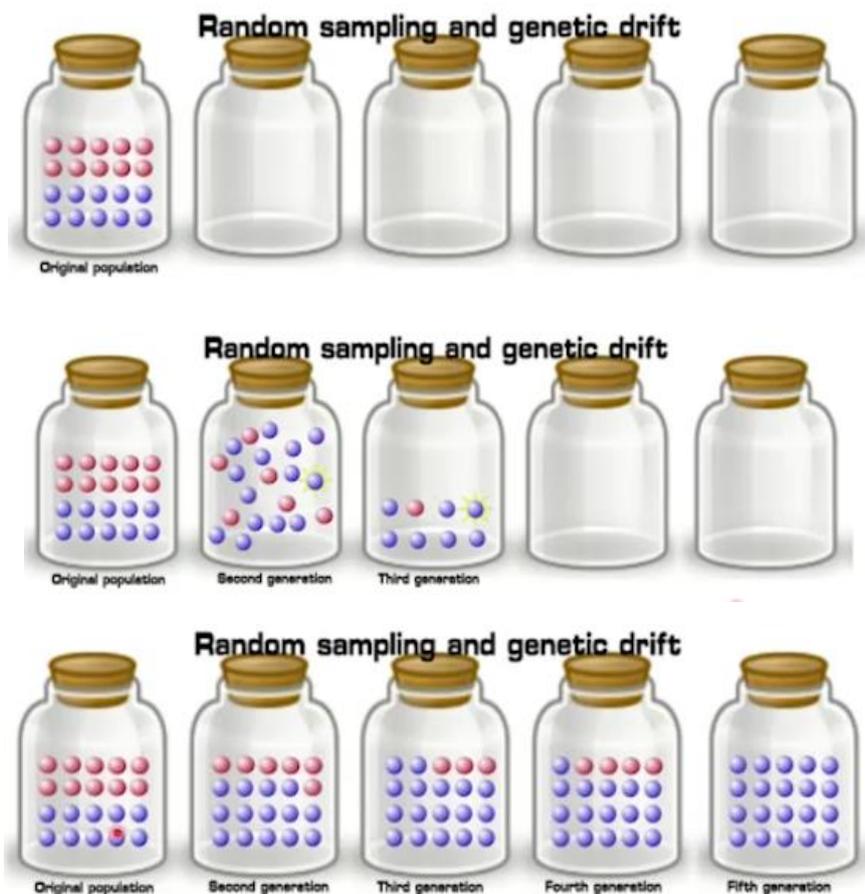


Рис. 2.9. Генетический дрейф

Кроме того в реальных популяциях может наблюдаться эффект основателя и эффект бутылочного горлышка.

*Эффект основателя* – когда популяция происходит от небольшой группы особей (низкое генетическое разнообразие) (рис. 2.10). Такой эффект основателя можно наблюдать и в человеческой популяции. Например, существует такое консервативное религиозное сообщество Амиши. Из-за близкого родства в этой общине могут наблюдаться различные генетические болезни.



Рис. 2.10. Эффект основателя на примере популяции мышей, оказавшихся по разные стороны от реки

*Эффект бутылочного горлышка* – снижение генетического разнообразия внутри популяции из-за катастрофического снижения численности (рис. 2.11)

На реальные популяции также влияют и колебания численности (рис. 2.12).

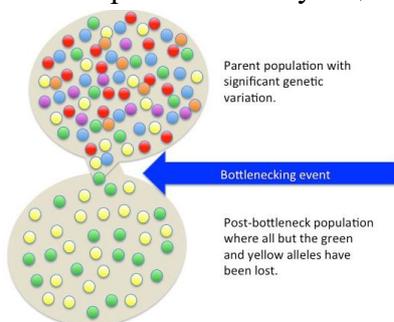


Рис. 2.11. Эффект бутылочного горлышка

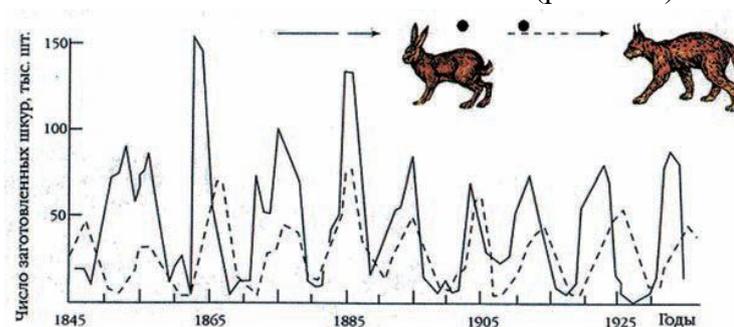


Рис. 2.12. Колебания численности

## 2.2. Синтетическая теория эволюции

### Историческое формирование СТЭ

*Джордж Симпсон* (1902 – 1984 гг.) – палеонтолог. Впервые использовал термин «Синтетическая теория эволюции» (1949). Его идеи: темпы эволюции могут ускоряться при определенных условиях; адаптивные зоны, для выхода из которой вид должен выйти из зоны притяжения адаптивного пика.

Положения синтетической теории эволюции:

1. Эволюция – процесс закономерного изменения генных частот в популяциях;
2. Мутации – материал для эволюции, новые приспособления появляются за счет накопления малых мутаций;
3. Естественный отбор – основной движущий фактор эволюции;
4. Популяция – единица эволюции;
5. Дивергентный, постепенный и длительный характер эволюции;
6. Ненаправленность и не финалистичность эволюции.

Революция произошла, когда в 1953 году открыли структуру ДНК. В 1968 году выпускается важная публикация Мотоо Кимуры «Evolutionary rate at the molecular level // Nature». Мотоо Кимура предложил нейтральную теорию мутаций (нейтральную теорию молекулярной эволюции):

1. Большинство мутаций – нейтральные.
2. Большинство эволюционных замен обусловлено генетическим дрейфом.
3. Существование отбора – отрицательного и положительного – не отвергается.

Положительный благоприятствует закреплению редких полезных мутаций, а отрицательный – удаляет вредные.

За последние десятилетия появилось много открытий в палеонтологии. Новые подробности палеонтологической летописи – открытие «переходных» звеньев – повлияли на формирование эволюционной биологии. Например, хорошо известна эволюция китообразных (рис. 2.13).



Рис. 2.13. Эволюция китообразных

Эволюция может оказаться сложнее и не поддаваться прогнозам. Например, вендобионты, которыми занимается отдельный раздел палеонтологии (палеонтология докембрия), – первые многоклеточные крупные животные. Они не похожи на других животных и не имеют отверстий на теле и конечностей, у некоторых из них наблюдается симметрия скользящего отражения, нет скелетов и зубов. Т.е. вендский (эдиакарский) период (645-541 млн. лет назад) – это мир без хищников. На рисунках 2.14 – 2.15 показан внешний вид вендобионтов. По набору наблюдаемых признаков

сложно разобрать, кто чьим предком является. Но благодаря появлению новой науки – палеопротеомики можно находить отдельные маркеры.



Рис. 2.14. Отпечатки  
вендобионтов



Рис. 2.15. Отпечатки вендобионтов



Рис. 2.16. Отпечатки вендобионтов



Рис. 2.17. Отпечатки вендобионтов

Термин «синтетическая эволюция» был предложен палеонтологом не просто так. Генетики изучают эволюцию на более тонком уровне, а палеонтологи работают над более масштабными вопросами (в масштабе геологического времени).

Минусы в палеонтологии:

- неполнота геологической летописи;
- не всегда сохраняются мягкие части тела;
- невозможность молекулярных исследований;
- наличие полового\возрастного диморфизма.

### 2.3. Возникновение новых отраслей биологии

В настоящее время появились новые отрасли науки:

- 1) Молекулярная эволюция изучает изменение последовательностей ДНК, РНК и белков:
  - Выявление закономерностей эволюции генетических молекул.
  - Реконструкция эволюционной истории генов и организмов.
- 2) Нейтральная эволюция / Естественный отбор:

- происхождение новых генов, сложных признаков, изменение генотипа и фенотипа.

3) Эволюционная биология

4) Молекулярная биология

5) Популяционная генетика

### Эволюционная биология развития (Evo-Devo)

Эволюция – это не просто изменения генных частот, но и изменения в онтогенезе.

«Морфологическая эволюция есть бесконечная последовательность изменяющихся программ индивидуального развития» (S. Gilbert, 2001)

Важный биологический вопрос: нет взаимно однозначного соответствия между генотипом и фенотипом. Если возникновение фенотипа зависит сочетания внутренних и внешних воздействий, появление нового морфологического признака может начинаться с возникновения нового фенотипа, за которым следует изменение генотипа.

### Эпигенетика

Основатель эпигенетики – Конрад Уоддингтон. Проблемы СТЭ по Уоддингтону:

1. При рассмотрении изменчивости только на уровне генов мы теряем из рассмотрения негенетическую изменчивость, которая может носить адаптивный характер, т.е. оказывать влияние на приспособленность.

2. Накопление небольших мутаций не могло привести к различиям на уровне таксонов.

### Генотип и фенотип

Гены отвечают за формирование признаков. Генотип – совокупность всех генов особи. На фенотип влияют генотип, внешняя среда и случайные изменения (рис. 2.18).

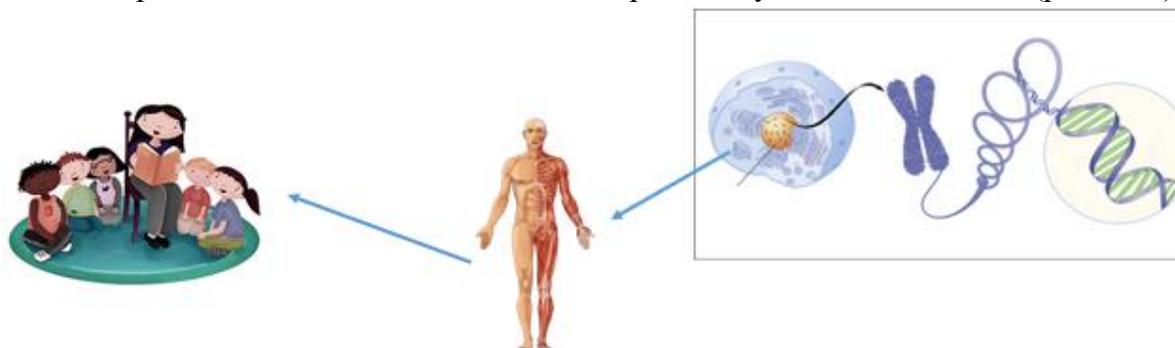


Рис. 2.18. Влияние различных факторов на фенотип

### Связь генов и признаков

Связь генов и признаков неоднозначна. Существует такое явление, как *плейотропия*, когда один ген может влиять на разные признаки (рис. 2.19).

Полигиния – за один признак могут отвечать разные гены.

Большинство признаков – полигенные, т.е. сформировались под влиянием разных генов.



Рис. 2.19. Схема плейотропии и полигении

## 2.4. Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ)

Идеи эпигенетической теории эволюции:

1. Первичность фенотипических изменений и их обратное влияние на генотип;
2. От предков к потомкам передаётся общая организация эпигенетической системы, которая и формирует организм в ходе его индивидуального развития, отбор ведёт к стабилизации ряда последовательных онтогенезов, устраняя отклонения от нормы и формируя устойчивую траекторию развития.

### Теория филоценогенеза (эволюции экосистем)

Владимир Васильевич Жерихин (1945 – 2001 гг.) – эволюционист, энтомолог. Идея Жерихина заключается в том, что эволюция происходит за счет коадаптаций в биоценозах; дестабилизации – неотъемлемая часть эволюции.

### Расширенный фенотип

Идея расширенного фенотипа («Длинная рука гена») принадлежит английскому биологу Ричарда Докинза: «влияние генов может выходить за рамки организмов».

Эволюция – сложный процесс, где все взаимосвязано.

*Коэволюция* – совместная эволюция видов, «взаимодействующих» в экосистеме. Изменения одних организмов влекут за собой изменение у других.

### Eco-Evo-Devo

На эволюцию организмов влияет не только эволюция онтогенеза, но и взаимодействия с окружающей средой, симбионтами и т.п. За счет сложной сети взаимодействий меняются не только сами организмы, но и экологические ниши (рис. 2.21).

Пример: благодаря появлению цветковых растений появились новые экологические ниши (степи, саванны, листопадные леса). В этих новых природных зонах развиваются новые виды животных и растений.

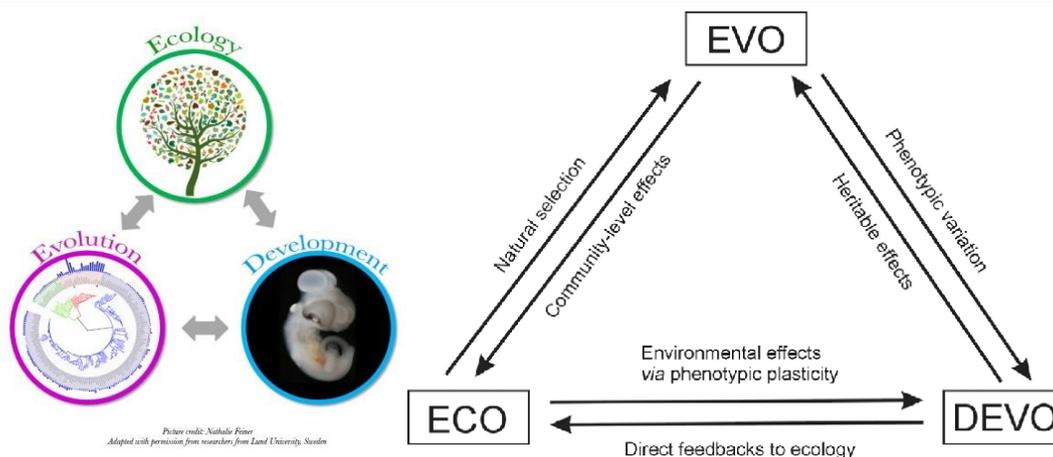


Рис. 2.21. Концепция Eco-evo-devo

О том, нужен ли новый синтез ученые задумываются давно. Интересные идеи о новом синтезе высказывает Евгений Кунин (родился в 1956, вирусолог). В своей книге «Логика случая» он высказывает идеи:

- универсальные закономерности: сравнительно простые молекулярные модели могут объяснить важные аспекты биологической эволюции.
- огромное влияние вирусов и МГЭ (особенно на начальных этапах эволюции жизни);
- эволюция: случай + упорядоченные процессы.

#### Эволюционная биология

Что изменилось со времен Дарвина:

- 1) «Классические основы» остались, но теория эволюции значительно дополнилась.
- 2) Развитие технологий: микроскопия, выделение ДНК и расшифровки геномов; описание новых групп и т.д. и т.д.

*Эволюционная биология* – область биологии, изучающая эволюцию: естественный отбор, наследственность, историю и происхождение видов, видообразование и многое другое. Эволюционная биология занимается изучением жизни на разных уровнях организации – от молекулярного до экосистемного.

## Лекция 3. Движущие силы эволюции: наследственность

### 3.1. Наследственность как культурное явление

Изменчивость, наследственность и естественный отбор – это три важных процесса, отвечающих за естественный отбор.

Еще до возникновения науки люди пытались осознать такое явление, как наследственность. Тогда они стали замечать, что дети были всегда похожи на своих родителей.

В античное время римляне использовали термин «наследственность» как юридический, имея в виду имущество, которое достается наследнику. Юрист Гай (II век) (рис. 3.1) ввел такое понятие: «Если мы становимся наследниками некоего человека, то имущество сего человека переходит к нам».

Интересно, что наследственность в разных странах воспринимали по-разному. Правила наследования зависели от истории и культуры народов. Например, в средневековой Европе появились люди с большим достатком и «правила» усложнились. Тогда влиятельные семьи обрели титулы, короны, которые передавались через сложную систему. Иногда разные ветви семьи умершего монарха сражались за корону. Но, когда память о предках терялась, эти права становилось сложно определить. Благородные семейства боролись с этим, фиксируя свою генеалогию.

В Средние века венецианский Большой совет (рис. 3.2) вел Золотую книгу, куда в день 18-летия записывали сыновей знатных древних семейств.



Рис. 3.1. Памятник римскому юристу Гаю (II век)



Рис. 3.2. Зал венецианского Большого совета (художник Франческо Гварди, 1760-1770-е)

Сходство некоторых королевских персон было налицо. Один из самых знаменитых признаков – габсбургская челюсть (рис. 3.3). Все монаршие сыновья

семейства Габсбургов имели большую выдающуюся челюсть. Этот признак передавался по наследству. Причиной этого являлся тот факт, что Габсбурги вступали в близкородственные браки. Их признаки не отсеивались отбором, а, наоборот, все больше распространялись.



Рис. 3.3. Карл V Габсбург (1500 - 1558) – император Священной Римской империи, Карл II, Карл V и Филипп IV Габсбурги (слева направо)

### Попытки осмыслить наследственность

Античный мир мало мог сказать, почему родители передают разные черты. В это время существовало множество мифов, так как биология еще не была так развита, как наука. Так, например, было широко распространено мнение, что различия возникают как результат жизненного опыта.

В Древнем Риме был известен род Агенобарбов, имя означало «бронзовая борода» – черта, отличавшая представителей от темноволосого большинства римлян. Легенда: основоположник рода, Луций Домиций, встретил сыновей Зевса – близнецов Кастора и Поллукса (рис. 3.4), которые коснулись его щеки. Борода стала цвета бронзы и передавалась всем потомкам мужского рода.

У некоторых народов считалось, что дети становятся родственниками через пищу: они питаются одним материнским молоком, рисом с одних полей и т.д. Существует такое понятие как «молочные братья».

В некоторых культурах существовало такое понятие как *кровное родство* – королевские и другие богатые семьи гордились «благородной» кровью, пытались соблюдать «чистоту», что повлекло за собой запрет на многие браки. Превозносилась чистота крови, бледность кожи «истинных христиан», сквозь которые просвечивали вены («голубая кровь») (рис. 3.5). Но, превознося себя, европейцы оправдывали рабство, торговали людьми, считали, что одни народы выше других.

Габсбурги боролись за «чистоту крови». Они настолько боялись «испортить» знатную кровь, что заключали близкородственные браки (рис. 3.6) из-за чего в роду возникло множество наследственных болезней. Близкородственное скрещивание семейства привело к тому, что последний из Габсбургов не был способен зачать

ребенка, в целом был очень больной и практически не имел возможности передвигаться.



*Рис. 3.4. «Кастор и Поллукс освобождают Елену» (художник Жан-Бруно Гарсен, 1817)*



*Рис. 3.5. Бледность кожи*



*Рис. 3.6. Семейство Габсбургов*

### **Наследственность и сельское хозяйство**

Хотя механизмы наследственности были неизвестны, но разведение культурных растений и животных позволяло людям бессознательно управлять наследственностью. Например, люди неосознанно выбирали для разведения тех коров, которые дают

больше молока. Так породы растений и животных улучшались под строгим искусственным отбором.

### Открытие структуры ДНК

Понимание наследственности изменилось с открытием структуры ДНК. Первооткрывателями двойной спирали являются Джеймс Уотсон, Френсис Крик и Розалин Франклин (рис. 3.7, 3.8). За свое открытие ученые получили нобелевскую премию.

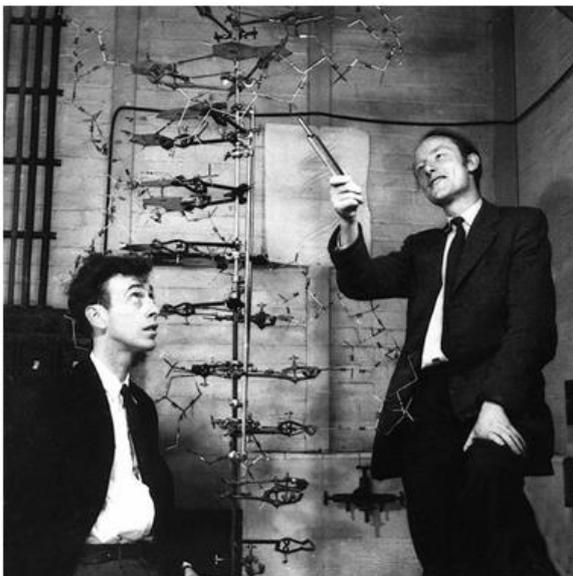


Рис. 3.7. Джеймс Уотсон и Френсис Крик

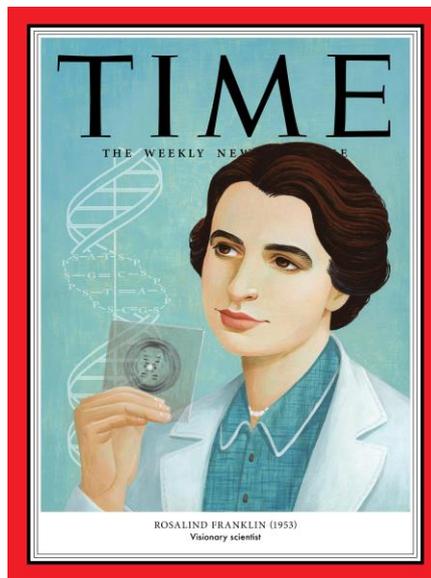


Рис. 3.8. Розалин Франклин

Первые шаги изучения ДНК человека были особенно интересными. В 1990 году начался проект «Геном человека». Расшифровка генома человека заняла почти 10 лет. К 2000 году был составлен первый рабочий черновик структуры генома, а к 2003 году был получен полный геном. Однако и сегодня анализ некоторых участков продолжается.

В этот момент общественность была воодушевлена сделанным открытиями. В своей речи в национальном институте изучения генома человека Бил Клинтон сказал: «Мы здесь, чтобы отпраздновать завершение первого картирования всего человеческого генома. Без сомнения, это самая важная и самая дивная карта, которую когда-либо составляло человечество».

Первая расшифровка генома заняла 13 лет и стоила 3 млрд \$, что под силу только крупным организациям. Затем, используя последние устройства для расшифровки от фирмы «Illumina», человеческий геном мог быть прочитан за 8 дней, и стоило это около 10 000 \$. Сейчас подобный анализ ещё дешевле и доступнее.

До полного понимания ещё далеко, но многое уже известно: можно посмотреть, являетесь ли вы носителем вредных мутаций; с какой вероятностью будут те или иные черты (предрасположенность к ожирению, депрессии, авантюризму и т.д. ), установить родительство, найти родственников и т.д.

### Установление родства

В эпоху возрождения богатые нанимали специалистов по составлению родословных с целью планировать свои вложения и решать, на ком женить детей, чтоб богатство сохранялось внутри семьи. Остальные записывали имена родственников в семейных Библиях и т.п. Но генеалогия показывает лишь формальные связи. Раньше суды устанавливали родство по браку, по внешнему сходству («доказательство белого орлана»). Достижения генетики позволяют установить родство точнее.

#### Коалесценция

Каждый человек может самостоятельно через родственников узнать о своих корнях примерно до 3-4, а иногда и 5 поколения. Дальше родство поможет выяснить информация, полученная из ДНК. В геноме существует такое явление как коалесценция (рис. 3.9). Каждая пара аллелей в популяции имеет общего предка, т.е. они являются потомками одной копии аллеля, существовавшей несколько поколений назад.

*Точка коалесценции* – точка в которой находится общий предок всех нынешних копий. Потомки всех остальных живших в то время копий вымерли в силу отбора или дрейфа.

$t = 2N_e$  – время, за которое два случайно выбранных аллеля придут к одному предку под действием только дрейфа.

Точка коалесценции – своя для каждого гена.

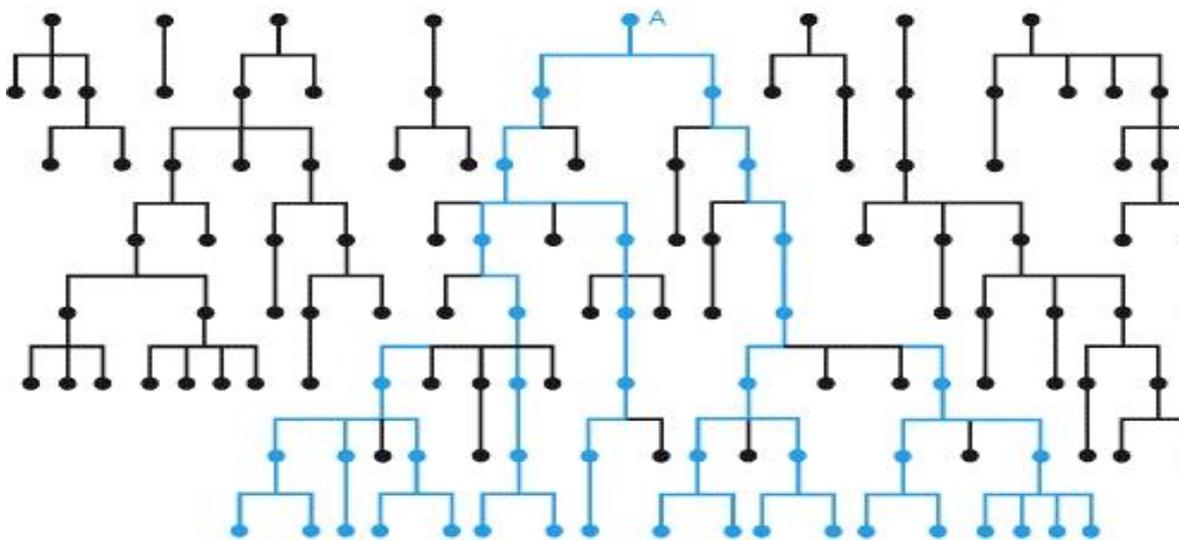


Рис. 3.9. Коалесценция

Митохондрии – это энергетические станции, которые находятся в клетках и имеют свою митохондриальную ДНК, которая передается только по материнской линии. Если искать точку коалесценции для митохондриальной ДНК, то эта точка схождения найдется в одной женщине – митохондриальная Ева (рис. 3.10). Позже ученые нашли точку коалесценции для Y-хромосомы, которая передается только сыновьям: Y-хромосомный Адам.

*Митохондриальная Ева* – носительница «общего предка» всех современных митохондрий человека. Она жила в Африке около 200 000 лет назад.

*Y*-хромосомный Адам – носитель «общего предка» всех современных *Y*-хромосом человека. Жил в Африке около 140 000 лет назад.

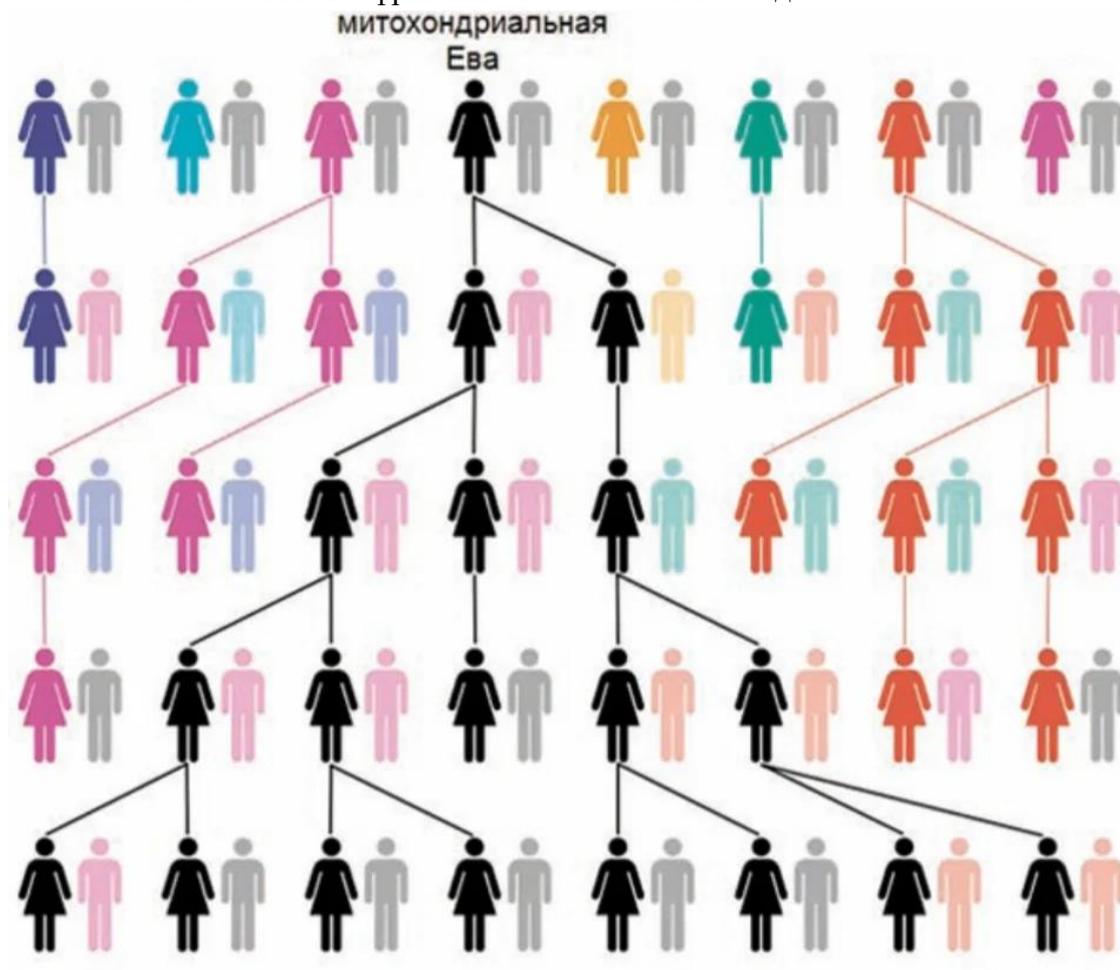


Рис. 3.10. Схема точки схождения митохондриальной ДНК (Митохондриальная Ева)

Если мы знаем геном, то предсказать признаки можно только частично. Некоторые признаки (например, группа крови, цвет глаз) – контролируются генами на 100%. Но очень многое (например, рост, цвет кожи, телосложение) зависит от среды: питание, физические нагрузки, болезни, стрессы.

Как правило, у высоких родителей чаще высокие дети. На рост влияют множество генов и условия, при которых растет и развивается человек. У родителей с высшим образованием с большей вероятностью дети тоже получают высшее образование. Призвание отчасти может «передаваться по наследству».

### Мозаицизм

При развитии эмбриона на ранних стадиях может произойти мутация, тогда в тканях одного организма могут быть клетки, генетическая информация которых немного различается. Такое явление носит название *мозаицизм* (рис. 3.11, 3.12)



*Рис. 3.11. Двуцветная роза*



*Рис. 3.12. Кошка с мозаицизмом*

### **Химеризм**

В отличие от мозаицизма, когда организм развивается из одной оплодотворённой клетки, при химеризме организм происходит из двух или нескольких оплодотворённых клеток, с разными набором генов (рис. 3.13, 3.14).



*Рис. 3.13. Слева две обычные мыши  
и мышь-химера*



*Рис. 3.14. Сорт сирени с химеризмом*

Интересный факт: в США одна женщина решила сделать тест ДНК у себя и своих детей. Когда выяснилось, что ее ДНК и ДНК ее детей не совпадает, началось разбирательство. Разгадка была следующая: на эмбриональной стадии начало половой системе дала клетка с другим набором ДНК.

Химеризм встречается и у тасманийских дьяволов (рис. 3.15), которые имеют серьезную проблему: заразный рак. Болезнь когда-то возникла у одного дьявола, клетки мутировали, обрели способность заражать других особей. Т.е. теперь в организме хозяина работают не только его гены, но и чужие, химерные гены опухоли.

Заразный рак также описан у собак (трансмиссивная венерическая саркома псовых) и у некоторых двустворчатых моллюсков (рис. 3.16).



Рис. 3.15. Тасманийский дьявол



Рис. 3.16. Двустворчатый моллюск  
сердцевидка (*Cerastoderma edule*)

### Симбиотические связи

За некоторые признаки отвечают не только гены одного организма – это симбиотические связи (некоторые свойства зависят симбиотических бактерий). Рассмотрим это явление на примере рыбки малый фонареглаз (рис. 3.17, 3.18). Под глазом у этой рыбы есть специальный орган, который светится. Если она чувствует опасность, тогда она закрывает светящийся орган и резко изменяет траекторию своего движения.

Сами фонареглазы светиться не умеют. Это делают их симбионты, которые передаются по наследству.



Рис. 3.17. Малый фонареглаз  
(*Photoblepharon palpebratus*)



Рис. 3.18. Малый фонареглаз  
(*Photoblepharon palpebratus*)

Симбионты играют большую роль в эволюции. Так, глубоководным моллюскам Vesicomuidae симбионты, обитающие в клетках жабр, помогают усваивать химические вещества. Бактерии перемещаются внутри тела моллюска, попадают в половые клетки и передаются потомкам (рис. 3.19).

Глубокие симбиотические связи есть и у тараканов. Внутри них обитают бактерии *Blattabacterium*, которые помогают им запасать питательные вещества, что, возможно, позволило широко расселиться хозяевам. Бактерии обитают в жировом теле таракана, затем попадают в яйцеклетки и передаются последующим поколениям

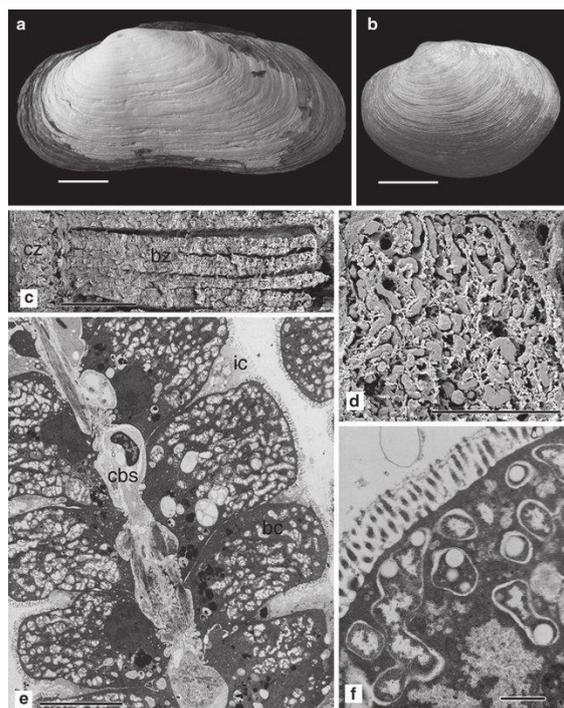


Рис. 3.19. Два вида *Vesicomysidae* (d) - СЭМ среза симбиотических бактерий *Archives ic a gigas* (Taylor, Glower, 2010)

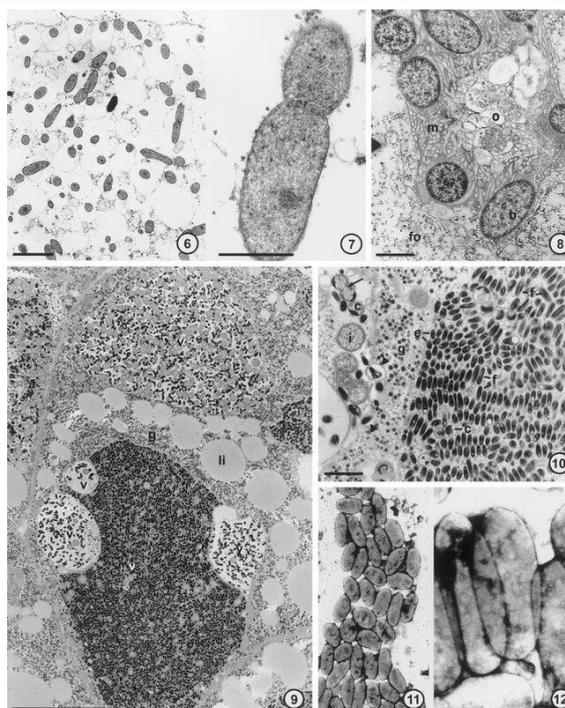


Рис. 3.20. SEM-фото симбионтов внутри жирового тела тараканов (Radek, 2010)

В некоторых случаях важно рассматривать эволюцию не одного организма, а холобионта (организм+симбионты). Одни из ярких примеров холобионта – это растение и микориза (связь растений и грибов), а также организм человека.

Микробиом человека – сообщество микроорганизмов, влияющие на функционирование организма и даже поведение. Микробы обитают на коже, в слизистых оболочках, кишечника и т.д. Какие-то микробы передаются по наследству от родителей, какие-то – приобретаются из внешней среды. Состав сообщества каждого человека уникален.

#### Наследование приобретенных признаков

К концу XX в. стало известно несколько случаев, которые выглядели как наследование приобретенных признаков. Жизненный опыт родителей может сильно влиять на детей, включая их психологическое и физическое состояние.

Исследователь питания Ларс Олаф Бигрин начал изучение связи питания предков и состояния потомков и нашел связь между здоровьем человека и неурожайными годами, с которыми сталкивались их предки. Мужчины, чьи деды по отцовской линии пережили сытный сезон перед половым созреванием, жили дольше, чем те, чьи деды в том же возрасте голодали (Biggrin et al. 2014; Epstein 2013; Lim and Brunet 2013). Здоровье женщин также влияет на состояние детей.

Рассмотрим эксперимент Майкла Скиннера, в котором беременным крысам давали химическое вещество винклозолин (пестицид, используется в сельском

хозяйстве) и смотрели, как оно влияет на развитие плода. Под влиянием вещества происходила деформация сперматозоидов. У внуков (и даже через 4 поколения) эта черта сохранялась, хотя они не подвергались воздействию химиката (Amway et al., 2006).

В другом эксперименте в клетку молодых самцов впрыскивали ароматическое вещество ацетофенон на 10 сек, затем пускали слабый ток. У мышей запах стал ассоциироваться (и повышал пугливость) с болью. Чувствительность сохранилась у детей и внуков «пуганных» мышей. Стресс влиял на формирование нервной системы: когда мышь обучалась бояться, реагирующие нервные окончания и передний участок мозга увеличивались в размере. Участок, который был увеличен у облученных мышей, оказался увеличен и у их потомков. Т.е. через половые клетки передались не только гены, но и «жизненный опыт» (Dias, Ressler, 2014).

За подстраивание при влиянии внешней среды на эмбрион отвечает эпигеном – набор молекул, окружающих гены и контролирующих их работу. Эпигеном реагирует на окружающие условия.

У каждого человека (или животного) есть свой циркадный ритм (рис. 3.21). Эти ритмы регулируются гормонально, специальными веществами. Например, когда человек готовится ко сну, у него повышается уровень мелатонина. Таких циркадных ритмов много. Пример: смена шубы у зайца в зависимости от длительности светового дня.

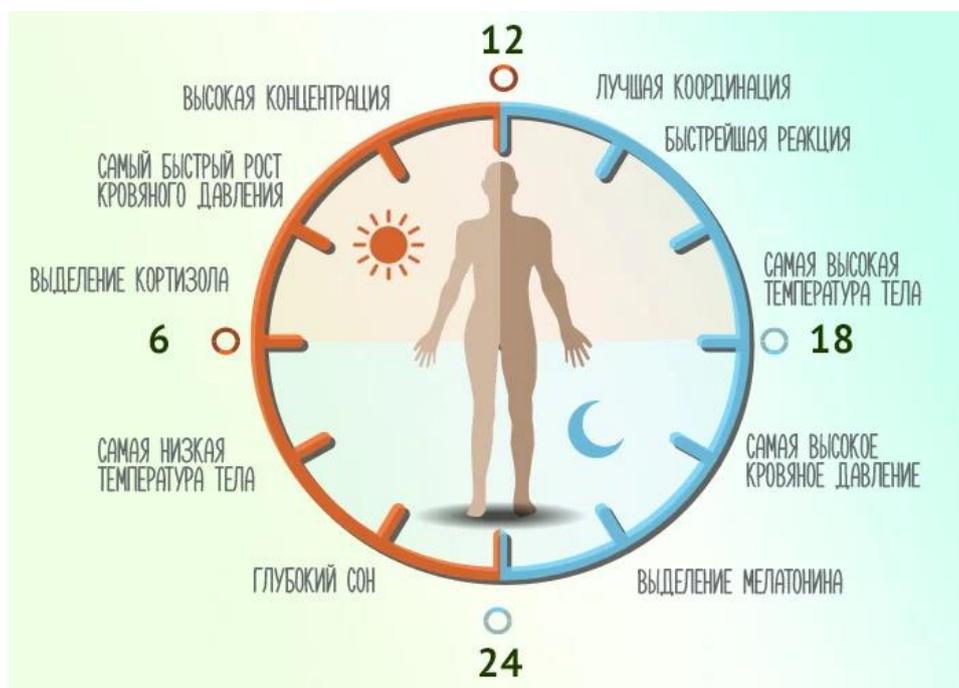


Рис. 3.21. Циркадный ритм

В 2004 году был проведен еще один эксперимент на мышах по исследованию влияния взаимодействия матери с детьми. Рассматривалась следующая корреляция: те мышата, которую получали большую заботу от матери, более устойчивы к стрессу.

В процессе формирования памяти образуются новые нейронные связи. А создание новых воспоминаний может сопровождаться изменениями эпигенома. Стресс и другие негативные факторы могут вызвать эпигенетические изменения с долгосрочными негативными последствиями. В экспериментах было показано, что некоторые крысы реагируют на стресс хуже.

Реакция зависит от того, как часто в детстве их вылизывала мать – это влияет на развитие рецепторов в гиппокампе. У крысят, которых много вылизывали, рецепторы более чувствительны к стрессу и лучше его сдерживают (Weaver et al., 2004).

### **Наследование культуры**

По наследству могут передаваться не только гены, но и культурные элементы (у человека: рецепты, песни, знания и ритуалы). Если бы люди наследовали только гены – не смогли бы выжить: нельзя заново изобрести технологии и обычаи, которые создавались тысячи лет.

Пример: австралийское племя яндруванда научилась выживать в экстремальных условиях. Они готовят пищу из ядовитого папоротника (народу) (рис. 3.22), который перед употреблением необходимо хорошо размолоть в муку. Для того, чтобы употреблять в пищу это растение, его необходимо растереть специальными камнями (рис. 3.23).



*Рис. 3.22. Листья и спорокарпы ядовитого папоротника*



*Рис. 3.23. Камни для растирания народу*

В 19 веке состоялась экспедиция европейцев в Австралию с целью пересечь континент, которая не смогла выжить без опыта. Из 19 человек сначала выжили трое, только потому что встретились с аборигенами. В итоге выжил только один член экспедиции – Кинг. Последние двое – Берк и Уиллис – превратились в патриотическую легенду, запечатлены в статуях, монетах, марках.

### **Наследование культуры у животных**

Ричард Докинз выдвинул идею: «После смерти от нас остаются две вещи: наши гены и наши мемы».

*Мем* – единица информации. Биологические предпосылки распространения мемов – способность к обучению, усвоение чужого опыта.

Для изучения вопроса о том, могут ли животные передавать не только гены, но и мемы, был произведен эксперимент на шмелях: нектар находился за стеклом, получить доступ к которому можно было только прижавшись к стеклу, а затем – потянуть за нитку, выдвинув цветок. Некоторые шмели (23 особи) освоили эти приемы и научили других (Allen et al., 2016).

Еще один пример передачи генов и мемов у животных: в 1921 году жители английского городка Суэйтлинг были возмущены – кто-то портит бутылки молока, вскрывает фольгу ((Allen et al., 2013; Фишер, Хенде, 1949; Лаланд, 2017). Вредителем оказалась обыкновенная лазоревка, которая научилась вскрывать фольгу и пить сверху сливки.

Позже такие культурные явления обнаружены у различных животных:

1. Горбатые киты ударяют хвостами о поверхность воды, «глушат» рыбу. В разных группах китообразных свои «диалекты», песни.
2. Некоторые группы шимпанзе учат детей использовать палочки для добычи муравьев, камни для раскалывания орехов.
3. Японских макак (*Macaca fuscata*) на острове Кодзима в 1950х начали подкармливать бататом. Самка по имени Имо придумала мыть батат, через несколько месяцев этому научились её подруги, мать, сестры. Макаки – взрослые и дети обучались навыку (кроме старых самцов).

Рассмотрим еще один эксперимент на капуцинах, шимпанзе и детях (возраст 3 – 4 года): задание – открыть «проблемный ящик» и получить вознаграждение. Экспериментаторы показывали, что надо делать. Обезьянам сложнее давалось обучение. Дети справились с заданием быстро, решали проблемы в группе, делились опытом. Шимпанзе и капуцины конкурировали при решении задачи, дети – сотрудничали (Dean et al. 2012). Чем дружелюбнее дети, тем быстрее они справлялись с задачей. Дети учатся не только у взрослых, но и другу друга.

Передача опыта (преподавание) – общая черта человеческих сообществ. Так у охотников-собирателей, пигмеев ака, даже нет слова «учить», но взрослые постоянно учат детей: как разжечь костер, как использовать мачете, как находить питательные клубни и т.д.

В процессе эволюции люди обрели способность быть хорошими учениками и учителями. У людей развито подражание. Когда учителя передают жизненно важные навыки – важно точно подражать.

Британский психолог Сесилия Хейес высказала мысль: «Согласно теории естественной педагогики, слепое доверие не менее важно, чем разумное мышление».

Развитие культуры привело к аграрной неолитической революции. Наследники начали получать ресурсы, культуру от предков. Это привело к развитию науки.

Важно понимать, что люди наследуют гены и знания. Для усвоения новых полезных знаний нужны годы обучения с помощью специальных упражнений и речи. И генетические, и культурные особенности создают различия между людьми и популяциями. Т.е. наследственность – это гены и негенетическая наследственность.

## Влияние культуры на гены

Рассмотрим примеры, когда изменялась культура и таким образом влияла на изменение генов.

После одомашнивания крупного рогатого скота среди людей распространилась мутация, позволяющая им усваивать лактозу (рис. 3.24). *Helicobacter pylori* – древние спутники человека. Впервые бактерии заселились в человека в Африке около 100 000 лет назад, с тех пор люди распространили эту бактерию по всему свету. Эволюционное древо этой бактерии и человека поразительно похожи.

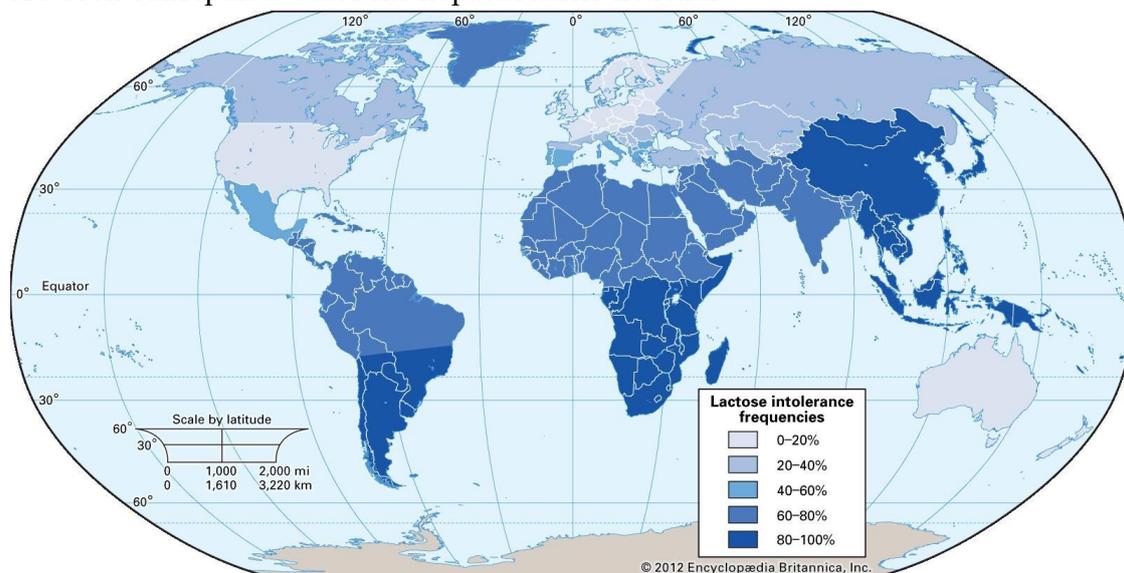


Рис. 3.24. Частота проявления непереносимости лактозы среди взрослого населения в зависимости от региона проживания

## Горизонтальный перенос генов

Существует еще один процесс, который усложняет понимание наследственности, – горизонтальный перенос генов.

*Горизонтальный перенос генов* – это процесс, в котором организм передает генетический материал неродственному организму – не потомку. Это явление распространено среди бактерий. Именно поэтому всегда говорят, что необходимо пропивать курс антибиотиков до конца: бактерия может передать резистентность другим бактериям и в следующий раз антибиотики перестанут работать.

В вертикальном переносе генов организм получает генетический материал от предка.

Существует мобильный генетический элемент – ген *Peg10*, необходимый для развития плаценты (рис. 3.25). Он был позаимствован древними млекопитающими у мобильных генетических элементов. У короткохвостых опоссумов (*Monodelphis domestica*) не менее 16% важных последовательностей ДНК сформировались из фрагментов МГЭ (рис. 3.26).

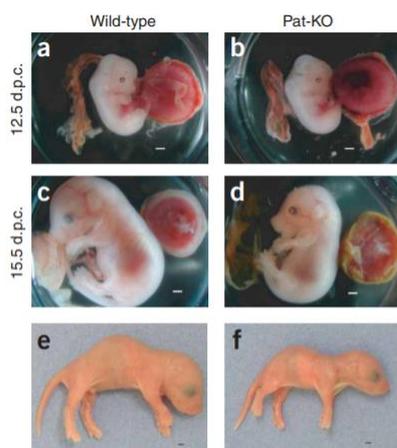


Рис. 3.25. Развитие эмбриона      Рис. 3.26. Короткохвостых опоссум (*Monodelphis domestica*)

Пересмотр одной из центральных идей биологии - эволюционное дерево (рис. 3.27). Особенно важную роль горизонтальный перенос генов играл на ранних этапах эволюции (рис. 3.28).

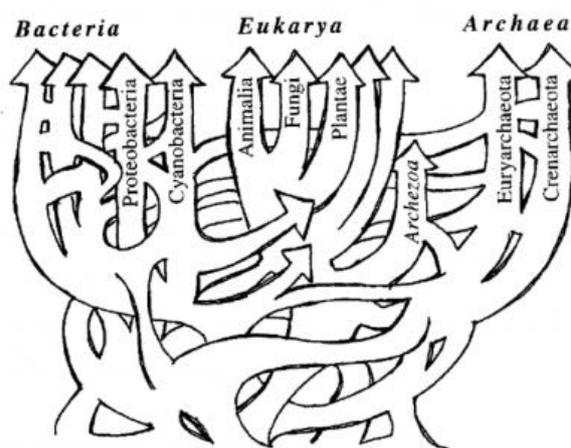
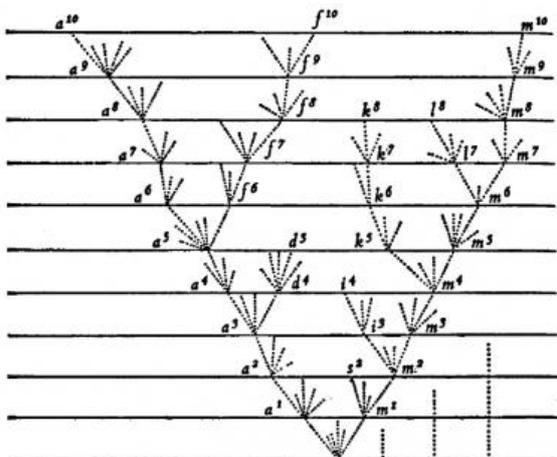


Рис. 3.27. Эволюционное древо

Рис. 3.28. Эволюционное древо на ранних этапах эволюции

### Донорство митохондрий

Люди и млекопитающие (эукариоты) передают по наследству не только ядерную, но и митохондриальную ДНК.

Интересный случай: в 1996 г. в Америке Морин Отт пыталась завести ребенка, но митохондрии в её клетках несли смертельную мутацию. Врачи прибегли к донорству митохондрий от другой женщины (Cohen et al. 1997). Ребёнок родился здоровым и нес в себе гены трех родителей – мамы, папы и мтДНК женщины донора.

### Редактирование наследственности

В начале 2000-х начались исследования системы молекул (CRISPR), которую бактерии использовали миллиарды лет, чтобы менять свою наследственность. Эта

система «режет» вирусную ДНК. В 2012 появилась первая публикация по теме и начался взлет интереса к этой системе.

Система CRISPR/Cas9 – «молекулярные ножницы», которые используются для редактирования геномов и лечения редких болезней. В 2020 году исследователь получил нобелевскую премию.

Валентино Ганц отредактировал геном дрозофилы, вывели линии мутантов, в геном которых встроили систему CRISPR (с геном yellow), которая попадала в половые клетки. Это нарушение законов Менделя! Опасность заключается в том, что если животное из лаборатории попадет в дикую природу, оно продолжит распространять и гены CRISPR.

Существует такое явление, как генный драйв, которое может передаваться из поколения в поколение с большей вероятностью. В ходе исследования были проведены исследования на малярийных комарах, переносящих заболевания. В определенный момент ученые обнаружили антитела у мышей, которые, если их ввести в комара-переносчика, делают его не заразным. Ученые создали ГМО-комара, который сам вырабатывал эти антитела, т.е. не переносил болезни ((Isaac et al. 2011). Но если выпустить комаров в дикую природу, их гены смешаются и затеряются. Результат: в геноме есть элемент, который сильнее распространяется и встраивается в ДНК (генный драйв). Если туда встроить ген устойчивости к малярии, то он распространится по всей популяции диких комаров. Выведена линия незаразных комаров.

#### **Опасности вмешательства**

Однако необходимо исследовать последствия и влияние этого явления на дикую природу, взвешивать все риски. Поэтому пока ГМО-комары содержатся в строжайшей изоляции.

#### *Примеры из прошлого*

- 1) В конце 19 в. австралийские фермеры боролись с насекомыми-вредителями. В 1930-х гг. завезли жаб-аг для уничтожения вредителей. Но потом жабы переключились на других животных. Местные хищники не могли питаться ядовитыми жабами. Те заполнили Австралию и стали виной вымирания многих местных животных.
- 2) Борщевик Сосновского, который массово распространился по всей европейской части России.
- 3) После войны в Советский союз для озеленения завозили американский клён, который очень быстро растет и устойчив к загрязнениям воздуха. В настоящее время клён стал «выходить» за пределы городов и распространяется в диких местах обитания. Это опасно, так как неизвестно, сможет ли он вытеснить «аборигенные» растения или нет.

#### **Влияние генов на внешнюю среду**

Расширенный фенотип – идея Ричарда Докинза о том, что влияние генов выходит за рамки несущих их организмов.

Умение бобрами строить плотины заложено в генах: строительство плотины меняет обстановку вокруг и влияет на всех членов местного сообщества.

«Длинная рука гена» простирается за пределы одного организма. Человечество стало геологической силой, меняющей планету (рис. 3.29). Мы становимся виновниками вымираний, глобального потепления, изменения состава атмосферы и т.д. От нашей деятельности зависит, какую планету унаследуют наши прямые потомки и другие организмы.



*Рис. 3.29. Огромное мусорное пятно в Тихом океане*

### **Наследственность в широком смысле слова**

Важно понимать, что наследственность – это не только ДНК, но и митохондрии, симбионты, МГЭ, язык, привычки, ритуалы, воспитание, опыт, представление о мире. Культура, традиции, экономика, технологии влияют на нас и планету. Наследственность формирует нас на основе нашего биологического прошлого.

## Лекция 4. Движущие силы эволюции: изменчивость

### 4.1. Типы изменчивости

Изменчивость – еще одно важное фундаментальное свойство всего живого. Изменчивость бывает разная: ненаследственная и наследственная.

Ненаследственная (модификационная, фенотипическая пластичность) изменчивость – когда признаки приобретаются в течение жизни особи, организм способен формировать разные фенотипы в ответ на различные условия среды (климат, пищу, паразитов и т.д.). Это «тонкое подстраивание» под условия окружающей среды.

Наследственная изменчивость разделяется на:

- 1) Мутационная
- 2) Комбинативная

### 4.2. Генетическая изменчивость

#### Мутационная изменчивость

Мутации – материал для эволюции. Новые признаки могут возникать за счет накопления малых мутаций. Большинство мутаций являются нейтральными. Каждый человек несёт более 70 мутаций, которых не было у его родителей. Причем хотя бы одну-две из них можно считать потенциально вредными.

#### Точечные мутации

Существуют точечные мутации: SNP (single nucleotide polymorphism) – в результате мутации возникает отличие в один нуклеотид – однонуклеотидный полиморфизм. Процессы в результате точечных мутаций (рис. 4.1):

*Транзиции* – замена одного пуриновое основание на другое пуриновое основание (та же ситуация с пиримидиновыми основаниями).

*Трансверсии* – замена одного пуринового основания на пиримидиновое и наоборот.

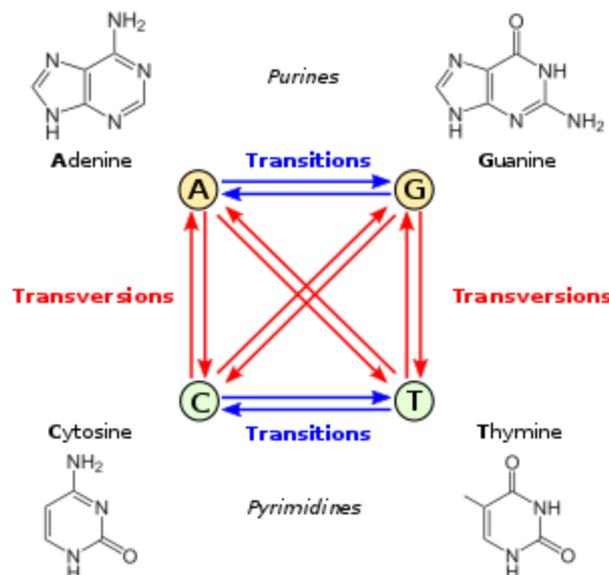


Рис. 4.1. Схема транзиции и трансверсии

Из-за замены в генетическом коде одной буквы могут происходить разные события (рис. 4.2):

- 1) Мутации могут никак не отразиться на фенотипе и на работе генома. Кодон продолжает кодировать ту же аминокислоту.
- 2) Кодон теряет способность кодировать какую-либо аминокислоту и становится стоп-кодоном, что приводит к преждевременной терминации синтеза белка.
- 3) Переключение кодона на кодирование другой аминокислоты.

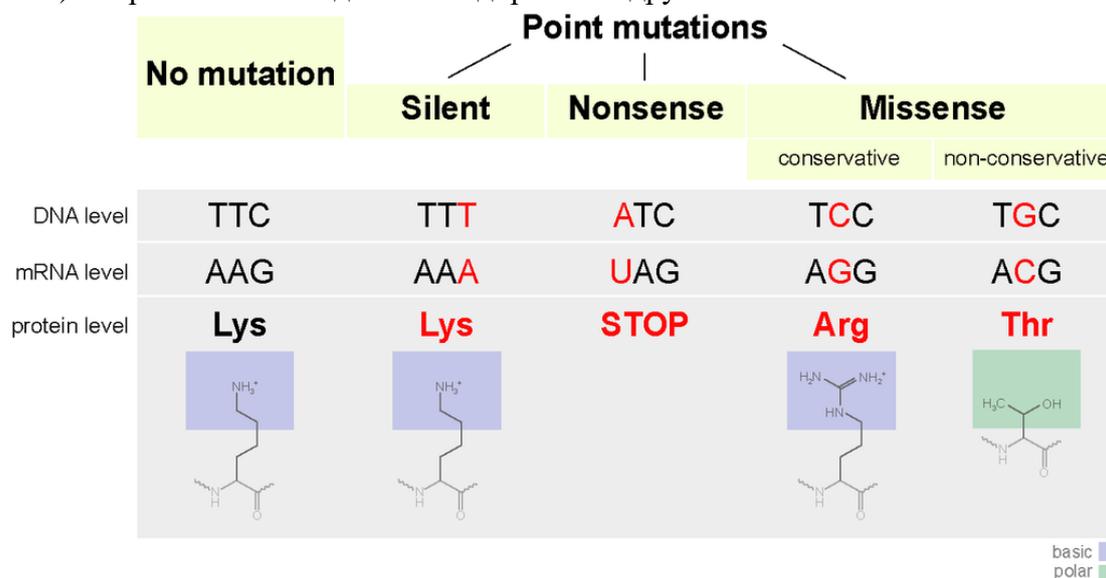


Рис. 4.2. Single nucleotide polymorphism

### Мобильные генетические элементы

На генетическую изменчивость могут влиять не только мутации, но и мобильные генетические элементы (МГЭ) – фрагменты ДНК, способные перемещаться на разные участки хромосом.

Барбара Мак-Клинтон (1902 - 1992) изучала цитогенетику кукурузы (рис. 4.3). В 1948 году она выдвинула идею, что МГЭ могут регулировать активность генов (которые отвечают, например, за окраску), «перепрыгивать» на разные участки хромосом. Набор генов, одинаковый в разных клетках, но может регулироваться по-разному.

МакКлинтон активно работала в 1930-1950 годах, но были признаны и только после 60х, после переоткрытия тех же закономерностей микробиологами Жаком Моно и Франсуа Жакобом на бактериях.

В 1983 МакКлинтон получила нобелевскую премию «За открытие мобильных генетических элементов» (рис. 4.4).

Изначально мобильные генетические элементы считались генетическими паразитами, которые не имеют важных функций. Позже выяснилось, что в геноме человека велик процент МГЭ, которые могут отвечать за переключение генов. Среди МГЭ выделяют (рис. 4.5):

- транспозоны;

- Инсерционные элементы;
- ДНК-транспозоны;
- Ретротранспозоны;
- плазмиды;
- интроны;
- бактериофаги.



Рис. 4.3. Микроскоп и початки кукурузы Мак-Клинток (Национальный музей естественной истории, Вашингтон)



Рис. 4.4. Нобелевская премия «За открытие мобильных генетических элементов»

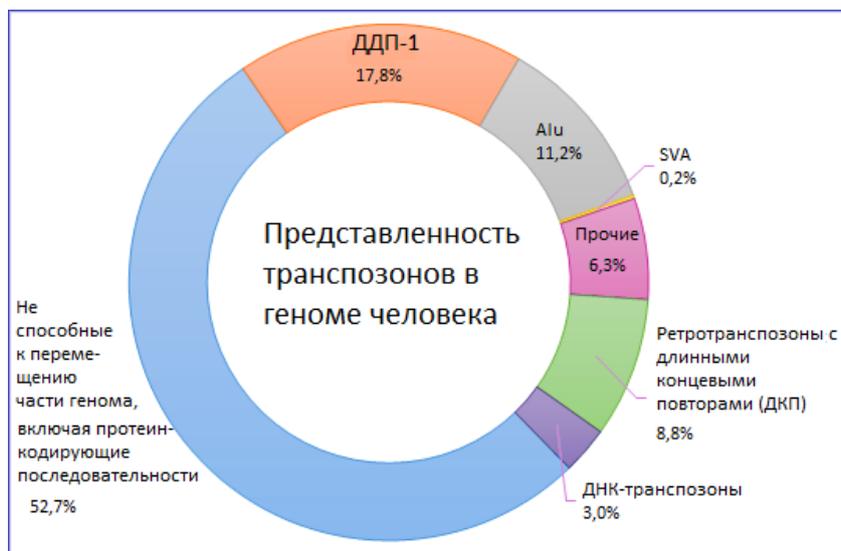


Рис. 4.5. Мобильные генетические элементы

### Рекомбинационные мутации

За наследственную изменчивость также отвечает процесс полового размножения и то, каким образом перемешаются аллели. Например, мутации, возникающие в ходе рекомбинации хромосом (рис. 4.6): на схеме показано, что родители имеют каждый свой набор хромосом, в следующем поколении хромосомы перемешаны, а у внуков могут встречаться части наследственного материала как от родителей, так и от бабушки с дедушкой. Материал комбинативной изменчивости – важный материал для эволюции.

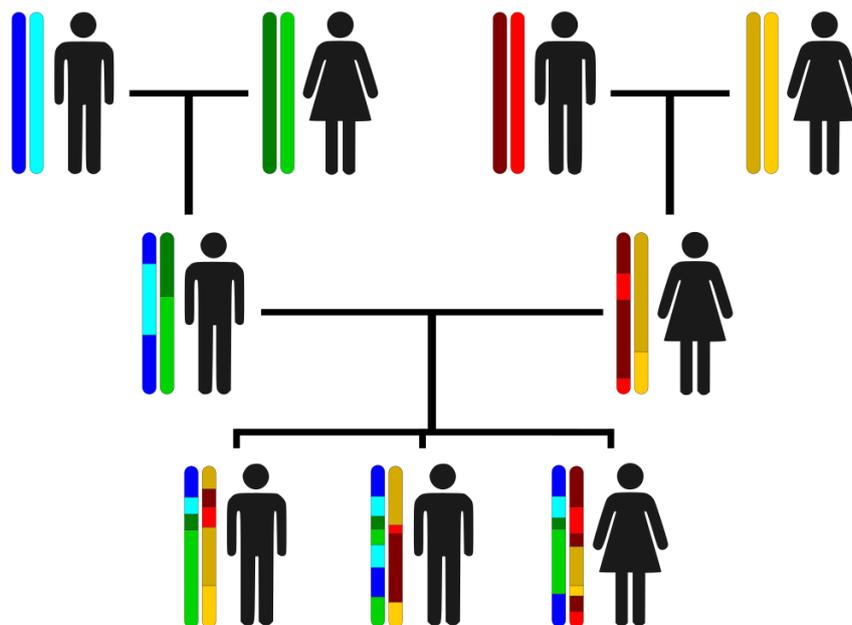


Рис. 4.6. Мутации, возникающие в ходе рекомбинации хромосом

В процессе комбинативной изменчивости могут происходить различные хромосомные перестройки:

- 1) Инсерция – вставка (рис. 4.7): часть одной хромосомы.
- 2) Делеция – деление – выпадение (рис. 4.8).
- 3) Инверсия – перестановка (рис. 4.9): смена положения участка.
- 4) Дупликация – появление копии (рис. 4.10).

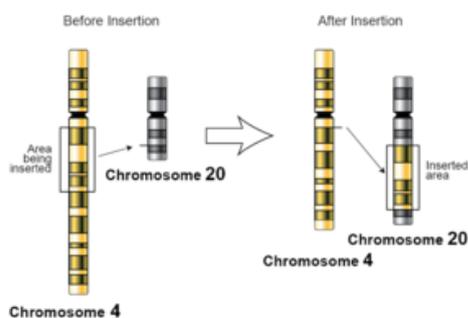


Рис. 4.7. Инсерция

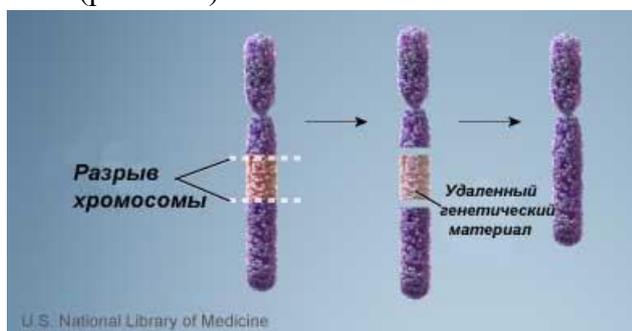


Рис. 4.8. Деление хромосомы

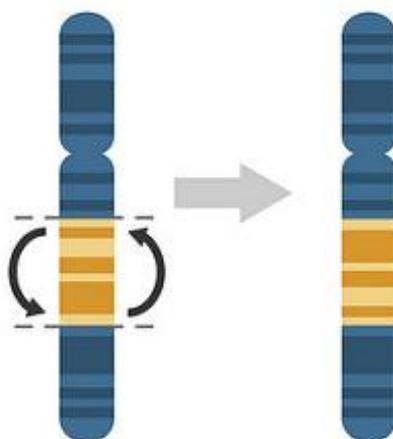


Рис. 4.9. Инверсия

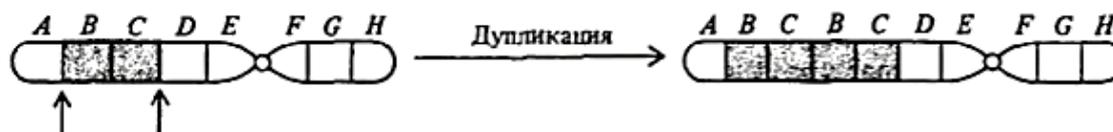


Рис. 4.10. Дупликация

В результате дупликации могут копироваться не только отдельные фрагменты, но происходить полногеномные дупликации (whole genome duplication, WGD). В результате этого явления возникает генетическая избыточность.

На ранних стадиях эволюции предков позвоночных произошло две WGD :

- «генетическая избыточность»;
- радикальное усложнение регуляторов развития;
- дупликации (по четыре копии) каждого предкового гена.

### Полиплоидизация

Полиплоидизация предполагает умножение числа гаплоидных хромосомных наборов одного вида организма.

В макроэволюции на некоторых этапах полиплоидизация сыграла огромную роль. При изменении набора хромосом между предковым видом и видом, чьи хромосомы помножились, возникает репродуктивный барьер, что ведет к видообразованию. Такая полиплоидизация распространена среди растений и, по всей видимости, на ранних стадиях эволюции цветковых тоже возникала полиплоидизация. Около 35% видов ныне живущих сосудистых растений имеют полиплоидный геном (набор хромосом может утраиваться) (рис. 4.11).

Полиплоидизация активно эксплуатируется в сельском хозяйстве. Продукты, полученные за счет культурных

- растений-полиплоидов;
- рапсовое масло (тетраплоидное, 38);

- пшеничный хлеб (гексаплоидный, 42);
- веревки из сизаля, листьев агавы (пентаплоидный, 180);
- кофе (тетраплоидное, 44);
- банан (триплоидный, 33)
- хлопок (тетраплоидный, 52);
- картошка (тетраплоидная, 48);
- кукуруза (тетраплоидная, 20).

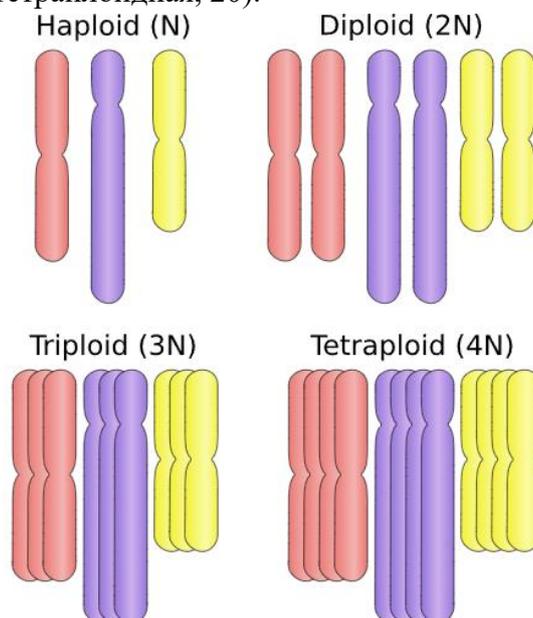


Рис. 4.11. Полиплоидизация

Ранее считалось, что полиплоидизация у животных невозможна. Но был описан вид равнинной вискачевой крысы (*Tupiaocotomys barrerae*) (рис. 4.12), которая считается первым обнаруженным тетраплоидным млекопитающим с набором хромосом  $4n=102$ . Предположительно, вид возник в результате скрещивания двух родственных видов 6,5 млн лет назад.



Рис. 4.12. Равнинная вискачевая крыса (*Tupiaocotomys barrerae*)

### Аллополиплоидизация

Аллополиплоидизация – явление, когда происходит слияние хромосом двух видов (гибридогенный видообразования). Рассмотрим этот процесс на примере растений из Великобритании (рис. 4.13): аборигенный вид крестовика обыкновенного с набором хромосом  $2n$  и крестовик оксфордский с набором хромосом  $2n$ . Крестовик оксфордский был завезен в Англию и разводился как декоративное растение в палисадниках. Существует третий вид крестовиков – крестовик кембриджский, который является гибридом крестовиков обыкновенного и оксфордского.

Аборигенный вид  
крестовик обыкновенный  
(*Senecio vulgaris*)  
 $2n=40$



Крестовик оксфордский  
(*Senecio squalidus*), завезен  
в Англию в 1792  
 $2n=20$



*Senecio cambrensis* – крестовик  
кембриджский (появился между  
1910 и 1958 гг) – и выглядит как  
гибрид.



Искусственно выведенный в  
лаборатории гибрид и оказался  
крестовиком кембриджским –  
это полиплоидный гибрид  
(Ingram, 1977).  
 $2n=60$

(Abbott, Lowe, 2004)

Рис. 4.13. Аллополиплоидизация

### Хромосомные перестройки

Существуют различные хромосомные перестройки. Хромосомы могут быть с равными или неравными плечами.

*Робертсоновская транслокация* – слияние двух акроцентрических (с неравными плечами) хромосом с образованием метацентрической или субметацентрической хромосомы. После слияния двух хромосом остаются характерные следы: остатки теломера и рудиментарная центромера. При такой транслокации у вида может возникнуть репродуктивный барьер (рис. 4.14).

В эволюции человека можно проследить такую транслокацию. Сравним набор хромосом человека и шимпанзе:

- у шимпанзе – 48 хромосом;
- у человека – 46 хромосом.

Тогда человеческая хромосома 2 – результат слияния двух хромосом шимпанзе (рис. 4.15).

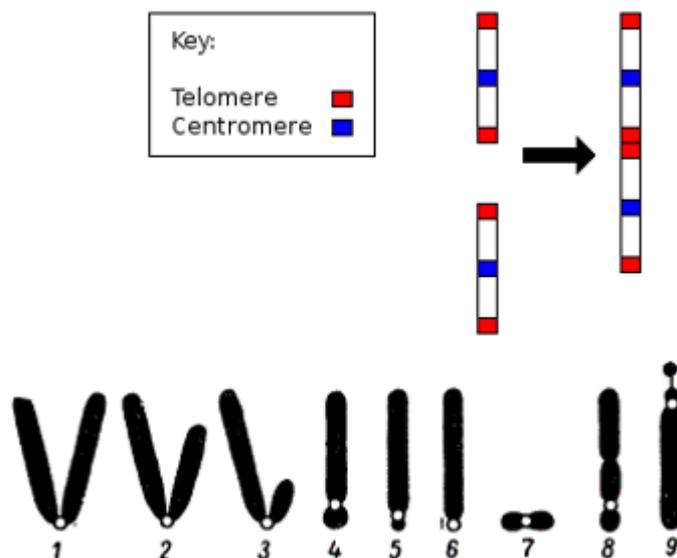


Рис. 4.14. 1, 7 – метацентрические (равноплечие); 2 – субметацентрическая (либо неравноплечая); 3, 4, 5 – акроцентрические (резко неравноплечие); 6 – телоцентрическая (с терминальной центромерой); 8 – акроцентрическая со вторичной перетяжкой; 9 – спутничная; центромеры обозначены светлым кружком

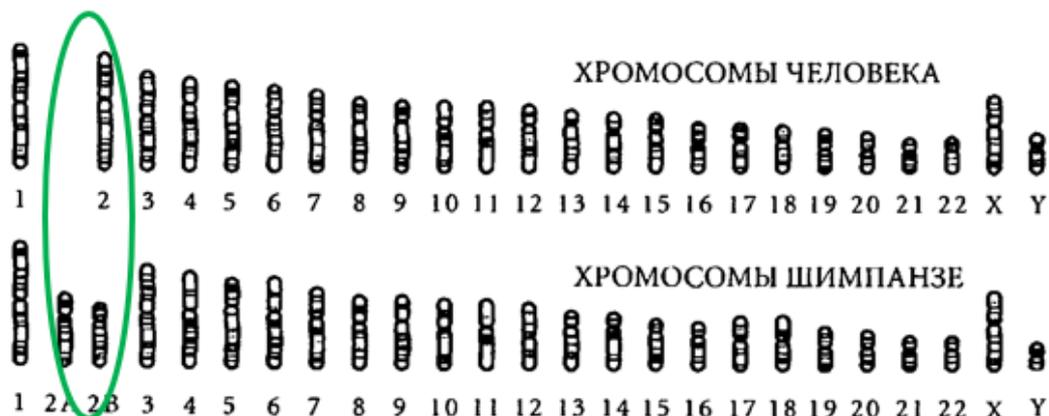


Рис. 4.15. Хромосомные перестройки

### Комбинативная изменчивость

Комбинативная изменчивость (рис. 4.16, 4.17) возникает вследствие:

- независимого расхождения хромосом во время мейоза при формировании гамет;
- рекомбинации генов вследствие кроссинговера (обмена участками гомологичных хромосом).
- случайной встречи половых гамет, а вследствие этого и сочетания хромосом во время оплодотворения.

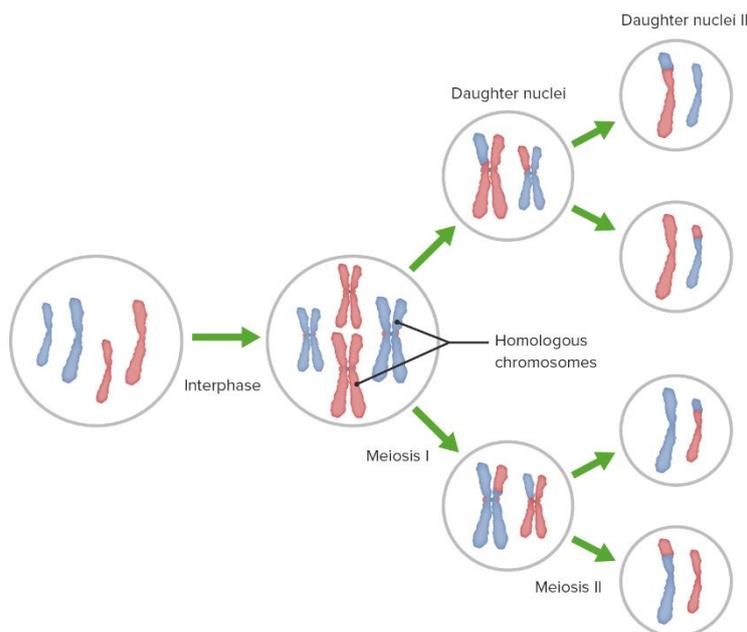


Рис. 4.16. Комбинативная изменчивость

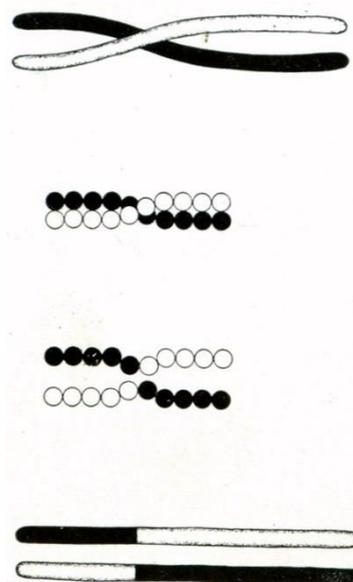


Рис. 4.17. Комбинативная изменчивость (Morgan)

### Полиморфизм

В результате комбинативной изменчивости может возникать такое явление как полиморфизм – наличие двух или более (генетически определенных) дискретных морф в популяции, самая редкая появляется чаще, чем из-за случайных мутаций. Например разные морфы у гульдовых амадин (рис. 4.18) или у леопардов (рис. 4.19).

Важно понимать, что при полиморфизме разброс признаков генетически предопределен. Полиморфизм может наблюдаться по окраске, поведению, росту, гормональной регуляции и др.



Рис. 4.18. Вариации окраски у гульдовых амадин (Gouldian finch)



Рис. 4.19. Разные морфы по окраске у *Panthera onca*

(нормальная и  
меланист)

Полиморфизм может быть «плавным» (окраска, рост и т.д.), либо дискретным (группы крови и т.д.).

*Переходный полиморфизм*

*Переходный полиморфизм* – ситуация, когда популяция движется от одного мономорфного состояния к другому.

Пример: индустриальный меланизм у пядениц березовых (*Biston betularia*) в Англии (рис. 4.20). У этих бабочек есть разные морфы: темная и светлая окраска (рис. 4.21). Темный окрас бабочки стали приобретать в эпоху индустриализации, когда активно использовались топливо и уголь, который создавал копоть. Вследствие этого стволы деревьев были в копоти и светлые бабочки становились более заметными для хищников (так их отсеяло отбором). В отдаленных от городов местах преобладала белая морфа у бабочек.



Рис. 4.20. Статистика окраски березовых пядениц в эпоху индустриализации



Рис. 4.21. Пяденицы березовые (*Biston betularia*) с полиморфизмом

Еще один пример: береговые хомячки (*Peromyscus polionotus*) (рис. 4.22), обитающие на берегах Флоридского залива. Они произошли от однотонных материковых предков около 6 тыс. лет назад.

Экспериментально доказано, что давление отбора сильнее на хомячков, отличающихся по цвету от грунта (Kaufman, 1974), так как хищные птицы чаще всего нападали на тех хомячков, которые отличались от цвета грунта (их было легче заметить с высоты) (рис. 4.23).



Рис. 4.22. Береговые хомячки (*Peromyscus polionotus*)

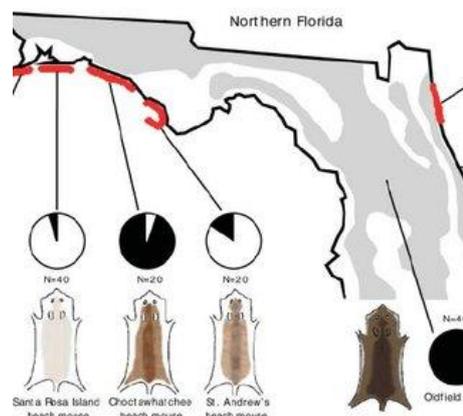


Рис. 4.23. Экспериментальная карта распространения береговых хомячков (*Peromyscus polionotus*)

#### Стабильный полиморфизм

Существует и стабильный полиморфизм – явление, когда вредный признак не отсеивается естественным отбором, т.е. присутствует баланс между отбором и мутациями.

Рассмотрим стабильный полиморфизм на примере альбинизма. При альбинизме у животных (в том числе и человека) нарушается пигментация. Это приводит к затрудненной коммуникации с сородичами и увеличенной опасности, так как животное становится более заметным для хищника. Стабильная частота вредного мутантного гена в популяции прямо пропорциональна частоте его возникновения и обратно пропорционально силе отбора против него.

Еще один пример: фенилкетонурия – наследственная болезнь, нарушение метаболизма, при котором накапливается фенилаланин, продукты распада которого ведут к поражению ЦНС. Симптомы: бледная сухая кожа, нарушение умственного развития, микроцефалия и т.д. Может передаваться по наследству; возникать и из-за мутации гена *pah*. Решение проблемы: ранняя диагностика и низкобелковая диета.

Стабильный полиморфизм может возникать при балансе между отбором и миграциями. Так в прудах с хищными рыбами – аксолотли бледнее, а без хищников – темнее (рис. 4.24). При сообщении двух разных водоемов – неадаптированные особи постоянно мигрируют.

Причиной стабильного полиморфизма может являться и балансирующий отбор (отбор на преимущество гетерозигот и частотно зависимый отбор).

Пример: мутантный рецессивный аллель гена, вызывающий серповидноклеточную анемию:

- гомозиготы с нормальным аллелем – могут погибнуть от малярии;
- гомозиготы с мутантным аллелем – могут погибнуть от анемии;

- гетерозиготы с мутантным аллелем – не болеют анемией и устойчивы к малярии.

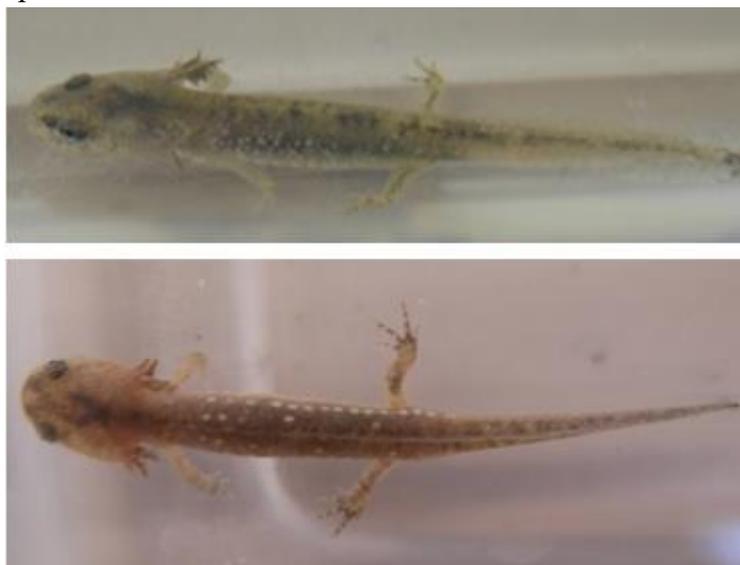


Рис. 4.24. Аксолотли *Ambystoma barbouri*

#### Нейтральный полиморфизм

Существует также нейтральный полиморфизм, возникший из-за случайных процессов (дрейф генов, эффект основателя и др.). В больших популяциях может наблюдаться большое разнообразие неадаптивных признаков. Например, у лесных улиток наблюдается большой разброс по окраске раковин (рис. 4.25).



Рис. 4.25. Лесная улитка *Cerata nemoralis*

#### Нейтральная теория

Благодаря изучению нейтрального полиморфизма Мотоо Кимуре пришла идея о нейтральной теории молекулярной эволюции:

1. Большинство мутаций – нейтральные.
2. Большинство эволюционных замен обусловлено генетическим дрейфом.
3. Существование отбора – отрицательного и положительного - не отвергается.

Положительный отбор благоприятствует редким хорошим мутациям, а отрицательный – удаляет вредные.

### 4.3. Фенотипическая (модификационная) изменчивость

Фенотипическая изменчивость – модификационная изменчивость одного и того же вида. Рассмотрим этот тип изменчивости на примере сосны (рис. 4.26): в зависимости от того, где она растет, ее внешний вид будет сильно изменяться. Если сосна растет на открытой местности, где нет других деревьев, поджимающих ее и отнимающих солнечный свет, тогда она будет иметь пушистую крону. Если сосна растет в лесу, где рядом плотно стоят другие деревья, тогда крона будет значительно меньше и ближе к верхушке ствола. В горных условиях сосны обычно маленькие и искривленные.



Рис. 4.26. Сосна в разных условиях произрастания

Ненаследственная (модификационная, фенотипическая пластичность) – признаки приобретаются в течение жизни особи, способность организма формировать разные фенотипы в ответ на различные условия среды. Например, у навозных жуков (рис. 4.27) в зависимости от того, как питаются личинки, новые жуки вырастают либо с большим рогом, либо с рогом поменьше, которые являются более мобильными, но не могут составить конкуренцию своим сородичам.

Еще один пример модификационной изменчивости: головастики (рис. 4.28). В зависимости от питания их внешний вид будет отличаться: головастик поменьше – всеядный, головастик побольше – хищник.



Рис. 4.27. Навозники *Onthophagus nigriventris* (фото Alex Wild) (Pfennig et al. , 2010)



Рис. 4.28. Головастики *Spea multiplicata*:

*сверху всеядные, снизу  
хищные формы (фото  
David Pfennig)*

Фенотипическая пластичность может быть ярко видна, если организм растет сезонно, как, например, лютик водный (рис. 4.29). Листочки, растущие в воде - более тонкие; листочки, растущие на поверхности – более объемные и широкие.

Т.е. фенотипическая пластичность – это более «тонкая» адаптация к конкретным условиям. Может проявляться как в краткосрочные, так и долгосрочные промежутки времени. Необратимые сезонные (или из-за смены других условий) изменения можно особенно отчетливо наблюдать у метамерных организмов.



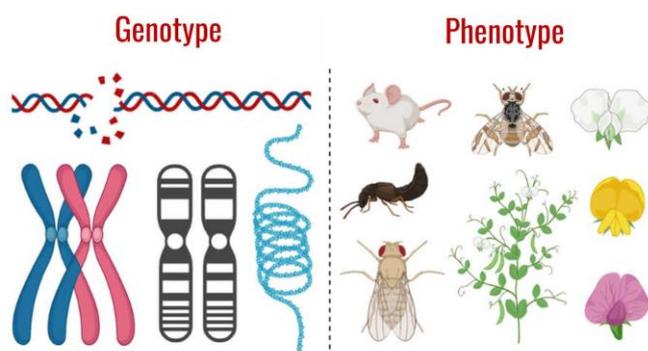
*Рис. 4.29. Лютик водный (Ranunculus aquatilis), фото John Crellin/Florallimages из Pfennig et al., 2010*

### Генотип и фенотип

Мы можем наблюдать фенотипическую пластичность, так как существует связь между генотипом и фенотипом

Генотип – совокупность всех генов организма (рис. 4.30).

Фенотип – морфологические, физиологические, биохимические, поведенческие и иные свойства организма, проявляющиеся в течение жизни (рис. 4.30).



*Рис. 4.30. Фенотип и генотип*

Фенотип – это генотип + внешняя среда + случайные изменения. И из-за сложных взаимодействий генотипа и фенотипа не всегда можно работать только с генами и частотами аллелей. Один ген может отвечать за формирование разных признаков (рис. 4.31) и за один признак могут отвечать различные гены.



Рис. 4.31. Связь генов и признаков

### Отклонения от ожидаемого фенотипа

Иногда фенотип с одним набором генов может различаться из-за различных условий. На отклонение от ожидаемого фенотипа влияет экспрессивность генов – степень фенотипического проявления признака.

При одинаковой мутации в одном и том же кодоне родопсина у разных людей тяжесть и скорость течения болезни варьируется в зависимости от генетических и средовых факторов (рис. 4.32).

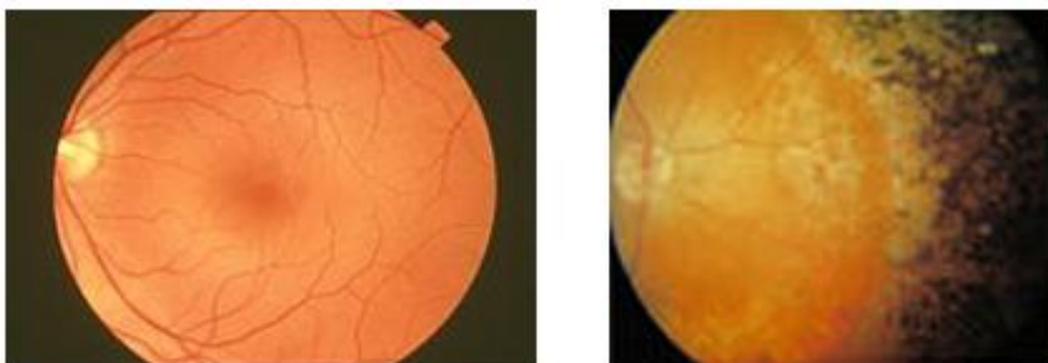


Рис. 4.32. Сосудистая оболочка глаза человека в норме и при мутации в родопсине

Отклонение от ожидаемого фенотипа может также наблюдаться при пенетрантности. Пенетрантность – фенотипическое проявление аллеля в популяции (частота проявления гена в признаках).

Пример: при мутации *Per1* и нормальном *Per2* циркадный ритм человека нормальный – неполная пенетрантность мутантного *Per1*, (на генетической основе). При мутации в *Cry1*, но при наличии постоянного цикла дня и ночи, пенетрантность неполная (средовая основа).

### Норма реакции

Фенотип сильно ограничен нормой реакции.

Норма реакции – свойство организмов; адаптивная изменчивость, пределы, в которых может изменяться фенотип под действием внешней среды без изменения генотипа. На рисунке 4.33 показана норма реакции листа лавровишни.

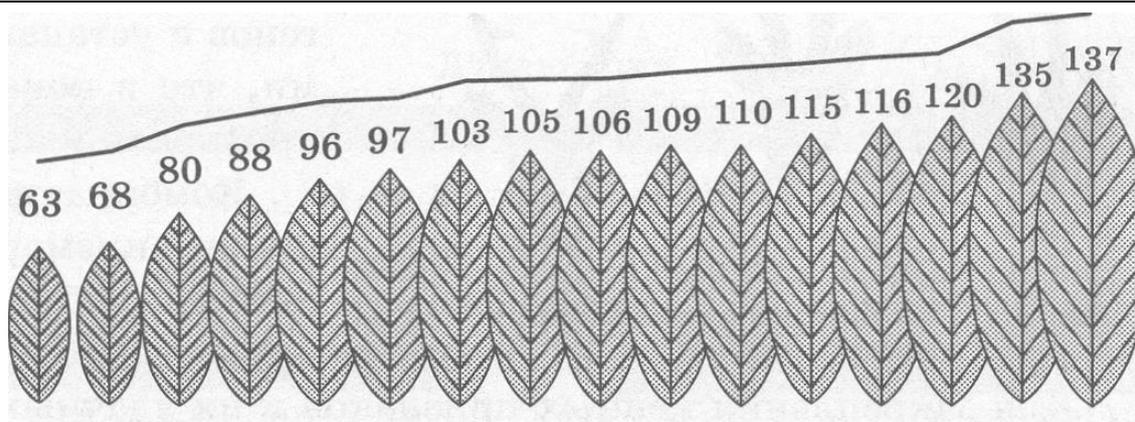


Рис. 4.33. Вариационный ряд листьев лавровишни

Фенотипическая дисперсия состоит из генетической и средовой дисперсий:

$$V_P = V_G + V_E$$

где  $V_P$  – фенотипическая дисперсия;  $V_G$  – генетическая дисперсия;  $V_E$  – средовая дисперсия.

Для изучения изменчивости важно разложить её на компоненты, определяющиеся действием разных причин. Соотношение компонентов позволяет определить генетические свойства популяции, в особенности степень сходства между родственниками.

#### Средовая дисперсия

Вся изменчивость негенетического происхождения имеет следующие причины:

- питание;
- климат;
- материнский эффект;
- обучение;
- случайные события «Шум» (в т. ч. онтогенетическая изменчивость);
- и другие.

#### Эпигенетическое наследование и изменчивость

Большую роль в изменчивости играет эпигенетическое наследование.

*Метилирование* – изменение активности молекулы ДНК (путем присоединения метильной группы), без изменения самой последовательности. Метильные группы не изменяют структуру кодируемого белка, но может влиять на экспрессию генов.

На рисунке 4.34 показаны мышки с одинаковым генотипом, но с разным паттерном метилирования, поэтому одна мышка имеет кривой хвостик.

Про эпигенетическое наследование проводился эксперимент на мышах: долгосрочный эффект воспитания может играть большую роль даже через несколько поколений (рис. 4.35).



Рис. 4.34. Мыши с одинаковым генотипом, но с разным паттерном метилирования

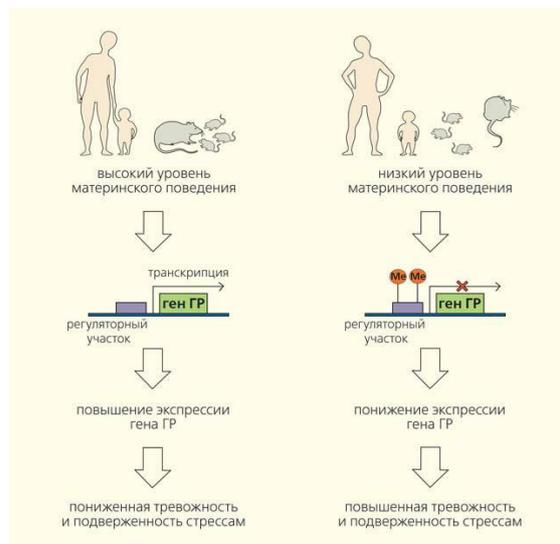


Рис. 4.35. Долгосрочный эффект воспитания (иллюстрация с [elementy.ru](https://elementy.ru))

### Морфозы и фенкопии

*Морфозы и фенкопии* – это ненаследственное изменение фенотипа под воздействием внешних факторов.

Отметим, что *морфоз* – более узкое понятие, эти модификации всегда неадаптивные.

*Фенкопия* – модификации, соответствующие известным мутациям. Фенкопии - могут быть и нейтральными (изменение окраски и т.д.).

Примеры морфоза:

- одинаковый фенотип вызывает применение талидомида (снотворное) и мутация в VIII хромосоме (синдром фокомелии). Если это снотворное употребляли беременные женщины, то их беременность протекала не очень хорошо и дети могли родиться без конечностей.
- одинаковый фенотип вызывает как применение эфира и повышенной температуры, так и гомеозисная мутация *ubx*.

### Онтогенетическая изменчивость

Разные фенотипы (рис. 4.36) могут возникать при одном генотипе из-за разницы в:

- активности генов;
- активности желез внутренней секреции;
- соотношению процессов роста и дифференцировки в различные возрастные периоды.

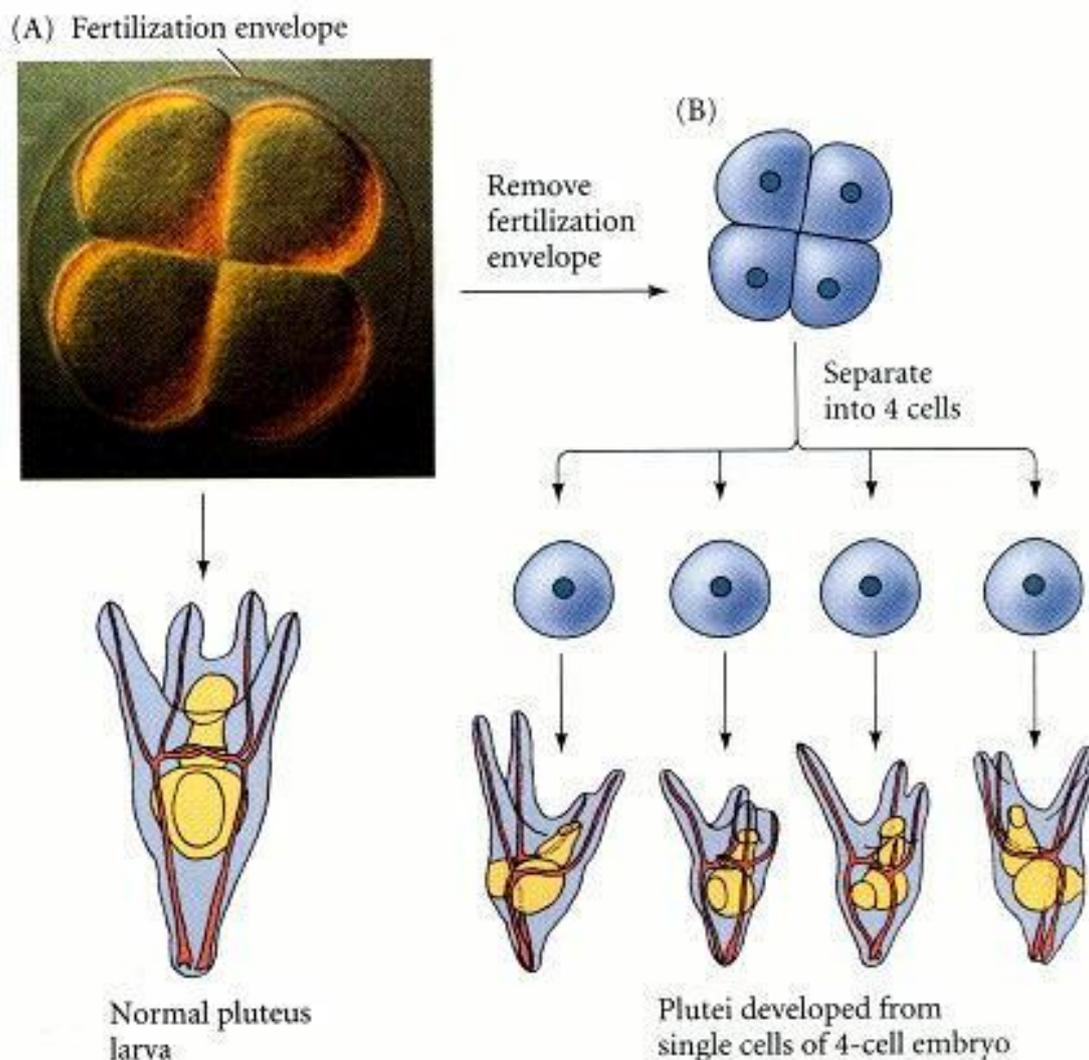


Рис. 4.36. Онтогенетическая изменчивость

### Заключение

Каждая особь благодаря изменчивости несет в себе набор уникальных признаков, наборов генов и мутаций. При полиморфизме различия могут проявляться в морфологии, обмене веществ, плодовитости, поведении и т.д. Чем выше изменчивость, тем с большей вероятностью вид приспособится к изменяющимся условиям. А, как мы помним, естественный отбор – это выживание наиболее приспособленных особей.

## Лекция 5. Движущие силы эволюции: естественный отбор

### 5.1. Борьба за существование (введение)

Борьба за существование – это весь спектр экологических взаимодействий организма с окружающей средой, направленный на выживание в условиях конкуренции за ресурсы. Результат борьбы за существование – естественный отбор (дифференциальная выживаемость и дифференциальное размножение: выживают наиболее приспособленные и потомство оставляют также наиболее приспособленные).

В XIX веке Томас Мальтус высказал мысль, что человечество рано или поздно столкнется с мальтузианской ловушкой (рост популяции превышает рост ресурсов настолько, что население начинает страдать от нехватки ресурсов (пищи и пр.)) (рис. 5.1). Мальтус отмечал, что рост не может быть бесконечным: его сдерживают паразиты, хищники, болезни и количество доступной пищи.

Идея Мальтуса : народонаселение растёт в геометрической прогрессии, а средства существования - в арифметической. Но он подчеркивал: любая популяция, если дать ей возможность, растет в геометрической прогрессии.

Тогда рассмотрим другой график (рис. 5.2): существует верхняя граница – переменная  $K$  – емкость среды, в которую упирается популяция. Далее бесконечного роста вверх не наблюдается.

Уравнение Ферхюльста:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

где  $r$  – среднее число выживших потомков,  $K$  – емкость среды.

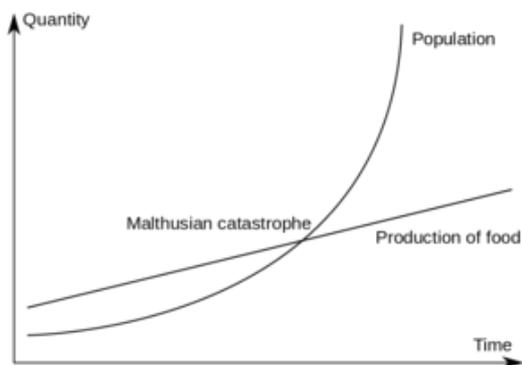


Рис. 5.1. Мальтузианская ловушка

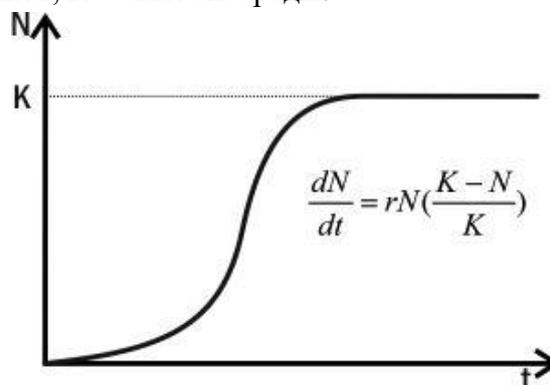


Рис. 5.2. Мальтузианская ловушка с учетом уравнения Ферхюльста

### Стратегии организмов

Экологи Роберт Макартур и Эдвард Уилсон описали типы стратегии организмов:  $K$ -стратегии и  $r$ -стратегии:

- « $K$ -отбор» – эволюция в направлении увеличения затрат на поддержание жизни взрослого организма. Человек (и др. крупные млекопитающие) является представителем  $K$ -стратегов.

- «*r-отбор*» – эволюция в направлении увеличения затрат на размножение организма. Яркий представитель: мелкие грызуны.

В мире существует баланс между *K*-стратегами и *r*-стратегами. Для разных условий обитания определенная стратегия является оптимальной. При более стабильных условиях есть возможность вкладывать ресурсы в потомство – в этом заключается эволюционное преимущество. *r*-стратегия характерна для быстроменяющихся условий.

### Принцип TRADE-OFF

Разные стратегии организмов возникли из-за ограниченности ресурсов. Э. Пианка высказала следующую мысль: «Нельзя быть одновременно салатом и кактусом». Ресурсы ограничены, приходится выбирать приоритеты, куда их направлять.

Принцип *TRADE-OFF* – перераспределение ограниченных ресурсов, как компромисс между разными жизненными функциями, делящими общий энергетический пул.

Этот принцип также отражает русская пословица: «Подмастерье всех ремёсел, мастер ни одного».

### Экологическая ниша

*Фундаментальная (потенциальная) экологическая ниша*

У каждого организма есть своя экологическая ниша.

Экологическая ниша – многомерное пространство условий среды, характеризующее границы приспособленности вида.

Экологическая ниша – это совокупность оптимальных условий, при которых данный вид может существовать и воспроизводиться.

На рисунке 5.3 показана схема распределения фундаментальной и реализованной экологической ниши. Имеем два вида: коричневые и синие усконогие раки. У коричневых раков потенциальная экологическая ниша – шире, чем у синих раков. Но находятся они только в верхней части своей ниши, так как снизу поджимают их конкуренты.

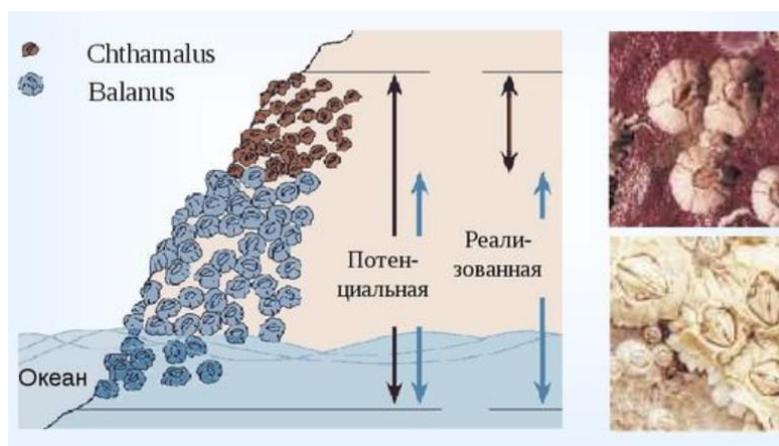


Рис. 5.3. Фундаментальная и реализованная экологическая ниша

*Реализованная экологическая ниша*

*Реализованная экологическая ниша* – многомерное пространство условий, в котором вид реально существует, т.е. это условия, где вид реально встречается в данной экосистеме, всегда составляет часть фундаментальной ниши.

Реализованная экологическая ниша всегда ниже потенциальной (рис. 5.4).

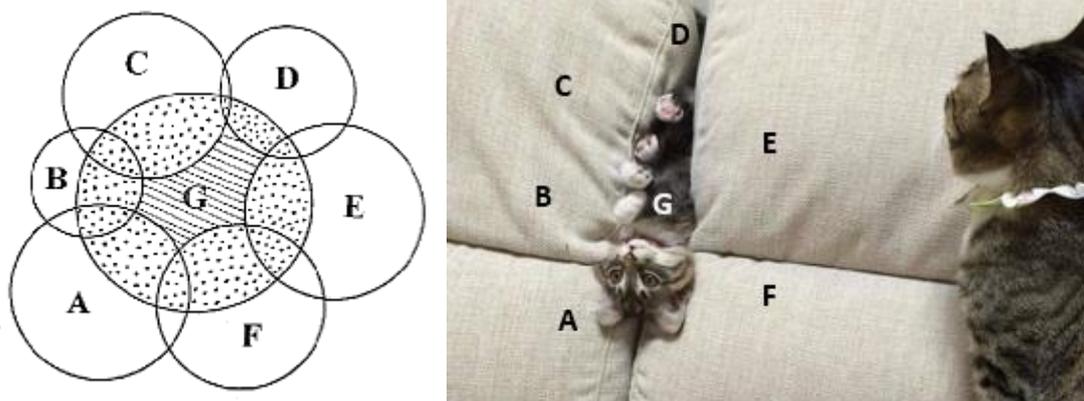


Рис. 5.4. Фундаментальная ниша (G) и ее части – реализованная экологическая ниша

### 5.2. Классификация борьбы за существование

В результате борьбы за распределение по экологическим нишам возникает борьба за существование. Классификация борьбы за существование:

1) Внутривидовая:

- групповая (между популяциями);
- индивидуальная.

Внутривидовая борьба – самая острая, так как организмы конкурируют за один и тот же конкретный ресурс.

2) Межвидовая:

- конкуренция;
- трофические связи (отношения: хищник – жертва / паразит – хозяин);
- сожительство (мутуализм).

3) С природными (абиотическими) условиями:

- ограниченность ресурсов
- массовая элиминация (катастрофы)

### 5.3. Естественный отбор

Результат борьбы за существование – естественный отбор. Это понятие имеет несколько определений.

*Естественный отбор* (= дифференциальное размножение) – зависимость скорости размножения объекта от его наследственных свойств (лекции А.В. Маркова).

*Естественный отбор* – дифференциальное выживание (учебник А.С. Северцова).

*Естественный отбор* – любая стойкая разница по приспособленности у фенотипических классов биологических объектов (учебник Д. Футуямы).

### Приспособленность

*Приспособленность* – относительная скорость размножения (лекции А.В. Маркова).

*Приспособленность* – отношение численностей генотипов и фенотипов (абсолютная) или частот генов (относительная) в последовательных поколениях (учебник А.С. Северцова).

Главная составляющая приспособленности – это репродуктивный успех. Составляющие репродуктивного успеха:

- выживаемость – вероятность выживания (до репродуктивной стадии);
- плодовитость – среднее число потомков.

Обратная сторона отбора – это элиминация:

- избирательная (выживают те, кто приспособился к самым экстремальным условиям);
- неизбирательная (выживают те, кто не попал под «пресс отбора» в результате катастрофы).

### Формы естественного отбора

Естественный отбор (рис. 5.5) разделяется на:

- движущий;
- стабилизирующий
- балансирующий.

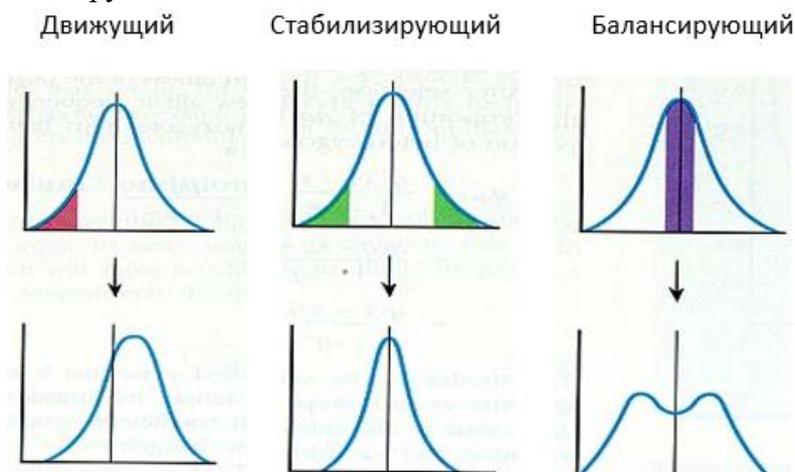


Рис. 5.5. Формы естественного отбора

### Движущий отбор

Движущий отбор:

- возникает в меняющихся условиях;
- на первом этапе материалом для него служит комбинативная изменчивость (признаки смешиваются и отличаются у каждого отдельного представителя);
- формируются новые признаки;
- происходит рассогласование корреляций.

Онтогенез связан на разных уровнях. Онтогенетические корреляции – взаимодействия развивающихся частей организма, основанных на принципе обратной связи:

1. Геномные – явление эпистаза, сцепления, плейотропии, аллельных и других взаимодействий генов, поддерживающих нормальный ход развития.

2. Морфогенетические – эпигенетические взаимодействия, обеспечивающие устойчивость морфогенеза и пространственную структуру тела многоклеточных.

#### Стабилизирующий отбор

Основные особенности стабилизирующего отбора (рис. 5.6):

- возникает в неизменных условиях, либо когда движущий отбор по одним признакам уравнивает движущий отбор по другим;
- происходит установление корреляций;
- происходит накопление нейтральной изменчивости.



Рис. 5.6. Стабилизирующий отбор

Пример давления стабилизирующего отбора – это мухи-пестрокрылки. Их личинки развиваются в галлах (рис. 5.7). Личинками питается множество хищников, но средние по размеру галлы не становятся жертвами ни дятлов, ни наездников.



Рис. 5.7. Галлы, в которых развиваются личинки мух-пестрокрылок

#### Балансирующий отбор

*Балансирующий отбор* – комплекс различных селективных процессов, которые поддерживают, повышают или регулируют генетическую изменчивость, большая часть которой благоприятна. График признаков балансирующего отбора растягивается (рис. 5.8). Балансирующий отбор разделяется на:

- Дизруптивный отбор
- Отбор на гетерозиготность
- Частотно-зависимый отбор
- Плотностно-зависимый отбор

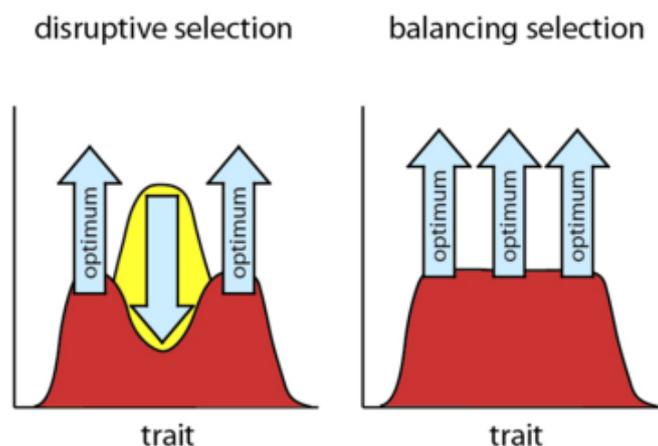


Рис. 5.8. График признаков балансирующего отбора

Яркий пример балансирующего отбора – божьи коровки *Adalia bipunctata* (рис.5.9). Сезонные колебания численности разных форм:

- «красная» форма (лучше переносит зимовку, преобладает весной);
- «черная» форма (интенсивнее размножается летом, преобладает осенью).



Рис. 5.9. Две морфы божьих коровок *Adalia bipunctata*

#### *Дизруптивный отбор*

При дизруптивном отборе отсеиваются средние варианты, а крайние, наоборот, поддерживаются. Яркий пример дизруптивного отбора – это головастики *Sphaerium multiplicata*. Головастики, приспособленные к питанию на одном из двух распространённых источников пищи (беспозвоночные или детрит), обладают преимуществом над промежуточными формами.

#### *Обратный частотно-зависимый отбор*

Рассмотрим зависимость приспособленности от частоты аллеля при обратном частотно-зависимом отборе.

Пример: равновесие между формами цихлид (*Perissodus microlepis*) (рис. 5.10) с правым и левым ртом: при высокой частоте одной из них преимущество получает другая.

#### *Положительный частотно-зависимый отбор*

Существуют такие ситуации, когда редким видом быть менее выгодно. Рассмотрим зависимость приспособленности от частоты аллеля при положительном частотно-зависимом отборе.

Пример: в каждой из географических рас бабочек *Heliconius* (рис. 5.11) свой устоявшийся паттерн окраски, по которому его распознают местные птицы. Иммигрантов других рас птицы не распознают как несъедобных. Гибридная зона между расами очень мала.

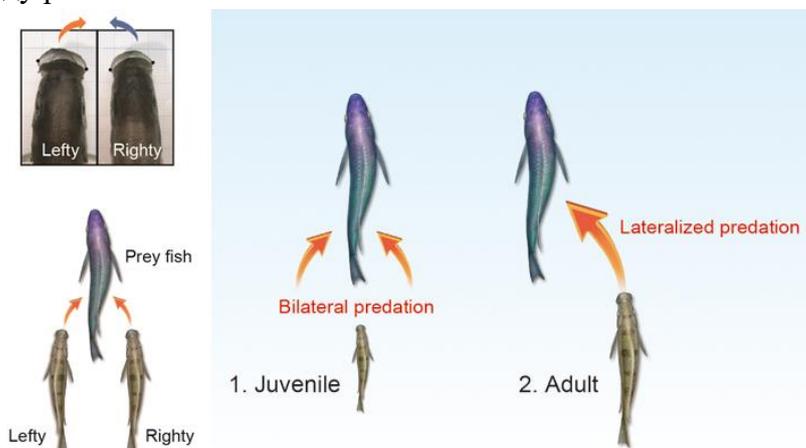


Рис. 5.10. Рыбы цихлиды

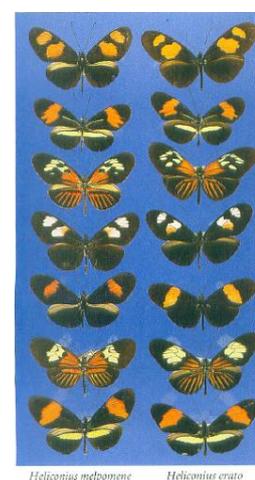


Рис. 5.11. Бабочки *Heliconius*

#### *Частотно-зависимый отбор*

Еще один пример частотно-зависимого отбора – это популяция петухов, в которой появился один сильный агрессивный петух, который сразу получает преимущество при спаривании. Если у него будет много детей, которые получают по наследству эту силу и агрессивное поведение, тогда с каждым поколением таких крупных петухов будет становиться все больше и они будут тратить слишком много своих ресурсов на выяснение отношений. Тогда преимущество получают более слабые петухи. Но оно вновь пропадает по мере того, как их число в популяции растет (Кайданов, 1966).

#### *Плотностно-зависимый отбор*

При плотностно-зависимом отборе успешность передачи аллели в популяции зависит от того, насколько он распространен.

Пример: с увеличением численности *Tortrix viridana* паразиты-наездники поражают главным образом более крупные куколки листоверток (рис. 5.12, 5.13), при спаде численности – куколки любых размеров (Семевский, 1979).



Рис. 5.12. Закрученные листья листоверток



Рис. 5.13. Листовертки *Tortrix viridana*

### Групповой отбор

*Групповой / родственный отбор (kin selection)* – отбор по признакам, важным для группы. Суть группового отбора – альтруистические признаки уменьшают приспособленность особи, но приносят пользу другим особям в популяции.

Джон Холдейн высказал такую интерпретацию понятия группового отбора: «Я бы отдал жизнь за двух братьев или восьмерых кузенов». Существует правило Гамильтона: ущерб, который понесет особь, перевешивает степень пользы, которую получит родственник:

$$rb > c,$$

где  $r$  – степень родства между альтруистом и объектом альтруизма,

$b$  – выгода для родича, которую даст помощь альтруиста,

$c$  – ущерб, который он понесет (скрещения от англ. relatedness, benefit и cost).

Помимо родственного отбора существует альтруизм, который уменьшает приспособленность организма, но приносит пользу другим особям в популяции.

Реципрокный альтруизм заключается в следующем утверждении: «Ты - мне, я - тебе».

На этом этапе возникает проблема: всегда существуют эгоисты, которые станут принимать помощь, ничего не давая взамен. Эгоисты побеждают альтруистов внутри группы, но группы альтруистов побеждают группы эгоистов.

Примеры:

- летучие мыши вампиры живут большими скоплениями в пещерах и кормят сородичей, если тем нужна помощь;
- детские сады у сурикатов (рис. 5.14);
- многие приматы, живущие группами, предупреждают сородичей об опасности (рис. 5.15).



Рис. 5.14. Детские сады у сурикатов

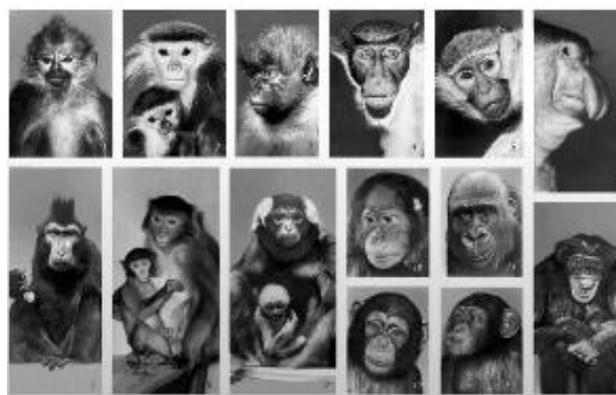


Рис. 5.15. Приматы

В условиях бескислородной среды бактерии формируют колонии-пленки, чтобы держаться на поверхности, но для этого клетки вынуждены синтезировать особые вещества (рис. 5.16, 5.17). «Эгоисты» не синтезируют мат, а при увеличении их численности мат тонет (Rainey, 2003).

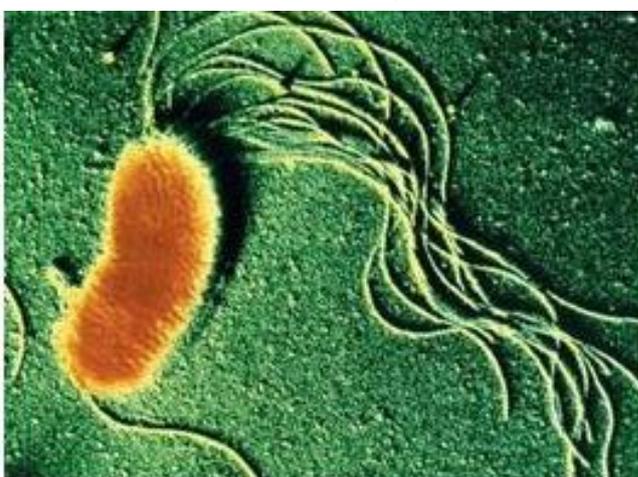


Рис. 5.16. Бактерия *Pseudomonas fluorescens*

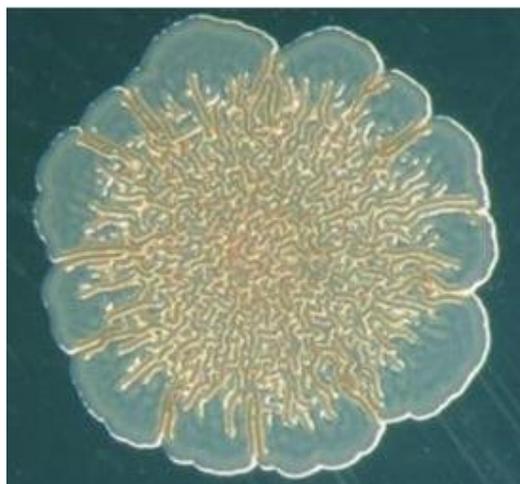


Рис. 5.17. Колония бактерий-мутантов *Pseudomonas fluorescens* на поверхности питательной среды

### Искусственный отбор

Основоположник идеи искусственного отбора – Дмитрий Константинович Беляев (1917 – 1985). По Дарвину эволюция протекает медленно, но Беляев заметил, что у норок (рис. 5.18) на зверофермах изменчивость окраски меха выше, чем у диких предков.

Эксперимент для изучения искусственного отбора Беляев провел с лисами (беляевские лисы). Результаты:

- 1) Одомашненные лисы
  - ухудшилось качество меха;
  - разброс окраски;

- укороченные лапы, вислоухость, хвост колечком;
  - черепа короче и более округлые;
  - предпосылки полиэтничности.
- 2) Дикие лисы
- нет изменчивости окраски;
  - мех высокого качества;
  - моноэстричность.



Рис. 5.18. Варианты окраски: а - б – диких норок; в – з – искусственных пород (Сергина и др., 2015)

Д.К. Беляев ввел такое понятие как *дестабилизирующий эффект отбора* – дестабилизация признаков под влиянием меняющихся условий, одомашнивание может происходить очень быстро.

*Поведение* – сложный признак, формируется в результате взаимодействия генов и условий внешней среды. Отбор на дружелюбность запустил каскад изменений и проявление ранее скрытой изменчивости (Belyaev, 1969; Беляев, 1972).

Множественное действие гена: один ген может влиять на развитие нескольких признаков.

Коррелятивные эффекты отбора – дестабилизация онтогенеза. При отборе на отсутствие агрессивности к человеку проявился эффект дестабилизации – нарушились природные циклы линьки, и изменились некоторые морфологические признаки.

Дестабилизация признака, зафиксированная в палеонтологической летописи: нижнекемловейские остракоды *Lophocythere* (рис. 5.19) с мозаичным сочетанием признаков (Шурупова, 2021):

- 166 млн лет назад – становление рода в Среднерусском море. Давление дестабилизирующего отбора → мозаичная морфология.

- 164 млн лет назад – становление адаптивной нормы, четко разграничиваются виды.

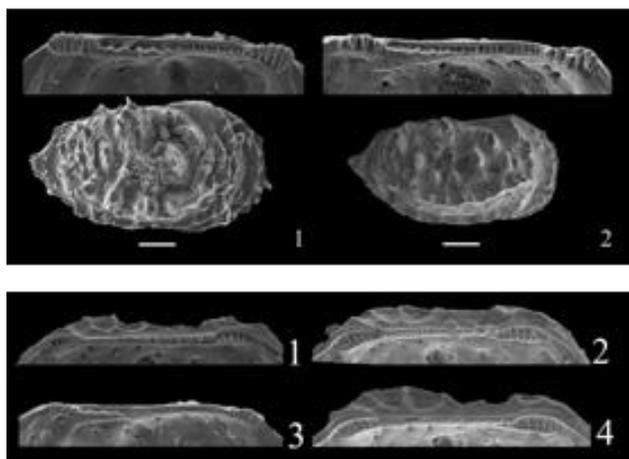


Рис. 5.19. Нижнекембрийские остракоды *Lophocythere*

### Дестабилизирующий отбор и человек

В эксперименте с одомашниванием лисиц Беляев выяснил, что некоторые черты у лисиц возникают из-за изменения скорости развития признаков в онтогенезе.

*Гетерохрония* – изменение скорости развития каких-либо признаков в онтогенезе.

По всей видимости гетерохрония произошла и с нашими предками (рис. 5.20): череп человека больше похож на череп шимпанзенка. Т.е. в антропогенезе должен был участвовать дестабилизирующий отбор.

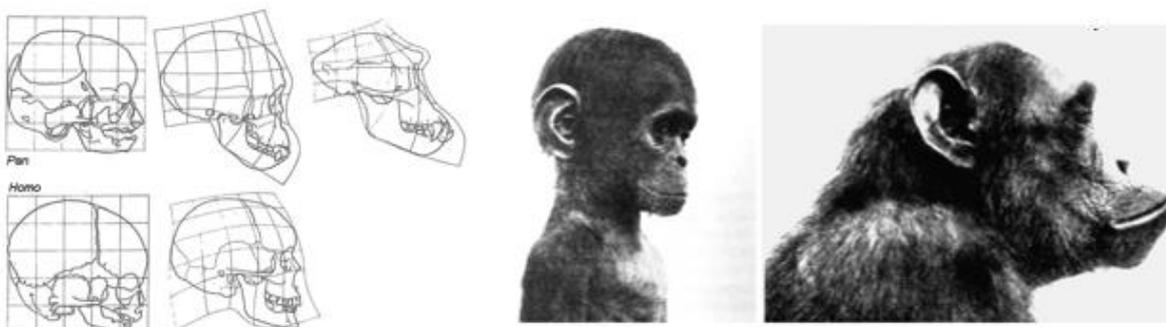


Рис. 5.20. Сравнение черепа человека и черепа шимпанзе

### Половой отбор

В своих воспоминаниях Дарвин писал: «Было время, когда я содрогался от самой мысли о павлиньих глазках, но я преодолел эту фазу, и теперь меня беспокоят некоторые детали этой структуры. От одного вида пера в павлиньем хвосте меня бросает в дрожь!».

Рассмотрим вопрос: если такое оперение приносит пользу павлинам в борьбе за выживание, тогда почему оно только у самцов.

*Теория полового отбора*

В своем труде «Происхождение человека и половой отбор» (1871) Дарвин писал: «Нельзя думать, чтобы, например, самцы райских птиц или павлинов давали себе столько труда, поднимая, распуская и приводя в дрожание свои великолепные перья перед самками, без всякой цели».

Половой отбор - один из видов естественного отбора. Он играет важную роль при видообразовании, вымирании и т.д. Иногда половой отбор может действовать «в противовес» естественному.

Пример: у самцов остракод (рис. 5.21) есть мускулистая лапка, которую они используют для брачных ритуалов. Перед спариванием самец несколько раз крутит раковину самки. Эта лапка делает самцов менее устойчивыми, им сложнее передвигаться.

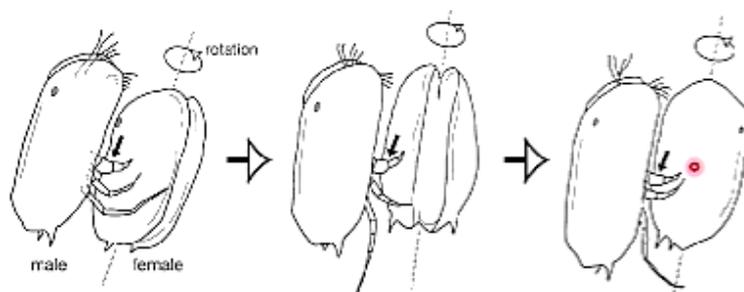


Рис. 5.21. «Брачный ритуал у остракод *Vicornocythere bisanensis* (Ozawa, 2013)

В результате полового отбора возникает половой диморфизм (рис. 5.22) – явление, когда особи разных полов могут различаться:

- по размеру;
- по морфологии некоторых признаков;
- по окраске;
- по поведению и т.д.

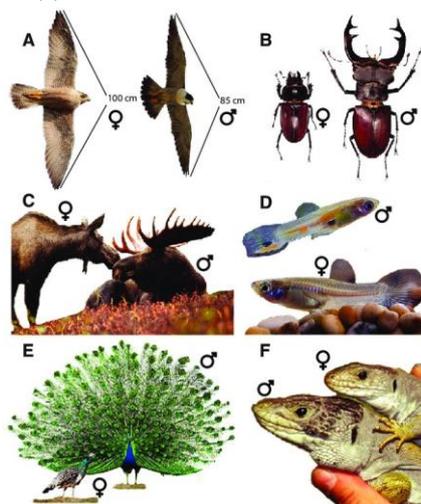


Рис. 5.22. Половой диморфизм

Еще один пример полового диморфизма – осьминоги-аргонавты (рис. 5.23). Размеры самок аргонавтов: до 30 см (10 см – раковина), самцов – около 2 см. Самцов описали только в конце 19 века. Они имеют специальное щупальце – гектокотиль, которое отрывается от самца и попадает к самке. Ранее оно описывалось как паразит.

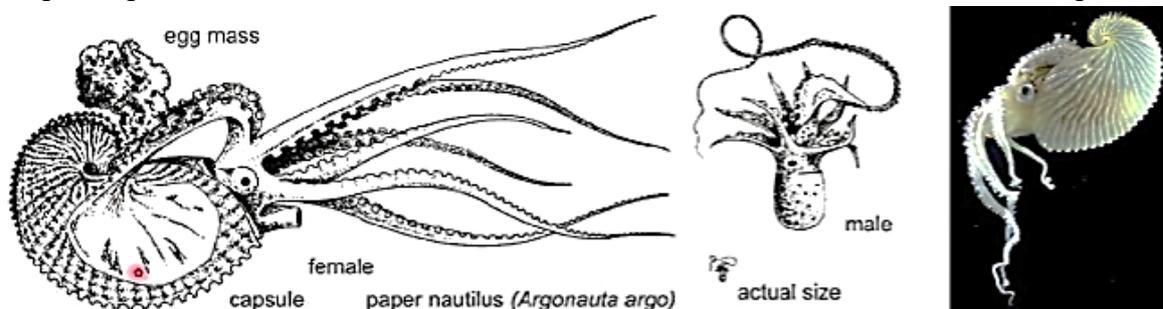


Рис. 5.23. Осьминоги-аргонавты

У некоторых удильщиков (сем. Caulophrynidae, Ceratiidae, Neoceratiidae и Linophrynidae) самцы карликовые, сильно отличаются по морфологии, поведению, питанию, образу жизни (рис. 5.24). Карликовые самцы ведут специфичный образ жизни и прикрепляются к самке, чтобы провести с ней всю свою жизнь.

Специфичная адаптация возникла, по всей видимости, в результате необычных условий обитаний данного вида. Удильщики живут в абиссали, где сложно найти партнера.

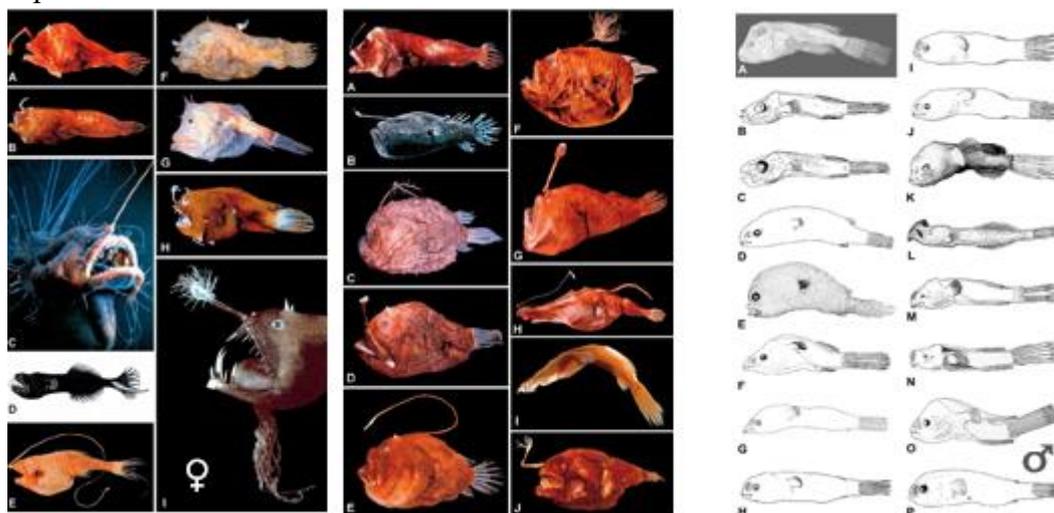


Рис. 5.24. Удильщики (сем. Caulophrynidae, Ceratiidae, Neoceratiidae и Linophrynidae)

Половой диморфизм возникает начиная с «дисбаланса» половых клеток, так как вклад особей разного пола в потомство может быть неравномерным. Самке выгодно выбрать себе самца с самыми хорошими генами. В результате может возникнуть конфликт полов.

Примеры: инфантицид у львов; насильственные спаривания у жуков-плавунцов и крякв и т.д.



Рис. 5.25. Удильщик (сем. *Caulophrynidae*, *Ceratiidae*, *Neoceratiidae* и *Linophrynidae*), прикрепленный к своей самке



Рис. 5.26. Удильщик (сем. *Caulophrynidae*, *Ceratiidae*, *Neoceratiidae* и *Linophrynidae*), прикрепленный к своей самке

#### Дисбаланс половых клеток

Рассмотрим рекорды по деторождению:

1) Женщина: 69 детей.

Книга рекордов Гиннеса (1782 г.): в 1725 – 1765 гг. жена русского крестьянина Федора Васильева рожала 27 раз: 16 раз двойни, 7 раз тройни, 4 раза по 4 близнеца.

2) Мужчина: более 700 детей.

Мулаем Исмаил (1646- 1727) – император Марокко. В книге рекордов Гиннеса: 342 дочерей и 525 сыновей.

#### Изучение полового диморфизма

Некоторые похожие признаки могут возникать у разных групп (рис. 5.27).

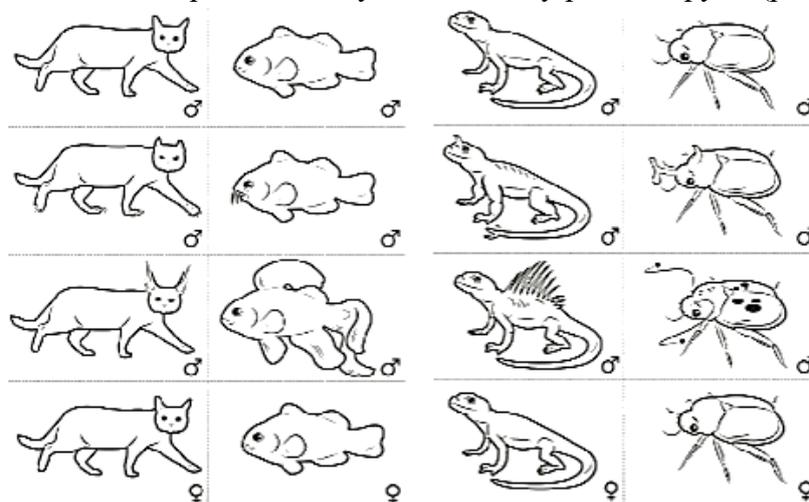


Рис. 5.27. Иллюстрация Andrew Leach

Необычные формы у особей могут появляться в результате аллометрического роста. Такие признаки в онтогенезе развиваются на поздних стадиях онтогенеза.

Пример: аллометрия (непропорциональный рост) подвергающихся половому отбору признаков у мушек *D. bifurca* и у некоторых других видов с положительной аллометрией. Числа рядом с названием признака – характеристика аллометрии (чем они больше, тем быстрее растет признак с ростом размера туловища животного) (Lüpold et al., 2016) (рис. 5.28)



Рис. 5.28. Аллометрия у некоторых видов

*Фишеровское убежание* – гипотетический механизм возникновения гипертрофированных брачных украшений, когда самки выбирают самцов с наиболее развитым привлекательным признаком. И с каждым поколением этот признак становится все более гипертрофированным.

Пример: павлинье оперение (рис. 5.29). Предпочтение гипертрофированным брачным украшениям будет отдаваться больше.

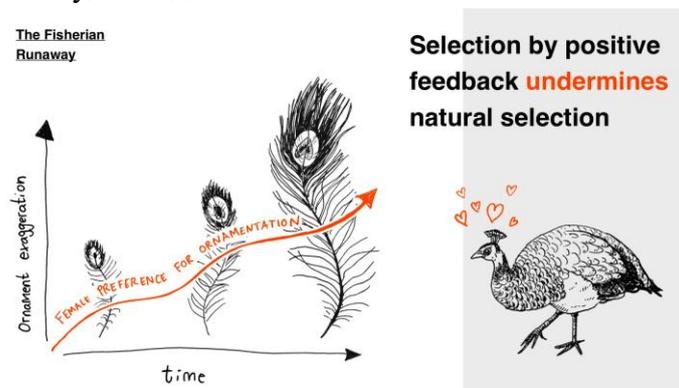


Рис. 5.29. Изменение размера оперения павлина

Виды полового отбора:

- 1) Прямое соперничество: турниры, драки, территориальное поведение и т.п.
- 2) Выбор партнера: брачные украшения, танцы, песни и т.п. (т.е. демонстрация своего превосходства)

*Прямое соперничество*

Примером прямого соперничества являются кровопролитные битвы самцов морских слонов. Самцы сильно крупнее самок и отличаются агрессивным поведением. Самый сильный самец остается главным, а те, кто слабее уходят с поля боя и обитают на краях популяции, прячась от главного самца.

Еще один пример: красноплечий черный трупилал контролирует территорию громкими песнями, где гнездятся его самки, отпугивает конкурентов.

Особи могут демонстрировать свое превосходство и иначе: самки шалашников выбирают самцов, строящих самые красивые шалаша.

В животном мире существует такие явления как:

- брачные подарки: самцы некоторых видов членистоногих могут преподносить самкам подарки;
- брачные песни: песни самцов привлекают не только самок, но и кровососущих насекомых и хищников.
- брачные танцы;
- брачные украшения: украшения, делающие самцов более заметными для хищников, но повышают успех у самок (рис 5.30). Например у четверокрыла (козодоя) есть выросты, которые он использует в брачных ритуалах (рис. 5.31).



Рис. 5.30. Королевская райская птица



Рис. 5.31. Четверокрыл (козодой)

*Инверсия ролей*

У некоторых видов, если самцы вкладывают много ресурсов в потомство, брачные украшения будут у самок.

Пример: морские коньки и морские иглы – самцы вынашивают потомство.

*Моногамия*

Если украшения встречаются у двух полов – скорее всего это макет значит, что выбирают оба партнера, их вклад в потомство будет одинаково велик.

Пример: венценосные журавли.

Если ярко выраженного полового диморфизма не наблюдается, значит с большой вероятностью животные являются моногамными. Такими животными являются, например, степные полёвки. Интересно, что если экспериментально изменить гормональный уровень полёвки, то из моногамной она станет полигамной.

*Эволюция полового диморфизма*

Рассмотрим эволюцию полового диморфизма. Большой вклад самцов в репродуктивную систему может привести к сохранению ювенильных черт в некоторых других структурах раковины. Подобный феномен описан у кайнозойских (современных и вымерших) видов остракод.

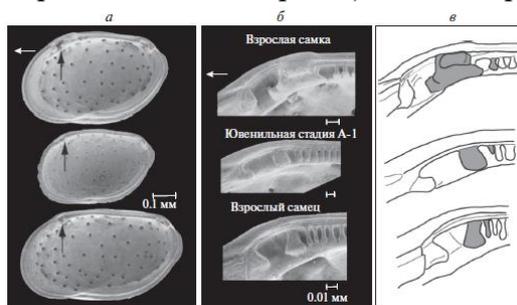


Рис. 5.32. *Loxosconcha kamiyai* - четвертичные отложения, центральная Япония из Шурупова, Тесакова, 2020 по Ozawa, 2013

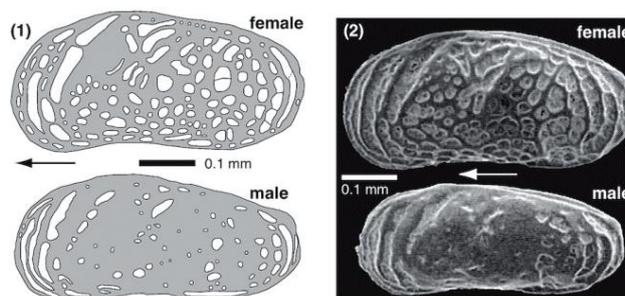


Рис. 5.33. Современные *Callistocythere pitula*, Японское море (из Ozawa, 2013 по Kamiya et al., 2001)

Аналогичные гетерохронии и половой диморфизм были обнаружены у Lophocythere: у самцов в строении замка раковины среднеюрских Lophocythere сохраняются ювенильные черты, такой облик возник за счет педоморфоза.

Ювенилизация замка раковины у самцов впервые обнаружена и у мезозойских остракод (Шурупова, Тесакова, 2020) (рис. 5.34).

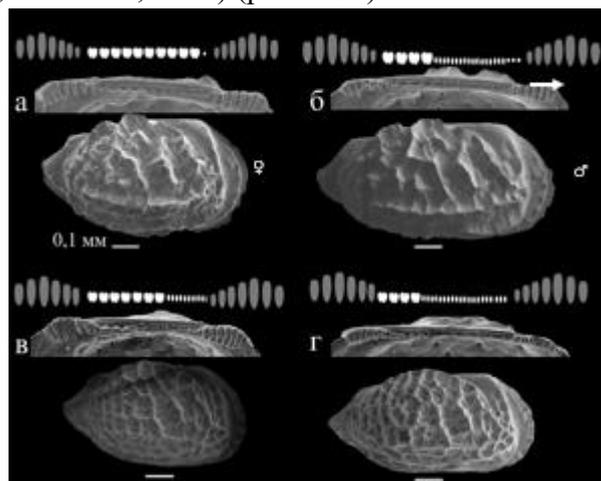


Рис. 5.34. На схематичном изображении замка: серым цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – элементы желобка. а-б – позднекелловейские L.

*acrolorphos* (Михайловцемент, Рязанская обл.); в-г – раннекелловейские *L. interrupta* (Михайловский рудник, Курская обл.)

В 2018 году было проведено исследование с целью выяснить может ли половой диморфизм привести к вымиранию. Рассмотрим итоговую схему (рис. 5.35)

- по вертикальной оси – степень удлиненности раковины ( $L \times H$ ).
- по горизонтальной – размер раковины.

У обоих видов мужские особи имеют более удлиненную раковину, чем женские особи.

Диморфизм по размеру: *K. cushmani* самцы мельче самок, *V. ponderosa* – наоборот. (Martins et al., 2018)

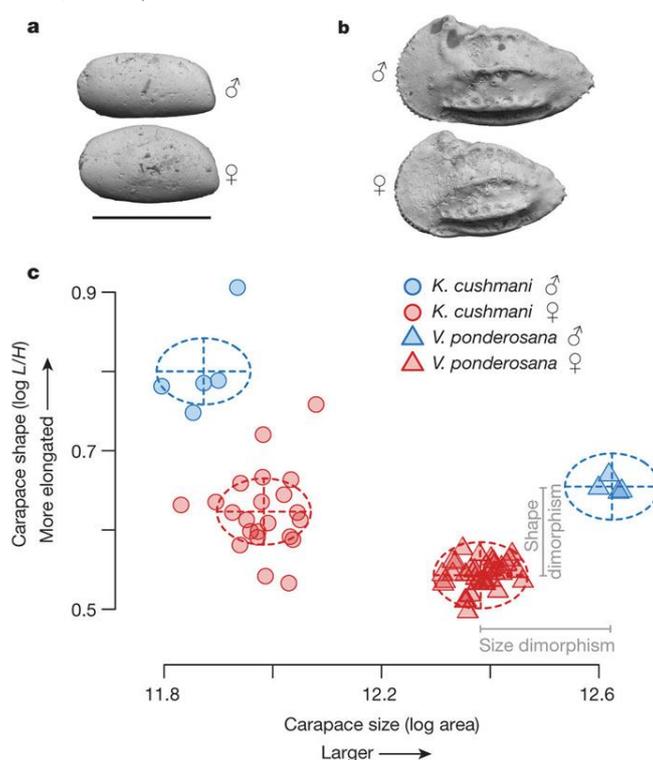


Рис. 5.35. Эволюция полового диморфизма у остракод *K. cushmani* и *V. ponderosa* (Martins et al., 2018)

В результате была построена математическая модель (рис. 5.36). По результатам анализа 93 видов остракод конца юрского периода: чем выше диморфизм, тем выше скорость вымирания (исчезновение из ископаемой летописи). Т.е. чем сильнее выражен диморфизм, тем выше вероятность вымирания (Sorci, 2003; Martins et al., 2018).

Классический пример, когда половой отбор привел к вымиранию – это олень мегалоцерас. Олени имели гигантские рога. С изменением условий обитания (произошло потепление) мегалоцерасы вымерли, а олени с более мелкими рогами остались.

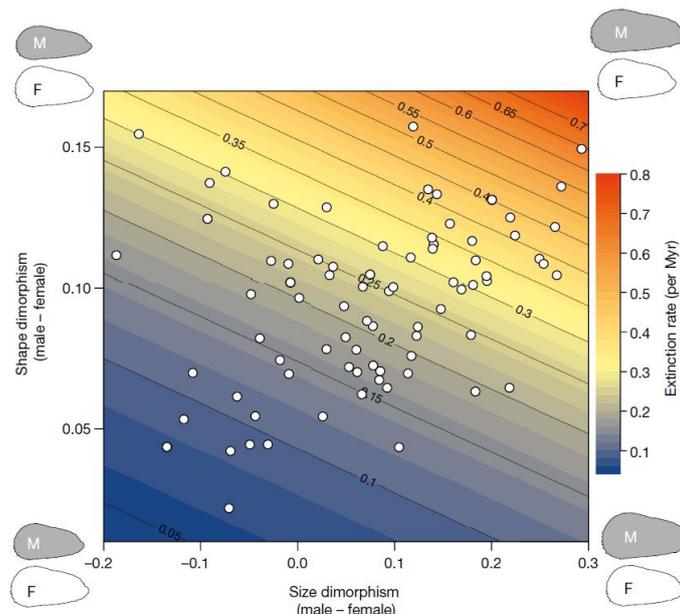


Рис. 5.36. Математическое моделирование скорости вымирания изученных видов (Martins et al., 2018)

### Закключение

Естественный отбор бывает разным и необходимо всегда помнить о концепции многоуровневого отбора: отбор по генам / по особям / по группам (табл. 5.1):

- 1) Соблюдаются интересы группы, особи и гена.
- 2) Соблюдаются интересы группы и гена.
- 3) Соблюдаются интересы особи и гена.
- 4) Соблюдаются только интересы гена.

Таблица 5.1. Концепция многоуровневого отбора

Интересы группы	Интересы особи	Интересы гена	Результат	Пример
+	+	+	Большинство адаптаций	Защитная окраска
+	-	+	Альтруизм	Забота о родственниках
-	+	+	Эгоизм, вредный для группы	Инфантицид у львов
-	-	+	«Эгоистичные гены»	Tr-, нарушители мейоза, МГЭ, вирусы...

## Лекция 6. Вид и видообразование

### 6.1. Биологический вид

Проблема биологического вида – одна из важнейших в биологии. Дискуссия о реальности вида продолжается с 18 века с того момента, когда начала формироваться биология как наука.

Вид – элементарная единица; то, в чем измеряется биоразнообразие. Существует два принципиально разных взгляда на данную проблему (табл. 6.1). Карл Линней считал, что виды четко можно отличить друг от друга (реалистичные концепции вида), Жан-Батист Ламарк считал наоборот (номиналистические концепции).

Таблица 6.1. Взгляды Карла Линнея и Ж-Б. Ламарка о биоразнообразии

Карл Линней	Жан Батист Ламарк
Эволюции нет	Эволюция есть
Виды есть	Видов
(реалистичные концепции)	(номиналистические концепции)

#### Историческая справка

Карл Линней (1707 – 1778) – основатель бинарной номенклатуры. Главный смысл: систематизация и универсальность – биологи из разных стран могут говорить на одном языке, появилась единая система называния (род, вид, автор, год): «Лисица обыкновенная, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)». Бинарная номенклатура важна, так как благодаря этому получилось унифицировать все знания, так как при описании вида может наблюдаться большой разрыв между биологическим видом и понятием, которое есть у простых людей. Классический пример: камыш и рогоз.

#### Биологическая систематика

В кодексах содержатся правила, рекомендации по описаниям новых таксонов:

- Международный кодекс зоологической номенклатуры (МКЗН)
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (МКБН)
- Международный кодекс номенклатуры прокариот (МКНП)
- Международный кодекс классификации и номенклатуры вирусов (МККиНВ)

От того, насколько хорошо изучено биоразнообразие, зависит наше выживание, развитие сельского хозяйства, медицины и в целом качества жизни. Ранее проводилась четкая граница между прокариотами и эукариотами, среди которых выделялось три ветви (грибы, растения, животные). В настоящее время эта точка зрения сильно устарела и дерево жизни (рис. 6.1) выглядит уже по-другому и уточняется каждый год.

Биоразнообразие среди ядерных организмов – велико! Животные на дереве жизни занимают лишь одну ветвь. Человек относится к группе, которая называется опистхонты. На этом дереве царства объединяют в группы, которую называют империями.

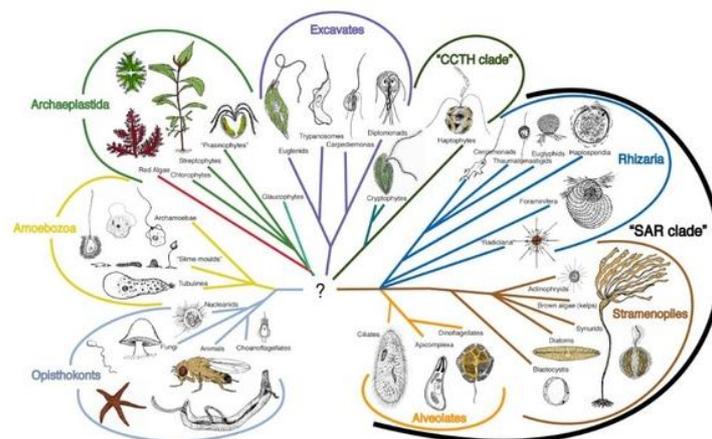


Рис. 6.1. Современное дерево жизни

Рассмотрим биологический паспорт обычной кошки:

1. Империя: Заднежгутиковые (Opisthokonta)
2. Царство: Животные (Animalia)
3. Тип: Хордовые (Chordata)
4. Подтип: Позвоночные (Vertebrata)
5. Класс: Млекопитающие (Mammalia)
6. Отряд: Хищные (Carnivora)
7. Семейство: Кошачьи (Felidae)
8. Род: Кошки (Felis)
9. Вид: Кошка (Felis catus)

Отметим, что вся систематика – иерархична (рис. 6.2). Филогенетические деревья (рис. 6.3) отражают эволюционные связи. Чем глубже изучать филогенетическое дерево, тем больше информации можно получить об общем универсальном предке.



Рис. 6.2. Биологическая систематика

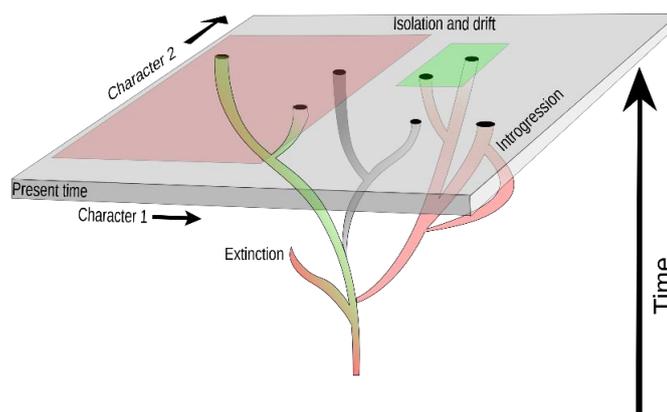


Рис. 6.3. Филогенетические деревья

Для того, чтобы отличать один вид от другого необходимы критерии:

1. Морфологический
2. Физико-биохимический;
3. Эколога-географический;
4. Кариологический (цитологический);
5. Генетический.

### **Концепции вида**

Концепции вида помогают систематизировать информацию и описывают, что такое вид. Особенно много концепций возникло в последние 30 лет. В одной из публикаций была применена следующая метафора: «Проблема биологического вида подобна мечу Экскалибуру, который Дарвин воткнул в камень и оставил нам тщетные попытки вытащить его» (Неу, 2001).

Рассмотрим несколько концепций вида.

*Типологическая концепция* вида:

1. Виды реально существуют и созданы Богом.
2. В основе каждого вида лежит некая идея.
3. Все особи несут идею вида. Изменчивость – иллюзия, результат искажения идеи.
4. Мы описываем эту идею по типовому экземпляру, «идеалу» (голотип).
5. Эволюция только скачками, мгновенно.

Главное: хиатус – разрыв между признаками, т.е. виды четко дискретны.

*Номиналистическая концепция*:

1. Видов объективно не существует, вид - не более чем название, неопределённая степень расхождения.
2. Категория вид служит для удобного описания.
3. Существует множество вариантов разделения на виды, выбирается один по условному критерию.
4. Эволюция непрерывна, границы размыты, один вид может плавно перетекать в другой.

В нашем мире встречаются двойники, которые похожи по морфологии, но при этом не скрещиваются друг с другом.

У групп особей могут наблюдаться две реально существующие особенности:

- дискретность по признакам фенотипа (не обязательно внешним);
- репродуктивная изоляция.

Любая концепция вида должна дать ответ на 3 вопроса:

- в чем причина дискретности;
- какова природа репродуктивной изоляции;
- каково соотношение этих особенностей.

«Вид – это то, что хороший систематик называет видом»

*Вид* – основное понятие в биологии.

Важно: профессиональные биологи обыватели выделяют примерно одни и те же виды.

Дарвин высказывался о понятии вида так (выдержки из его труда «Происхождение видов»):

«Из всего вышесказанного ясно, что термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения групп особей близко схожих между собой и существенно отличающихся от термина «разновидность», которым обозначают формы менее резко различающиеся и колеблющиеся в своих признаках. Также термин «разновидность» в сравнении с просто индивидуальными различиями применяется произвольно и ради удобства».

«Подводя итог вышесказанному я полагаю, что виды обладают довольно хорошо определенными границами и ни в какой период не бывает неразрешимого хаоса изменяющихся промежуточных звеньев».

«Словом, мы будем относиться к видам тем же образом, как относятся к родам те натуралисты, которые допускают, что роды – только искусственные комбинации, придуманные ради удобства. Многим такая перспектива, может быть, не улыбается, но зато мы навсегда освободимся от тщетных поисков за неуловленную до сих пор и неуловимой сущностью слова вид».

#### *Биологическая концепция вида*

Биологическая концепция вида более современная. Майр прорабатывал эту концепцию на протяжении десятилетий. Основные тезисы:

- для того, чтобы возникли адаптации и различия в морфологии, нужно остановить обмен генами между популяциями;
- вид – группа популяций, репродуктивно изолированная от других таких же групп;
- дискретность – следствие изоляции.

Концепция хорошо проработана, но во многих случаях неприменима. Современное дополнение: генный поток не более 10%.

Проблемы биологической концепции – БКВ неприменима для:

- прокариот;
- партеногенетических популяций;
- вымерших групп

#### *Морфологическая концепция вида:*

1. Изменчивость адаптивна, характеризует систему популяций и условия, в которых она обитает.
2. Вид – система популяций, внутри которой существует непрерывная изменчивость по плавно меняющимся в пределах ареала количественным признакам.
3. Критерий вида – хиатус по количественным признакам (любым).

Рассмотрим раковины амёбы (рис. 6.4, 6.5), которые внешне очень похожи, но если измерять их размеры, то соотношение диаметров и высот будет отличаться (рис. 6.6).



Рис. 6.4. *Arcella gibbosa*



Рис. 6.5. *Arcella intermedia*

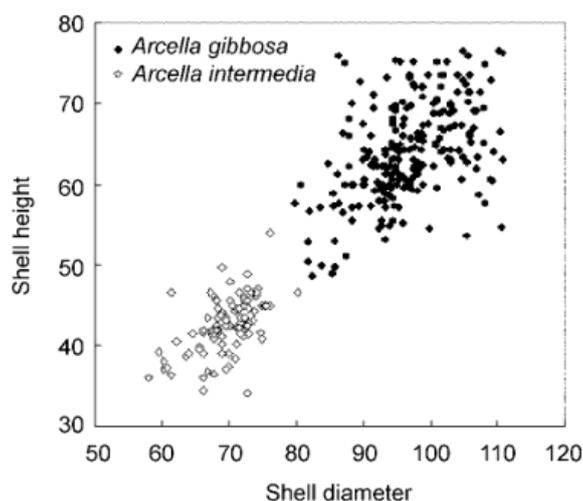


Рис. 6.6. График с соотношением диаметра и высоты раковинных амёб

Таки большие отличие морфологии (рис. 6.7, 6.8) внутри вида (дискретность внутри вида) может наблюдаться при:

- дискретности каналов развития;
- дискретности среды;
- дискретности менделирующих признаков;
- дискретности стадий развития;
- дискретности рас и подвидов;
- половом диморфизме.

#### Механизмы изоляции

Если возникнет репродуктивный барьер, в результате отбора или случайных событий, который прекратит обмен генами между разными популяциями – начнется процесс видообразования (рис. 6.10).

*Посткопулятивные механизмы изоляции* – снижение приспособленности определённых генных сочетаний или гибридов, полученных от скрещивания разных генотипов (рис. 6.11).

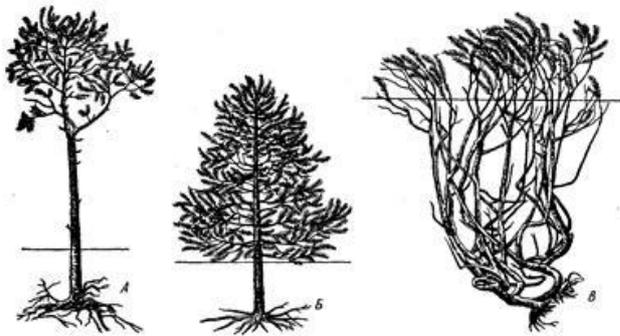


Рис. 6.7. Болотные формы сосны

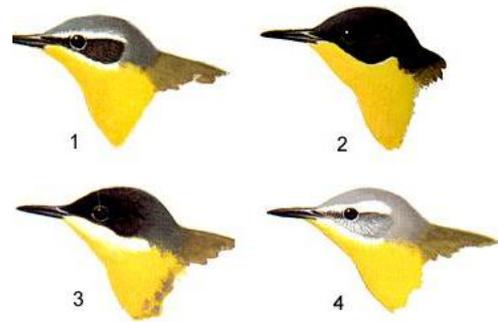


Рис. 6.8. Подвиды желтой трясогузки (*Motacilla flava*)

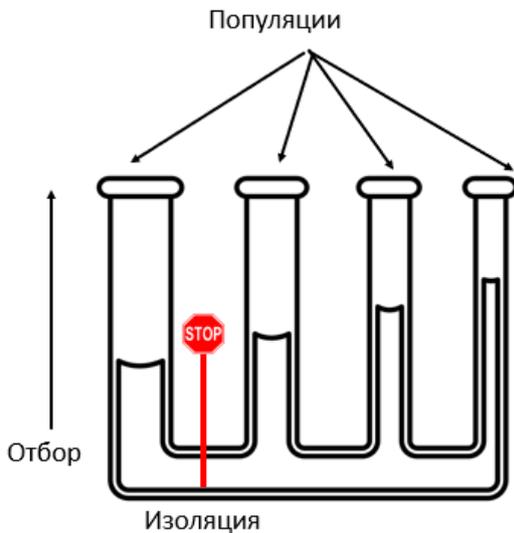


Рис. 6.10. Механизм изоляции

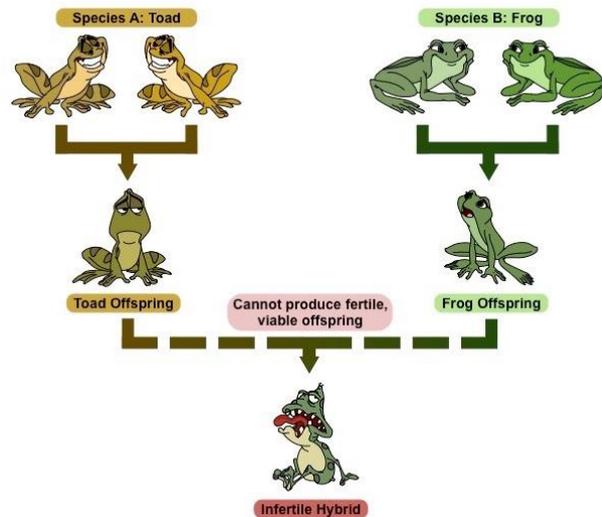


Рис. 6.11. Посткопулятивный механизм изоляции

Рассмотрим примеры:

- мул – гибрид осла и кобылы (рис. 6.12); выносливый, способный возить большие грузы, но из-за разного количества хромосом у родителей – стерильный.
- лигр – гибрид льва (самца) и тигра (самки). Самцы всегда бесплодны, самки могут приносить потомство (рис. 6.13).



Рис. 6.12. Мул

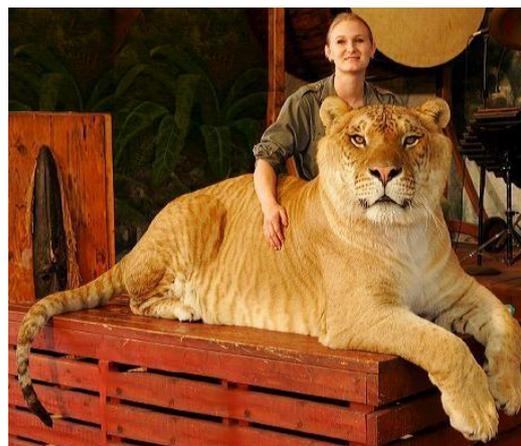


Рис. 6.13. Лигр

Прекопулятивные механизмы изоляции – механизмы, препятствующие передаче гамет другому виду. Рассмотрим два близких вида сверчков (рис. 6.14, 6.15). Половое созревание у них происходит в разное время (рис. 6.16), поэтому они хронологически разнесены друг от друга и спаривание невозможно.



Рис. 6.14. *Gryllus veletis*



Рис. 6.15. *Gryllus pennsylvanicus*

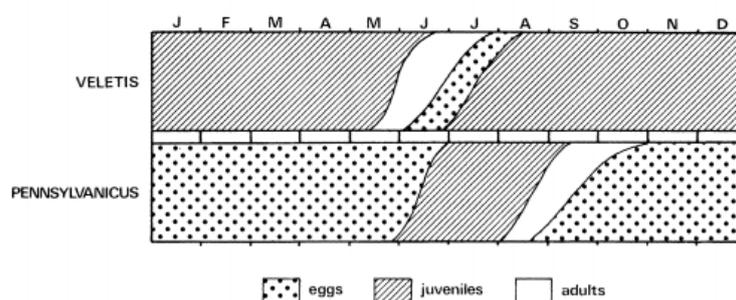


Рис. 6.16. Хронологическая изоляция

**Поведенческая изоляция** – работает система распознавания: «свой / чужой» – обмен генами прекращается, возникает репродуктивный барьер и ветви расходятся.

Существует также изоляция по местообитанию. Например, *Henosepilachna pirronica* (слева) живёт и питается на бодяке, а *H. yasutomii* – на стебле листе (рис. 6.17).

Изоляция опылителями (рис. 6.18) – возникновение барьера в результате опыления различными насекомыми.



Рис. 6.17. Божьи коровки  
*Hemosepilachna nipronica* и *H.*  
*yasutomii*



Рис. 6.18. *Gryllus pennsylvanicus*

Рассмотрим на примере остромордой (рис. 6.19) и травяной лягушек (6.20) прекопулятивные механизмы изоляции. Сезон размножения у травяной лягушки начинается на 10 дней раньше, чем у остромордой лягушки. Травяная лягушка предпочитает открытые водоемы, а остромордая – лесные. У этих лягушек разные песни, разная окраска самцов в брачный период: остромордые лягушки немного синеют, а травяные лягушки – коричневые.



Рис. 6.19. Самец остромордой  
лягушки (*Rana arvalis*)



Рис. 6.20. Самец травяной лягушки  
(*Rana temporaria*)

## 6.2. Видообразование

Видообразованием бывает филетическим и дивергентным (рис. 6.21).

*Филетическое видообразование* – постепенное изменение вида во времени из-за изменения условий (климата и пр.). На схеме приведена эволюция слонов от древних особей до современных обитателей нашей планеты.

*Дивергентное видообразование* – появление 2 – 3 новых ветвей из одной из-за географического барьера (аллопатрическое видообразование). Существует симпатрическое видообразование – возникновение новой популяции внутри родительской.

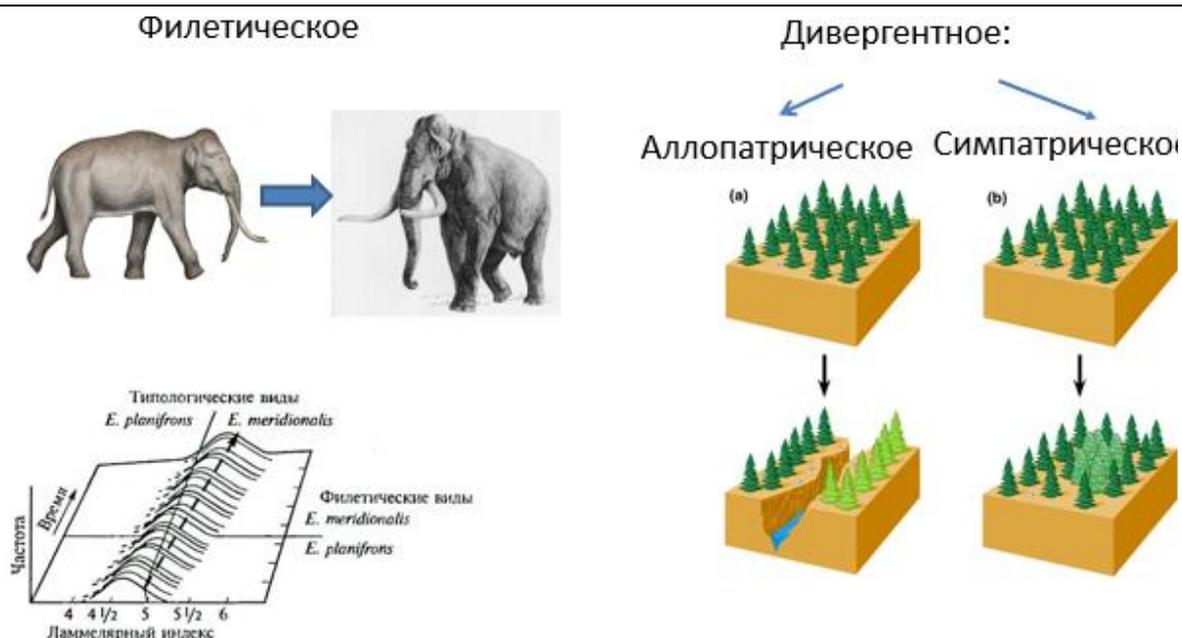


Рис. 6.21. Видообразование

Эти же явления можно описать в другой терминологии: анагенез и кладогенез (рис. 6.22).

*Анагенез* – плавное превращение одного вида в другой.

*Кладогенез* – видообразование с ветвлением.

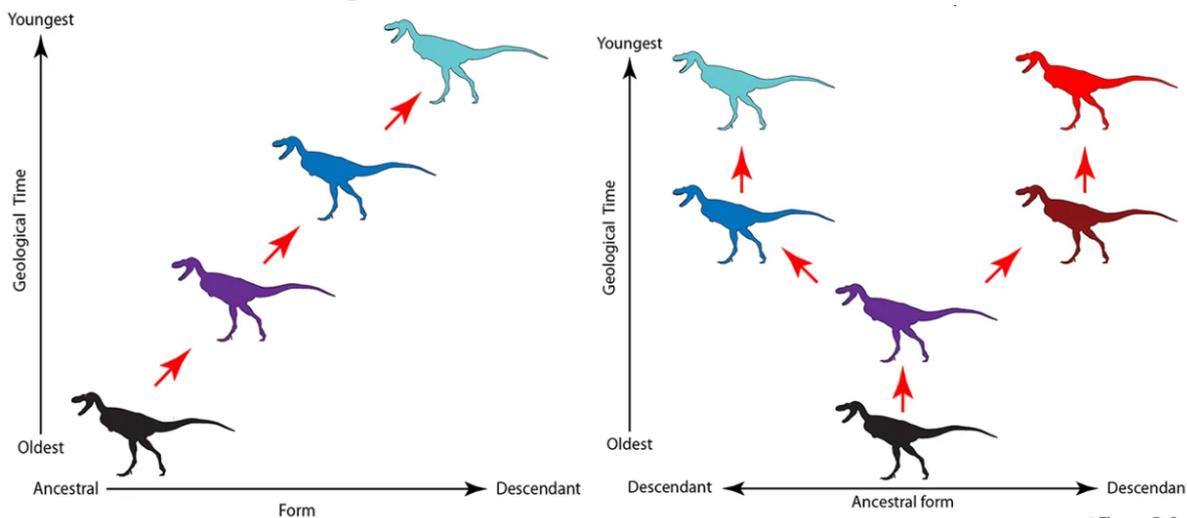


Рис. 6.22. Анагенез и кладогенез

### Скорость видообразования

Скорость эволюции и скорость видообразования могут отличаться (рис. 6.23). Чарльз Дарвин говорил о постепенном дивергентном ходе эволюции: одна ветвь постепенно переходит в другую. И в палеонтологической летописи, и среди современных организмов есть множество примеров, когда эволюция и

видообразование могут происходить скачками. Этот процесс описывает гипотеза прерывистого равновесия.

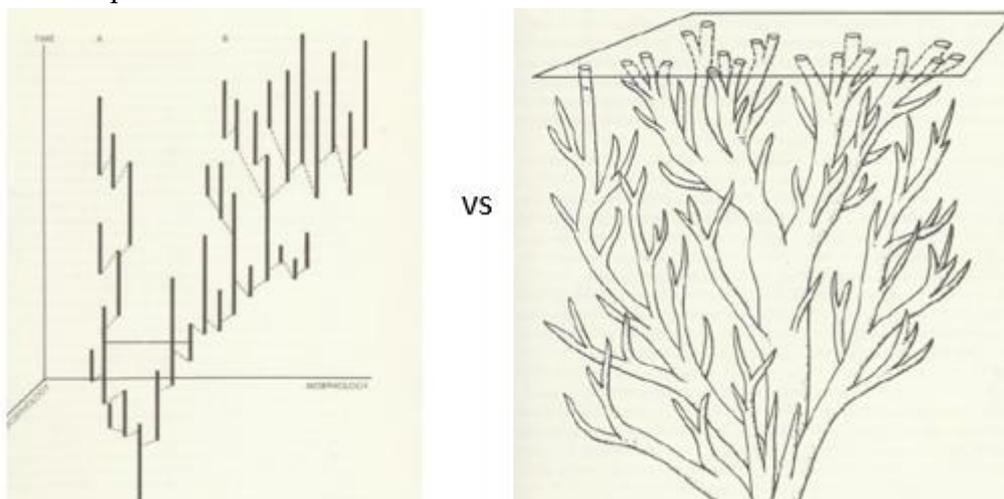


Рис. 6.23. А – гипотеза прерывистого равновесия, Б – градуализм

### Аллопатрическое видообразование

Основоположник идеи о аллопатрическом видообразовании – Эрнст Майр.

Аллопатрическое (географическое) видообразование происходит в результате формирования репродуктивного барьера за счет возникновения физического барьера (например, появление реки или горного массива) (рис. 6.24), т.е. пространственный фактор изоляции является главенствующим. Например, формирование Панамского перешейка (рис. 6.25) способствовало прекращению скрещивания беспозвоночных, оставшихся на разных краях.

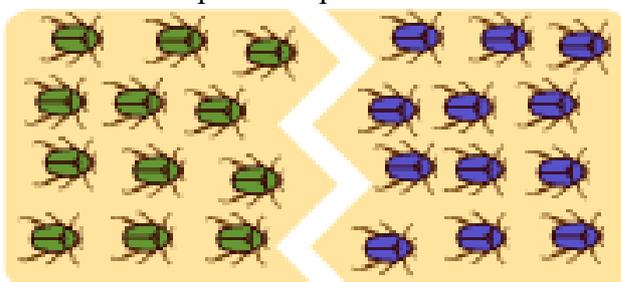


Рис. 6.24. Схематическое изображение географического видообразования

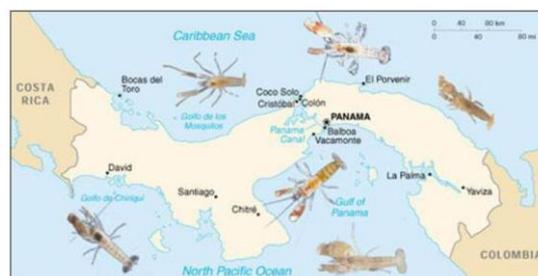


Рис. 6.25. Влияние формирования Панамского перешейка на видообразование

Механизм аллопатрического видообразования (рис. 6.26):

1. Исходная популяция
2. Возникновение пространственного географического барьера
3. Адаптация к местным условиям – дифференциация популяций: мутации, отбор, дрейф. Побочный эффект: репродуктивная изоляция (популяции не могут скрещиваться друг с другом).

Если популяции сильно разнесены географически, то они обитают в разных условиях и поэтому они быстрее могут изменяться.

4. Вторичный контакт – отбор на усиление изоляции (прекопулятивные механизмы).

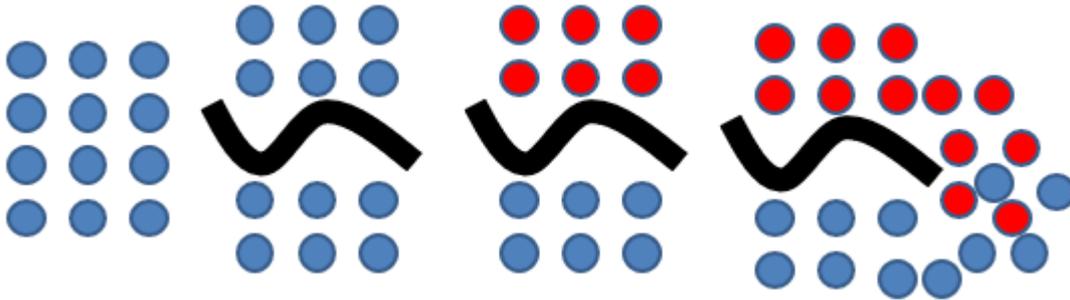


Рис. 6.26. Аллопатическое видообразование

Например, в разных семействах рыб граница между генетически отличающимися популяциями некоторых видов и между близкими видами проходит примерно в одном месте (изоляция 3-4 млн лет назад) (рис. 6.27).

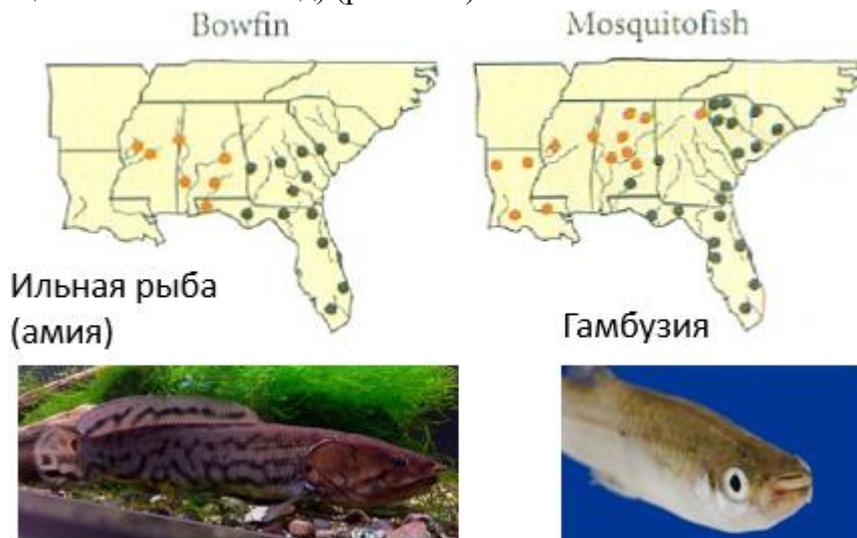


Рис. 6.27. Географический барьер у двух видов рыб

После образования Панамского перешейка в плиоцене (ок. 3 млн лет назад) возникла изоляция между популяциями морских животных из Тихого и Атлантического океанов (рис. 6.25). В лабораторных условиях близкие виды дают гибридное жизнеспособное потомство только в 1% случаев.

#### Перипатрическое видообразование

При изоляции от основной части (на самых благоприятных для вида участках) небольшой группы, последняя будет сильно подвержена генетическому дрейфу (рис. 6.28). Репродуктивная изоляция сформируется быстрее, чем при обычном аллопатрическом видообразовании (рис. 6.29)

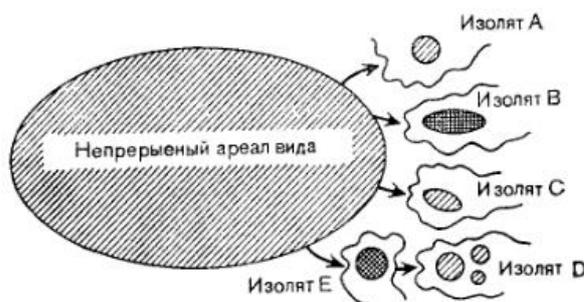


Рис. 6.28. Перипатрическое видообразование



Рис. 6.29. *Greya piperella* Greya mitellae (предковый вид)

### Экологическая сегрегация

Явление экологической сегрегации описал Александр Креславский (1948 – 2006).

Предпосылки:

- 1) Псевдонейтральная изменчивость, хорошо воспроизводящаяся в данных условиях (не обязательно генетически!).
- 2) Новый фенотип может достичь высокой частоты.
- 3) Генетическая изменчивость по выбору среды или стратегии использования ресурсов.

На примере ивовой козявки рассмотрим явление экологической сегрегации (рис. 6.30). В норме это насекомое питается ивой. Некоторые особи могут попасть на березу и дают начало новому виду.



Рис. 6.30. Ивовая козявка (*Lochmaea carpaea*), *Salix carpea*, *Betula pubescens*

### Парапатрическое видообразование

Парапатрическое видообразование – это процесс, когда между разными популяциями продолжается обмен генами, но со временем происходит дифференциация ареала на локальные популяции.

Пример: кольцевые ареалы (рис. 6.31).

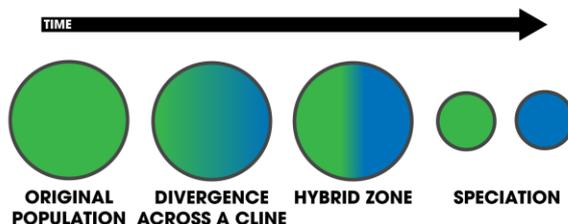


Рис. 6.31. Схематическое изображение зон кольцевого ареала

Кольцевые ареалы бывают у разных видов чаек (рис. 6.32). Они могут скрещиваться между собой в краевых точках, но при этом они различаются по морфологии, поведению. Аналогичны пример можно привести с саламандрами (рис. 6.33).

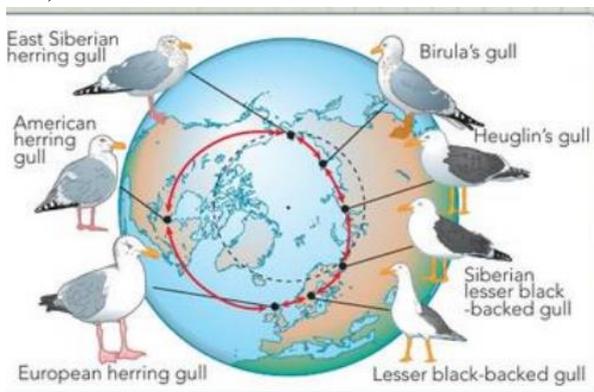


Рис. 6.32. Кольцевые ареалы чаек

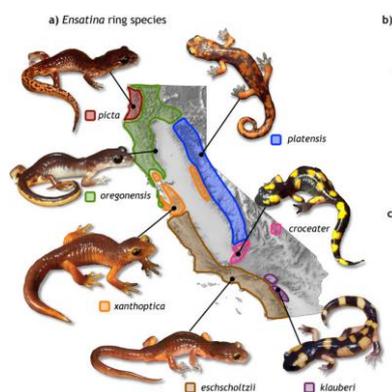


Рис. 6.33. *Greya piperella* *Greya mitellae* (предковый вид)

### Усиление репродуктивной изоляции

В процессе видообразования могут запуститься механизмы усиления репродуктивной изоляции, т.е. особи из зоны совместного обитания разных видов могут лучше различать друг друга и не скрещиваются, в отличие от особей из других частей ареала.

Рассмотрим два вида лягушек из разных частей США (рис. 6.34, 6.35). В лабораторных условиях они могли бы скреститься друг с другом, но их дети будут являться гибридами пониженной приспособленности. В естественных условиях на границе обитания своей популяции они будут четко узнавать партнера нужного вида по окраске, песне и поведению.



Рис. 6.34. Лягушка *Hyla cinerea*



Рис. 6.35. Лягушка *Hyla gratiosa* (Höbel, Gerhardt, 2003)

С зонами гибридизации существуют большие сложности, так как есть виды с перекрывающимися ареалами, где они легко скрещиваются. Пример: черные и серые вороны (рис. 6.36). Особи двух видов хорошо отличаются по оперению и морфологии. Их гибриды не отличаются по плодовитости или жизнеспособности, лишь по окраске.

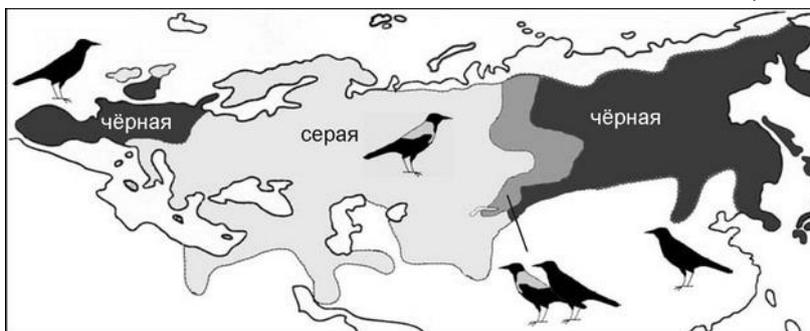


Рис. 6.36. Гнездовые ареалы и зоны гибридизации чёрной и серой ворон. По Блинову, 1998 из Северцова, 2005

Разница в экспрессии генов у разных видов ворон – всего около 0,03-0,41%. Два вида ворон скрещиваются, но маленький участок генома, отвечающий за окраску оперения и его распознавание, остается «неделимым» (рис. 6.37). В процессе видообразования большую роль сыграла хромосомная инверсия (Spoelstra et al., 2014).

Важную роль играет импринтинг у гибридов.

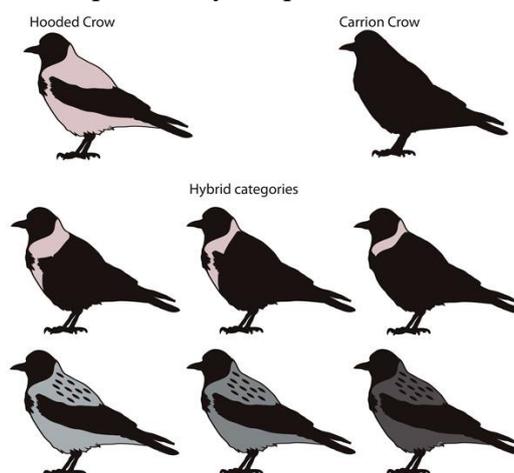


Рис. 6.37. Схематическое изображение

### Симпатрическое видообразование

Симпатрическое видообразование происходит при отсутствии географического барьера: видообразование происходит на одной территории, когда внутри материнской популяции обособливается группа и постепенно возникает новый вид.

Пример: недалеко от Австралии есть остров, на котором присутствует два вида пальм с разными сроками цветения (рис. 6.38, 6.39).



Рис. 6.38. Пальмы *Howea forsteriana*,  
*Howea belmoreana*



Рис. 6.39. Lord Howe Island, площадь  
12 км<sup>2</sup>, возраст 6,4-6,9 млн лет

Еще один пример симпатрического видообразования: муха *Rhagoletis pomonella*, которая откладывала личинки в боярышник, но постепенно перешла на яблоки (рис. 6.40, 6.41):

- 1647 – первое упоминание об американских яблоках
- 1864 – личинки *R. pomonella* впервые замечены на яблонях.

В этот момент появилась новая экологическая раса, так как в боярышнике личинки подвергаются опасности со стороны наездников, которые откладывают свои яйца в личинки мух. В новых условиях наездник *Diachasma alloeum* не мог добраться до них.



Рис. 6.40. *Rhagoletis pomonella*



Рис. 6.41. Американские яблоки

*Наездник Diachasma alloeum на яблоке,  
зараженном личинками мух*

Еще один пример: озеро Апойо (Никарагуа) возрастом ок. 20 000 лет. В озере плавают разные близкие виды рыб (рис. 6.42): вид-потомок появился около 10 000 лет назад. В лабораторных условиях они хорошо скрещиваются, однако в естественных условиях они имеют строгую положительную ассортативность, различия в кормовой базе и морфологии.

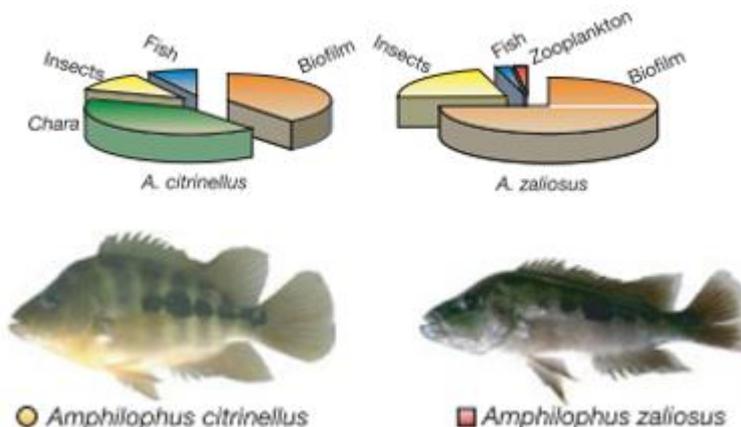


Рис. 6.42. Два вида рыб в озере Апойо (никарагуа)

«Экспериментальное видообразование»

Ученые решили провести эксперимент и проверить положительную ассортативность на плодовых мушках *Drosophila pseudoobscura* (рис. 6.43). Адаптивная дивергенция у *Drosophila pseudoobscura* привела к репродуктивной изоляции. Позднее выяснилось, важную роль в изоляции играют живущие в кишечнике мух симбионты (бактерии, дрожжи) (Sharon et al., 2010).

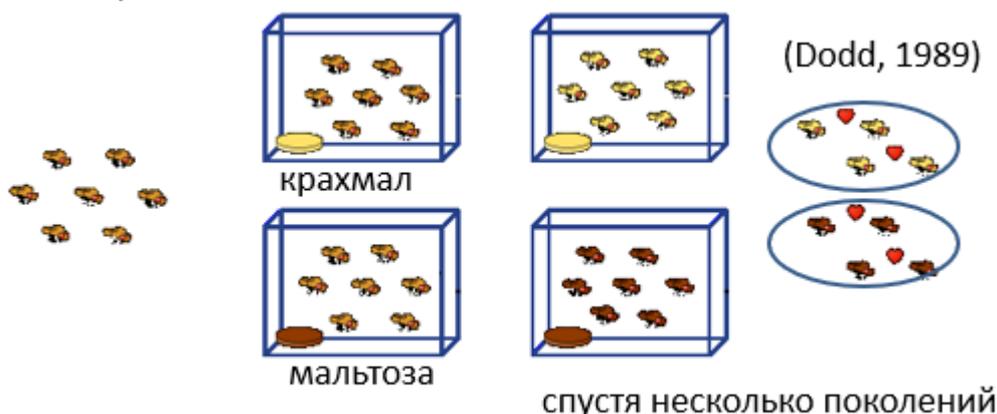


Рис. 6.43. Экспериментальная схема адаптивной дивергенции у *Drosophila pseudoobscura*

В 2014 исследователи биологического факультета МГУ начали эволюционный эксперимент на *D. melanogaster*, вдохновленный результатами Додд и Шарона. Тесты

на половую избирательность проводились спустя 1-2 года (20-40 поколений) после начала эволюционного эксперимента (рис. 6.44). Репродуктивный барьер на данный момент не возник, так как для его возникновения требуются миллионы лет.



Рис. 6.44. H – стандартный лабораторный корм  
K и C – неблагоприятный корм

### Половой отбор и видообразование

Половой отбор играет важную роль в видообразовании. Только «хорошо питающиеся самцы» могут развить затратные признаки.

Пример: результаты компьютерного моделирования (рис. 6.45) показывают, что на участках с маленькими семенами преимущество у самцов с маленькими клювами и у них хватает ресурсов отрастить «красивые» дорогостоящие красные перья на шее – «индикатор приспособленности». На участках с крупными семенами лучше живется длинноклювым самцам, а короткоклювым украшения оказываются «не по карману». Это объясняет гипотеза гандикапа: обременительный индикатор свидетельствует о высокой приспособленности.

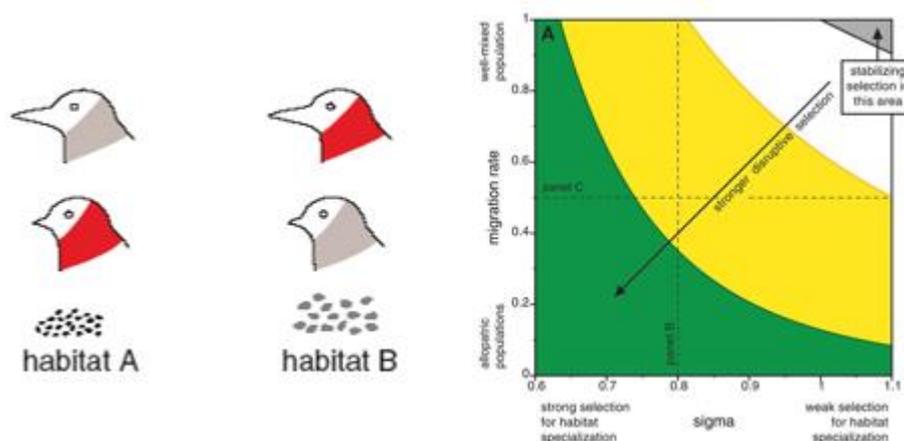


Рис. 6.45. Результаты компьютерного моделирования в эксперименте с разными видами птиц

Еще один классический пример: цихлиды из африканских озер (рис. 6.46). У многих видов цихлид в африканских озерах различия во многом основаны на распознавании «своих» и «чужих».



Рис. 6.46. Цихлиды из африканских озер

#### Видообразование путём полиплоидизации

Полиплоидизация – умножение числа гаплоидных хромосомных наборов одного вида организмов. Многие культурные растения являются полиплоидами, как например, пикульник (рис. 6.47). С возникновением полиплоида формируется и репродуктивный барьер с родительскими видами.



Рис. 6.47. Полиплоидные виды пикульника

Существует такое интересное явление, как «инфекционное видообразование» – вольбахия.

Бактерия вольбахия заражает многих членистоногих и передается только по материнской линии. Если рассматривать яйцо осы (рис. 6.48), то светлые точки внутри – это клетки вольбахии. Вольбахия может с помощью специальных регуляторных белков регулировать размножение и развитие хозяина: повысить плодовитость и жизнеспособность заражённых самок; «сместить» соотношение полов и т.д. Если зараженные самцы спариваются с незараженной самкой – у тех понижается плодовитость. Разные штаммы могут создать репродуктивную изоляцию между популяциями.



*Рис. 6.48. Яйцо осы, светлые точки – клетки вольбахии*

### **Заключение**

Каждый биологический вид является уникальным и имеет свою уникальную историю. Проблема биологического вида – одна из важнейших в биологии.

Дарвин считал дизруптивный отбор основной причиной видообразования. Но сам по себе дизруптивный отбор приведет только к появлению дискретных морф. Для видообразования нужна репродуктивная изоляция, т.е. изоляция – важный фактор эволюции!

## Лекция 7. Популяция

### 7.1. Понятие «популяция»

Популяция – единица эволюции.

Эволюционное событие – стойкое изменение генных частот в популяции.

Термин популяция в 1903 ввел датский биолог Вильгельм Йогансен (1857 – 1927): от латинского *population* – население. Термин используется не только в биологии, но и в демографии, медицине и т.д.

Понятие «популяция» можно рассмотреть с двух сторон:

#### 1) Генетика

Популяция – группа гетерозиготных особей, скрещивания которых между собой происходят чаще, чем с особями аналогичных групп того же вида. Предполагает определённую репродуктивную изоляцию и отличающийся от такового в других популяций генофонд.

Определение применимо только к организмам с половым размножением.

#### 2) Экология

Популяция – совокупность организмов одного вида, скрещивающихся между собой, длительное время обитающих на одной территории (занимающих определённый ареал) и частично или полностью изолированных от особей других таких же групп. Т.е. популяция – единый генофонд, имеющий географическую привязку.

Рассмотрим примеры того, что может выглядеть как популяция, но при этом ей не является:

- 1) Лес Пандо – колония тополя осинообразного (*Populus tremuloides*) США, штат Юта (рис. 7.1, 7.2). Лес занимает 43 Га, вес примерно 6 000 т, возраст 80 000 лет.



Рис. 7.1. Лес Пандо



Рис. 7.2. Лес Пандо

- 2) Скальные ящерицы, размножающиеся партеногенетически.

Существует 7 видов скальных ящериц (7.3, 7.4), которые размножаются партеногенезом: *Darevskia armeniaca*, *D. bendimahiensis*, *D. dahli*, *D. rostombekovi*, *D. sapphirina*, *D. Unisexualis*, *D. uzzelli*. Обмена генами не происходит.



Рис. 7.3. Скальные ящерицы



Рис. 7.4. Скальные ящерицы

3) Колониальные животные (пчелы, термиты, муравьи).

### Генофонд

Генофонд – совокупность всех аллелей в популяции.

Частоты аллелей могут изменяться по разным причинам:

- мутационный процесс;
- миграции (приток\отток генов меняет соотношение аллелей), крайнее проявление миграций – эффект основателя (рис. 7.5) – если малая популяция становится изолированной от материнской, то частоты аллелей далее будут такие же, как у этой группы.
- отбор против определенного генотипа;
- случайные причины (например, генетический дрейф, который может сильно повлиять на соотношение аллелей) (рис. 7.6).

Однако могут меняться частоты генотипов, а не аллелей из-за:

- типа скрещивания;
- характера сцепления генов.

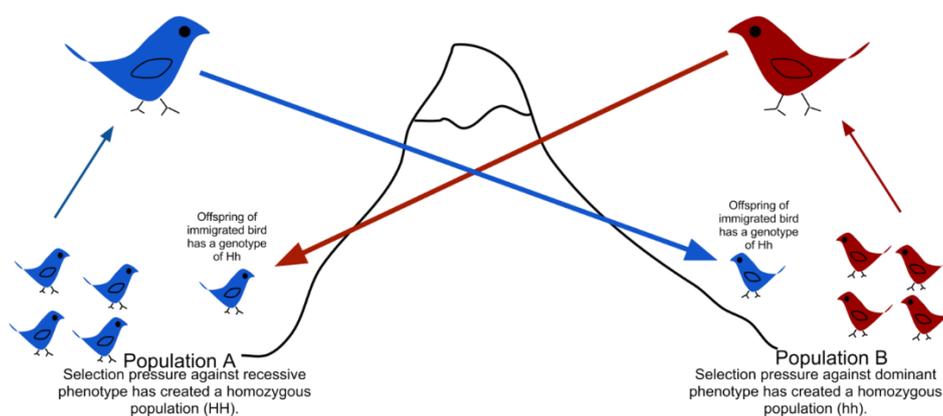


Рис. 7.5. Поток генов

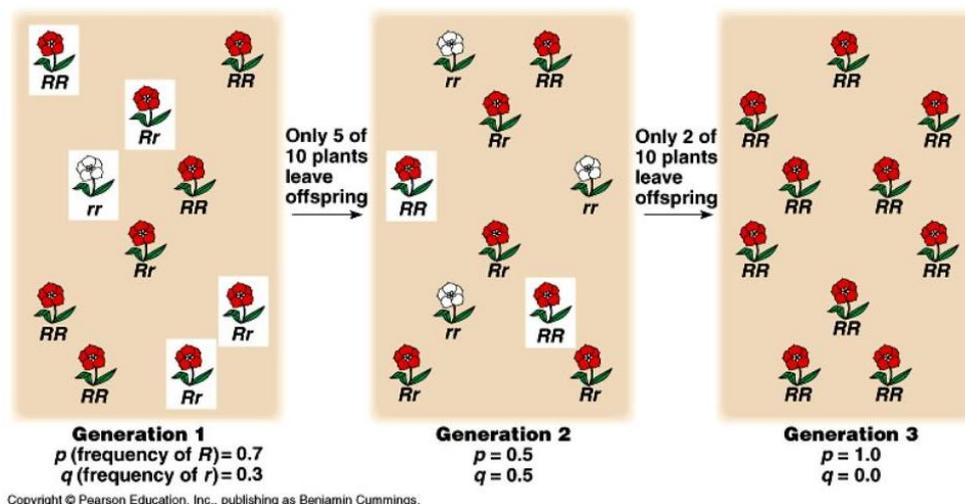


Рис. 7.6. Генетический дрейф

### Наследственность и наследуемость

*Наследственность в широком смысле* – это свойство организма воспроизводить себе подобных; преемственность в поколениях.

*Наследственность в узком смысле* – это свойство генов детерминировать построение специфической белковой молекулы и контролировать развитие отдельного признака и целого организма.

*Наследственность* – аналог движущих сил эволюции. Наследственность является предметом изучения генетики. *Ген* – единица.

*Наследуемость* – доля фенотипической изменчивости в популяции, обусловленная генетической изменчивостью. Для количественной характеристики наследуемости используется величина дисперсии признака. Наследуемость в широком смысле понимается как коэффициент генетической детерминации ( $H^2$ ):

$$H^2 = \frac{V_G}{V_T}$$

где  $V_G$  – дисперсия признака, связанная с различиями в генотипе;  $V_T$  – общая дисперсия.

### Виды ареалов

Если рассматривать определенную популяцию, то внутри у каждого вида могут различаться ареалы. По площади ареалы (рис. 7.7) разделяются на:

- 1) Региональные – вид распространен на крупном участке, на одном материке.
- 2) Полирегиональные – широкие, на нескольких (не более трех) материках.  
Пример: белая куропатка.
- 3) Космополитические – не менее чем на трех материках.

*Центр разнообразия* – участок родового ареала с наибольшим количеством обитающих видов данного рода; обычно это наиболее древняя часть ареала, где нередко происходит образование автохтонных (аборигенных) видов.

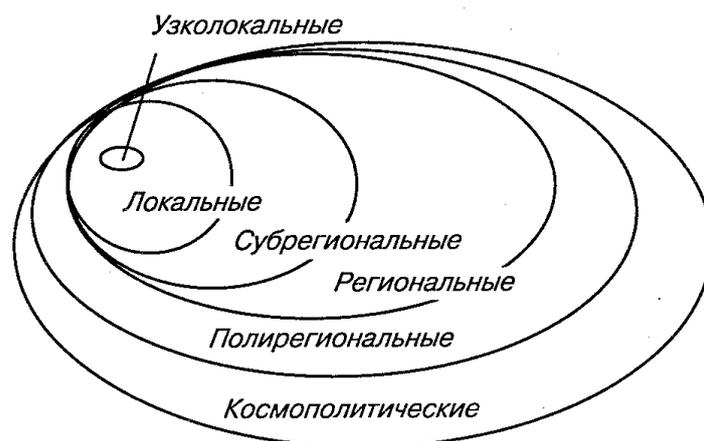


Рис. 7.7. Классификация ареалов по площади

#### Космополиты

Космополиты (от греч. *Kosmopolites* – гражданин мира) – виды, обитающие не менее, чем на трех материках (распространены либо по всей суше, либо по всему бассейну). Свойства:

- размер – широкий ареал;
- экологическая «гибкость».

Термин применяется по отношению к видам, иногда – родам, семействам. Например, сразу на трех континентах могут произрастать растения (рис. 7.8), семена которых могут быть приклеены к лапкам птиц. Кроме того, человек помог расселиться некоторым грызунам, которые забегали на корабли (рис. 7.9) в эпоху географических открытий.



Рис. 7.8. Тростник обыкновенный



Рис. 7.9. Домовая мышь

4) Эндемичные ареалы – небольшие, приуроченные к одной биохории низкого ранга.

Причины эндемизма:

- уникальность для таксона факторов среды, имеющих лишь на небольшом участке Земли;

- результат крупных палеогеографических перестроек, влекущих за собой сильное сокращение ареала, вплоть до небольшого остаточного участка (реликтовый эндемизм).

Эндемики (или эндемы) – виды обитающие на одном материке или его участке. Ареалы малы, не выходят за границы определенной области и её географических границ. Нет строгих границ, часто выделяют по административным границам – «эндемики Крыма», «эндемики Байкала» и т.д.

Эндемики чаще всего встречаются на изолированных территориях (рис. 7.10), где популяция была изолирована от материнской и где особи адаптировались к новым условиям и происходили мутации. Такими изолированными местами обитания могут быть горные вершины и острова. В некоторых районах эндемизм может быть более распространен (например, на Байкале много эндемиков (рис. 7.11)).



Рис. 7.10. Слоновая черепаха



Рис. 7.11. Байкальские нерпы

*Палеоэндемики* (древние эндемики) – группы, возникшие давно; обычно не связаны родственными отношениями с местными видами. Признак угасания группы.

*Неоэндемики* (молодые эндемики) – группы, ограниченность ареала которых связана с их «молодым» происхождением. Признак развития и распространения группы. Неоэндемики часто представлены несколькими ветвями видов.

*Реликты* – редкие и изолированные группы; характерно уменьшение численности, уменьшение ареала.

Реликтовые ареалы – сокращающиеся под влиянием экологических факторов площади.

Иногда ареалы могут сужаться из-за деятельности человека. Один из самых ярких примеров – сужение ареала Амурского тигра.

*Географические реликты* – группы, сохранившиеся в данном регионе как остаток флор и фаун минувших геологических эпох, когда условия существования в данном регионе заметно отличались от современных.



Рис. 7.12. Ареал Амурского тигра



Рис. 7.13. Амурский тигр

Самурский лес – массив реликтовых умеренно-субтропических лиановых лесов в умеренной полосе (рис. 7.14, 7.15).



Рис. 7.14. Расположение самурского леса на карте



Рис. 7.15. Самурский лес

Филогенетические реликты – «пережитки» прошлых периодов – группы, сильно распространенные ранее, а в настоящее время имеют малое видовое разнообразие. Классический пример: гаттерия (рис. 7.16, 7.17) – единственный представитель отряда клювоголовых, эндемик Новой Зеландии. В настоящее время человек невольно уничтожает их места обитания. У гаттерии долгий период полового созревания (12 – 15 лет), что также затрудняет процесс размножения.



Рис. 7.16. Триасовая гаттерия *Opisthamimus gregori*, художник Julius Csotonyi



Рис. 7.17. Гаттерия

Часто реликт является палеоэндемиком, но имеет большую площадь распространения. Вид может быть реликтовым только в части ареала, а палеоэндемик занимает всю площадь своего ограниченного ареала.

### 7.2. Пространственная структура изменчивости внутри вида

Вид, обитающий на большой неоднородной территории может распадаться на группировки разного масштаба. Например, на рисунке 7.18 показан ареал серого волка.



Рис. 7.18. Ареал серого волка (*Canis lupus*)

#### Географические расы

Изменчивость популяции внутри одного вида может быть разной. Во-первых, могут выделяться подвиды или географические расы.

Еще один пример: бурый медведь (*Ursus arctos*). Он имеет широкий ареал (рис. 7.19). По морфологии бурые медведи (рис. 7.20) встречаются разные. Из-за этих различий раньше выделялись разные виды. Они свободно скрещиваются друг с другом. Медведь попал в Северную Америку около 40 000 лет назад. В настоящее время ареал бурого медведя в Европе сужается.



Рис. 7.19. Ареал обитания бурого медведя



Рис. 7.20. Бурый медведь

Подобная степень изменчивости подвидов присутствует у разных представителей, например, у шилоклювого дятла (рис. 7.21, 7.22). Особи отличаются друг от друга шапочкой и «бородой». Они четко делятся на разные расы, но при этом имеют большую зону гибридизации. Т.е. репродуктивного барьера между этими расами нет.

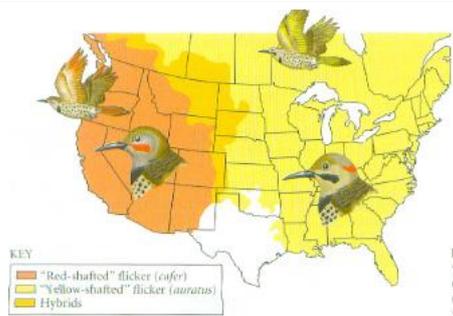


Рис. 7.21. Ареал обитания шилоклювого дятла



Рис. 7.22. Шилоклювый дятел

У серого волка благодаря его огромному ареалу выделяется большое количество рас (рис. 7.23).

Волк был широко распространен на территории Евразии и Северной Америки. Но в настоящее время почти вымер или численность сократилась в Западной Европе, США и Мексике, на Британских островах и в Японии.



Рис. 7.23. Ареал и подвиды серого волка

### Составная изменчивость

Если вид обитает на одной территории, он может сильно отличаться внешне. При этом фенотипическая изменчивость не совпадает с генетической по паттернам распределения. Внутри однородной популяции могут быть значительные генетические различия. Примеры:

- 1) Изменчивость окраски у змей полозов (Coluber) (рис. 7.24). Такой ареал называется составным.

- 2) Гаплогруппы у людей. Гаплогруппа – схожие аллели на локусах одной хромосомы с мутациями. По гаплогруппам можно устанавливать миграцию предков. (рис. 7.25, 7.26).

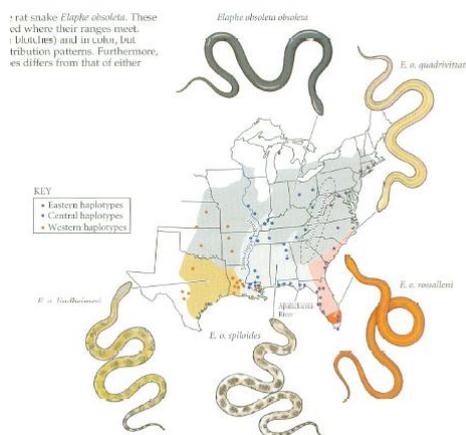


Рис. 7.24. Изменчивость окраски у змей полозов

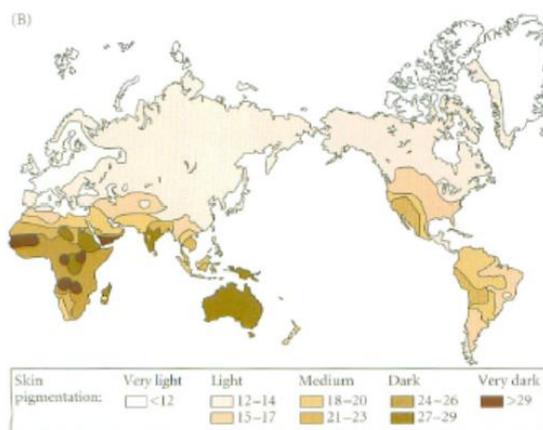


Рис. 7.25. Изменчивость популяции людей по цвету кожи

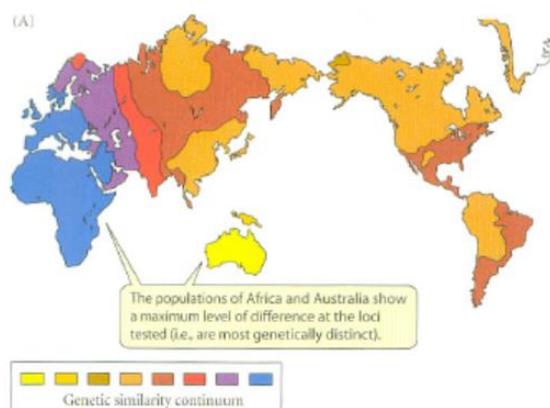


Рис. 7.26. Изменчивость популяции людей по группам

### Клиальная изменчивость

Клиальная изменчивость – непрерывное постепенное изменение признака. Результат адаптации к конкретным условиям.

Пример: тысячелистник обыкновенный. Изменение его вида проходит плавным градиентом и соответствует экологическим изменениям.

Правило Аллена – у млекопитающих особи из северных популяций могут иметь более короткие выступающие части тела (уши, хвост, лапы), а на юге – более длинные (рис. 7.28).

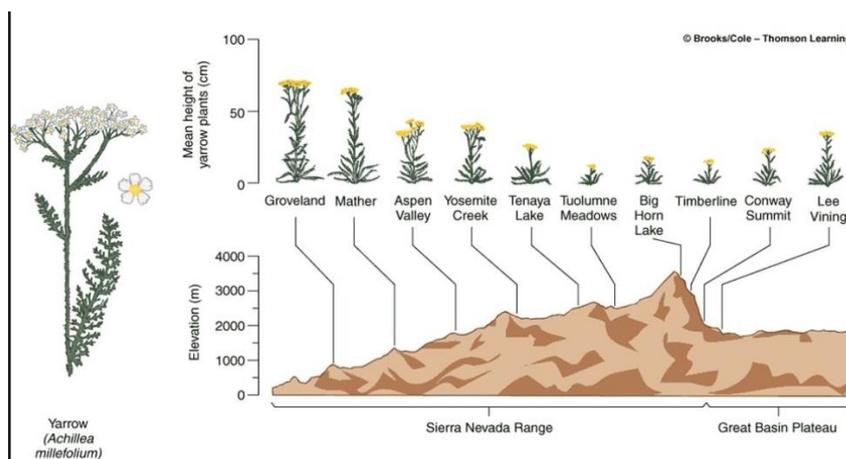


Рис. 7.27. Тысячелистник обыкновенный

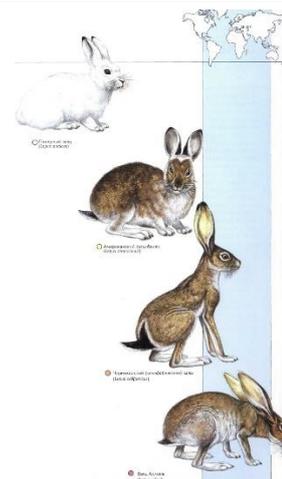


Рис. 7.28.  
Клиная  
изменчивость зайца  
(правило Аллена)

*Правило Глогера* – у теплокровных животных особи из популяций, обитающих в районах с теплым и влажным климатом, могут иметь более насыщенную окраску, а в холодном и сухом климате – более тусклую (рис. 7.30). Самая темная кожа у человека – в теплом климате (рис. 7.29). Пигмент играет важную роль в защите от солнца.

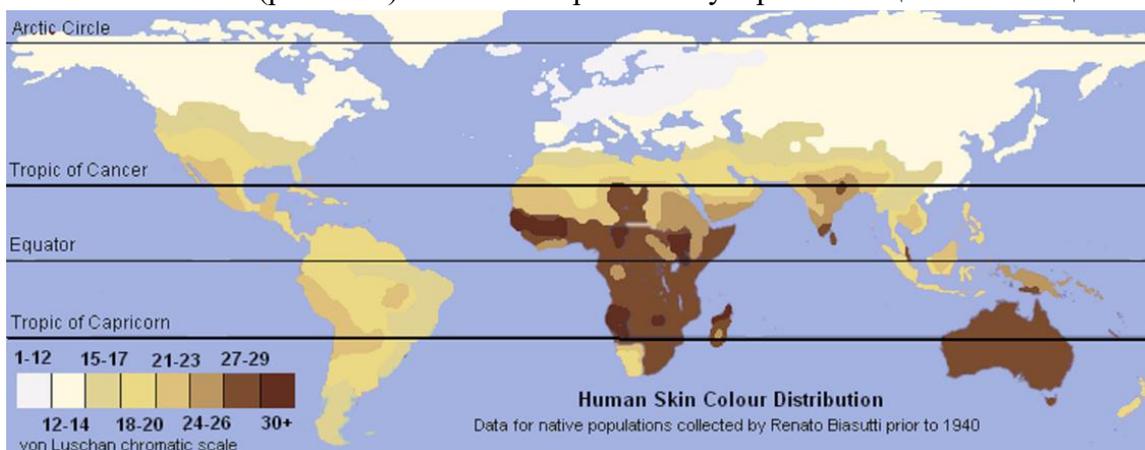


Рис. 7.29. Карта цвета человеческой кожи в зависимости от районов с влажным или сухим климатом

*Правило Бергмана* – особи теплокровных животных из северных популяций вида могут быть крупнее, чем из южных.

На морфологию влияет не только климат, а еще и количество пищи и другие условия.



Рис. 7.30. Правило Глогера у норок

### Мозаичное распределение

Экотип – совокупность экологически близких популяций, связанных с определенным типом местообитаний.

В мозаичном распределении внутри популяции могут выделяться экологические расы (рис. 7.31).



Рис. 7.31. Злаковое *Dactylis glomerata*, «Обычная» форма, лесная форма, прибрежная форма

Изменение частот аллелей генов в общем генофонде популяции происходит в силу вероятностных причин, т.е. это случайный ненаправленный процесс.

Ученые проводили эксперименты и строили математические модели на тему влияния генетического дрейфа на популяции разного размера. В малых популяциях генетический дрейф быстрее влияет на изменчивость, чем в больших – но и в последних тоже, но на более длительных временных отрезках.

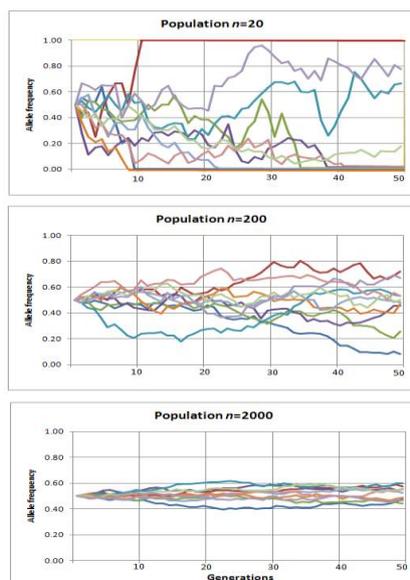


Рис. 7.32. Графики влияния генетического дрейфа на популяции разного размера.

Нейтральные мутации, которые появляются в каждом поколении, могут когда-нибудь зафиксироваться или элиминироваться:

$$2N_e u_0 \times \frac{1}{2N_e} = u_0$$

где  $u_0$  – количество мутаций на гамету на локус на поколение,  $N_e$  – эффективная численность популяции → количество новых мутаций будет  $u_0 \times 2N_e$ , т.к. в популяции есть  $2N_e$  копий генов. Вероятность фиксации новой мутации при дрейфе равна ее частоте  $p$ ,  $p = 1/2N_e$ .

### Нейтральные аллели

Скорость фиксации нейтрального аллеля зависит от численности особей в популяции: чем больше эффективная численность популяции – тем длительнее процесс фиксации (рис. 7.33)

Среднее время фиксации вновь возникшего селективно нейтрального аллеля равно  $4N_e$  ( $N_e$  – эффективный размер популяции) (Кимура, 1970)

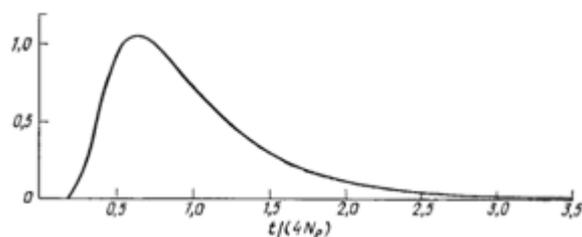


Рис. 7.33. Распределение вероятностей длин временных интервалов прошедших до фиксации селективного мутантного тела. По оси абсцисс отложено время в единицах, равных  $4N_e$

### Эффективный размер популяции

Размер идеализированной популяции\*, в которой гетерозиготность падает с той же скоростью, что и в данной реальной популяции.

$N_e$  – эффективный размер популяции - численность размножающихся особей в идеальной популяции.

$N$  – общая численность популяции.

Всегда:  $N \gg \gg N_e$

*Идеализированная популяция* – популяция, идеальная во всех отношениях, кроме размера.

Эффективный размер популяции зависит:

- от численности размножающихся особей;
- от соотношения полов (так как не все самки и самцы участвуют в процессах размножения, то какие-то генотипы будут целиком отсеиваться), эволюционно стабильно соотношение полов: 1:1 (Р. Фишер).;
- от колебаний численности (происходят в тот период, когда не все особи успевают оставить потомство) (рис. 7.34).

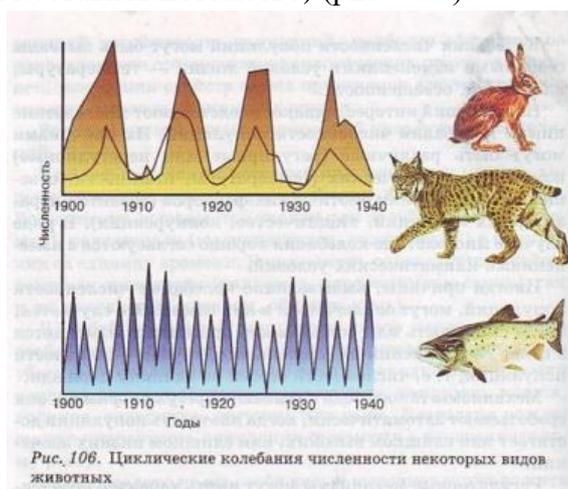


Рис. 7.34. Циклические колебания численности некоторых видов животных

- от перекрытия поколений и инбридинг – процесс, когда не все особи из предыдущего поколения скрещиваются с новым поколением
- от дисперсии числа гамет, передаваемых следующему поколению – не все гаметы станут зиготами.

### Системы скрещивания

Системы скрещивания играют важную роль в соотношении частот аллелей. Типы систем скрещивания:

*Панмиксия* – вероятность скрещивания двух генотипов равна произведению их частот.

*Гомогамия* (положительное ассортативное скрещивание) – похожие генотипы скрещиваются с большей вероятностью.

*Гетерогамия* (отрицательное ассортативное скрещивание) – разные генотипы скрещиваются с большей вероятностью.

*Селективное скрещивание* – один из генотипов обладает преимуществом при спаривании. Простейший случай – половой отбор.

*Инбридинг* – преимущественное скрещивание близкородственных особей. Та или иная степень инбридинга присутствует во всех популяциях.

Более 63% особей американского певчего воробья гнездятся близко к месту рождения. Чем глубже мы прослеживаем инбридинг, тем больше можно найти точек коалесценции по тем или иным признакам. Точка коалесценции для каждого аллеля своя. Коэффициент инбридинга – доля генов с общим происхождением у родителей.

### **Популяционная генетика**

В эволюционной биологии – популяционное мышление! Эволюционная биология – раздел генетики, изучающий распределение частот аллелей и их изменение под влиянием движущих сил эволюции: мутагенеза, Е.О., дрейфа генов и потока генов. Раздел появился в 1920х.

Самый мощный математический аппарат популяционной генетики создали:

- Сьюэлл Райт;
- Джон Холдейн;
- Рональд Фишер;
- Сергей Четвериков.

При изучении популяций важно понимать, что их структура может быть разной и зависит от размера ареала, степени изменчивости, размера генов.

Популяционная генетика пытается объяснить процессы адаптации и видообразования.

## Лекция 8. Макроэволюция и эволюция экосистем

### 8.1. Разные «масштабы» эволюции

Микроэволюция – процессы видообразования.

Макроэволюция – эволюция крупных таксонов; возникновение новых адаптаций (рис. 8.1).

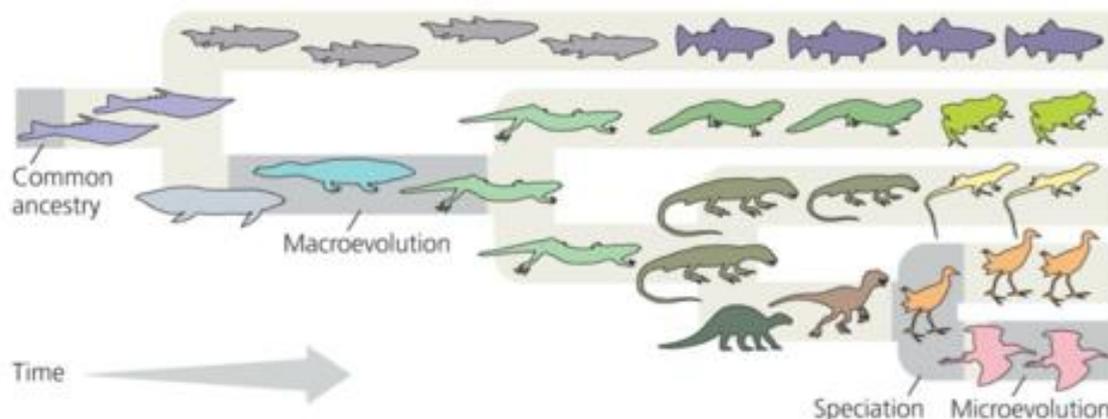


Рис. 8.1. Эволюция

Существует два принципиально разных взгляда:

- 1) *Макроэволюция* – качественно особый процесс, который действует по собственным законам.
- 2) *Макроэволюция* – система микроэволюций.

#### Макроэволюция

*Макроэволюция* – эволюция таксонов надвидового ранга; историческое развитие организмов: эволюция различных систематических групп, отдельных органов и их систем.

Термин «макроэволюция» введен в 1927 году русским генетиком Ю.А. Филиппенко. Синоним термина макроэволюция – это филогенез.

В микро- и макро- действуют разные законы, но даже если не разные – проявляются по-разному, так как макроэволюция – более длительный по времени процесс.

Особенности макроэволюции:

- обнаруживает общие закономерности развития органического мира, которые не поддаются наблюдению на «микро» уровне.
- не имеет собственных механизмов: все явления сводятся к изменениям генетической структуры популяций, т.е. к микроэволюции → накапливаясь получают внешнее выражение в макроэволюционных явлениях.

#### Иерархичность

Биологическая систематика:

Тип → Класс → Отряд → Семейство → Род → Вид

- вид – самая малая единица;

- тип характеризует общий план строения;
- семейство характеризует общую жизненную форму.

Ветви эволюционных деревьев могут пониматься по-разному (рис. 8.2). *Монофилия* – в ветвь включаются все предки и все потомки. *Парафилия* – в ветвь включаются все предки и только часть потомков.

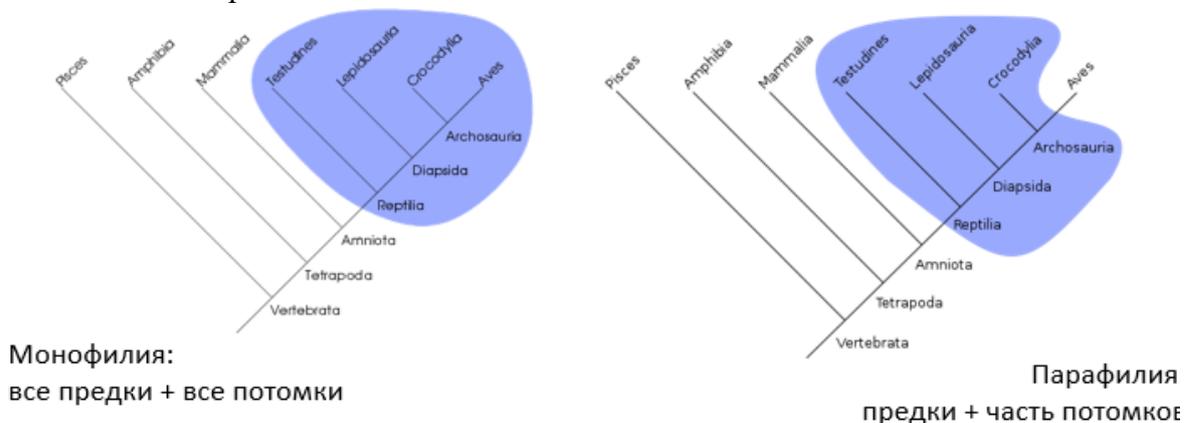


Рис. 8.2. Эволюционные деревья

Существуют также *полифилетические таксоны* (рис. 8.3) – таксоны, относящиеся к одной группе. Например к млекопитающим относят плацентарных сумчатых и отдельно однопроходные. По молекулярным данным однопроходные отделились от млекопитающих.

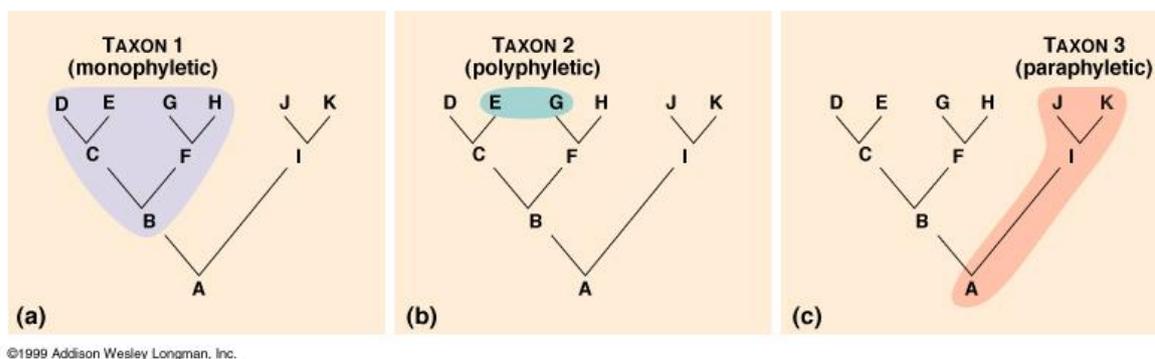


Рис. 8.3. Полифилетические таксоны

### Плезиоморфия и апоморфия

Апоморфный признак – признак, который отличается от предкового, ставший уникальным для группы.

Плезиоморфный признак – признак, унаследованный от предков.

На рисунке 8.4 показано схематическое изображения апоморфии и плезиоморфии.

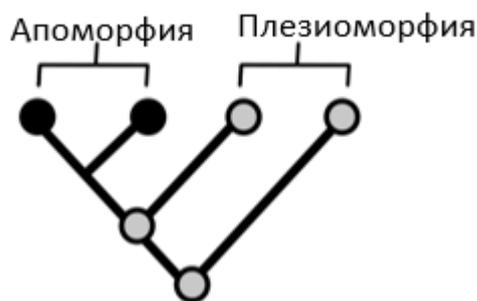


Рис. 8.4. Схематическое изображение апоморфии и плезиоморфии

Макроэволюцию (рис. 8.5) можно изучать, если она охватывает огромные промежутки времени.:

- в лабораториях;
- в живой природе (примеры изучения макроэволюции в живой природе крайне редкие).

Пример: катастрофа в Аральском море привела к тому, что у некоторых групп двустворчатых моллюсков (рис. 8.6) запустился процесс видообразования, который сопровождался появлением более крупных групп.

- палеонтология;
- компьютерное моделирование.

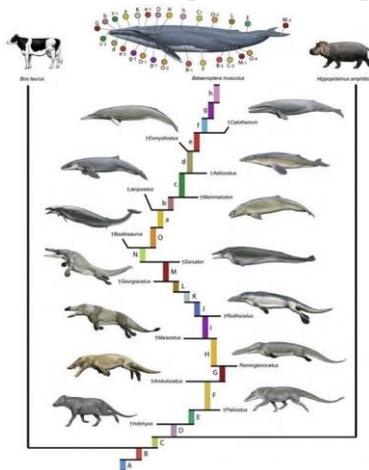


Рис. 8.5. Макроэволюция

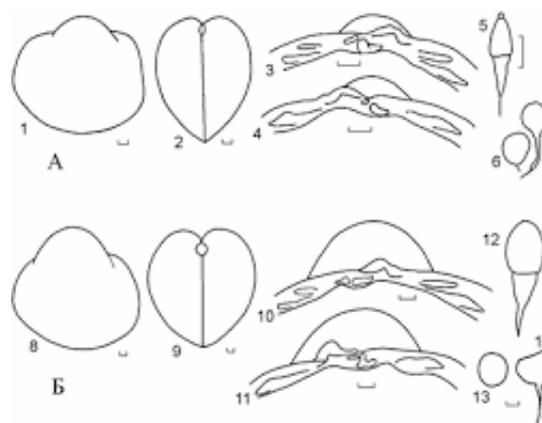


Рис. 8.6. Двустворчатые моллюски

### Морфологическая эволюция

Морфологическая эволюция – процесс морфологического изменения существ.

В эксперименте с мышами было получено (рис. 8.7):

- 1) Пальцы передней конечности новорожденных мышат с разными наборами отключенных генов- регуляторов.
- 2) Слева вверху - нормальный мышонок (контроль).

- 3) Сверху вниз уменьшается активность сигнальной системы Sonic hedgehog/Gli3, слева направо – отключаются гены *Hoxa13* и *Hoxd11-13*.
- 4) Красным цветом отмечена костная ткань, синим – хрящевая.

Рассмотрим эволюцию конечностей у позвоночных (рис. 8.8). Сверху вниз: грудные плавники акулы *Chiloscyllium punctatum*, рыбы *Polypterus senegalus*, восьмипалая конечность древней амфибии акантостеги (поздний девон), кисти экспериментальных мышей. Изначально у рыбы был плавник с косточками. Постепенно, когда позвоночные выходили на сушу количество лучей уменьшалось и формировалась пятипалая конечность. Справа схематично изображены области экспрессии *Hox* и *Hoxa* и градиент концентрации *Gli3R*.

В этих исследованиях эволюции онтогенеза удалось проследить как могла произойти редукция и как могла появиться пятипалая конечность.

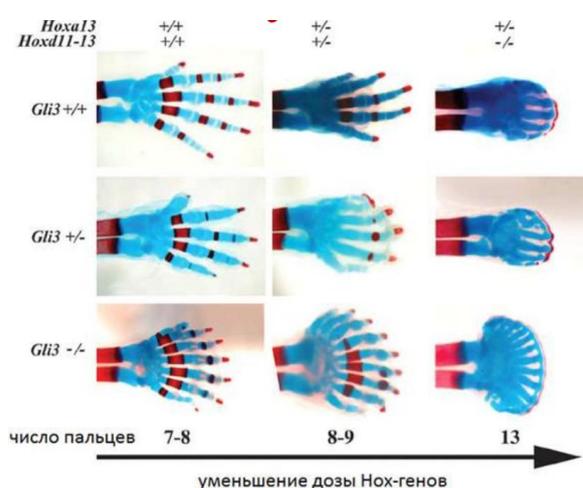


Рис. 8.7. Морфологическая эволюция мыши (лабораторный эксперимент)

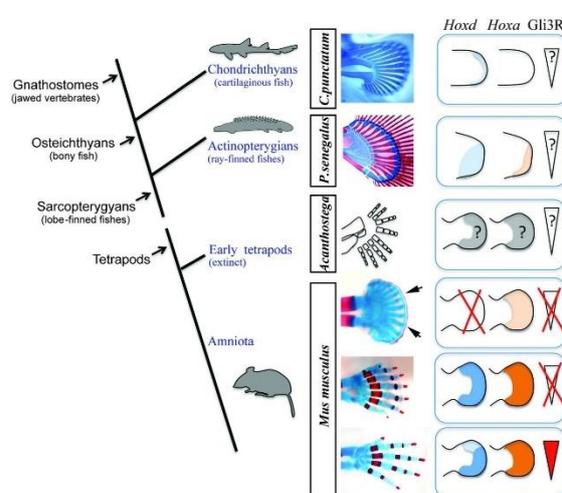


Рис. 8.8. Эволюция конечностей у позвоночных

Большую роль в появлении некоторых новых признаков играет ген Sonic hedgehog (SHH). Он влияет на сегментацию тела, формирование конечностей. У группы змей изменилась регуляция гена Sonic hedgehog (SHH), поэтому они имеют длинное тело (рис. 8.9). По эволюционной мерке это событие произошло достаточно быстро.

Интересно, что среди змей встречаются представители, которые в прошлом утратили свои конечности. Но у некоторых змей в задней части можно наблюдать элементы их конечностей.

Эволюция может работать и в обратную сторону. Даже после утраты конечностей в ходе эволюции у безногих сцинков они появились снова. Их предки лишились конечностей в относительно сухом климате (для перемещения в сухой почве). Но при изменении климата на более влажный, им вновь понадобились лапы для зарывания в плотную, насыщенную влагой почву (Bergmann et al., 2020).

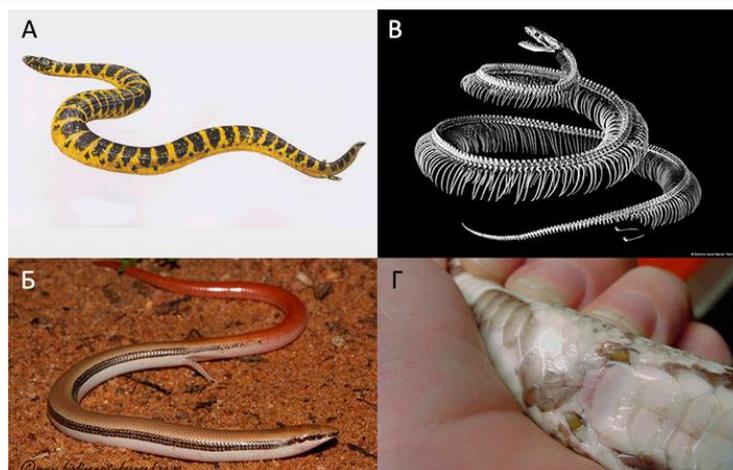


Рис. 8.9. Рептилии, имеющие задние конечности с разной степенью редукции. А – *Rachyrhachis* представитель древних змей (возраст около 100 млн лет); Б – *Scelotes kasneri*, представитель роющих сцинков; В – скелет питона, на котором видны кости его задних конечностей; Г – внешний вид рудиментарных конечностей питона

### Закон Долло

Закон Долло, закон необратимости эволюционных процессов – организм не может вернуться к первоначальному виду, от которого он произошел, даже если ему вернуть первоначальную среду и условия обитания. Однажды утраченный в процессе эволюции орган или признак не восстановится в процессе последующего филогенетического развития. Однако у закона обнаружилось исключения!

Чарльз Дарвин писал: «Вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни - органические и неорганические».

Но в настоящее время существует множество примеров обратного: появление зубов на нижней челюсти у лягушек *Gastrotheca guentheri* (Peluche et al., 2021) (рис. 8.10, 8.11).



Рис. 8.10. Лягушка *Gastrotheca guentheri*

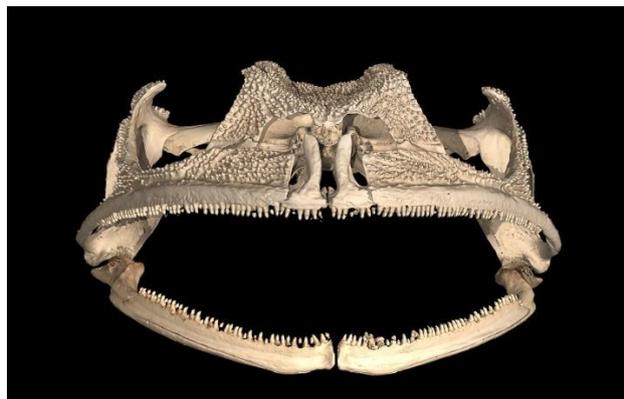


Рис. 8.11. Скелет лягушки *Gastrotheca guentheri*

Еще один пример обратимости эволюции: появление крыльев у бескрылых палочников (Bank, Bradley, 2022).

### Концепция адаптивной зоны Симпсона

Аналогичные органы могут возникать на основе разных планов строений в результате адаптации к одинаковым условиям.

Существует концепция адаптивной зоны, которую ввел Джордж Симпсон в 1944 году.

*Адаптивная зона* – комплекс условий внешней среды, определяющая тип адаптаций группы организмов. Весь органический мир – комплекс широких и узких адаптивных зон.

Примеры:

- адаптивная зона собак, которую могут занимать не только собаки, но и сумчатые;
- адаптивная зона вьющихся растений.

Адаптивная радиация – эволюция родственных групп, происходящая в различных направлениях и связанная с различными способами приспособления к условиям среды. Пример: в мезозойскую эру млекопитающие более однообразными (рис. 8.12) – мелкие, насекомоядные ночные зверьки. После вымирания динозавров и других организмов у них началась бурная адаптивная радиация (появились летающие, плавающие и др. формы).

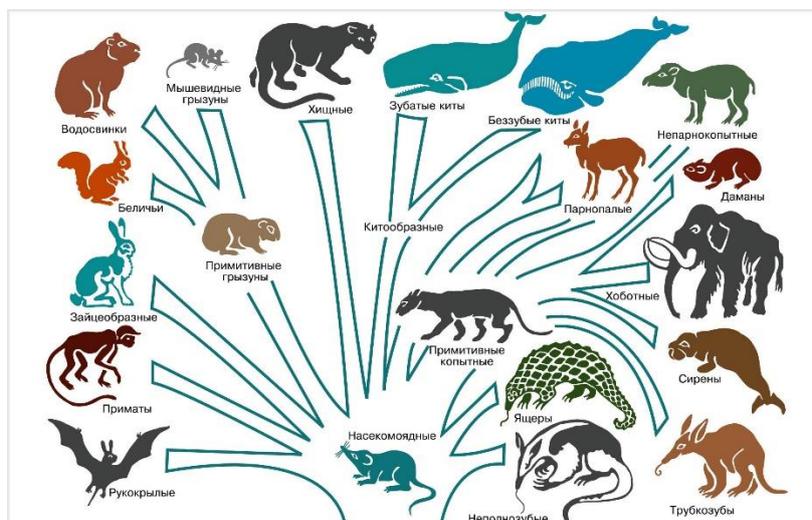


Рис. 8.12. Адаптивная радиация

### Дивергентная эволюция

Дивергентная эволюция – «расхождение» в разные стороны – эволюция на основе одного плана строения в разных условиях (рис. 8.13). Классический пример: вьюрки (рис. 8.14), которые имеют единого предка.



Рис. 8.13. Дивергентная эволюция

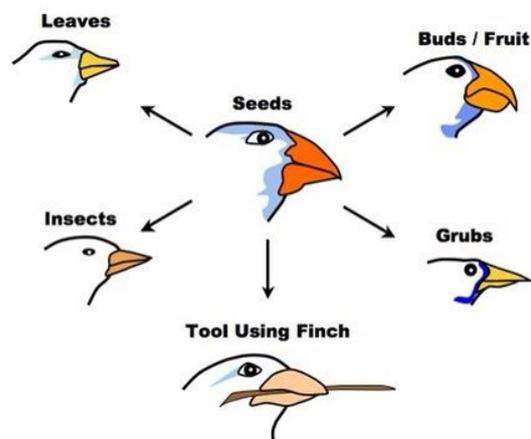


Рис. 8.14. Эволюция вьюрков

### Конвергентная эволюция

Конвергентная эволюция – эволюция на основе разных планов строения в похожих условиях при схожем образе жизни (рис. 8.15). При конвергентной эволюции формируются аналогичные органы. Пример: образ жизни активных плавающих хищников привел к тому, что рыбообразные животные независимо приобрели обтекаемую форму тела и плавники (рис. 8.16).

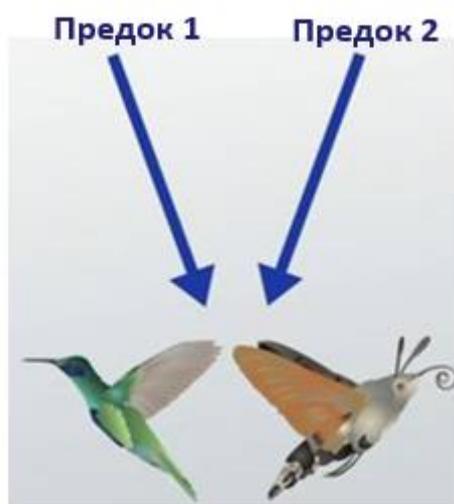


Рис. 8.15. Конвергентная эволюция



Рис. 8.16. Морфология плавающих хищников

### Параллельная эволюция

Параллельная эволюция – эволюция на основе одного плана строения в схожих условиях. То есть виды сначала разделились, затем из-за схожего образа жизни приобрели схожие адаптации. Это явление можно наблюдать, если сравнивать сумчатых млекопитающих и плацентарных.

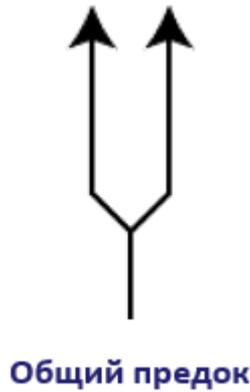


Рис. 8.17. Параллельная эволюция

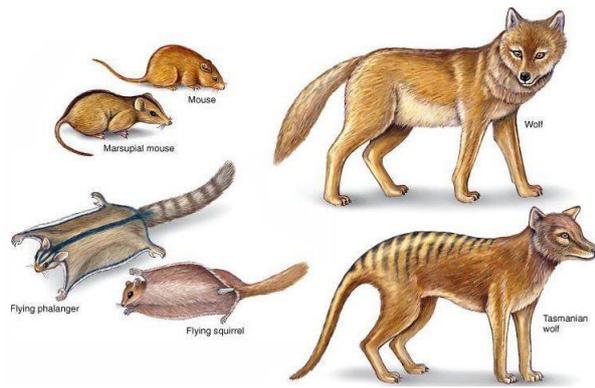


Рис. 8.18. Результаты параллельной эволюции

### Гомология и аналогия

У некоторых организмов могут быть аналогичные органы (рис. 8.19, 8.20). Аналогичные органы развиваются разными путями. Сходство неродственных организмов вызвано тем, что они занимают схожие адаптивные зоны.

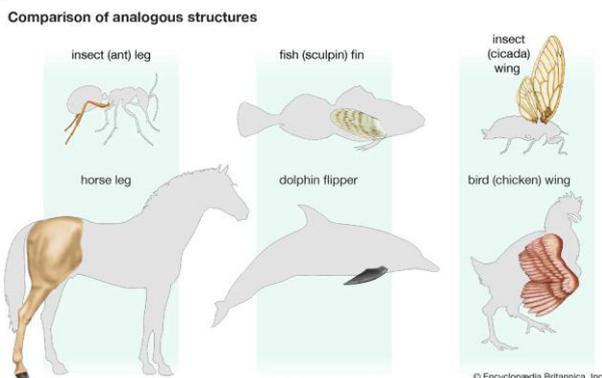


Рис. 8.19. Аналогичные органы разных организмов

	Analogous Leg	Analogous Flipper
<b>Homologous: Mammals</b>	Cat Leg	Whale Flipper
<b>Homologous: Insects</b>	Preying Mantis Leg	Water Boatman Flipper Leg

Рис. 8.20. Аналогичные органы

Гомологичные органы имеют общее происхождение (рис. 8.21). Гомологии прослеживаются на разных уровнях.

В 1956 году немецкий зоолог и сравнительный анатом Адольф Ремане сформулировал три критерия гомологии:

- 1) Критерий положения: гомологичными считаются части, занимающие сходное положение относительно других частей тела.

Пример: голова – гомолог и для человека, и для пчелы (рис. 8.22)

- 2) Критерий специального качества: гомологичными могут считаться только те структуры, которые сходны между собой по тонкому строению.

Пример: плакоидная чешуя акулы и зуб млекопитающего имеют общие детали строения – эмалевая оболочка, дентин, кровеносные сосуды (рис. 8.23)

- 3) Критерий переходных форм: если две формы не сходны друг с другом, не связаны непрерывным рядом «переходных форм», то их можно считать гомологичными. Т.е. гомологами можно считать два крайних варианта в переходе от одной формы к другой (рис. 8.24).

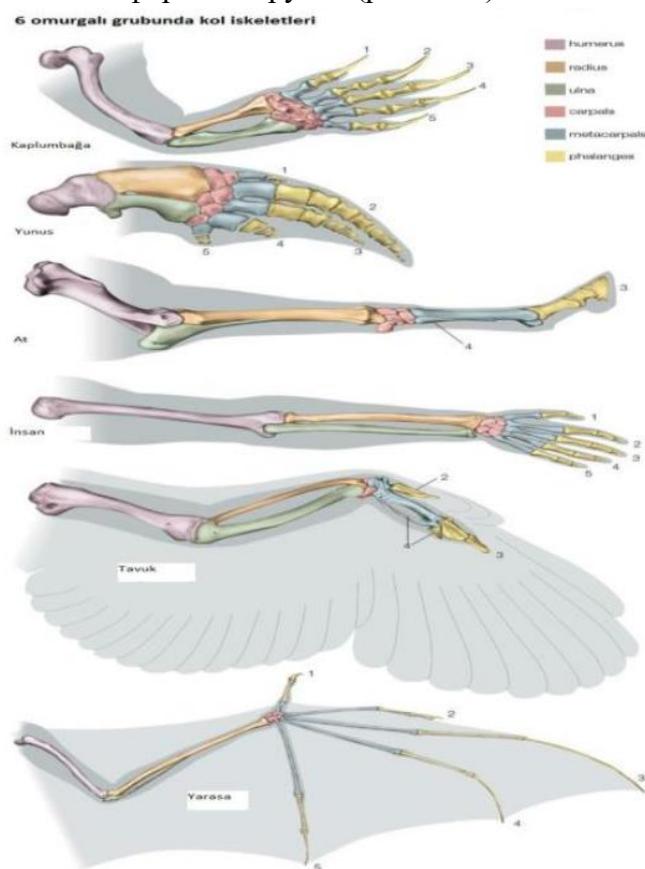


Рис. 8.21. Гомологичные органы

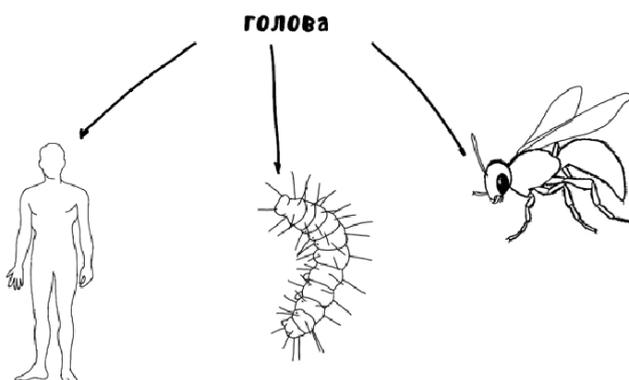


Рис. 8.22. Гомологичный орган (голова) у разных организмов



Рис. 8.23. Плакоидная чешуя акулы и зуб млекопитающего (гомологи)

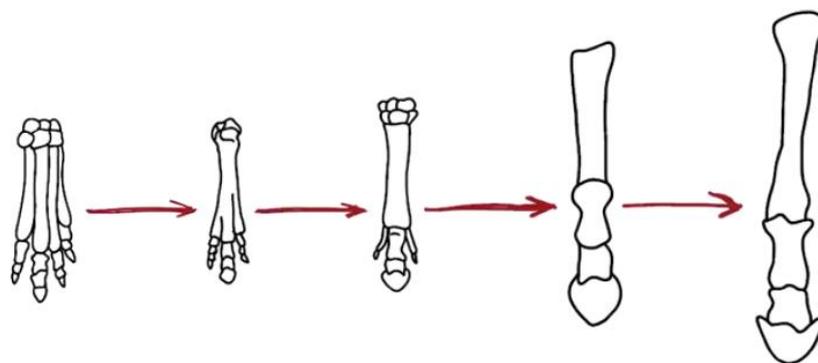


Рис. 8.24. Эволюция передней конечности лошади

Кроме того, существует еще один критерий – критерий развития: гомологичными считаются органы, сходным образом развивающиеся из одинаковых эмбриональных зачатков (рис. 8.25)

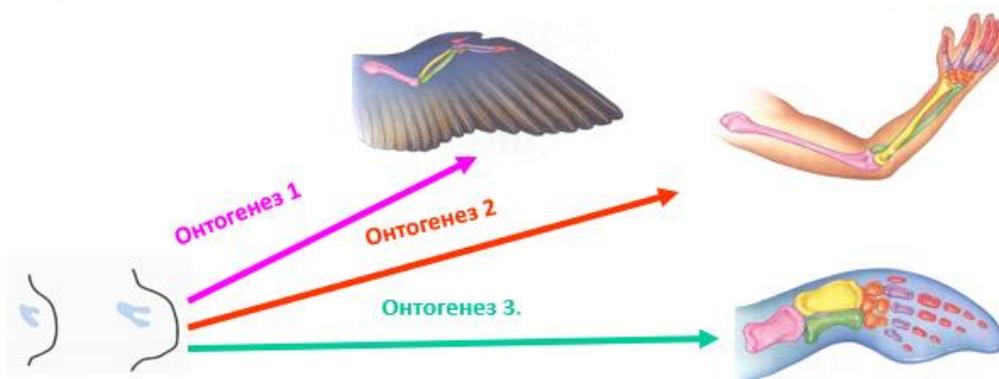


Рис. 8.25. Органы, развитые из одинаковых эмбриональных зачатков

### Преадаптация

Существуют гомологии разного уровня. На основе одной преадаптации можно по-разному сформировать структуры с одинаковой функцией.

Пример «глубокой гомологии»: глаза – аналогичные органы: они сформировались на основе гомологичного процесса, за который отвечают гомологичные гены (Pax,

Eyeless) (рис. 8.26). Ученые, изучая онтогенез мух и онтогенез мышей, пересадили в геном мыши геном мухи. Интересно, что у мухи сформировались обычные мышинные глаза.

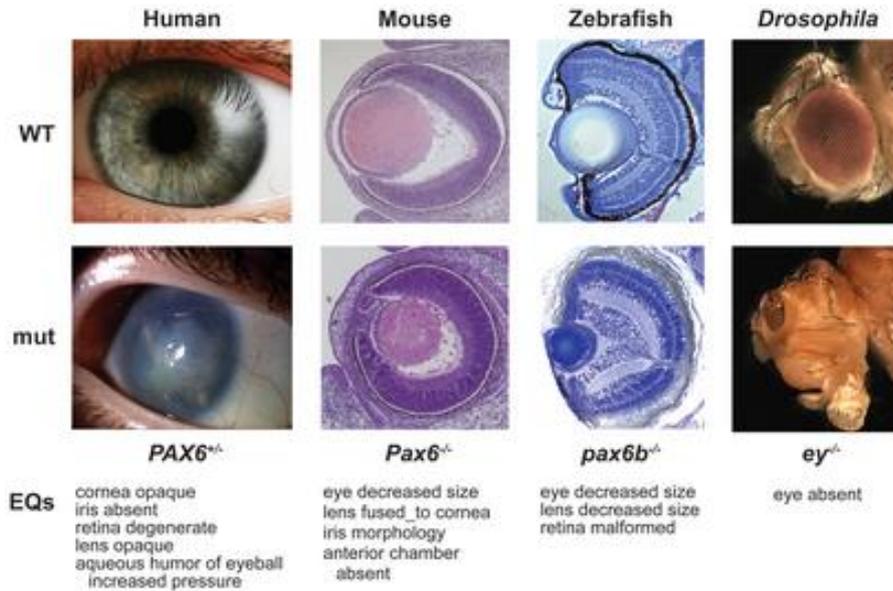


Рис. 8.26. Глаза человека, мыши рыбы и мухи дрозофилы

### Описание макроэволюции разными авторами

Макроэволюция – одно из сложнейших понятий в биологии, которое имеет множество определений (рис. 8.27). Разные авторы выделяют разную терминологию. Далее мы будем придерживаться терминологии, которую ввел Северцов А.Н.

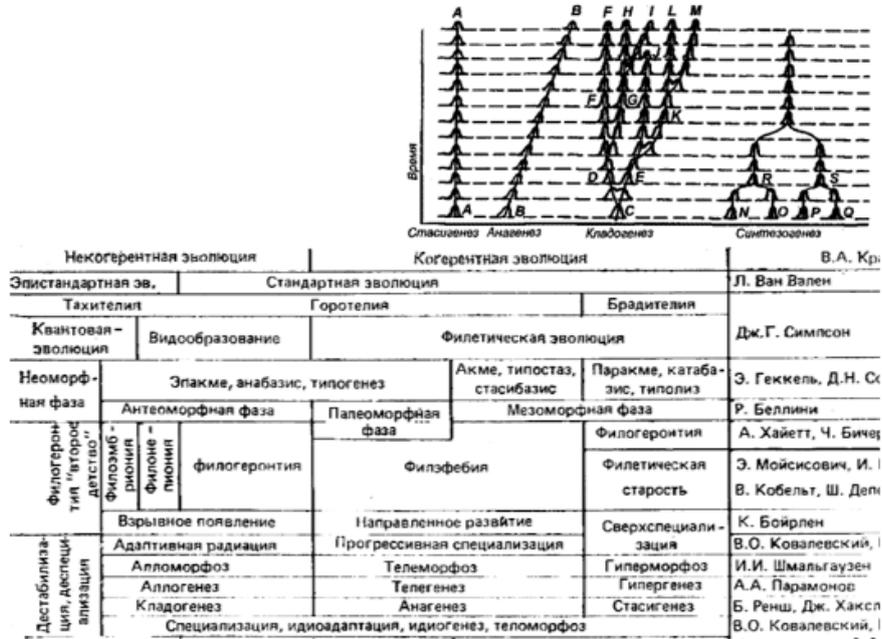


Рис. 8.27. Описание макроэволюции разными авторами

Определения макроэволюции:

- по Дарвину – эволюционный прогресс достигался благодаря отбору -> рост сложности;
- по Ламарку – стремление к совершенству;
- по А.Н. Северцову – приспособление к среде обитания, расширение ареала и экологических ниш, рост количества видов (Северцов, 1925, 1939).

### 8.3. Биологический прогресс

*Биологический прогресс* – возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками.

Критерии биологического прогресса:

1. Увеличение численности;
2. Расширение ареала;
3. Увеличение числа таксонов более низкого ранга внутри данного таксона, т.е. дифференциация.

Рассмотрим группу динозавров (рис. 8.28), которые в мезозое переживали колоссальный биологический прогресс, так как у них было много разных видов, которые расселились по всей планете, захватили разные адаптивные зоны и разные экологические ниши.

Важно, что биологический прогресс, как понятие, относится к таксону, а не к конкретной особи.

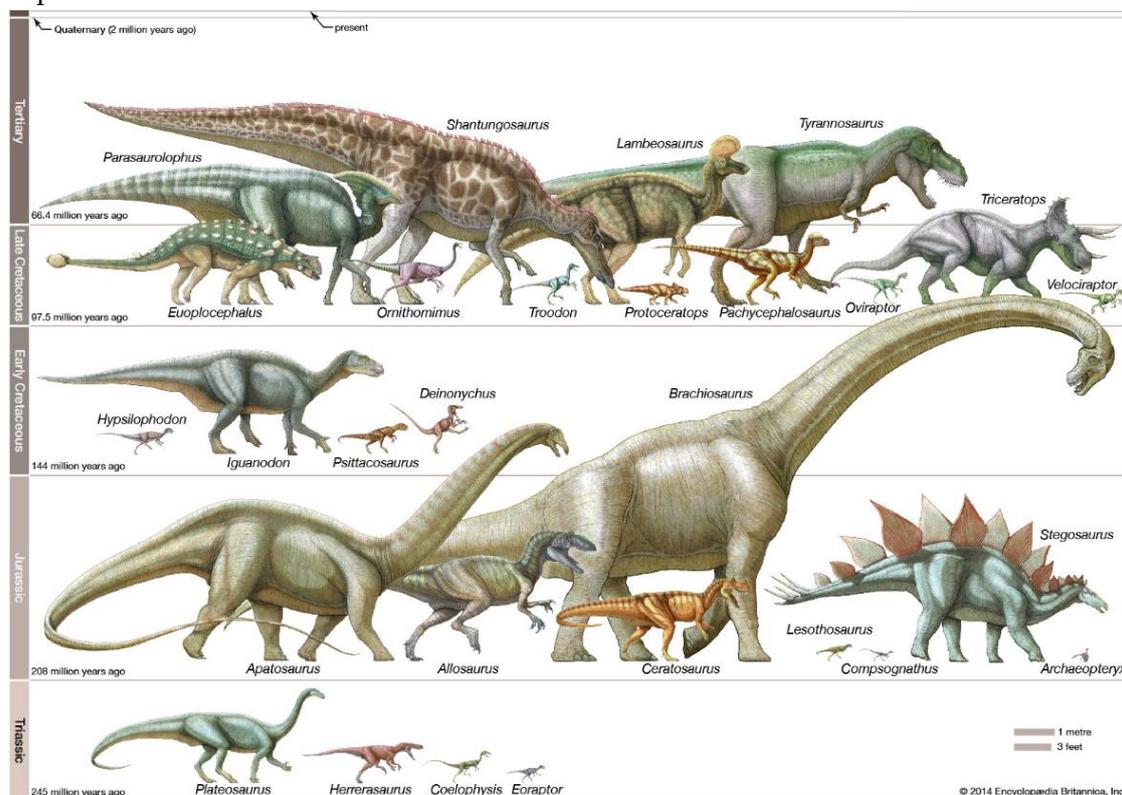


Рис. 8.28. Биологический прогресс динозавров

Пути достижения биологического прогресса:

1. Ароморфоз – повышение уровня организации.
2. Идиоадаптация – выработка частных приспособлений.
3. Общая дегенерация – упрощение уровня организации.
4. Ценогенез – выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза.

Смена фаз адаптациоморфоза по И.И. Шмальгаузену (рис. 8.29):

*Ароморфоз* – приспособления широкого значения.

*Алломорфоз* – приспособления с сохранением того же, что и у предков, типа отношений со средой.

*Специализация* – приспособления к узким условиям среды.

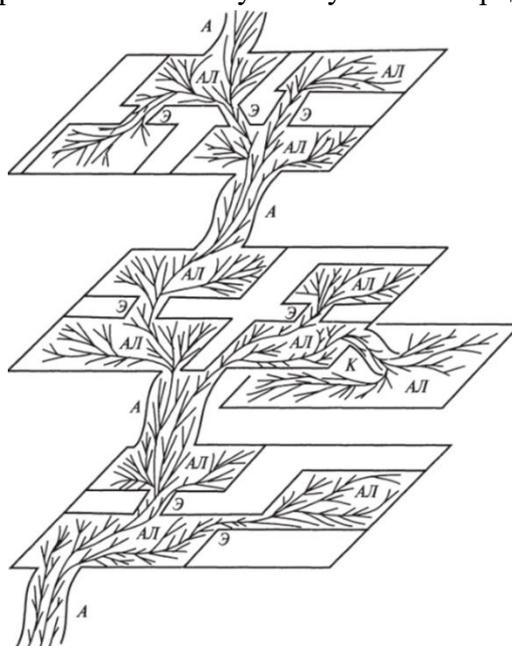


Рис. 8.29. Фазы адаптациоморфоза

### Ароморфоз

Все крупные преобразования начинаются с ароморфоза, который включает:

- сложный комплекс преобразований;
- увеличение уровня организации;
- универсальный характер;
- освоение новых местообитаний;
- освоение новых ресурсов;
- длительное время сохраняется в онтогенезе;
- становится признаком макротаксонов.

Отметим, что ароморфность признака определяется только ретроспективно.

В целом, ароморфоз – длительный процесс, сопровождающийся параллельной эволюцией. Часто признаки макротаксонов возникают не внутри одной эволюционной ветви, а параллельно. Пример: маммализация териодонтов (рис. 8.30) – возникновение

признаков, присущих млекопитающим (забота о потомстве, шерстяной покров). Этот комплекс признаков мог возникать в разном наборе.

Еще один пример такой эволюции – это орнитизация теропод (рис. 8.31). Независимо друг от друга у в процессе эволюции у них появлялись перья. Разными квадратами на схеме обозначено независимое появление перьев или возможности полета. Кроме того, перья служат для разных полезных функций (терморегуляции, полёта или демонстрации). Интересно, что такое свойство пера как иризация возникало у разных динозавров независимо.

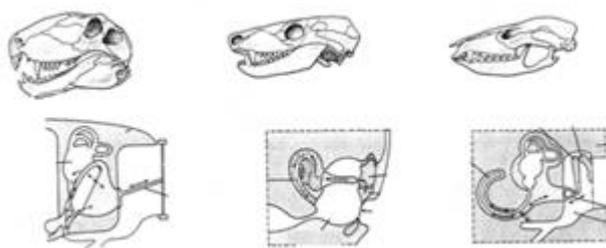
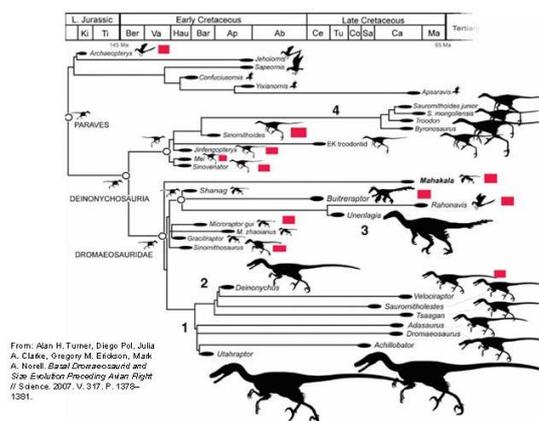


Рис. 8.30. Маммализация териодонтов



From: Alan H. Turner, Diego Pol, Julia A. Clarke, Gregory M. Erickson, Mark A. Norrell. *Basal Dromaeosaurid and Size Evolution Revealing Avian Origin*. // Science. 2007. V. 317. P. 1378–1381.

Рис. 8.31. Параллельное возникновение полета и/или перьев (отмечено красным) в разных группах динозавров

### Идиоадаптация (или алломорфоз)

После того, как аморфная группа расширит свою адаптивную зону, начинается её адаптивная радиация внутри этой зоны и дробление её на более мелкие подзоны. Идиоадаптация:

- имеет не 1 уровень организации;
- носит частный характер;
- признаки низших таксонов (вид, род, семейство);
- быстро перестраиваются в филогенезе;
- многообразны.

Если рассмотреть идиоадаптацию млекопитающих, то можно проанализировать изменение конечностей (и пр. морфологии) у них в разных адаптивных зонах (рис. 8.32).

Ароморфоз неизбежно сменяется идиоадаптацией. Идиоадаптация может длиться бесконечно долго, и не обязательно переходить в специализацию. Идиоадаптация может привести к узкой специализации. Но специализация начнется лишь тогда, когда ещё возможно дробить адаптивные зоны.

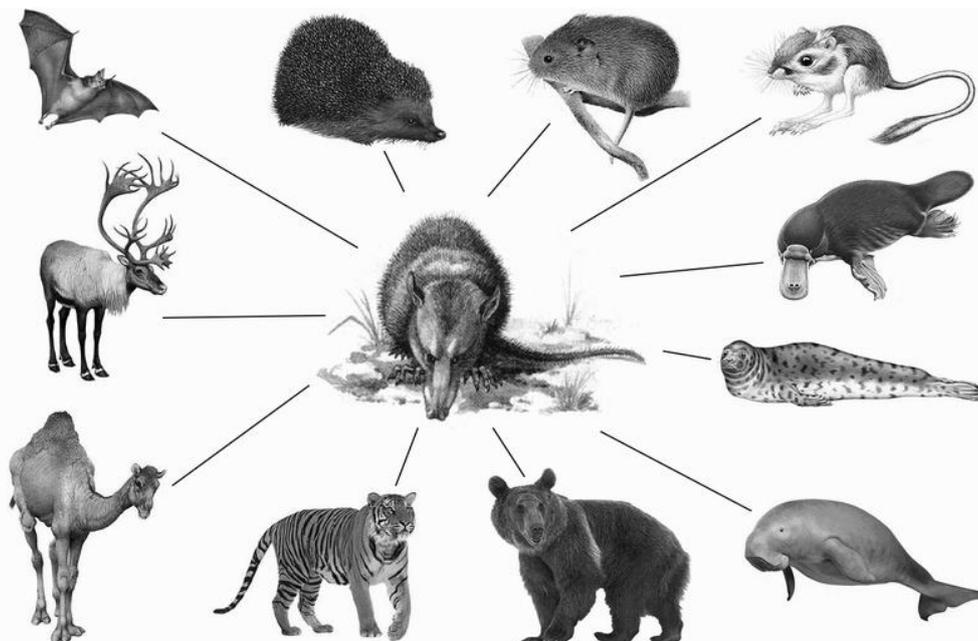


Рис. 8.32. Идиоадаптация млекопитающих

### Специализация

Специализация помогает выйти из конкуренции с параллельными группами, хорошо приспособиваясь к своей узкой адаптивной зоне.

Считалось, что группа, вставшая на путь специализации, эволюционирует только в сторону дальнейшей специализации. Но в некоторых случаях может создавать условия для нового ароморфоза.

Специализация – это не более высокая приспособленность, это приспособленность только к своей узкой адаптивной зоне: → эволюция только в сторону дальнейшей специализации → преобладает стабилизирующий отбор → снижение эволюционной пластичности.

Три пути специализированных групп:

- 1) При резкой смене условий группа не успевает приспособиться, что приводит к вымиранию;
- 2) Без резких изменений группа существует стабильно;
- 3) Создание новых условий для ароморфоза.

### Гиперморфоз

*Гиперморфоз* – один из типов специализаций, выделенный Шмальгаузенем.

Гиперморфоз может проявляться как:

- гигантизм возникает при высокой обеспеченности кормом (т.е. стенобионтность по питанию (а именно - по количеству пищи)) (рис. 8.33);
- переразвитие органов (рис. 8.34, 8.35);
- общая дегенерация и утрата потомками ароморфозов, приобретённых предками.

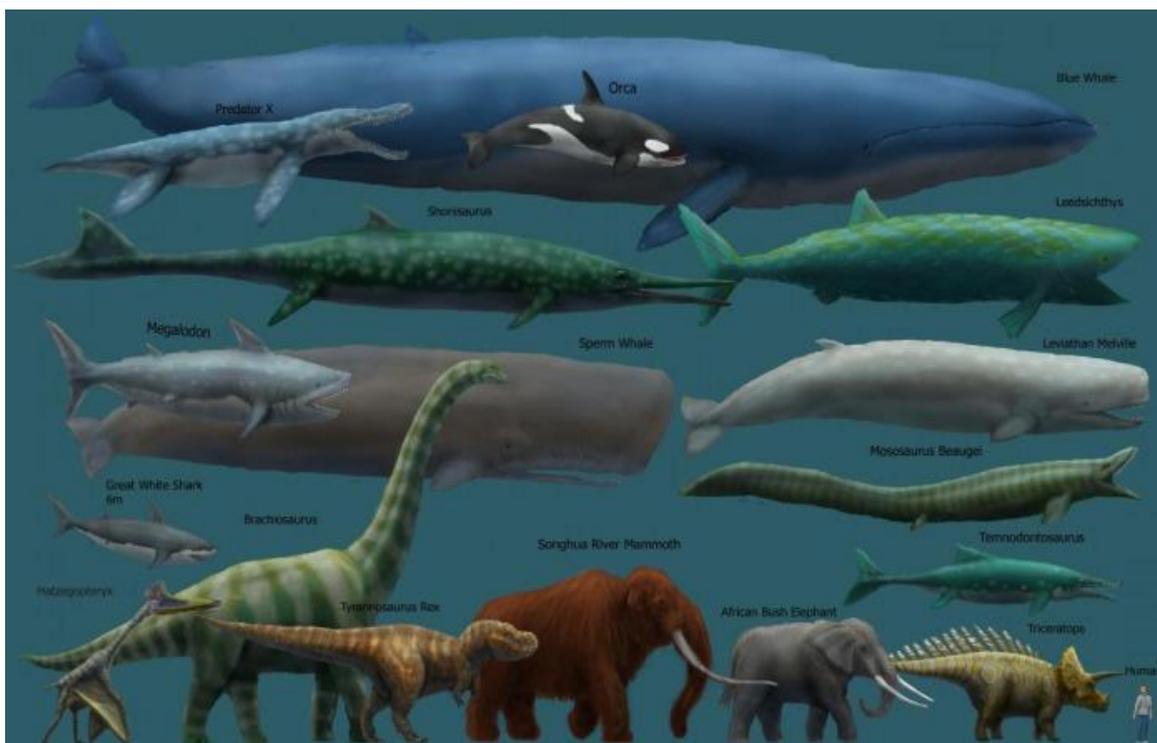


Рис. 8.33. Гигантизм у животных



Рис. 8.34. Большие рога у оленя мегалоцеруса



Рис. 8.35. Клыки саблезубого млекопитающего

### Дегенерация

Дегенерация – один из путей эволюции. Термин предложен Северцовым А.Н.

Дегенерация – общее упрощение организации, в том числе с утратой органов и их систем. Дегенерация связана с упрощением организации, но не всегда означает биологический регресс!

### Биологический регресс

Биологический регресс – упадок или вымирание группы организмов:

- уменьшение численности;

- сужения ареала;
- уменьшение числа подчиненных систематических групп.

Примеры:

- гаттерия – единственный представитель клювоголовых (рис. 8.36). В мезозое же было много представителей.
- трилобиты (рис. 8.37) были многочисленны в палеозое, затем группа пережила упадок и не смогла пережить Великое вымирание.



Рис. 8.36. Гаттерия



Рис. 8.37. Трилобиты

### Эволюционный стазис

Эволюционный стазис – консервативное состояние группы.

Ученые исследовали двустворчатых моллюсков *Macrocallista maculata*: по 24 измеренным признакам отличия между особями, жившими 4 млн лет назад не сильнее, чем между особями из разных популяций (рис. 8.38, 8.39).

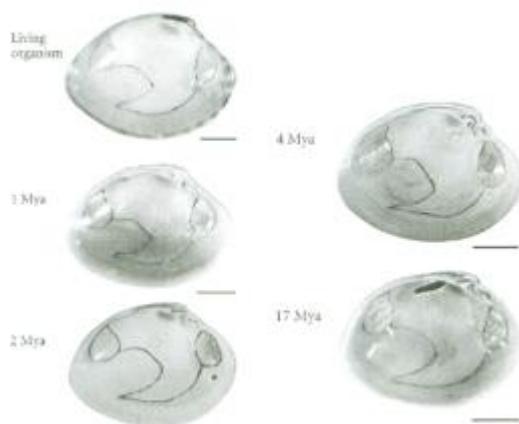


Рис. 8.38. Двустворчатые моллюски  
*Macrocallista maculata*



Рис. 8.39. Двустворчатый моллюск  
*Macrocallista maculata*

### 8.3. Макроэволюция: как развивается группа

Эволюция крупного таксона начинается с ароморфоза, затем таксон переходит к идиоадаптации и далее к специализации (рис. 8.40). Лишь часть организмов может породить крупные таксоны.

Особенности развития группы:

- специализация ограничивает пути эволюции;
- организм и среда взаимно влияют друг на друга.
- параллели в родственных группах;
- нейтральные изменения накапливаются равномерно;
- эволюция неравномерна.

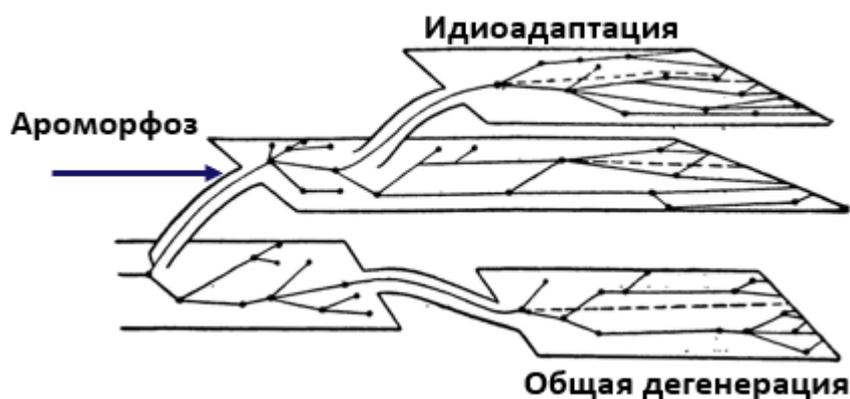


Рис. 8.40. Развитие группы (макроэволюция)

#### Направленность эволюции

Направленность эволюции: параллелизм и конвергенция.

*Параллелизм* – независимое появление сходных черт строения у разных групп организмов на основании особенностей, унаследованных от общих предков.

Пример параллелизма: фосса (виверры) и ягуарунди (кошачьи). Они сильно похожи по морфологии, так как занимают одну адаптивную зону.

*Конвергенция* – сходство между организмами различных систематических групп, обитающих в сходных условиях.

Закономерный характер эволюции наиболее четко проявляется при реконструкции филогенеза. Признаки, обеспечившие расширение адаптивной зоны, возникали независимо и параллельно, асинхронно, у разных таксонов. Для описания этого процесса отечественные палеонтологи охотно пользуются терминами эукаризация, метазоизация, тетраподизация, рептилизация, маммализация, артроподизация, орнитизация, ангиоспермизация, цефализация, гоминизация и т. п.

#### Закономерности филогенеза

Разные группы начинают развиваться в одном направлении, но разными путями, что приводит к формированию веера адаптивной радиации. Наличие многочисленных параллелизмов при становлении нового крупного таксона, является скорее правилом, чем исключением.

Живые организмы и окружающая среда взаимно воздействуют друг на друга: адаптация организмов меняет среду, заставляя другие организмы «подстраиваться».

### Экосистемы

Вопрос эволюции экосистем возник в начале 20 века, с 1928 года, когда В.Н. Сукачев начал активно изучать и ввел понятия биоценоза и биогеоценоза.

*Биоценоз* – комплекс взаимодействующих популяций разных видов, совместно обитающих на данной территории.

*Биогеоценоз* подразумевает взаимодействие биоценоза с абиотическими факторами. В биогеоценозе осуществляется полный круговорот вещества и энергии.

Усредненное определение биогеоценоза – это сообщество видов и абиотическая среда.

Экосистемы могут быть разного масштаба: от локального до природно-климатических зон. Важна целостность экосистемы, которая состоит из популяций разных видов и важно оптимальное разнообразие и численность для эффективного использования ресурсов.

### Классическая теория биоразнообразия

Классическая теория биоразнообразия: устойчивая экосистема не может не быть разнообразной. Виды, деля ресурс, стремятся достигнуть максимальной численности, она устанавливается до оптимальной (если выше – будет сокращаться) (рис. 8.41). Разнообразие видов позволяет системе «подстраиваться» под меняющиеся условия.

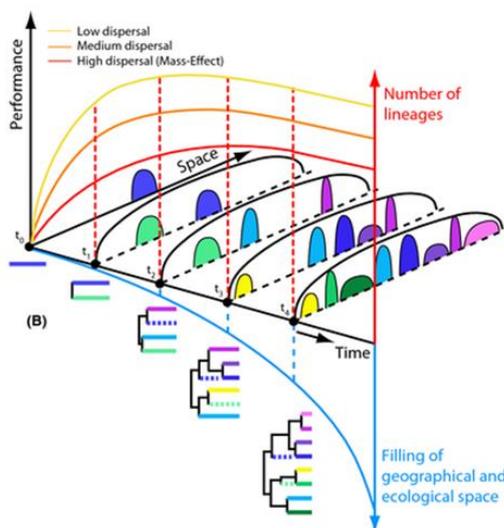


Рис. 8.41. Многосоставная экосистема

Эффективнее всего ресурсы используются, если взаимодействуют несколько популяций (рис. 8.42):  $P$  – частота фенотипов в популяции;  $f$  – параметр ресурса; серое – поступающий в среду ресурс, белое – «выращенная» на градиенте ресурса  $f$  численность (биомасса).

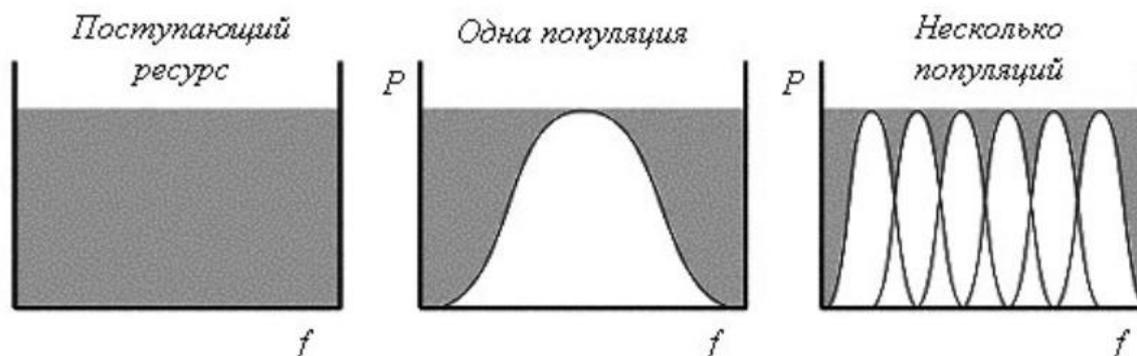


Рис. 8.42. Эффективность использования ресурса в зависимости от частоты фенотипов в популяции

### Нейтральная теория биоразнообразия

Нейтральную теорию биоразнообразия разработал Стивен Хаббелл. Это является «адаптацией» идеи Кимуры о нейтральной эволюции. Идея: экосистема – совокупность организмов, случайно оказавшихся вместе.

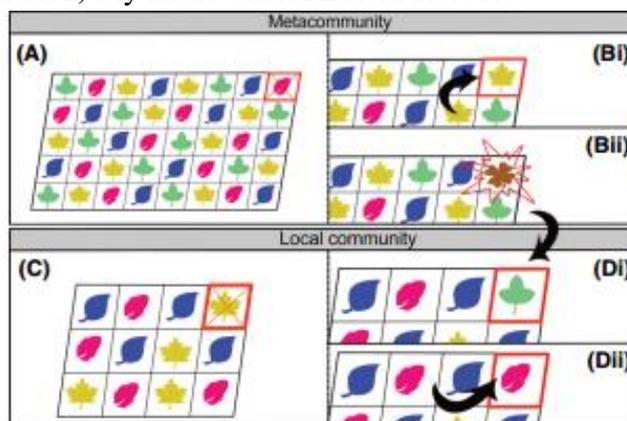


Рис. 8.43. Нейтральная теория биоразнообразия

Экосистемы могут по-разному изменяться.

*Специогенез* – изменение структуры экосистемы за счет видообразования. Все они эволюционируют параллельно друг с другом. Их движущая сила – конкуренция. Все взаимно подстраиваются и эти изменения согласованы. Таким образом, вся система стабилизируется (рис. 8.44).

*Экогенез* – изменение структуры экосистемы за счет соотношения между реализованными нишами. В устоявшемся сообществе происходит внедрение или выпадение видов.

*Коадаптивные комплексы* – группы тесно связанных видов (сильнее, чем с другими группами). Эволюционируют вместе и вымирают вместе. Идея принадлежит Геннадию Михайловичу Длусскому (1937 – 2014). Коадаптивные комплексы можно наблюдать у растений, которые взаимодействуют с разными опылителями.

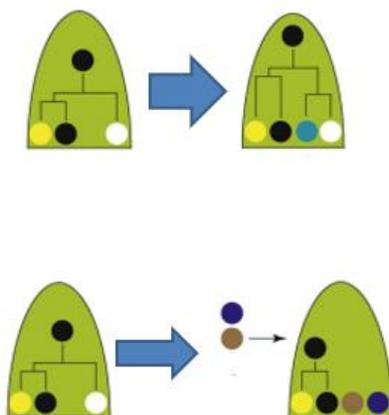


Рис. 8.44. Специогенез и экогенез

### Массовые вымирания

Вымирание вида – это его нормальное историческое развитие. Большинство видов, которые существовали на Земле – вымерли.

Вымирания могут происходить с разной интенсивностью. Массовые вымирания (рис. 8.45), когда исчезало более 70% групп:

1. Ордовик-силурийское;
2. Девонское;
3. Пермское («Великое»);
4. Триасовое;
5. Мел-палеогеновое.

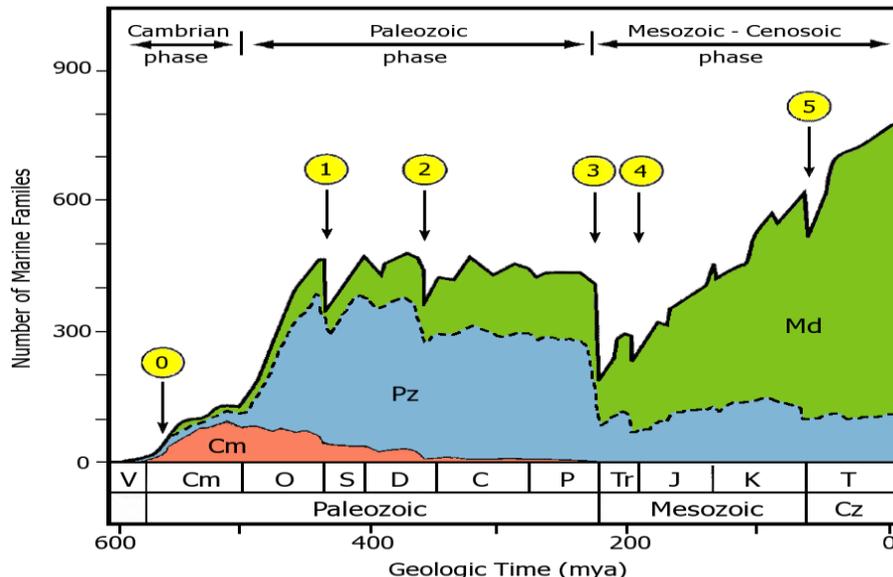


Рис. 8.45. Массовые вымирания

На самом деле, можно выделить более 5 вымираний (рис. 8.46, 8.47):

- кислородная катастрофа;
- вымирание эдиакарской фауны;

- Ордовик-силурийское;
- Девонское;
- Пермское («Великое»);
- Триасовое;
- Мел-палеогеновое.



Рис. 8.46. Массовые вымирания

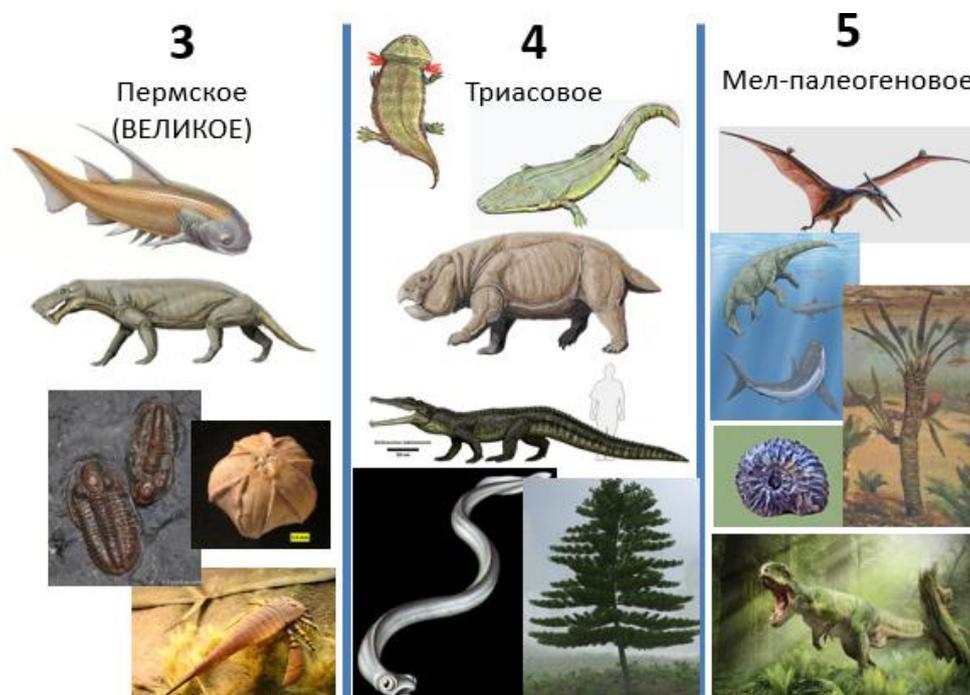


Рис. 8.47. Массовые вымирания

Существуют разные гипотезы массовых вымираний, например, импактные гипотезы («Столкновение, удар», вымирания могут быть вызваны из «вне»). Классический пример импактной гипотезы, которая нашла свое подтверждение – астероидная (импактная) гипотеза мел-палеогенового вымирания. Ученые обнаружили иридиевую аномалию (гипотеза Альвареса) в разных породах одного возраста по всей планете (рис. 8.48). От этого космического тела был обнаружен кратер.

*Чиксулубский кратер* (Полуостров Юкатан Центральная Америка) – диаметр около 180 км, изначальная глубина до 17-20 км (рис. 8.49).



Рис. 8.48. Граница мела и палеогена



Рис. 8.49. Чикшулубский кратер

Идея астероидной гипотезы: падение астероида → пыль и пепел поднимаются в атмосферу → нет солнечного света → нарушаются пищевые цепочки → пепел попадает в морские воды.

Для объяснения причин вымирания существуют и экологические гипотезы – постепенное изменение экологии. Например, экологические гипотезы для пермь-триасового вымирания – перестройка растительного сообщества (в начале мезозоя флора имеет голосеменной облик, в конце мезозоя главенствуют цветковые растения).

### Теория филоценогенеза

Единицей эволюции экосистем является сукцессионный ряд, а сам процесс эволюции представляет собой процесс перестройки биоценологических связей под влиянием изменения условий, смены доминантности входящих в сообщество видов, видообразования внутри сообщества и внедрение новых видов.

Частью теории филоценогенеза является теория экологических кризисов:

- а) массовые вымирания никогда не прерывали существование жизни;
- б) после них биоразнообразие увеличивалось в ходе эволюционных «взрывов»,
- в) нет однозначного соответствия между характером и амплитудой абиотических и биотических изменений.

Поэтому можно представить смену биоты как сложный процесс из четырёх этапов - фаз:

1. Подготовительный: дробление адаптивных зон, ↑ специалистов.
2. Парадоксальный: вымирание специалистов, медленное обновление.
3. Драматический: скорость появления новых таксонов > скорости вымирания.
4. Успокоения: замедление появлений и вымираний таксонов.

### **История развития жизни**

Изучая историю развития жизни на Земле ученые выяснили, что было много разных вымираний на нашей планете. Для того, чтобы маркировать границы периодов была изобретена стратиграфическая шкала (1881-1900). Массовые вымирания происходили на границах периодов, а самые крупные вымирания - маркируют границы между эрами.

## Лекция 9. История развития жизни на Земле

### 9.1. Введение

Геохронологическая (стратиграфическая) шкала охватывает всю историю отложений начиная от формирования Земли (4.5 млрд лет назад) и до настоящего времени. Шкала разделена на отдельные отрезки, самые крупные из которых – эоны. Расцветка шкалы является ключом к геологическим стратиграфическим картам. Палеонтологи работают с двумя понятиями времени:

- *относительный геологический возраст* (определяется по ископаемым (период, эра и т.д.));
- *абсолютный геологический возраст* (определяется с помощью радиоизотопного анализа и т.д.).

Если рассматривать региональную геологическую карту (рис. 9.1.), например, Москвы, то можно выделить выходы горных пород:

- каменноугольного – коричневое, серое;
- юрского – синее;
- мелового – зеленое;
- неоген – желтое.

Практически вся территория Москвы расположена в зоне синего цвета (юрские породы). На геологическом разрезе видно, что Москва расположена на русской плите, сверху которой были накоплены отложения различных периодов. Такие карты можно получить исключительно благодаря скважинам.

### Зарождение жизни

Возраст первых достоверных следов жизни оценивается примерно в 3,7 млрд лет (Dodd et al., 2017).

Одни из претендентов на «колыбель жизни» – гидротермальные источники, озера.

Представим возраст Земли как часовой циферблат (рис. 9.2). На этом «циферблате» видно, что большую часть времени жизнь на Земле была микробной. Больше всего палеонтологи работают с эоном фанерозой – «эон явной жизни». Первые следы растений появились в 10-12 часов. Вся история вида *Homosapiens* занимает доли секунды.

### 9.2. Важнейшие события Земли (докембрий)

#### Катархей (гадейский эон, 4,57 – 4 млрд лет)

Начало Земли отмечается в катархее. Тогда произошло возникновение Луны 4,5 млрд лет назад: столкновение крупного космического тела с Землей\* → изменение наклона земной оси → плавление мантии с образованием магматического океана.

*\*Гипотетическая планета Тейя (размером с Марс) сформировалась в точке Лагранжа L4, затем перешла на хаотическую орбиту, приблизилась к Земле и столкнулась.*

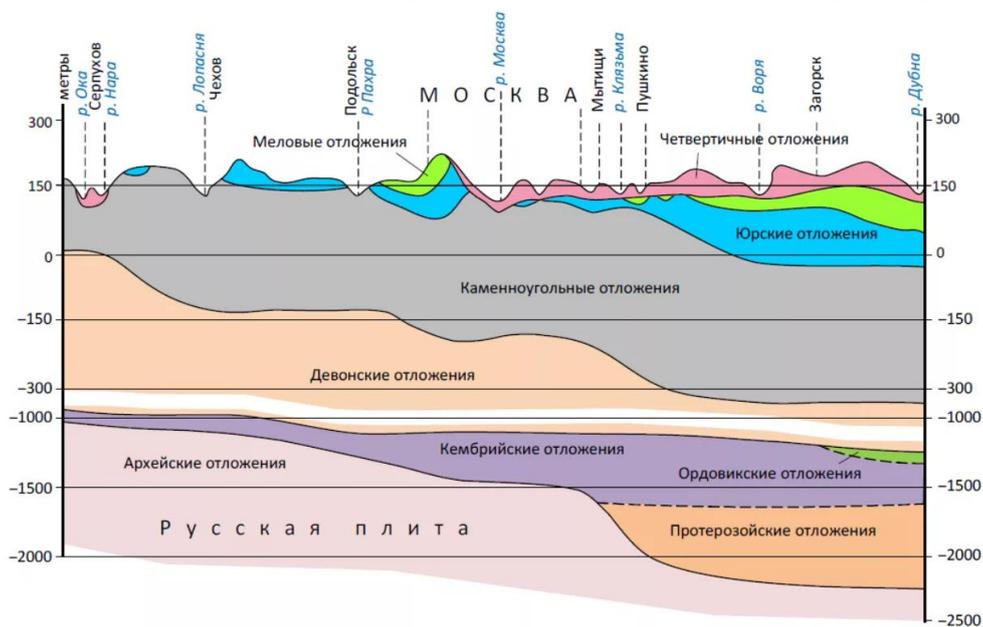
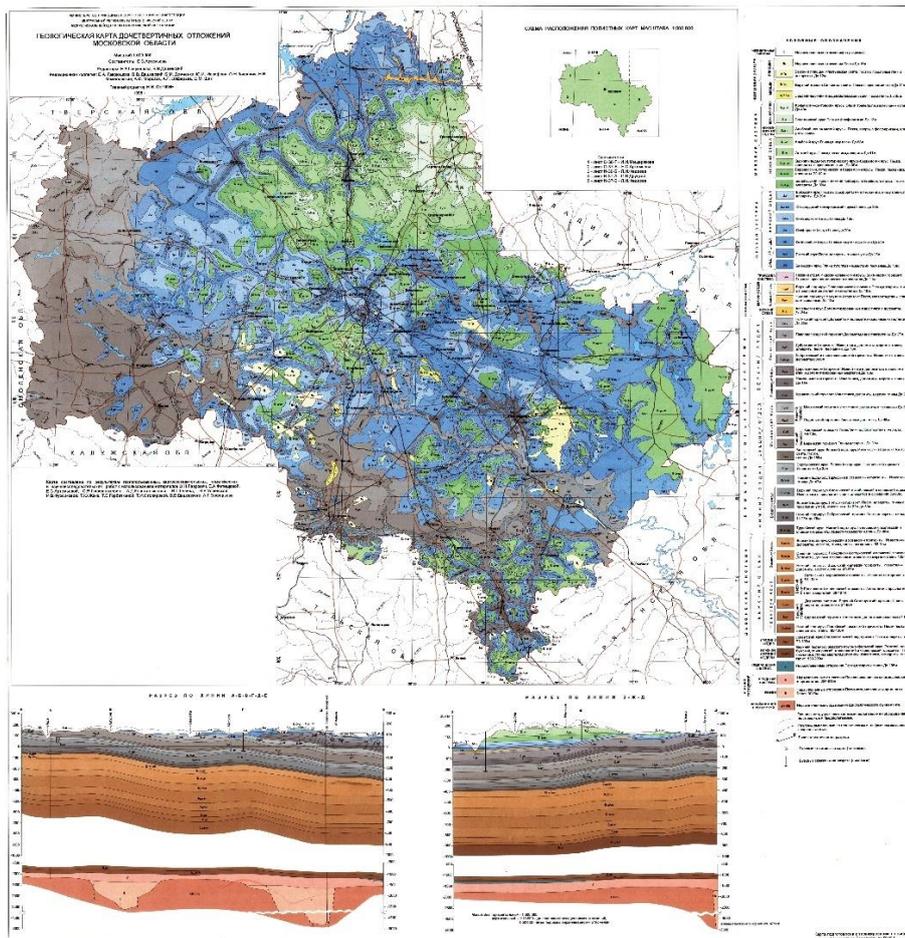


Рис. 9.1. Региональная геологическая карта Москвы и Московской области и геологический разрез

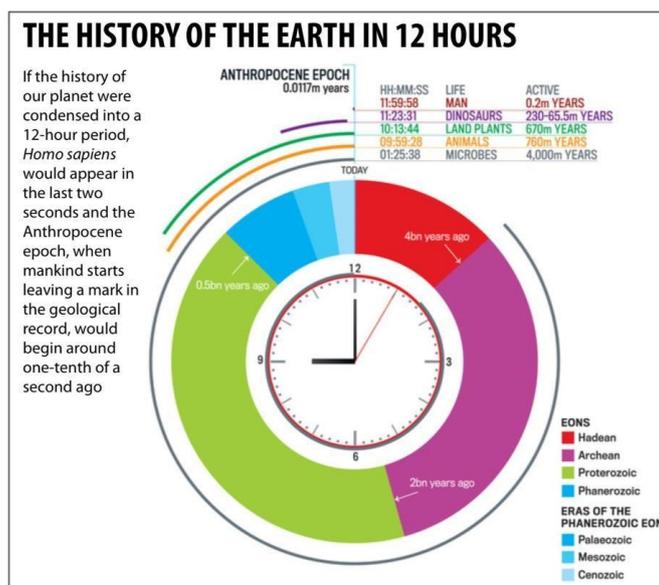


Рис. 9.2. Диаграмма важнейших событий Земли

### Докембрий (Архей, 4 – 2.5 млрд лет назад)

В докембрии молодая Земля была более разогретая, доступ солнечного света на планету был несколько другим.

Состав атмосферы: кислорода мало. Луна вращается вокруг Земли с большей скоростью; молодое Солнце ещё не разгорелось и светит тусклым красным цветом.

Состав морских вод: кислый и солёный. Кислотные дожди, массовые бомбардировки метеоритами, извержения вулканов. Не было ни почвы, ни рек, ни озер.

Изучение ранних этапов эволюции жизни сложное, так как пород древнего возраста не так много:

- 1) Одни из самых древних пород – формация Нуввуагиттук (рис. 9.3, 9.4) (Канада) возрастом 3,8 – 4,3 млрд лет. По геохимическому (и другим) анализам отложения также сформировались в воде. Оттуда же описаны самые древние следы жизни (Dodd et al., 2017).

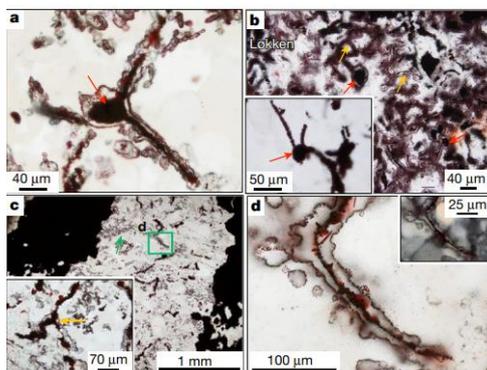


Рис. 9.3. Гематитовые нити в трансмиссионном микроскопе

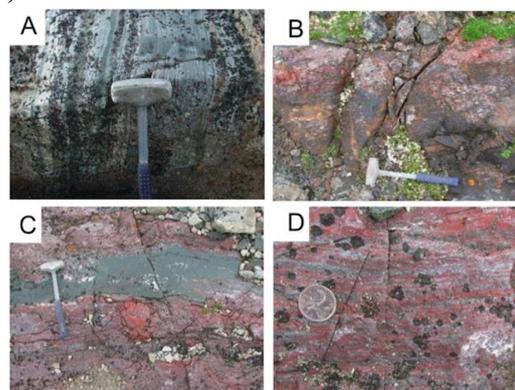


Рис. 9.4. Формация Нуввуагиттук

## 2) Формация Исуа – свидетельство древних океанов

Зеленокаменный пояс – древнейшие породы, возраст 3,7 – 3,8 млрд лет. В Гренландии находят свидетельства наличия водоемов (базальтовые отложения) и присутствие жизни (рис. 9.5) (Pinti, Arndt 2015).



Рис. 9.5. Зеленокаменный пояс

## Протерозой (2.5 – 0.5 млрд лет назад)

В протерозое, который начался, 2,5 млрд лет назад, жизнь была в основном прокариотная. История нашей планеты тесно связана с биосферой (жизнедеятельностью организмов). Бактериальная жизнь влияет на геологию планеты. Железобактерии формируют залежи полосчатых железных руд (рис. 9.6, 9.7). Например – Курская магнитная аномалия (КМА) – площадь 160 тыс. км<sup>2</sup>.



Рис. 9.6. Полосчатые железные руды

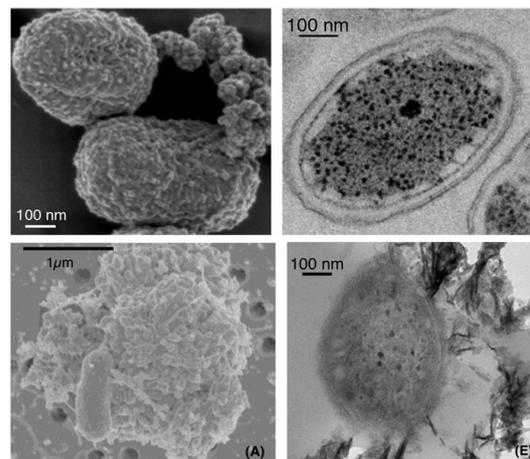


Рис. 9.7. Современные железобактерии

Прокариотная жизнь постепенно влияет на жизнь нашей планеты. Благодаря возникновению жизни, состав вод постепенно меняется, происходит кислородная революция. Наступает «скучное» время на нашей планете: климат теплый, стабильный; жизнь прокариотная. В эту эпоху жили строматолиты – сообщества прокариот, которые формируют «плёнки» и наросты. Современные строматолиты похожи на склизкие камни и обитают в теплом мелководье, например, в Австралии.

В этот период происходит кислородная революция. Постепенно начинают бурную деятельность фотосинтетики, что изменяет состав атмосферы. Кислородная эволюция привела к тому, что хемосинтетический мир сильно пострадал. Пример в это время появляются эукариоты.

После кислородной катастрофы начинаются серии оледенения.

*Гуронское оледенение* (2,4 - 2,1 млрд лет назад) (рис. 9.8):

- меняется состав атмосферы, метан и кислород вступают в реакцию, превращаются в углекислый газ и воду;
- уровень метана падает, из-за чего снижается парниковый эффект;
- низкий уровень солнечной радиации.

При прохождении ледником континента происходит перенос материала, который может откладываться.

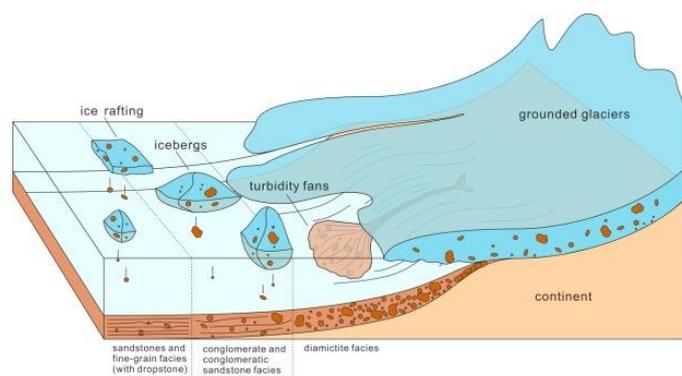


Рис. 9.8. Гуронское оледенение

### **Криогений (850 – 630 млн лет назад)**

850 млн лет назад наступил криогений – период, в котором также произошло оледенение. Существует гипотеза под названием «Земля-Снежок».

Некоторые аргументы:

- валунники,
- ледниковая исчерченность,
- изучение соотношения изотопов углерода и т.д.

### **Вендский (эдиакарский) период (645 – 541 млн лет назад)**

После того, как Земля оттаяла наступил вендский период. Во времена Дарвина все породы, которые были младше кембрийского периода считались пустыми и безжизненными. Ч. Дарвин сделал правильное предсказание о том, что люди еще не нашли следы жизни того времени. В летописи чаще всего встречаются твердые осадки.

*Вендобионты* – мягкотелые организмы. Особенности:

- у некоторых организмов была симметрия скользящего отражения;
- они были пронизаны системой каналов (квадратных в сечении);
- отсутствие отверстий, мышц, скелетов, зубов, конечностей.

В морфологии вендобионтов мало диагностических признаков, которые бы смогли совместили их с членистоногими, позвоночными и др.

Выделяются три комплекса вендобионтов (рис. 9.9):

- Авалон;
- Беломорский комплекс;
- Намский комплекс.

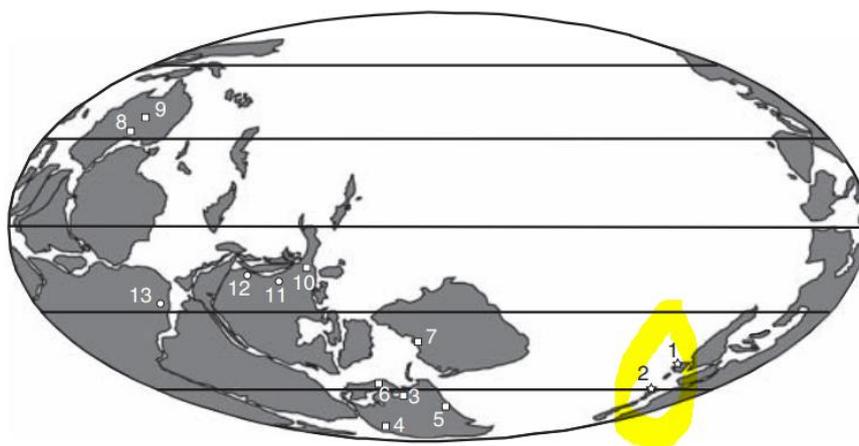


Рис. 9.9. Эдиакарская палеогеографическая карта и местонахождения ископаемых. Авалон: 1 – Чарнвуд Форест (Англия); 2 – Полуостров Авалон (Ньюфаундленд). Беломорский комплекс: 3 – Зимний берег; 4 – Подолье (юго-запад Украины); 5 – Урал; 6 – Финнмарк (Норвегия); 7 – Оленекское поднятие (Сибирь); 8 – Хребты Флиндерс (Австралия); 9 – центральная Австралия; 10 – горы Вернее (Канада). Намский комплекс: 11 – Британская Колумбия (Канада); 12 – Грейт-Бейсин (США); 13 – Южная Намибия (Shen et al., 2008)

В Авалонском комплексе было много петлевидных сидячих организмов, которые крепились и занимались фильтрацией.

Беломорский комплекс более разнообразный и был представлен как сидячими формами, так и теми, кто передвигался.

Намский комплекс был представлен формами в виде трубочек.

Предвестники кембрийского взрыва – это появление мелких организмов со скелетами (мелкораковинная фауна, рис. 9.12). Это стало известно в ходе изучения отложений Сибири, Китая, Намибии.

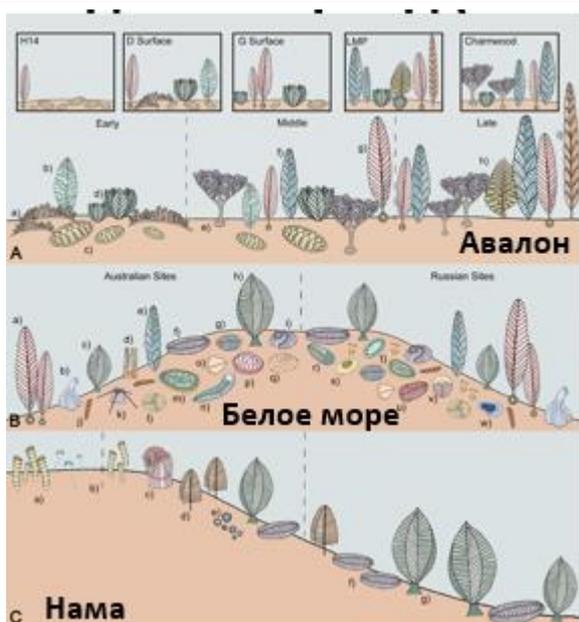


Рис. 9.10. Комплексы вендобрионтов

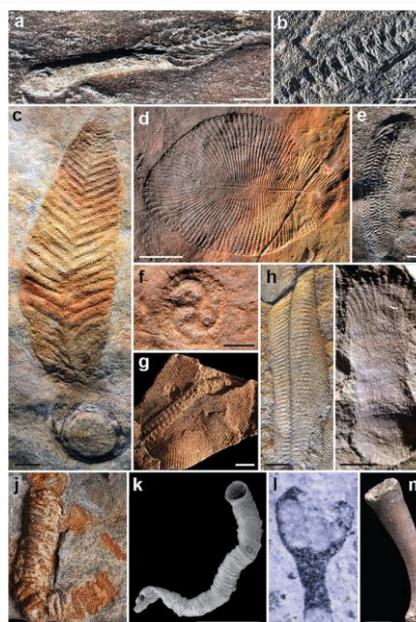


Рис. 9.11. Ископаемые отпечатки вендобрионтов

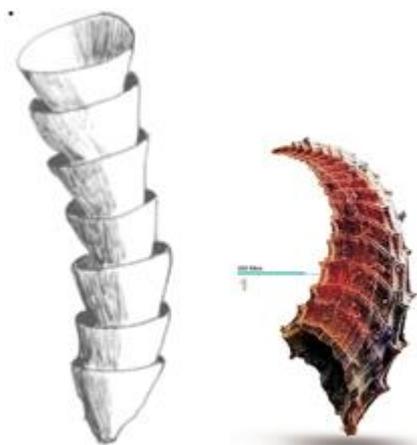


Рис. 9.12. Мелкораквинная фауна

### 9.3. Важнейшие события Земли (палеозойская эра)

#### Кембрийский период (541 – 485 млн лет назад)

Кембрийский взрыв начался 541 млн лет назад (длился примерно 13 – 25 млн лет). Рассмотрим дерево жизни (рис. 9.13): в кембрии происходит резкое по геологическим меркам возникновение почти всех типов животных. Это важное событие в макроэволюции, так как именно в этот момент произошло возникновение большинства таксонов. С этого начинается эон явной жизни – фанерозой.

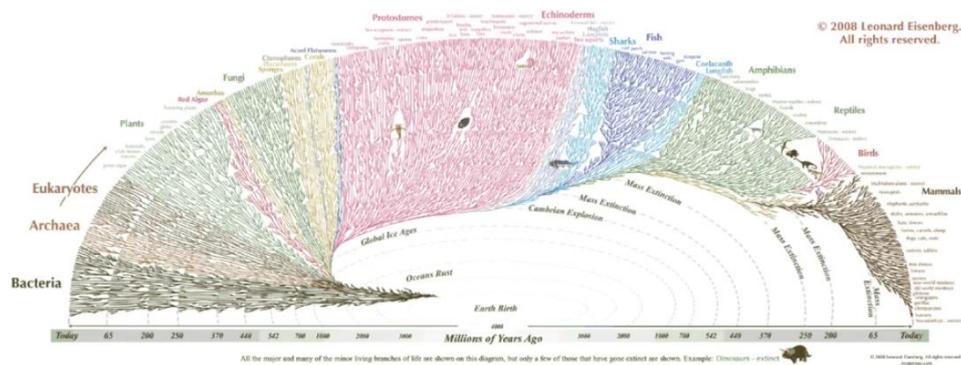
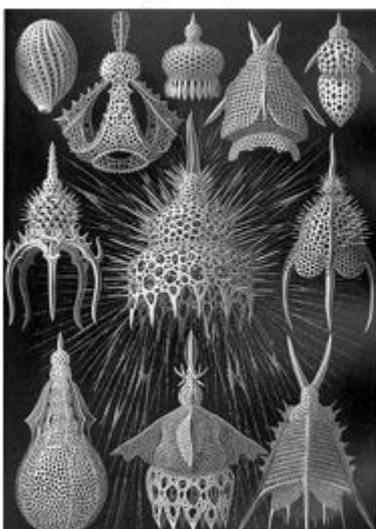


Рис. 9.13. Эволюционное дерево жизни

Причины кембрийского взрыва:

- 1) Скелетная революция – параллельное появление минеральных скелетов в разных группах организмов (например, у простейших – моллюсков и радиолярий, у членистоногих и т.д.) (рис. 9.14).

Радиолярии



Моллюски



Членистоногие



Рис. 9.14. Радиолярии, моллюски, членистоногие

- 2) Гонка вооружений – появление зубов у первых хищников, глаз и, соответственно, активной охоты. Многие животные обзаводятся прочными покровами (рис. 9.15).

Первые страшные хищники своего времени – это конодонты – группы родственные хордовым, которые не имели челюсти, но при этом имели ротовой аппарат с маленькими зубчиками.



Рис. 9.15. Панцири трилобитов

В этот момент животные начали выработать стратегии спасения от хищников:

- появление панцирей;
  - изменение поведения (появление биотурбаторов).
- 3) Появление биотурбаторов: животные начинают зарываться в осадок (Cambrian substrate revolution) (рис. 9.16). Осадок – это благоприятное местообитание, так как там есть и еда, и укрытие. В морях эдиакарокского периода жизнь сосредоточена в основном на поверхности осадка, а в морях кембрийского периода жизнь сосредоточена и на поверхности осадка, и внутри, а также в толще воды.

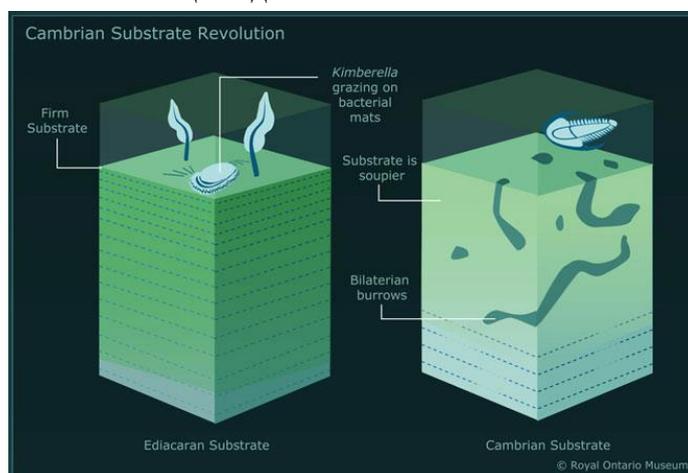


Рис. 9.16. Поведение биотурбаторов

- 4) Появление «пеллетной системы». Солнечный свет стал проникать глубже, что вызвало бурную эволюцию фотосинтетиков и способствовало росту разнообразия зоопланктона (например, раннекембрийские фильтраторы, рис. 9.17). Раннекембрийские фильтраторы плавают в толще воды в фотической зоне (рис. 9.18), куда проникает солнечный свет.

В этих условиях существует положительная обратная связь: рост фитопланктона влечет за собой рост зоопланктона, что в свою очередь влечет за собой рост тех, кто питается зоопланктоном и т.д.

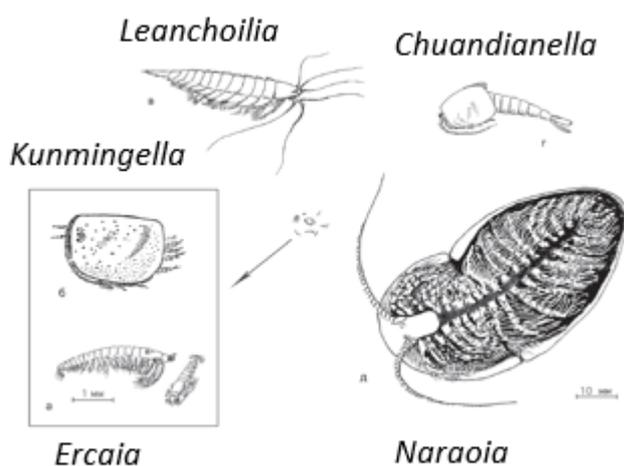


Рис. 9.17. Раннекембрийские фильтраторы  
(Пономаренко, 2004)

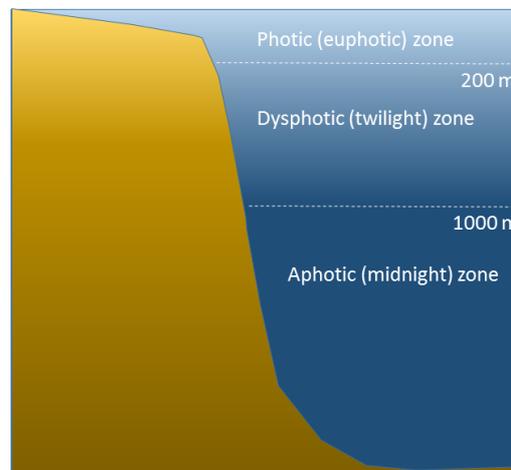


Рис. 9.18. Зоны океана по  
прониканию света

- 5) Разнообразие экологических ниш: в венде жизнь была сосредоточена только на поверхности осадка и в верхних слоях воды (рис. 9.19). В кембрии усложняются пищевые цепочки, появляются новые жизненные формы (рис. 9.20).



Рис. 9.19. Моря венда



Рис. 9.20. Моря кембрия

#### Находки кембрийских ископаемых

В западе Канаде находится месторождение Лагерштетт – тип захоронения, при котором сохраняются мягкие ткани (рис. 9.21 – 9.22). Возраст месторождения составляет около 508 млн лет.

Изначально находки (рис. 9.23, 9.24) были описаны как медуза и аномальная «креветка». Но позже выяснилось, что две эти формы на самом деле являются одной и то, что ранее описывалось как медуза, – это ротовое отверстие, а «креветки» – роковые придатки, которые использовались для охоты. Эта группа называлась динокаридами.



Рис. 9.21. Виваксия

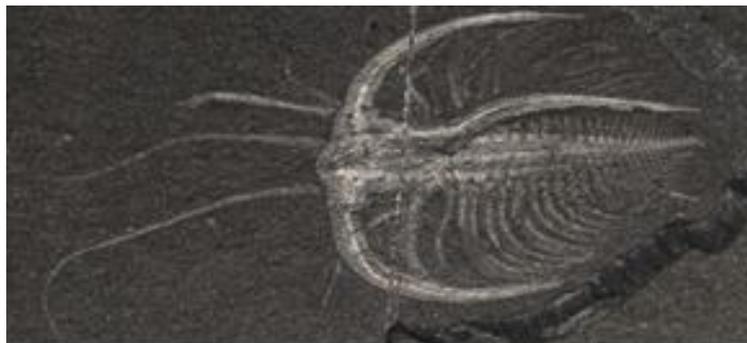


Рис. 9.22. Марелла

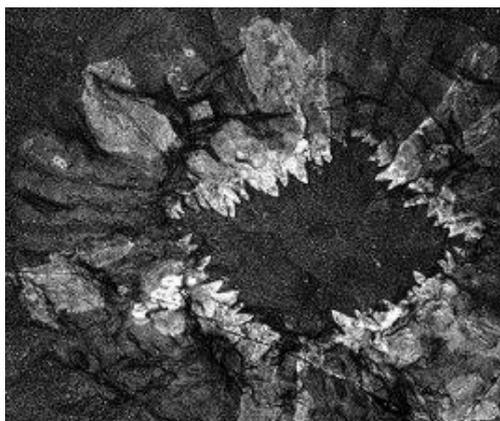


Рис. 9.23. «Медуза»

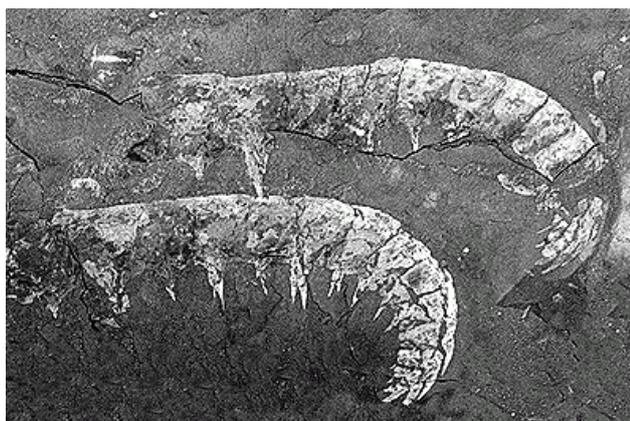


Рис. 9.24. «Аномальная креветка»

В сланцах Бёрджес встречаются находки динокарид – это группа вымерших животных, похожих на ракообразных, но не являющиеся ими. Динокариды не имели членистых конечностей, но имели хорошо развитое зрение и передние хватательные придатки.

Ранее существовало много разных биокорид, но не все кембрийские группы оставили потомков, доживших до наших дней (рис. 9.25). Аномалокариды - самые известные представители динокарид (рис. 9.26).



Рис. 9.25. Многообразие динокарид



Рис. 9.26. Аномалокарида (динокарида)

В сланцах Бёрджес также были сделаны следующие интересные находки: –

- опабиния, которая была описана в 1912 году. Животное имело плавательные лопасти, пять глаз и хватательный хобот с клешней на конце, которая вероятно, могла использоваться для рыхления дна и добычи пищи;
- галлюцигения, которая имела шипы (нижки) и была размером от 0.5 мм до 5 см (рис. 9.27, 9.28), на мягких придатках расположены 2 коготочка. По всей видимости шипы использовали для защиты, а на лапках были коготочки, чтобы передвигаться. По морфологии галлюцигения относится к ксенузиям, которые являются родственниками современных бархатных червей.

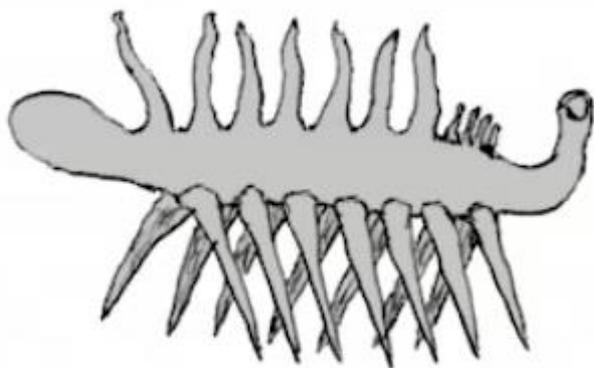


Рис. 9.27. Первая реконструкция галлюцигении

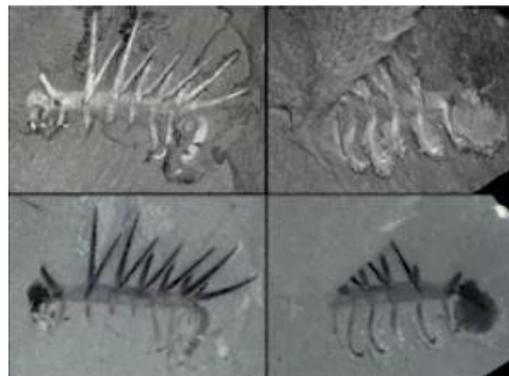


Рис. 9.28. Отпечатки галлюцигении

Ранняя эволюция многоклеточных животных полна переходных форм, которые не имеют аналогов в современном мире.

### Ордовикский период (485 – 443 млн лет назад)

В ордовике сначала растения, затем животные покоряют сушу (9.29). В этот момент происходит Великая ордовикская радиация ((Great Ordovician Biodiversification Event). В ордовике происходит усложнение связей и экологических ниш, биоразнообразие возрастает во всех морских бассейнах. Это происходит за счет коэволюции в разных группах (рис. 9.30).

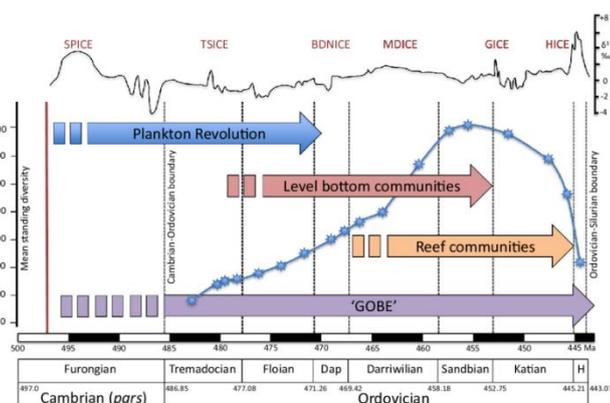


Рис. 9.29. Схематическое изображение этапов эволюции

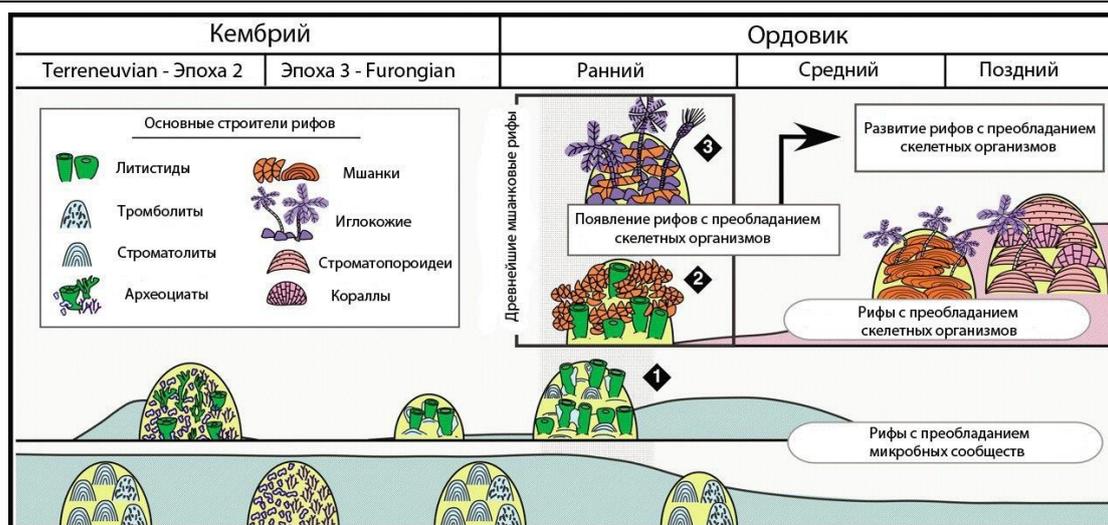


Рис. 9.30. Козволюция разных групп

В ордовикских отложениях можно встретить, например, прямораковинных головоногих моллюсков.

Но жизнь заканчивается ордовикско-силурийским массовым вымиранием, которое произошло 445 млн лет назад. Тогда исчезли многие группы, возникшие в кембрии. Гипотетическими причинами вымирания считаются похолодание и вулканизм.

### Силурийский период (443 – 419 млн лет назад)

В силурийский период жизнь постепенно восстанавливается после вымирания: появляются разнообразные трилобиты и прямораковинные головоногие, позвоночные и начинается бурная эволюция позвоночных. Членистоногие были особенно разнообразны и среди них были такие представители, как ракоскорпионы (эвриптериды) – хелицероносые, которые появились в силурийских морях (рис. 9.31). Их средний размер составлял 20 см, но при этом они могли достигать 2 метров.

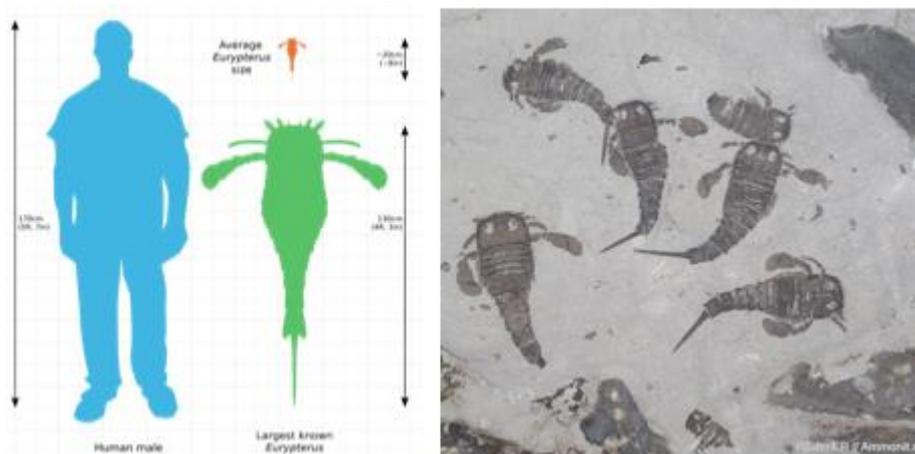


Рис. 9.31. Ракоскорпионы

Силурийские эвриптериды встречались только в палеозое. Они освоили сначала морские, затем пресные водоемы и эпизодически выходили на сушу.

*Освоение суши и пресных вод*

Постепенно животные начинают осваивать пресные водоемы, растения и членистоногие приспосабливаются к жизни на суше. Один из «первопроходцев» на суше – многоножка *Pneumodesmus newmani* (рис. 9.32).



Рис. 9.32. Многоножка *Pneumodesmus newmani*

**Девонский период (419 – 358 млн лет назад)**

Девонский период считается временем расцвета панцирных рыб – плакодерм, которые известны с силура до конца девона. Они доминировали в пресных и соленых водоемах. Иногда плакодермы сохранялись не в целом виде, а в виде отдельных чешуек. Такой панцирь был необходим, чтобы защищаться от суперхищников. Одним из таких являлись дунклеостеи – супер-хищники девона, ранее реконструировали по 6 м в длину. Однако переизучение морфометрии черепа, сравнение с современными рыбами позволили пересмотреть пропорции тела (рис. 9.33).

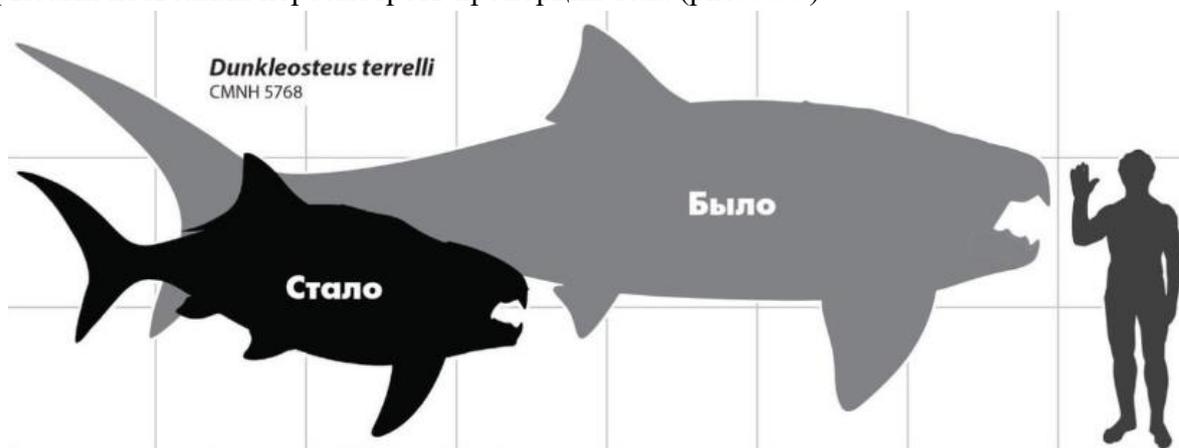
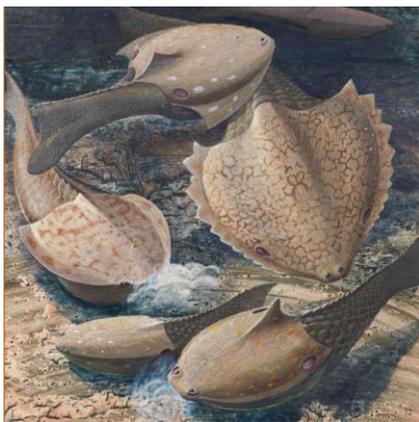


Рис. 9.33. Реконструкция *Dunkleosteus*

В девонском периоде были разнообразны группы бесчелюстных (рис. 9.34, 9.35)

Бесчелюстные – архаичная группа хордовых. В настоящее время представлены только миногами и миксинами.



*Рис. 9.34. Амфиаспиды (найденные на территории современной Сибири)*



*Рис. 9.35. Остеостраки*

Покорение суши позвоночными началось в последней половине девонского периода, а беспозвоночные окончательно освоили сушу к концу девона.

Тетраподы или четвероногие – позвоночные с четырьмя конечностями, покорившие сушу. Тетраподы могли утрачивать конечности в процессе эволюции. Но все тетраподы устроены по одной «формуле»: одна большая кость, две кости поменьше и много маленьких в кисти.

Первые наземные позвоночные – ихтиостеги и акантостеги – ранние тетраподоморфы, известные с позднего девона. Они могли передвигаться по суше, имели легкие, вели полуводный образ жизни.

Переходным звеном между тетраподоформами и рыбами был тиктаалик, который вел водный образ жизни в мелких пресных водоемах и заболоченных местах. При этом опираясь на передние конечности он мог передвигаться по суше.

Девон завершается массовым вымиранием, которое сильно затронуло бесчелюстных, конодонтов, трилобитов. Полностью вымирают плакодермы.

### **Каменноугольный период (359 – 298 млн лет назад)**

В каменноугольном периоде было господство членистоногих на суше, в это время развивались наземные позвоночные и появился первый полет.

Благодаря густым зарослям древовидных растений сформировались залежи каменного угля.

В каменноугольном периоде содержание кислорода в атмосфере – 35% (в н.в. около 20%). По этой причине членистоногие вырастали до своих максимальных размеров. Система дыхания членистоногих состоит из трахей, которые выходят наружу и подводят кислород ко всем важным органам. например, стрекозообразное меганевра имела размах крыльев до 75 см (рис. 9.36), а скорпион *Pulmonoscorpium kirktonensis* мог достигать в длину 70 см (рис. 9.37). Некоторые достигали рекордных размеров за всю историю: многоножка артроплевра достигала до 2,5 м в длину (рис. 9.38, 9.39).



Рис. 9.36. Стрекозообразное – меганевра



Рис. 9.37. Скорпион *Pulmonoscorpius kirktonensis*

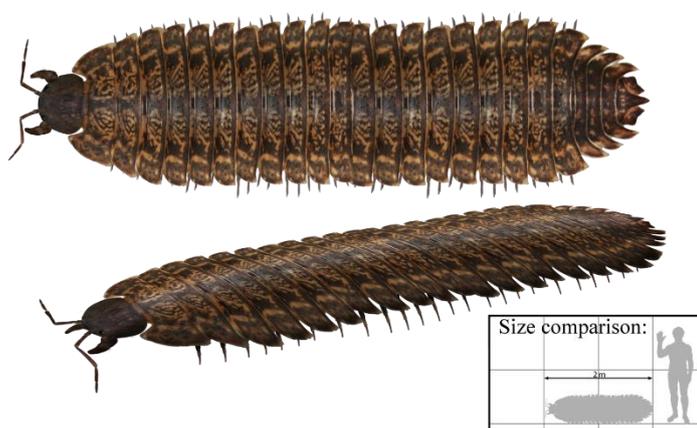


Рис. 9.38. Многоножка атроплевра



Рис. 9.39. Следовая дорожка многоножки

### Пермский период (298 – 254 млн лет)

В пермский период происходит абсолютное завоевание суши позвоночными. Все животные разделялись на анамнии и амниоты (рис. 9.40).

Анамнии:

- для развития необходима вода (икра, личинки);
- дышат жабрами (хотя бы на какой-то стадии);
- слизистые кожные покровы;
- развитие с метаморфозом;
- зародышевые оболочки не развиты.

Амниоты:

- внутреннее оплодотворение;
- дышат легкими;
- сухая кожа;

- развитие прямое;
- зародышевые оболочки.



Рис. 9.40. Анамнии и амниоты

В пермском периоде произошла революция – возникновения яйца.

Климат в перми засушливый, тогда господствовали рептилии (в том числе зверозубые), различные земноводные и появились предки млекопитающих (териодонты). В пермском периоде встречались как крупные хищные формы, так и мелкие всеядные.

Также в пермском периоде были распространены такие рептилии как парейзавры.

Пермский период завершается массовым вымиранием, который имеет название Великое пермское вымирание. Оно произошло 253 – 251 млн лет назад. Тогда исчезли около 90% видов морских и более 70% наземных животных.

#### *Причины великого вымирания*

Великое вымирание произошло, во-первых, из-за извержения вулканов планетарного масштаба.

В результате извержений вулканов образовались вулканы (сибирские траппы) (рис. 9.41, 9.42). Площадь около 2 млн квадратных км. В ходе извержений происходило изменение состава атмосферы и оседание пепла в морских водах. По всей планете начинают страдать фотосинтетики, которым был перекрыт солнечный свет.

В результате пермского вымирания полностью вымирают трилобиты, ракоскорпионы, пострадали многие группы рыб, иглокожих, членистоногих и другие беспозвоночные. На суше исчезли многие группы насекомых, парарептилий и звероящеров.

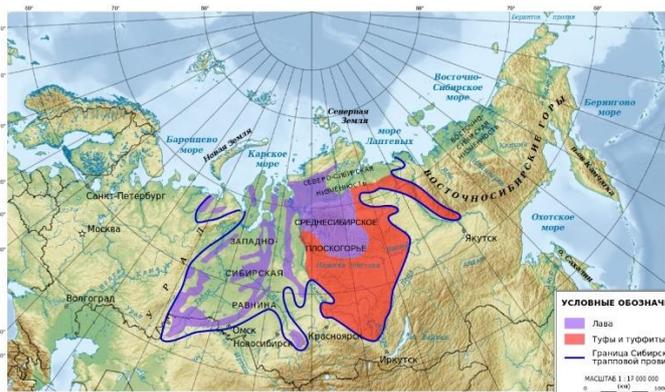


Рис. 9.41. Сибирская трапповая провинция (распространение вулканических отложений)



Рис. 9.42. Базальтовые скалы в Сибири

#### 9.4. Важнейшие события Земли (мезозойская эра)

##### Триасовый период (254 – 201 млн лет назад)

252 млн лет назад начинается мезозойская эра – время рептилий. На восстановление биоразнообразия после пермского вымирания потребовалось около 30 млн лет.

К современным представителям архозавров относятся крокодилы и птицы (рис. 9.43). В мезозое к ним относились также другие группы: нептичьи динозавры, родственные ветви крокодилов, птерозавры, некоторые морские ящеры.

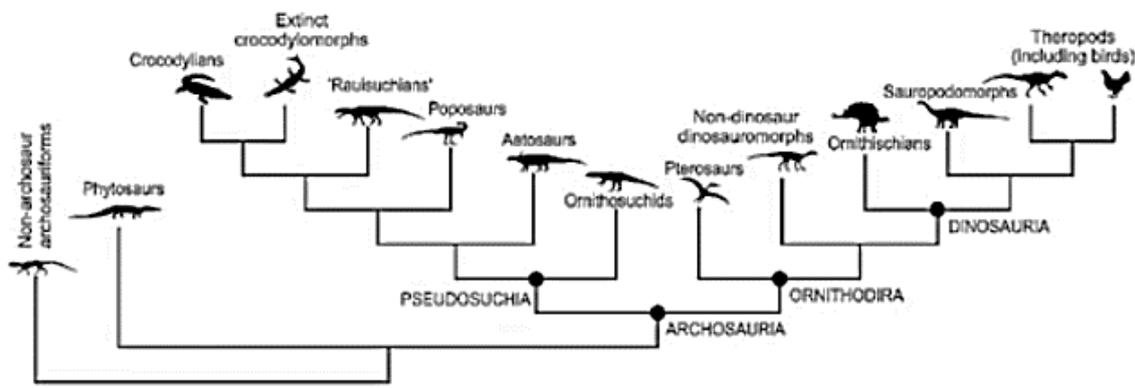


Рис. 9.43. Ветви развития архозавров

В конце триасового периода вымирают многие представители архозавров (крокодилиформы, этазавры и др.), освобождаются экологические ниши, которые начинают занимать динозавры. В морях вымирают конодонты.

##### Юрский период (201 – 145 млн лет назад)

В юрском периоде динозавры, пережившие триасовое вымирание, начинают расширять ареал. Кроме того, свою экологическую нишу занимают и мелкие млекопитающие. Например итаходон – одно из самых первых, совсем еще крохотных млекопитающих.

##### Меловой период (145 – 66 млн лет назад)

В меловом периоде происходит расцвет динозавров и появление множества пернатых форм. Млекопитающие захватывают новые экологические ниши, в конце мелового периода распространяются цветковые растения.

На суше, начиная с юрского периода, преобладали динозавры, но в воздухе и в морях это были другие группы.

Птерозавры первые покорили воздух – освоили активный полет.

Морские рептилии – с триасового периода (по н.в.) покоряли моря. В мезозое: ихтиозавры, плезиозавры, мозазавры, морские крокодилы и другие.

На рисунках 9.44, 9.45 показаны представители юрского моря. Аммониты являются руководящими ископаемыми. Они имели самые разные размеры.



Рис. 9.44. Плиозавр лиоплевродон (*Liopleurodon rossicus*)



Рис. 9.45. Аммонит *Quenstedtoceras* нападает на кородича

Динозавры являлись господствующей группой наземных позвоночных в мезозое. В триасовом периоде динозавры были просты, но начиная с юрского периода (рис. 9.46) они начали захватывать разные экологические ниши.

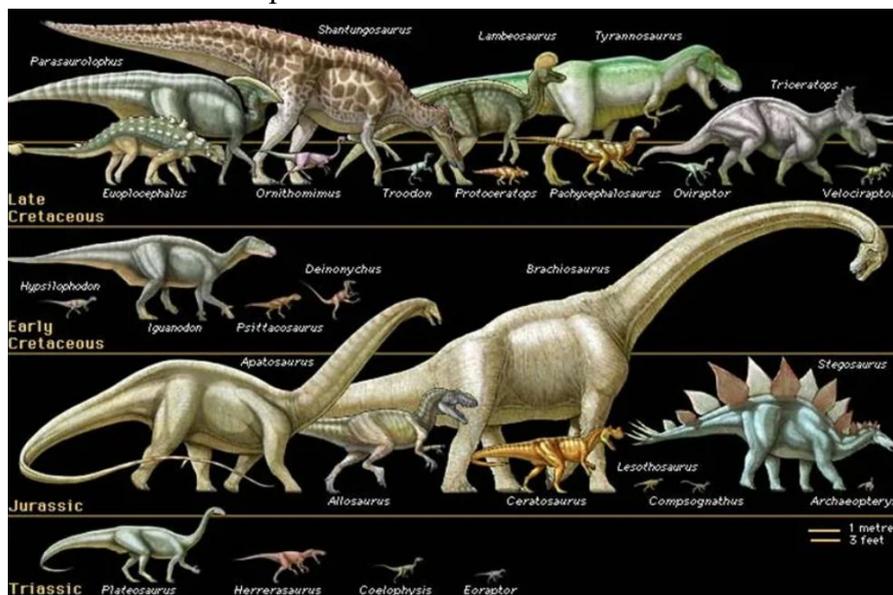


Рис. 9.46. Динозавры в мезозое

### *История изучения динозавров*

Сэр Ричард Оуэн (1804 – 1892 гг.) – английский зоолог и палеонтолог, рыцарь-командор ордена Бани предложил в 1842 году термин «динозавр». Динозавр – от древнегреческого «дейнос» – «ужасный» и «саурос» – «ящер».

В лондонском Гайд-парке к Всемирной выставке 1851 года был построен хрустальный дворец, где были выставлены скульптуры динозавров.

Настоящие находки скелетов были фрагментарными. За основу в реконструкциях того времени использовались «образы» современных крокодилов и ящериц. Все ящеры представлялись четвероногими и тяжеловесными.

Скульптор Бенджамин Уотерхаус Хокин в 1852 году по совету Оуэна создал статуи динозавров (и других вымерших животных).

Здание Хрустального дворца было уничтожено пожаром в 1936 году, но статуи сохранились и по сей день.

### *Предки динозавров*

Первые динозавры появились в первой половине триасового периода (247 – 242 млн лет назад). Их особенностью было то, что они передвигались на двух ногах, т.е. это были бипедальные животные, с выпрямленными задними конечностями и являлись мелкими активными хищниками (рис. 9.47).

Универсальность и роль случая помогли этому виду архозавров пережить триасовое вымирание.



*Рис. 9.47. Представитель ранней группы динозавроморф – Marasuchus*

Выделяются две самые крупные группы (рис. 9.48):

- ящеротазовые динозавры;
- птицетазовые динозавры.

### *Птицетазовые динозавры*

Первые представители птицетазовых динозавров – всеядные и двуногие, затем большинство перешло на растительную диету. Позднее многие начали передвигаться на четырех конечностях. Они отделились от ящеротазовых 220 млн лет назад, в конце триасового периода.

Особенности (рис. 9.49):

- некоторые достигали крупных размеров – до 10 м;
- обзаводились рогами и панцирями,
- некоторые вели стадный образ жизни

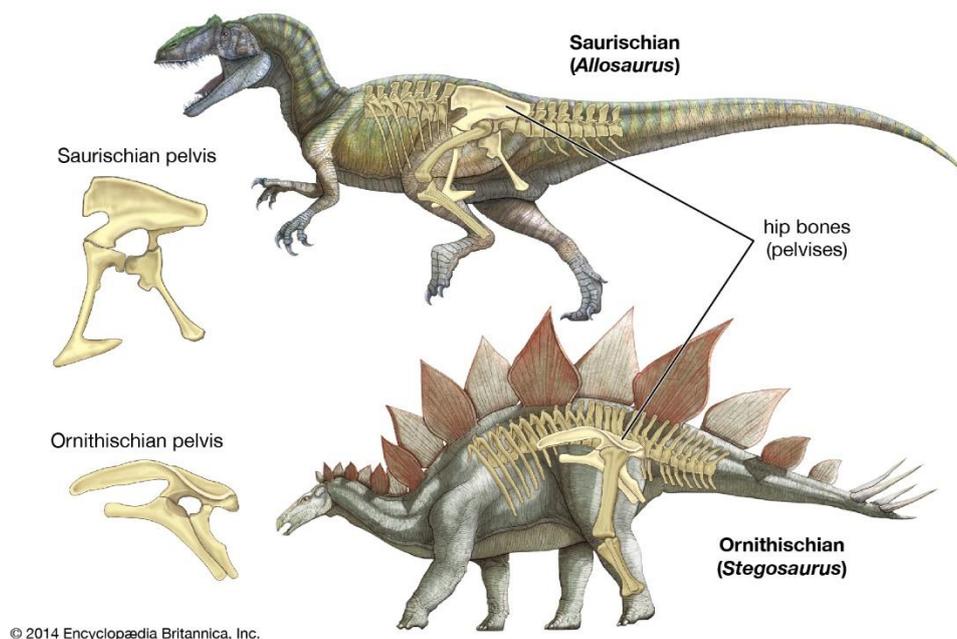


Рис. 9.48. Ящеротазовые и птицетазовые динозавры



Рис. 9.49. Разнообразие птицетазовых динозавров

#### Ящеротазовые динозавры: тероподы

Тероподы – двуногие активные хищники. Многие, но не все, были покрыты перьями. Некоторые представители достигали крупных размеров (12 – 15 м).

Строение тела и особенности развития динозавров:

- 1) Перья возникали независимо у разных групп динозавров. Чешуя – «удачная основа» для пера. Перьевого покрова отвечал за разные функции: теплоизоляция, брачные украшения, полет.

Разнообразие оперения внутри этой группы выше, чем предполагалось ранее. П.С. Целурозавры – группа динозавров, в которую входят, например, тираннозавриды (рис. 9.50). После этого была разработана модель эволюции перьев у целурозавров (рис. 9.51).



Рис. 9.50. Фрагмент хвоста динозавра в янтаре

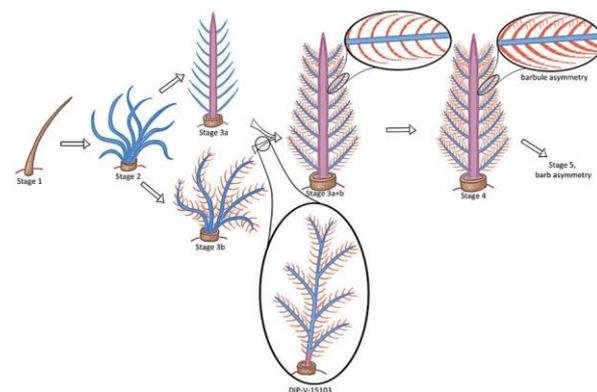


Рис. 9.51. Модель эволюции перьев у целурозавров (Xing et al., 2016)

## 2) Окраска динозавров

Скелет синозавроптерикса с отпечатками перьев (мелок. 120 млн лет, Китай) позволил реконструировать прижизненную окраску. Пигменты (меланины) могут сохраняться в ископаемом виде. Изученные остатки пигмента в перьях хищного *Anchiornis huxleyi* (рис. 9.52) из позднеюрских пород (152 – 157 млн лет) позволили реконструировать прижизненную окраску (рис. 9.53).

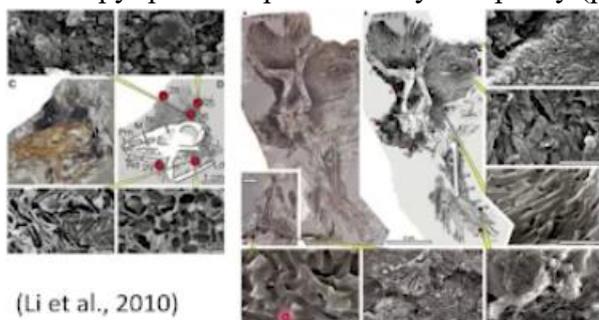


Рис. 9.52. Исследование пигмента в перьях хищного динозавра *Anchiornis huxleyi*

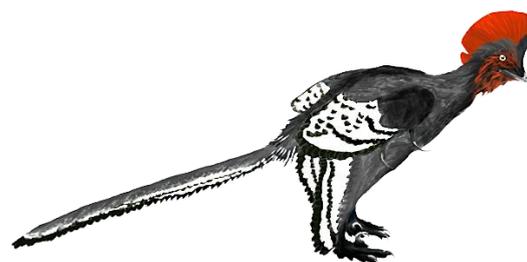


Рис. 9.53. Динозавр *Anchiornis huxleyi*

## 3) Перья (для сохранения тепла)

Скелет крупного тираннозавра *Yutyrannus huali* был обнаружен в отложениях раннего мела, провинция Ляонин, Китай. Его название значит: «прекрасный король в перьях».

### Орнитизация теропод

Известно, что некоторые динозавры не только внешне, но и по поведению были похожи на птиц. Этот термин получил название орнитизация теропод:

1. Полет возникал (минимум трижды) хотя в близких, но все-таки в разных группах, лишь одна из которых дала начало современным птицам (Pro et al., 2020).
2. Иризация перьев также возникала параллельно в разных группах тероподовых динозавров и птиц (Nordin et al., 2018).

Если рассматривать эволюцию динозавров, то можно заметить, что орнитизация динозавров возникала по меньшей мере 3 раза.

Более того, перья возникали и у птицетазовых динозавров.

Интересно, что перья возникали и у других групп архозавров (птерозавров), которые отделились от динозавров совсем давно. Птерозавр *Sordes pilosus* (лат. «нечисть волосатая») известен из отложений Казахстана (конец юрского периода) и описан в 1971 году отечественными палеонтологами. Еще один пример: в отложениях из Бразилии (конец мелового периода) обнаружен череп с отпечатками кожи и перьев. В ходе исследований были обнаружены два типа перьев с разной окраской и строением.

Существует гипотеза, что древние все архозавры были пернатыми.

*Ящеротазовые динозавры: завроподы*

Еще одна группа ящеротазовых динозавров – завроподы. Их эволюция протекала по пути гиперморфоза (гигантизма).

#### 4) Размножение динозавров

Первые яйца динозавров описаны в 1923 году. Скорлупа пронизана порами, поверхность иногда орнаментированная (рис. 9.54). Ученые находят отдельные гнезда и скопления.

Скелеты овирапторов часто находят возле кладок яиц, из-за чего считалось, что они воровали яйца других динозавров. Однако выяснилось, что овирапторы были заботливыми родителями и высиживали яйца. Для этого вида была характерна как материнская, так и отцовская забота о потомстве.

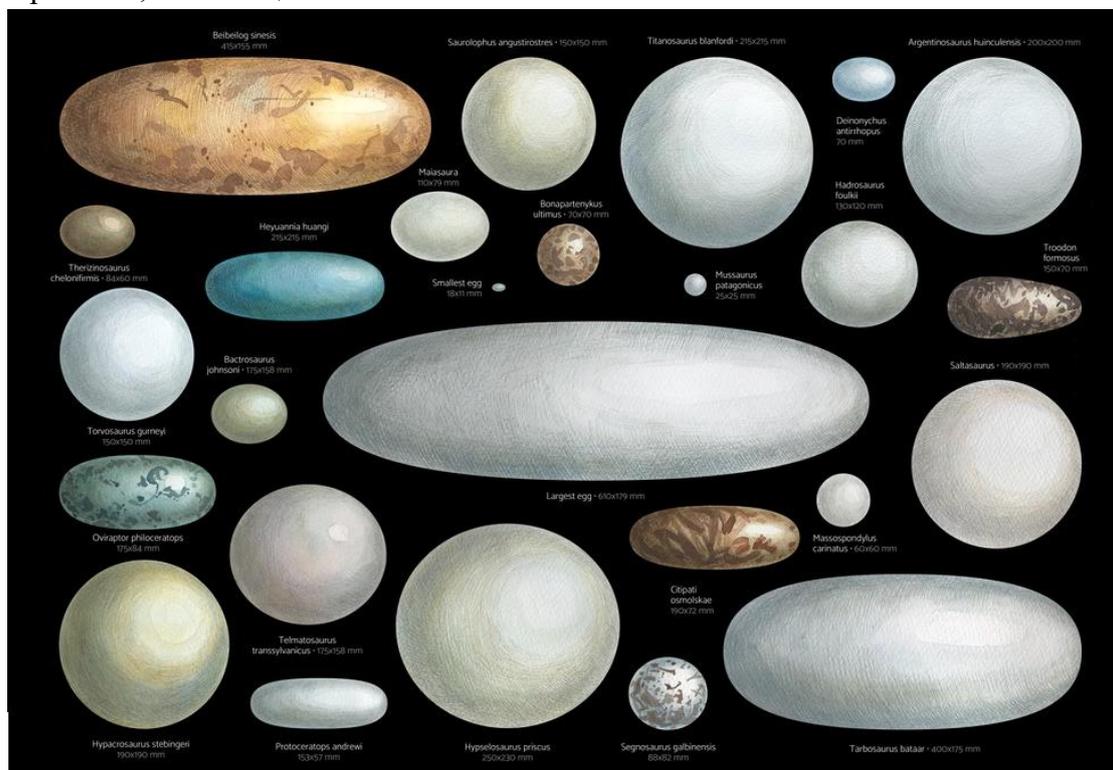


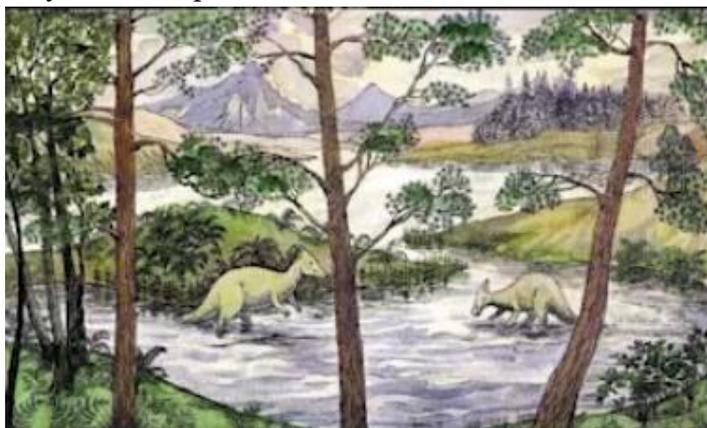
Рис. 9.54. Размер и форма яиц динозавров

### 5) Онтогенез

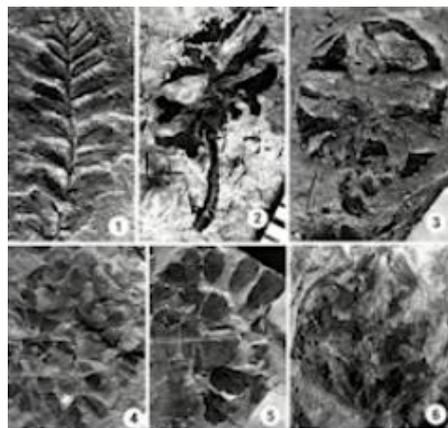
Продолжительность жизни, скорость роста – видоспецифичны. Гигантские зауроподы достигали взрослого размера примерно за 15 лет. А тираннозавр – примерно за 20-25 лет.

#### *Местообитание динозавров*

Динозавры могли обитать за полярным кругом, так как климат был мягче современного (рис. 9.55, 9.56). Но зимой температура опускалась до нуля и первых минусов. Полярная ночь длилась 4 месяца.



*Рис. 9.55. Утконосые динозавры и растительность позднемеловой Арктики (рисунок Н. Герман)*



*Рис. 9.56. Растительность позднего мела Аляски: различные хвойные и цветковые*

На севере современной Аляски обнаружены остатки эдмонтозавров, нанукзавров, троодонов и других динозавров. Также известны находки полярных динозавров с Чукотки (Rich, Vickers-Rich, 2016; Druckenmiller et al., 2021). Т.е. ареал динозавров был шире, чем считалось ранее.

#### *Мел-палеогеновое вымирание*

Эпоха динозавров заканчивается мел-палеогеновым вымиранием. Существуют разные взгляды на причины вымирания. Ведущей гипотезой является астероидная (импактная) гипотеза: в ходе исследований была обнаружена иридиевая аномалия в породах на границе мела и палеогена. Позднее был обнаружен Чиксулубский кратер (полуостров Юкатан, Центральная Америка), диаметр которого составляет около 180 км, а диаметр космического тела около 10 км. После падения астероида в данной точке моментально погибают все живые организмы, в атмосферу поднимаются пыль и пепел. В результате перекрывается доступ солнечного света и происходит нарушение пищевых цепочек.

В это же время начинается мощная вулканическая активность (рис. 9.57), в ходе которой образовались деканские траппы (рис. 9.58).

*Деканские траппы* – вулканические отложения (площадь ок. 500 000 км<sup>2</sup>) на территории современной Индии.

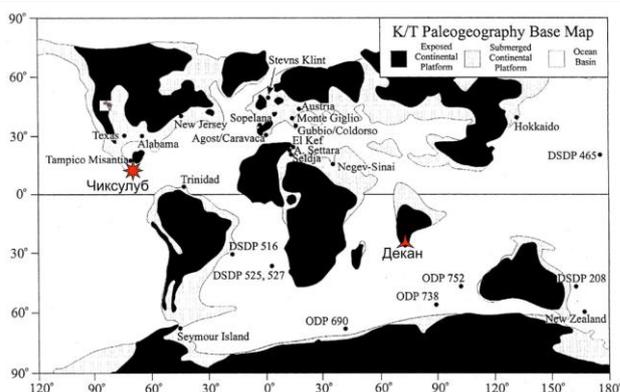


Рис. 9.57. Реконструкция карты Земли 66 млн лет назад. Красный звездой отмечен кратер Чикишулуб, красными треугольниками – деканские траппы



Рис. 9.58. Деканские траппы

Существует еще одна гипотеза – экологическая – изменение растительности: за 40 млн лет до вымирания началась коэволюция цветковых растений и насекомых. Считается, что динозавры не смогли быстро приспособиться к новой кормовой базе и лишь некоторые динозавры ее осваивали.

Кроме того, в конце мезозоя начинает изменяться климат и наступает похолодание. Находки ископаемых динозавров говорят о том, что они учились жить в суровых северных условиях.

В меловом периоде благодаря бурной эволюции цветковых растений и опылителей начинают встречаться скелеты более крупных всеядных млекопитающих и появляются травоядные формы.

Причины спасения некоторых динозавров:

- мелкие размеры;
- перья;
- полет;
- забота о потомстве;
- роль случая.

Таким образом, динозавры – эволюционно успешная группа. Господство динозавров длилась более 200 млн лет! Одна из эволюционных ветвей – птицы – и в настоящее время успешна, известно более 10 000 видов. Т.е. вымерли только нептичьи динозавры.

### 9.5. Важнейшие события Земли (кайнозойская эра)

После мел-палеогенового вымирания освободилось множество экологических ниш и наступила кайнозойская эра – эра млекопитающих и птиц.

#### Палеогеновый период (66 – 23 млн лет назад)

В начале палеогена климат более прохладный и сухой, чем в мезозое, но в конце – начинается похолодание, на полюсах возникают ледяные шапки.

Далее происходит бурная эволюция млекопитающих и птиц, занимающих пустующие экологические ниши. Возникают гигантские формы, как например индрикотерий – родственник современного носорога. Сообщество крупных теплолюбивых млекопитающих, обитающих в лесах, лесостепях, болотах сформировалось на территории Евразии.

К мегафауне относились также:

- 1) Гигантские ленивцы, которые обитали на территории Северной и Южной Америк. Они достигали размеров до 6 метров. Ленивцы появились 35 млн лет назад и существовали вплоть до появления человека.
- 2) Гигантские нелетающие птицы, которые обитали на территории современной Европы, затем распространились в Азию и Северную Америку. Они существовали 61 – 49 млн лет назад и достигали в высоту до 2-3 м.

### Неогеновый период (23 – 2.6 млн лет назад)

В конце неогена начинаются серии оледенений. Животный мир все больше походит на современный. В это время встречаются уникальные группы, обитающие в лесостепях, степях, редколесьях. Разнообразны хоботные и непарнокопытные, кошачьи, псовые, быки, антилопы, жирафы, бегемоты, гиеновые.

### Эволюция лошадей

Гиппарионы и родственники современных лошадей были не первыми, кто занял адаптивную зону травоядных млекопитающих. Параллельно развивалась группа – литоптерны. Эволюция конечностей литоптерн и лошадей были похожи (рис. 9.59). Литоптерны и предки лошадей занимали одну адаптивную зону. Литоптерны освоили её раньше, но оказались «менее успешными» и вымерли (рис. 9.60)

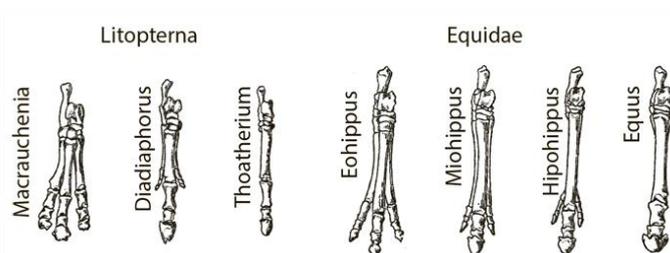


Рис. 9.59. Эволюция от трехпалой к однопалой конечности у литоптерн и лошадиных (из Северцова, 2005 по Шмальгаузен, 1969)

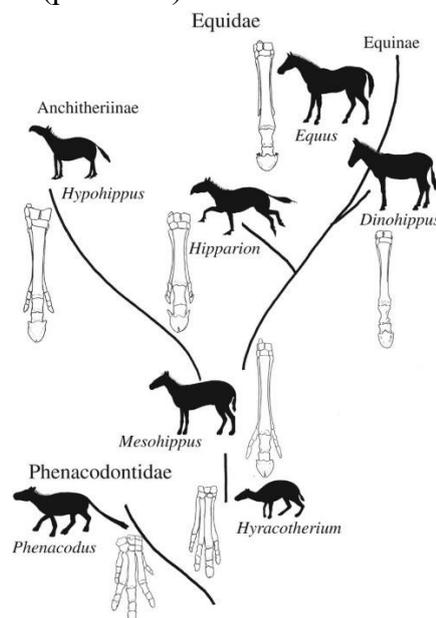


Рис. 9.60. Эволюция лошадей

К хищникам гиппарионовой фауны относятся различные саблезубые кошачьи. Характерно разнообразие птиц, грызунов, приматов и т.д. В состав гиппарионовой фауны входили и предки человека.

Еще одна «визитная карточка» неогена – это гигантская акула мегалодон (23 – 3.6 млн лет назад) – охотник на древних китообразных. Возможные причины их вымирания – изменение климата, «проигрыш» в гонке хищник-жертва. В настоящее время китообразные входят в группу китопарнокопытные.

#### **Четвертичный период (антропоцен) (2.58 млн лет назад – настоящее время)**

Четвертичный период разделяется на плейстоцен (2.58 млн лет назад – 11.7 тыс. лет назад) и голоцен (11.7 тыс. лет назад – настоящее время). В это время сформировался современный ландшафт и биоразнообразие.

В плейстоцене наступает ледниковый период. Из-за колебаний климата оледенения то наступают, то отступают (рис. 9.61). Многие животные покрываются густым мехом.

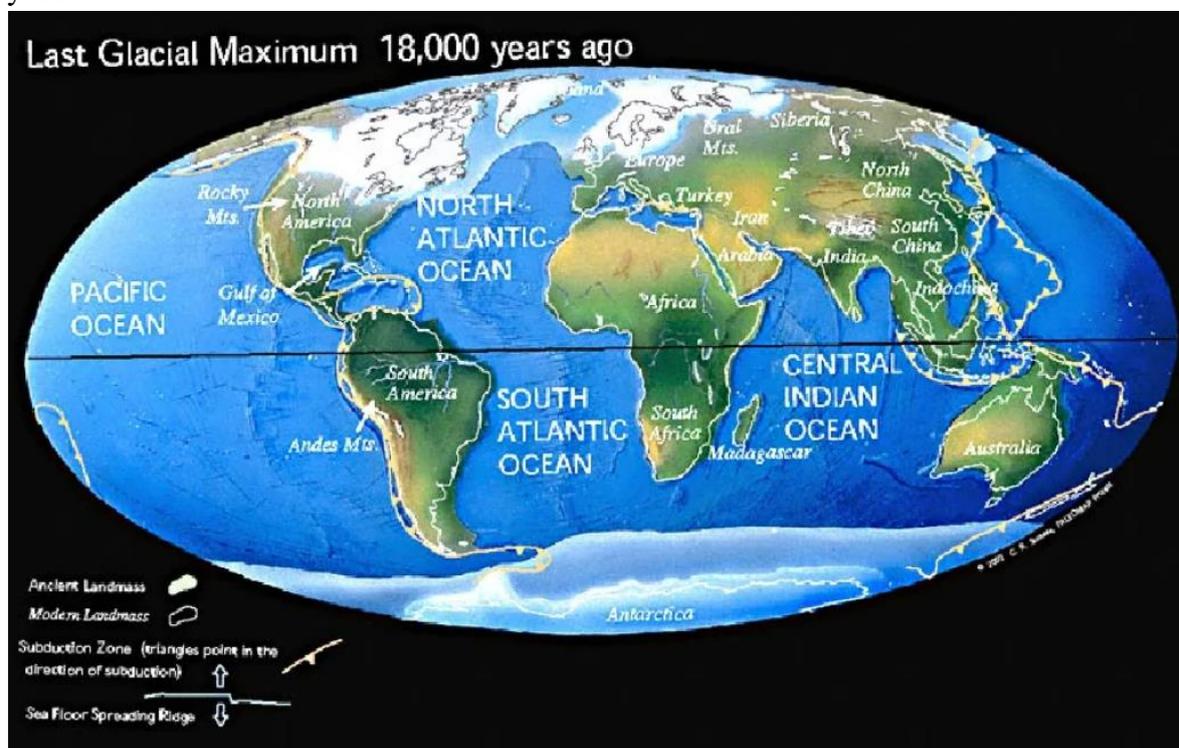


Рис. 9.61. Реконструкция облика Земли 18 тысяч лет назад

«Эхо» ледникового периода – эрратические валуны (или ледниковая эротика, от лат. erraticus – блуждающий) – валуны горных пород, не встречающихся в данной местности в коренном залегании.

Часто покрыты ледниковой штриховкой. Валуны принесены из мест первичного залегания материковым ледником (напр., в Европе – из Скандинавии, Финляндии, с Кольского полуострова).



Рис. 9.62. Эрратические валуны в Ленинградской области близ Финского залива



Рис. 9.63. Эрратические валуны в Ленинградской области близ Финского залива

### Мамонтовая фауна

В это время была разнообразна мамонтовая фауна. Интересно, что ее можно сопоставлять с фауной Африканской саванны, так как адаптивные зоны примерно одинаковые и представители являются родственными.

Название фауне дано в честь шерстистого мамонта, но их классификация шире (рис. 9.64):

- шерстистый мамонт;
- карликовый мамонт;
- мамонт Колумба;
- степной мамонт;
- южный мамонт.

■ Шерстистый мамонт (*Mammuthus primigenius*)

■ Карликовый мамонт (*Mammuthus exilis*)

■ Мамонт Колумба (*Mammuthus columbi*)

■ Степной мамонт (*Mammuthus trogontherii*)

■ Южный мамонт (*Mammuthus meridionalis*)

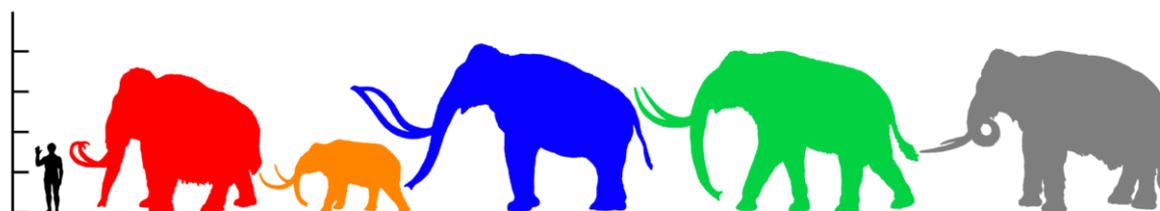


Рис. 9.64. Классификация мамонтов

В сравнении с кембрийским периодом мамонты существовали совсем недавно. По этой причине ученые находят не только остатки костей, но и мумифицированные

мягкие ткани – это важнейший источник информации, так как можно получить информацию о строении внутренних органов.

Пример: Березовский мамонт обнаружен у р. Березовки (Колыма) в 1990 году. В 1901 году первая экспедиция АН по извлечению находки из вечной мерзлоты. Во рту мамонта сохранились непережеванные остатки травы (установлено время гибели – конец лета). Абсолютный возраст (по радиоуглеродному анализу) около 44 000 лет.



Рис. 9.65. Труп Березовского мамонта на месте раскопок. Палеонтолог Евгений Пфиценмайер (слева) и Отто Герц (справа)

Последние мамонты обитали недавно. Они пересекались с человеком: об этом мы знаем по наскальным рисункам. Известные точки обитания последних мамонтов: остров Врангеля – рефугиум последних мамонтов (исчезли около 3.7 тыс. лет назад) и Таймыр (исчезли  $3900 \pm 200$  лет назад).

К мамонтовой фауне относят: мамонты, шерстистые носороги, бурые медведи, пещерные львы, верблюды, лоси, пещерные гиены, росوماхи, песцы, серые волки, лисицы, зайцы, бизоны, овцебыки, лошади, олени, сурки и др. Многие представители мамонтовой фауны живут до сих пор.

#### Голоцен (11,7 тыс. лет - н.в.)

В позднем плейстоцене начинается вымирание мегафауны (рис. 9.65 – 9.68). Причины: климат (наступает межледниковье), деятельность человека. В голоцене животный мир похож на современный, уже существуют люди современного типа, с орудиями, культурой и т.д.



Рис. 9.65. Вымирание мегафауны ( 1 – Пингвин Гумбольта и Инкаяку, 2 – броненосец и дедикурус )



Рис. 9.66. Вымирание мегафауны ( 1 – Черепаха Аррау, пресноводная черепаха, 2 – кабан и деодон )



Рис. 9.67. Вымирание мегафауны ( 1 – Вомбат и дипротодон, 2 – ленивец и мегатерий )



Рис. 9.68. Вымирание мегафауны ( 1 – Носорог и индрикотерий 2 – капибара и гигантские грызуны )

Некоторые животные, наоборот, изменили свои размеры, как например акула и мегалодон (рис. 9.69) – акулы стали меньше размером, а киты – больше.



Рис. 9.69. Изменение размера особей в результате эволюции

### Список рекомендуемой литературы

1. Андрей Журавлев – Парнокопытные киты, четырехкрылые динозавры, бегающие черви...; Летающие жирафы, мамонты-блондины, карликовые коровы...; Сотворение Земли; Похождения видов...
2. Антон Нелихов – «Изобретатель парейазавров»
3. Ричард Форти – «Трилобиты. Свидетели эволюции»
4. Мартин Брейзиер – «Затерянный мир Дарвина»
5. Архангельский М.С., Иванов А.В., Мелихов А.Е. – Когда Волга была морем. Левиафаны и пилигримы;
6. Антон Нелихов, Андрей Атучин – Древние чудовища России;
7. Марк Уиттон – Птерозавры
8. Антон Нелихов – «Динозавры России»
9. Даррен Нэш, Пол Барретт – «Динозавры 150 000 000 лет господства на Земле»
10. Стив Брюсатт – «Время динозавров»
11. Дэвид Хоун – «Хроники тираннозавра»
12. Грегори Пол – «Динозавры. Полный определитель»

## Лекция 10. Онтогенез и эволюция онтогенеза; коэволюция

### 10.1. Онтогенез и эволюция онтогенеза

*Онтогенез* – индивидуальное развитие, сложный процесс, формирующий фенотип особи. Термин ввел Эрнест Геккель в противовес «филогенезу». В отличие от эволюции онтогенез имеет «конечную цель».

#### Проблемы синтетической теории эволюции (СТЭ) по Уоддингтону

Проблемы синтетической теории эволюции (СТЭ) по Уоддингтону:

- 1) При рассмотрении изменчивости только на уровне генов мы теряем негенетическую изменчивость, которая может носить адаптивный характер, т.е. оказывать влияние на приспособленность.
- 2) Накопление малых мутаций не могло привести к различиям на уровне таксонов.

#### Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ)

Концепция: первичность фенотипических изменений; фенотип имеет обратное влияние на генотип. Последовательность ДНК может не меняться, но другие генетические факторы (например, метилирование) могут. Сторонники ЭТЭ:

- Иван Иванович Шмальгаузен;
- Михаил Александрович Шишкин;
- Конрад Уоддингтон.

Эпигенетический ландшафт

В 1930х Уоддингтон изучал развитие нервной трубки земноводных. В 1935 работал в лаборатории Томаса Моргана, где построил модель, как регуляторные гены могут влиять на эмбриогенез. Уоддингтон ввел понятие «эпигенетический ландшафт».

Метафора эпигенетического ландшафта (рис. 10.1): «рельеф определяет судьбу шарика, мутации – сейсмический фактор». Подножье ландшафта символизирует канализацию развития. Канализация развития биологических систем: небольшие возмущения (как генетические – мутации, так и средовые) не вызывают отклонения в развитии.

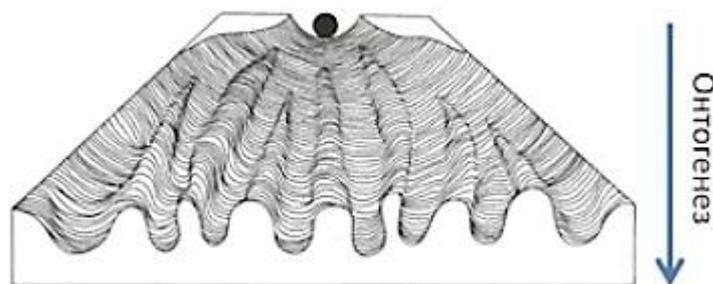


Рис. 10.1. Эпигенетический ландшафт

#### Эпигенетические изменения

Для крупных изменений недостаточно точечных мутаций. Большинство эволюционных преобразований связано с изменением не структурных, а регуляторных генов.

За счет изменения регуляции из одних и тех же элементов можно построить разные объекты.

Пример: одомашнивание кукурузы (рис. 10.2). При одомашнивании кукурузы произошла замена в аминокислотной последовательности регуляторного белка Tb1, одного из факторов транскрипции (зерно не покрыто плёнкой и упаковано в початок).

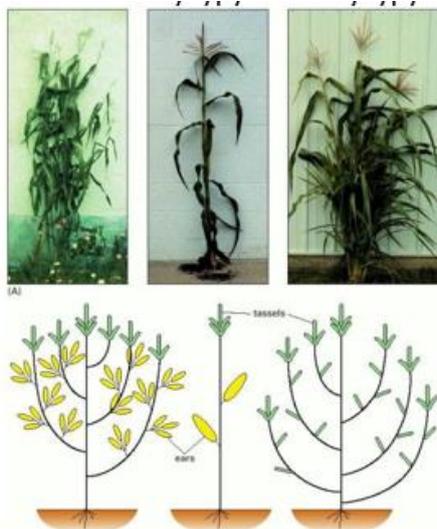


Рис. 10.2. Теосинте, культурная кукуруза, *tb1*-мутант кукурузы

Во время морфогенеза (рис. 10.3) плюрипотентные клетки формируют специализированные клетки. Из одной оплодотворенной клетки (зиготы) формируются новые клетки, которые сначала будут стволовыми – способными дать начало любому типу ткани в организме. На этом этапе активация одних генов вызывает изменения в других. Онтогенез достаточно консервативен, нарушения исправляются. При этом, эмбриогенез лишь часть онтогенеза.

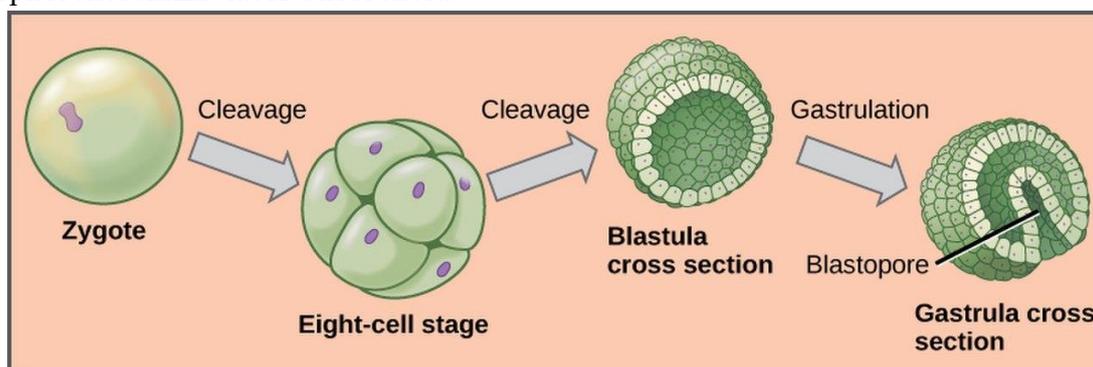


Рис. 10.3. Морфогенез

### Эпигенетические процессы

Ханс Шпеман – немецкий эмбриолог, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1935 году «за открытие организующих эффектов в эмбриональном развитии». Он изучал такое интересное явление, как эмбриональная индукция (рис. 10.4).

*Эмбриональная индукция* – взаимодействие между частями развивающегося организма. Шпеман изучал две оплодотворенные клетки разных видов тритонов. На ранних стадиях онтогенеза он создавал химеру и подсаживал к одному эмбриону часть другого. В результате получилось два тритона, так как взаимодействие между частями развивающегося организма консервативно и связано между собой.

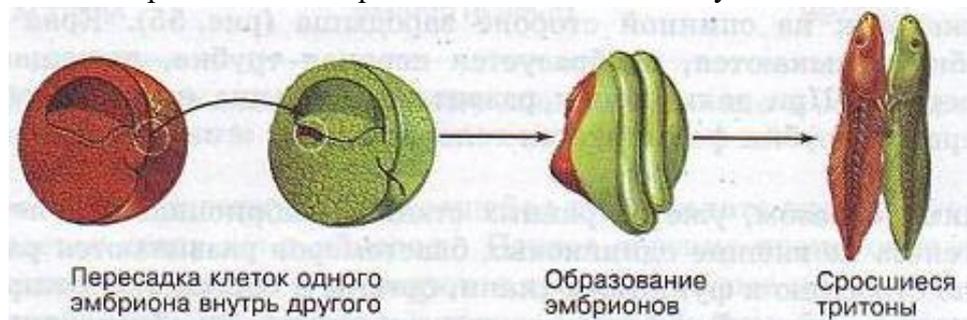


Рис. 10.4. Эмбриональная индукция

### Аллометрия

*Аллометрия* – неравномерный рост, изменение соотношения частей целого при изменении общих размеров.

Неравномерный рост может быть отрицательным (рис. 10.5) – изменение пропорций тела в течение развития и положительная аллометрия (рис. 10.6): с увеличением длины черепа нижняя челюсть лошадей становится глубже.

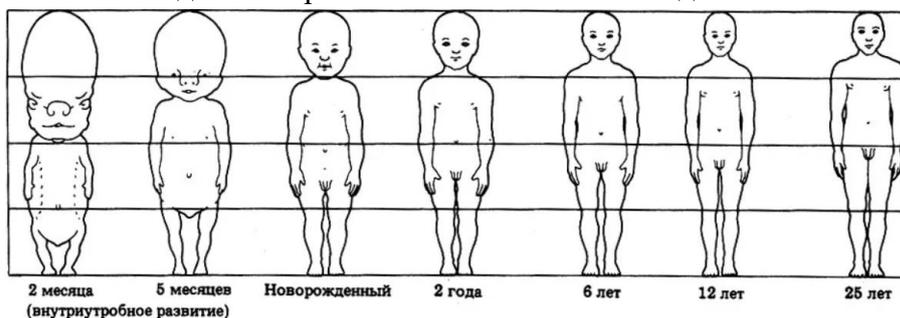


Рис. 10.5. Отрицательная аллометрия

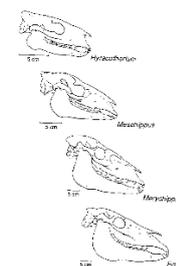


Рис. 10.6. Положительная аллометрия

### Аффинные преобразования

*Аффинные преобразование* – изменения пропорций тела в эволюции. Исследование было проведено на вьюрках.

Результат: клювы вьюрков внутри групп переводятся друг в друга масштабированием. С добавлением срезающих преобразований сходятся клювы всех этих видов (но не вьюрков другого семейства) (рис. 10.7). Угол клюва не меняется, но другие параметры «растягиваются». По всей видимости это зависит от двух белков, влияющих на длину и ширину клювов.

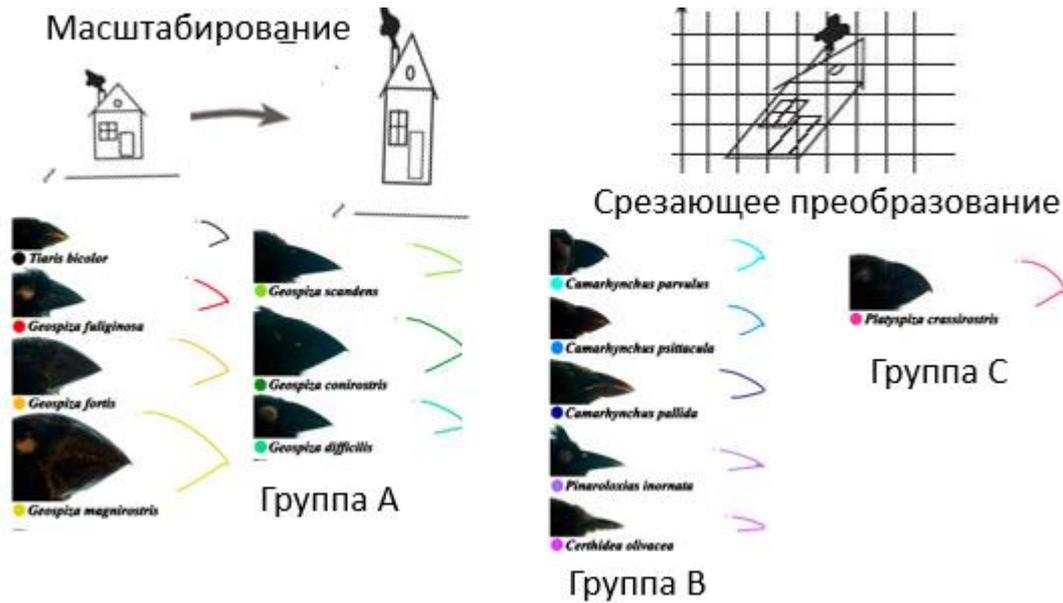


Рис. 10.7. Исследование преобразований размеров вьюрков

Формы клюва дарвиновских вьюрков внутри групп А и В переводятся друг в друга масштабированием, а между группами – масштабированием и срезающим преобразованием (рис. 10.8).

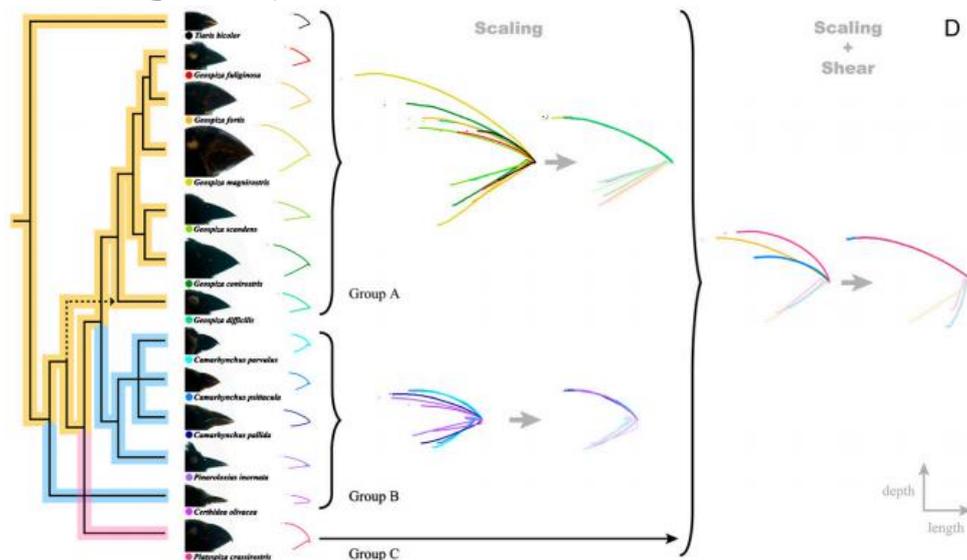


Рис. 10.8. Формы клюва дарвиновских вьюрков

### Канализация онтогенеза

«Консервативная» сила эволюции – *устойчивость (канализация) онтогенеза*. Он устойчив к радикальным изменениям. Мутации изменяющие нормальное развитие будут элиминироваться.

Пример: белок теплового шока Hsp90 связывается с неправильно уложенными или с мутантными сигнальными белками и нормализует их структуру для связи с другими сигнальными белками (рис. 10.9).

## Шаперонная функция Hsp90

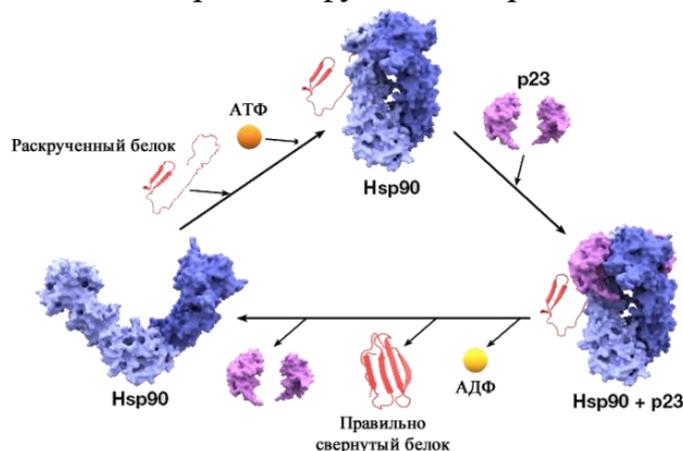


Рис. 10.9. Устойчивость онтогенеза

### Генетическая ассимиляция

Генетическая ассимиляция – не наследуемый признак, проявляющийся под внешним воздействием, может закрепиться.

Пример: мутации в гене *crossveinless* вызывает исчезновение поперечной жилки в крыльях (рис. 10.10). Такой же эффект даёт нагревание куколок мух. Уоддингтон нагревал куколки 4-5 поколений (до 40°), отбирал мух без жилок. После этого стали появляться мухи без поперечных жилок даже без теплового стресса.

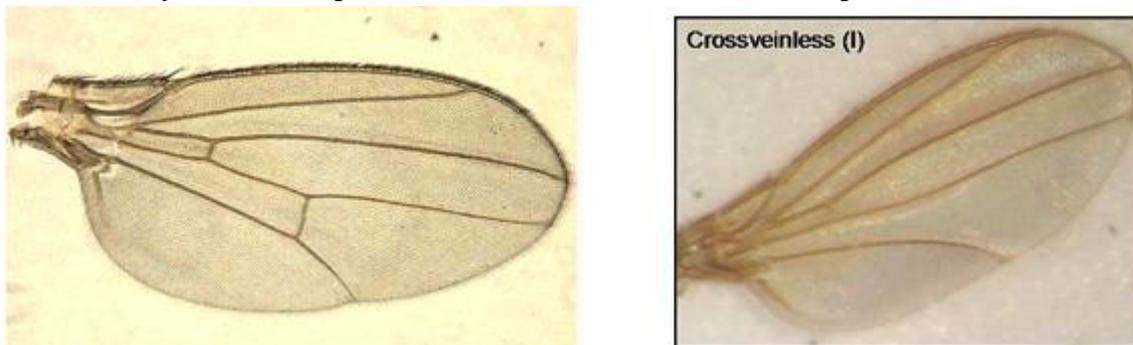


Рис. 10.10. Генетическая ассимиляция крыла мух

Условия для генетической ассимиляции:

1. Геном должен быть восприимчив для средовых воздействий (рис. 10.11). Внешние условия приводят к появлению разных морф, которые в дальнейшем могут поддерживаться отбором.
2. Есть возможность преобразования средовых воздействий в генетические, внешнего индуктора во внутренний.
3. Есть скрытая изменчивость, чтобы физиологическая индукция была подхвачена эмбриональной.
4. Отбор по фенотипам.

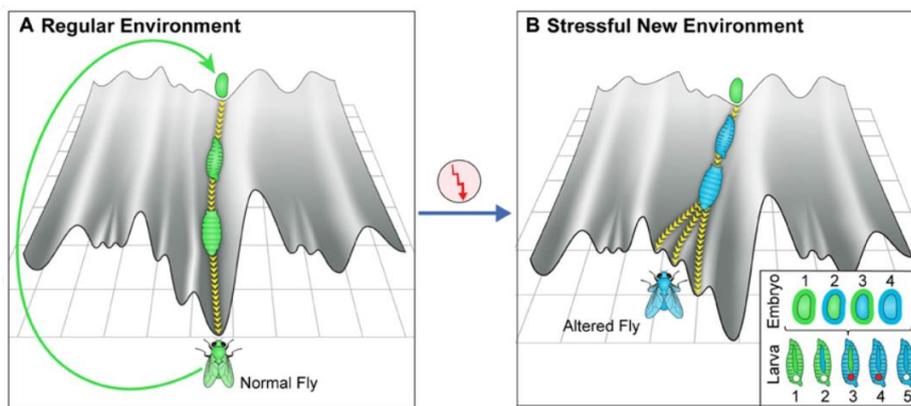


Рис. 10.11. Разные траектории развития у мух

### Генетическая аккомодация

*Генетическая аккомодация* – фиксация модификаций, сохранение признаков, проявившихся в онтогенезе. Новые признаки могут сначала быть вариантом, потом подержаться отбором. Это одна из форм адаптации к внешним условиям.

Пример: ученые путем искусственного отбора вывели гусениц табачного бражника, цвет которых дискретно меняется в зависимости от температуры. Развитие черных бражников происходит при температуре 20°, а зеленых – при 28°.

Нормальные гусеницы табачного бражника не меняют цвет, обычно зеленые, иногда (без воздействий) – черные. Но мутация в гене *black* приводит к уменьшению ювенильного гормона, что в свою очередь приводит к повышению механизации покровов.

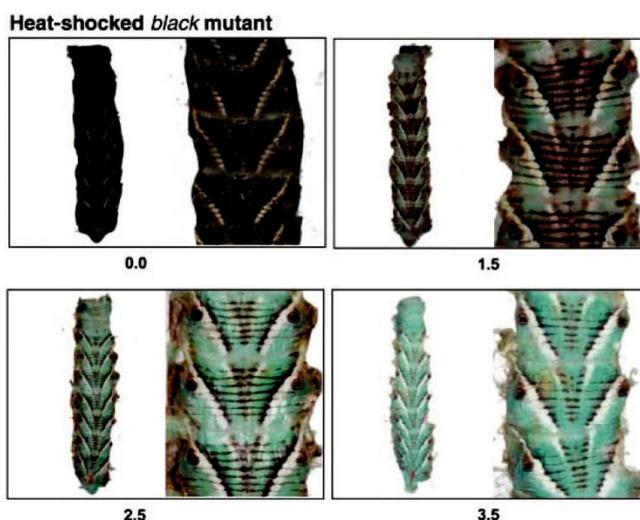


Рис. 10.12. Мутация в гене *black*

### Полифонизм

*Онтогенез* – источник дополнительной изменчивости. Генотип может содержать в себе скрытую изменчивость, «молчащую», пока регуляторные механизмы её не

«проявят» в экстраординарных условиях, которая может стать основой новых адаптаций.

### Изменчивость онтогенеза

Генетическая ассимиляция и генетическая аккомодация (рис. 10.13)– изменение генотипа в ответ на влияние окружающей среды. Аккомодация расширяет норму реакции, ассимиляция наоборот сужает (рис. 10.14).

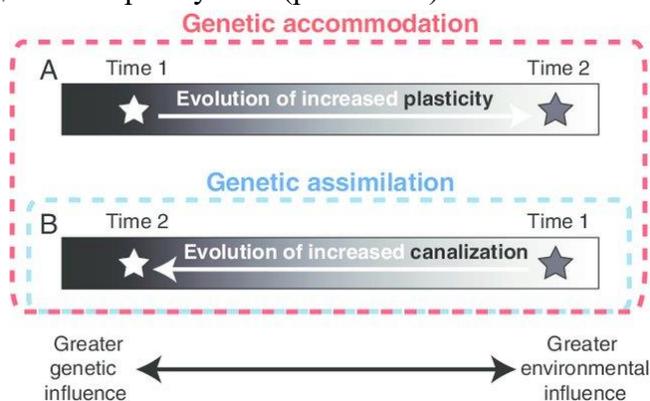


Рис. 10.13. Генетическая аккомодация

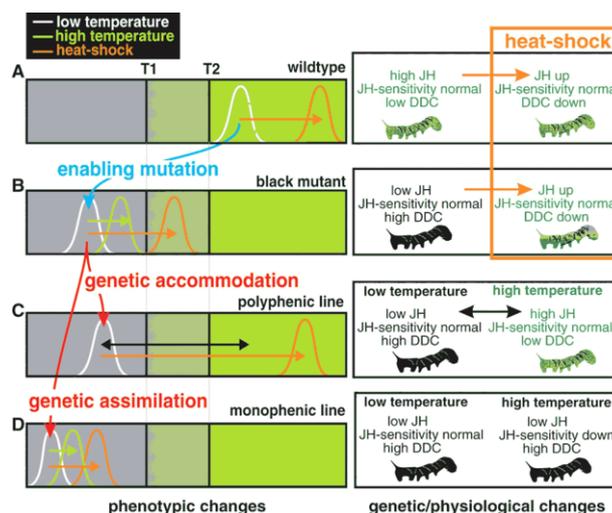


Рис. 10.14. Фенотипическая изменчивость и изменение генотипа в ответ на влияние окружающей среды

### Эволюционная биология развития (Evo-Devo)

Все важные изменения изучает эволюционная биология развития Evo-Devo.

«Морфологическая эволюция есть бесконечная последовательность изменяющихся программ индивидуального развития» (Gilbert, 2001)

*Evo-Devo* – область биологии, устанавливающая родство между организмами, сравнивая их онтогенезы; изучающая развитие и возникновение признаков; влияние генов и среды (рис. 10.15).

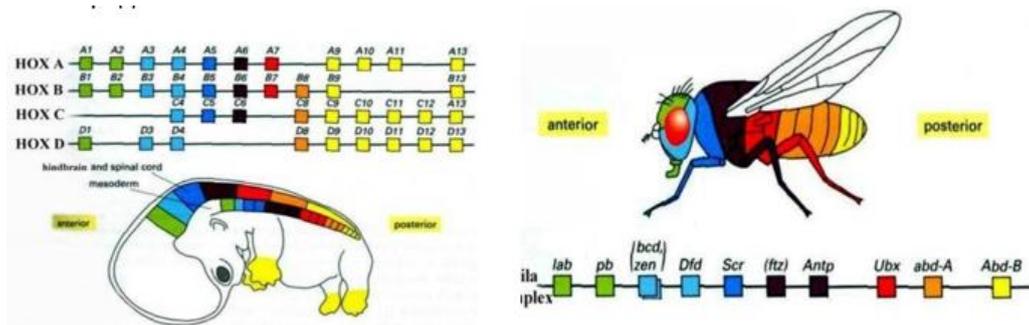


Рис. 10.15. Расположение генов в теле мыши и в теле мушки дрозофилы

Считается, что между генотипом и фенотипом нет взаимно однозначного соответствия. Если возникновение фенотипа зависит сочетания внутренних и внешних воздействий, появление нового морфологического признака может начинаться с возникновения нового фенотипа, за которым следует изменение генотипа.

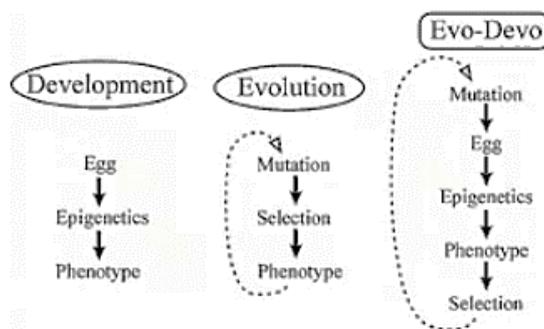


Рис. 10.16. Схема развития, эволюции и эволюции Evo-Devo

### Мозаичная плейотропия

Многие гены, регулирующие развитие (toolkit genes), участвуют во многих независимых процессах разметки и формирования морфологически несопоставимых структур тела.

Например, *sonic hedgehog* участвует в:

- развитии конечностей;
- дифференциации нервной ткани; морфогенезе лица;
- развитии волос и перьев; развитии кишки;
- и в др. процессах.

У плейотропии есть три важных свойства:

- консервативность;
- универсальность.

### Консервативность

Изменения в регуляторных генах вызовут множественный эффект, который с большой вероятностью скажется на приспособленности. Сильно ограничиваются возможности изменений в их кодирующих последовательностях.

Пример: *Нох*-гены «размечают» тело в разных животных разными способами. *Нох*-гены отвечают за формирование разных отделов (рис. 10.17, 10.18).

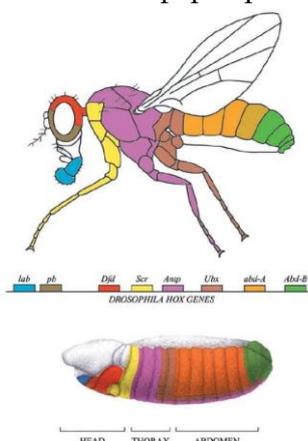


Рис. 10.17. Разные гены в разных сегментах



Рис. 10.18. Разная последовательность экспрессии в разных сегментах

*Нох*-гены имеют высокую консервативность. Морфологически непохожие и давно разошедшиеся организмы обладают схожими наборами регуляторных генов (рис. 10.19).

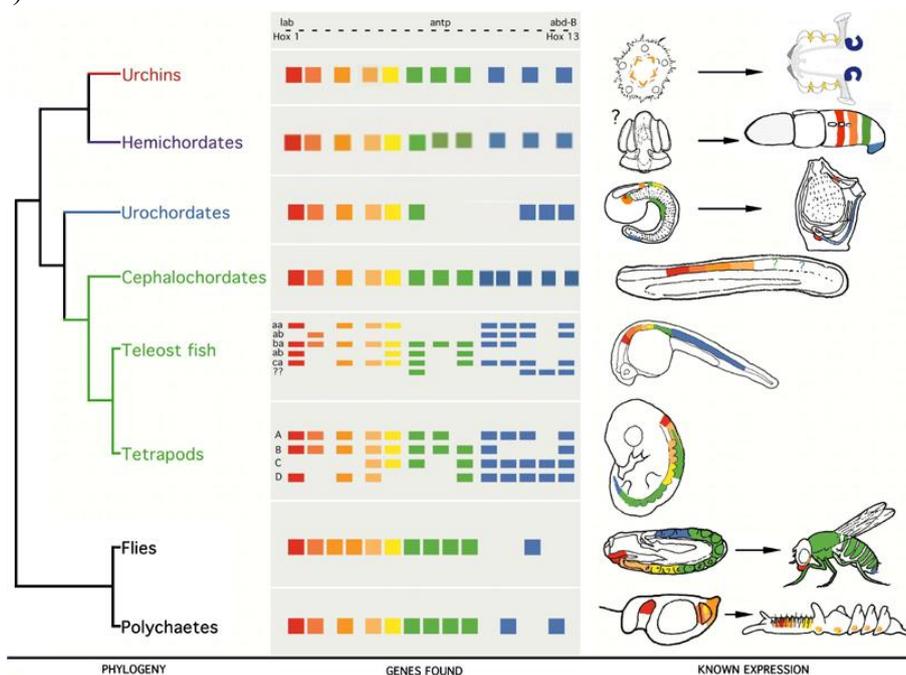


Рис. 10.19. Высокая консервативность *Нох*-генов

### Универсальность

Многие белки, кодируемые toolkit-генами, функционально эквивалентны, несмотря на миллионы лет независимой эволюции.

Пример: *Raxb* и его аналоги запускают каскад генов, контролирующих газообразующие процессы у самых разных животных: мыши, мухи, кальмара. Важно то, что один и тот же гомеобоксный ген заведует образованием сходных по функции органов и частей тела. Общая для всех билатеральных животных дифференциация тела на головной и хвостовой концы тоже определяется одним и тем же семейством Нох-генов. Еще один пример был проведен с мухой: если ей подключали в различные части тела ген *Raxb*, тогда у нее развивались лишние глаза (рис. 10.20).

Т.к. один и тот же ген влияет на множество не связанных между собой признаков(рис. 10.21), то должен быть способ приобретения геном новых функций без дубликаций.

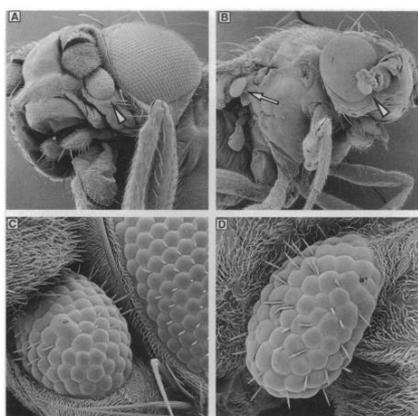


Рис. 10.20. Мутация в *eyeless* приводит к нарушению развития глаз у мышей и мух.

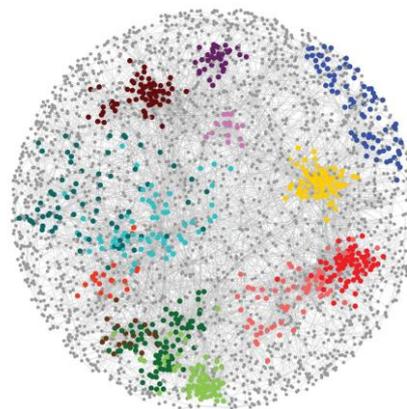


Рис. 10.21. Мозаичная плейотропия

### Филэмбриогенез

В 1910 году ввел термин «филэмбриогенез».

*Филэмбриогенез* – эволюционное изменение хода онтогенеза. Изменения могут затрагивать любые возрастные стадии. Способы филэмбриогенеза:

- Анаболия: изменение признака на взрослых стадиях (рис. 10.22).
- Девиация: уклонение на промежуточных стадиях, изменение морфогенеза (рис. 10.23).
- Архаллаксис: изменение первичных зачатков.

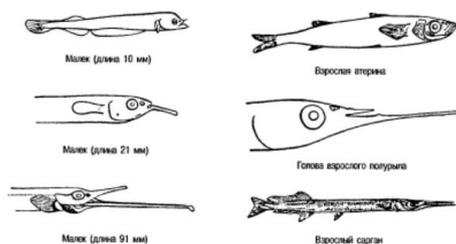


Рис. 10.22. Анаболия челюстей у сагана

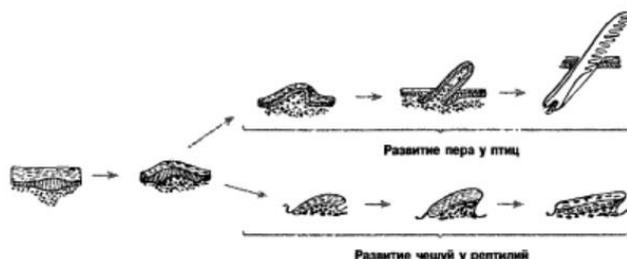


Рис. 10.23. Девиация перьев

### Эмбрионизация онтогенеза

Понятие «Эмбрионизация онтогенеза» введено Шмальгаузен (1938) и Захваткиным (1953): эволюционные пути защиты ранних стадий онтогенеза. В результате организм рождается более «сформированным» и устойчивым к внешним условиям. Эмбрионизация ведет к автономизации онтогенеза (Шмальгаузен).

#### Концепция «песочных часов»

Фенотипическая стадия (рис. 10.24, 10.25) – средние этапы развития, когда происходит органогенез, – самые консервативные и устойчивые к изменениям. Консервативность прослеживается и на морфологическом уровне, и на уровне экспрессии генов

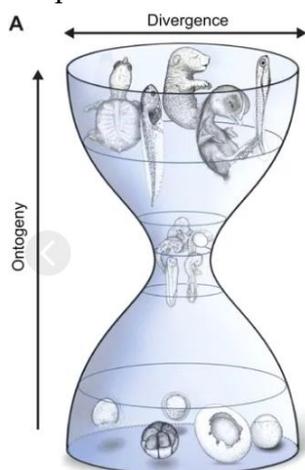


Рис. 10.24. Более ранние (с простыми регуляторными сетями) и более поздние (с более «устойчивыми и сложными» сетями) - наиболее эволюционно пластичные

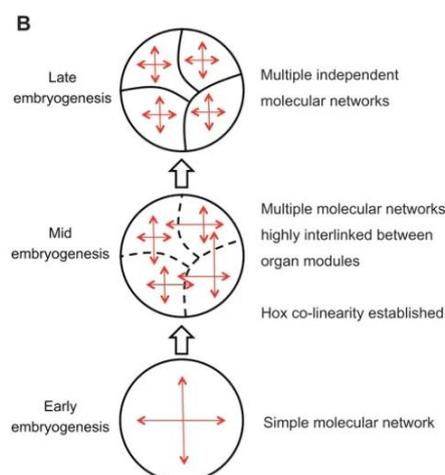
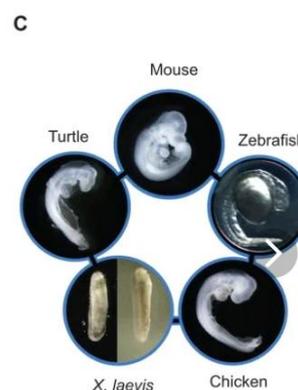


Рис. 10.25. Эмбрионы разных групп на фенотипической стадии



Именно на этой стадии предполагаемая связь между плейотропией генов, работающих на средних стадиях эмбриогенеза, и «песочными часами развития» (рис. 10.26):

- черные и серые кружочки – плейотропные гены;
- белые – более «узкоспециализированные» гены, работающие на немногих стадиях.

Многофункциональность плейотропных (на средних стадиях) генов ограничивает их эволюционную свободу.

### Гетеротопия

Гетеротопия впервые была описана Геккелем.

Гетеротопия – изменение места закладки и развития органа у животных в онтогенезе. Изменения в пространственном распределении экспрессии toolkit-генов ассоциированы с различиями в морфологии и анатомии.

Цвет цветка разных видов вьюнковых ипомей отличается из-за дифференциальной экспрессии генов пути синтеза флавоноидов в частях цветка (рис. 10.27).

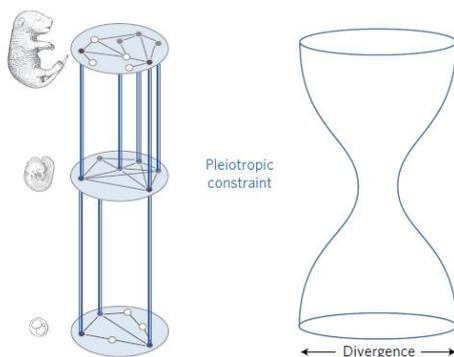


Рис. 10.26. Фенотипическая стадия



Рис. 10.27. Цвет цветка разных видов вьюнковых ипомей

Еще несколько примеров гетеротопий, закрепленных искусственным отбором: изменение экспрессии мелатонина у одомашненных животных (рис. 10.28, 10.29).



Рис. 10.28. Гималайский кролик



Рис. 10.29. Сиамские кошки

### Гетерохрония

*Гетерохрония* – изменение скорости развития признака в онтогенезе. Гетерохрония может приводить к изменению размеров, пропорций, наличия\отсутствия органов и т.д. (рис. 10.30). Данное понятие ввел Эрнест Геккель (1875 год) в биогенетическом законе («Онтогенез повторяет филогенез»).

Важно, что в современной биологии понятие гетерохронии разнится с Геккелевским (онтогенез предков + новые стадии): сам онтогенез изменяется, например, путем изменения времени различных процессов, чтобы вызвать ветвящуюся филогению (рис. 10.31).

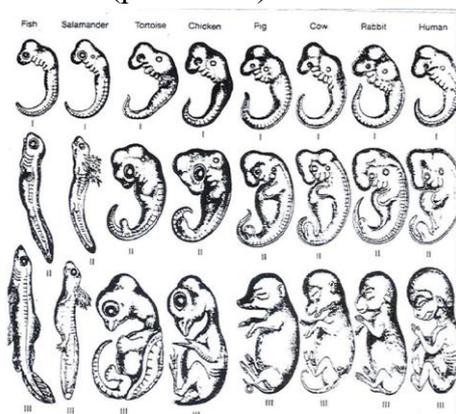


Рис. 10.30. Гетерохрония

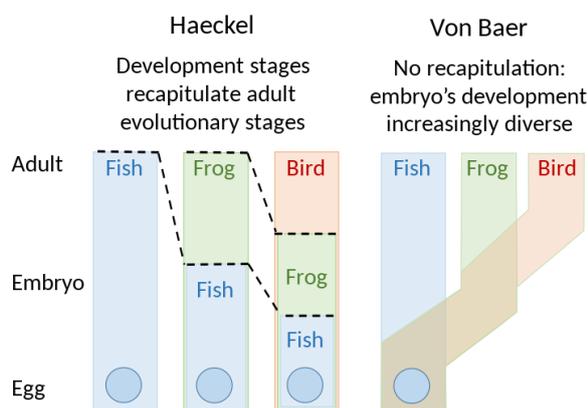


Рис. 10.31. Понятие гетерохронии по Геккелю и в современной биологии

Кроме того, при гетерохронии могут изменяться скорости развития не только целого организма, но и отдельных признаков. Они также могут отличаться у разных полов. Гетерохрония разделяется на педоморфоз (сохранение ювенильных признаков на поздних стадиях) и пероморфоз (быстрое развитие новых признаков) (рис. 10.32).

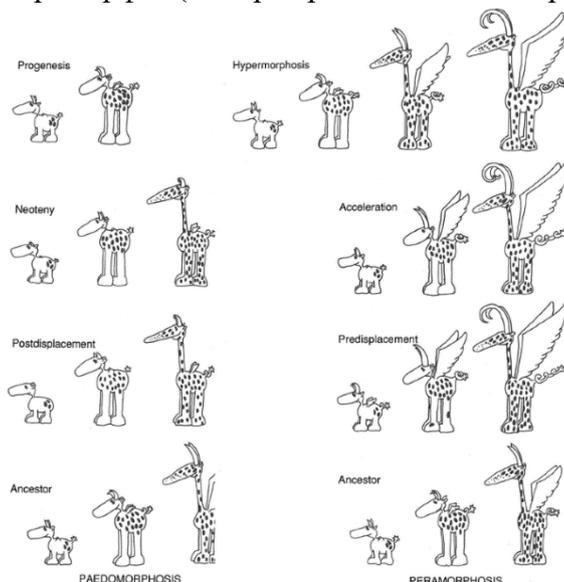


Рис. 10.32. Педоморфоз и пероморфоз

Пример таких гетерохроний (рис. 10.33):

- неотония у аксолотля (классический пример проявления ювенилизации);
- гиперморфоз у мегалоцера;
- гиперморфоз шейных позвонков у жирафов;
- изменение взрослого организма в сравнении с личинкой (рис. 10.34, 10.35);
- ювенилизация у человека (рис. 10.36) – череп человека больше напоминает череп шимпанзенка, а не его взрослого сородича.

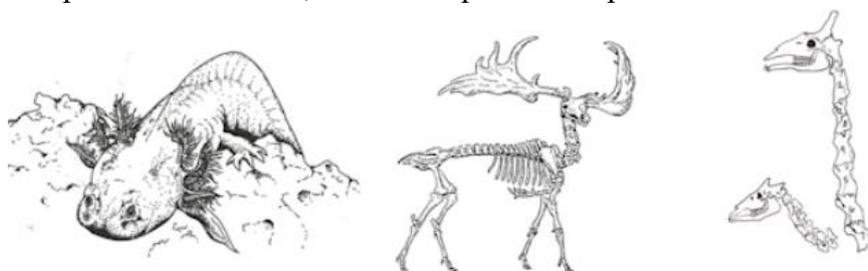


Рис. 10.33. «Классический» пример – неотония у аксолотлей (McNamara, 1997)  
Гиперморфоз («переразвитие» рогов) у мегалоцера . Гиперморфоз шейных позвонков у жирафов (в сравнении с оками)



Рис. 10.34. Личиночная стадия у оболочников



Рис. 10.35. Взрослая стадия у оболочников

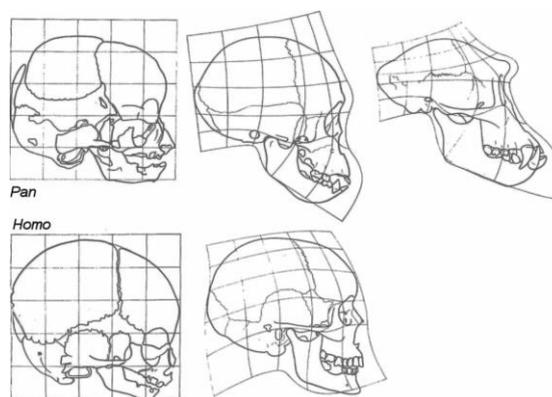


Рис. 10.36. Сравнение черепов людей и человека

В 1968 году Беляев выдвинул идею о дестабилизирующем отборе. И зафиксировал гетерохронии в эксперименте по одомашниванию лисиц (рис. 10.37).

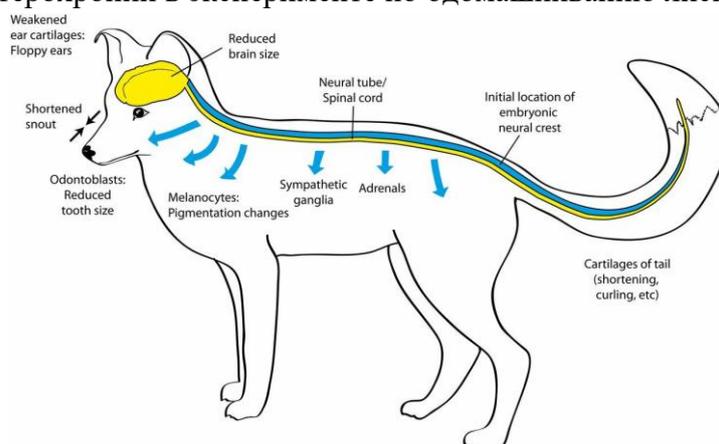


Рис. 10.37. Эксперимент по одомашниванию лисиц Беляева: проявление гетерохронии

### Изучение эволюции онтогенеза: палеонтология

Рассмотрим вопрос о том, как можно выявлять онтогенез у ископаемых организмов.

Пример 1. Остракоды растут через линьки (обычно 8). Створки различаются по степени развития замка, поровокальной зоны, скульптуры, соотношению длины раковины к высоте (рис. 10.38).

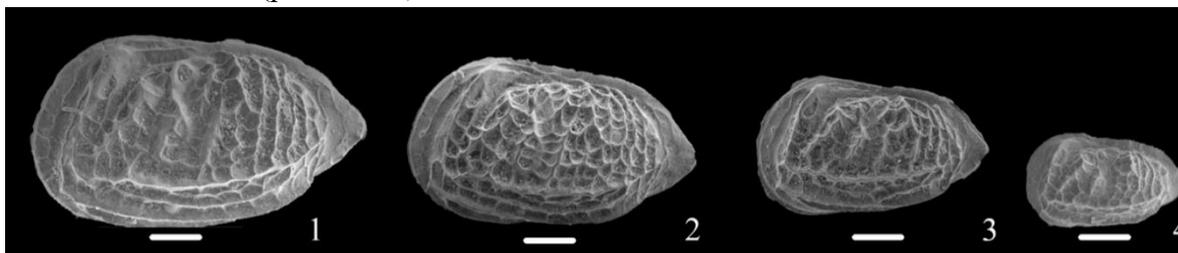


Рис. 10.38. Юрские *Lophocythere interrupta*, где 1 – раковина взрослой особи, а 2, 3 – промежуточные звенья, 4 – раковина ребенка остракоды

Все стадии роста остракод можно собрать в онтогенетические таблицы (рис. 10.39) на примере *Camptocythere (C.) lateres* (работа с SEM-фотографиями). Ось ординат показывает временной промежуток (несколько сотен тысяч лет), а ось абсцисс показывает возрастные стадии.

В онтогенезе проявлялись пластичные и консервативные признаки (рис. 10.40):

- А – скульптурный тип I (отдельные ямки);
- Б – скульптурный тип II (неправильные ряды);
- В – скульптурный тип III (розетки).

На рисунке 10.41 показано схематичное развитие скульптуры в онтогенезе. Со временем ювенильный признак (отмечен красным) – все меньше проявляется на раковинах взрослых представителей (параморфоз).

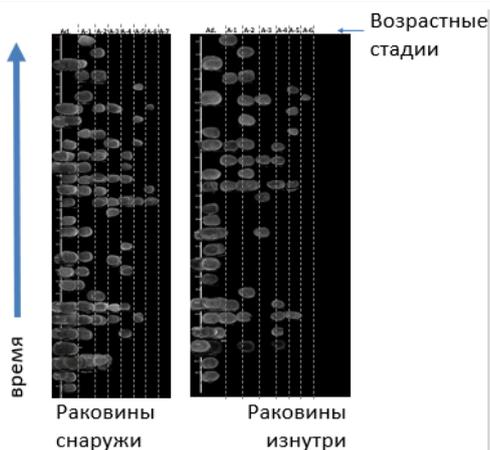


Рис. 10.39. Онтогенетическая таблица

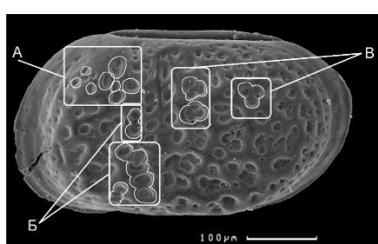


Рис. 10.40. Пластичные и консервативные признаки

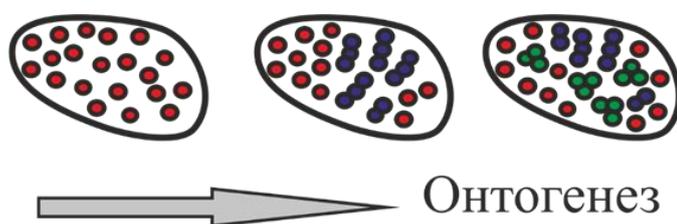


Рис. 10.41. Схематичное развитие скульптуры в онтогенезе. Разными цветами отмечены элементы скульптурных типов: I – красным; II – синим; III – зеленым

Изучение онтогенеза позволяет установить родственные связи и строить филогенетические деревья. На рисунке 10.42 показаны три вида остракод *Lophocythere* sp. A, *Lophocythere karpinskyi*, *Lophocythere acrolofos*. Их взрослые формы похожи, но в раннем возрасте видны сильные отличия.

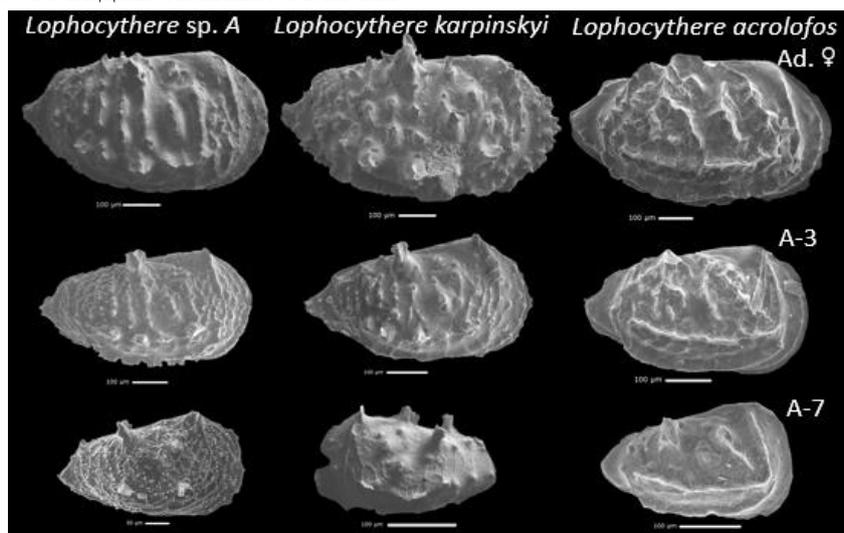


Рис. 10.42. Родственные связи между остракодами

### Половой диморфизм

У многих остракод наблюдается половой диморфизм. Существует группа остракод, вносящих большой вклад в репродуктивную систему. Зенкеров орган остракоды позволяет проталкивать сперматозоиды наружу (рис. 10.43, 10.44).

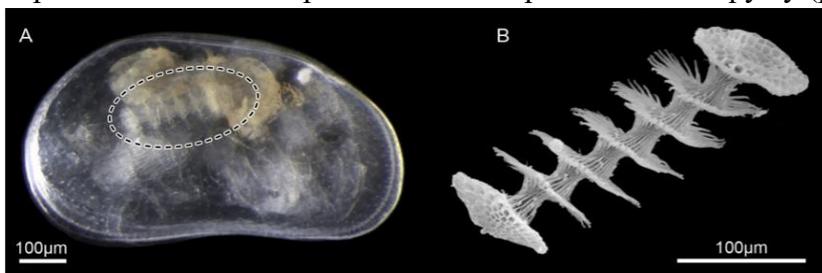


Рис. 10.43. Зенкеров орган остракоды



Рис. 10.44. Самка остракоды

У некоторых видов у самцов велик вклад в репродуктивную систему. Это может привести к сохранению ювенильных черт в других структурах раковины. Подобный феномен описан у кайнозойских (современных и вымерших) видов (рис. 10.45, 10.46).

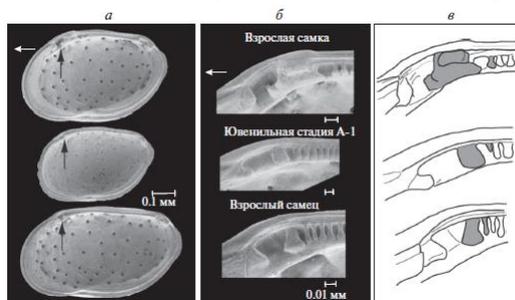


Рис. 10.45. *Loxosoncha kamiyai* – четвертичные отложения, центральная Япония

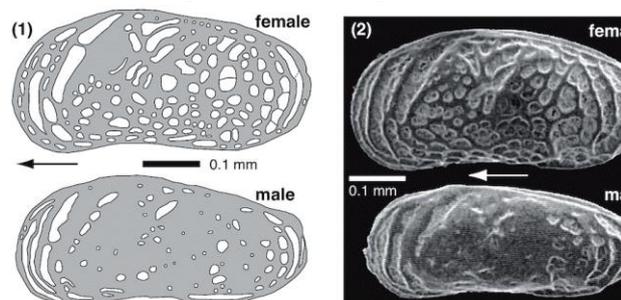


Рис. 10.46. Современные *Callistocythere pumila*, Японское море (из Ozawa, 2013 по Kamiya et al., 2001)

У самцов в строении замка раковины сохраняются ювенильные черты, такой облик возник за счет педоморфоза. Ювенилизация замка раковины у самцов впервые обнаружена и у мезозойских остракод (Шурупова, Тесакова, 2020) (рис. 10.47). На схематичном изображении замка (рис. 10.47, 10.48): серым цветом отмечены элементы краевых зубов, белым - элементы желобка. а-б – позднекелловейские *L. acrolophos* (Михайловцемент, Рязанская обл.); в-г – раннекелловейские *L. interrupta* (Михайловский рудник, Курская обл.). Маленькие ямки – это детский признак у самцов.

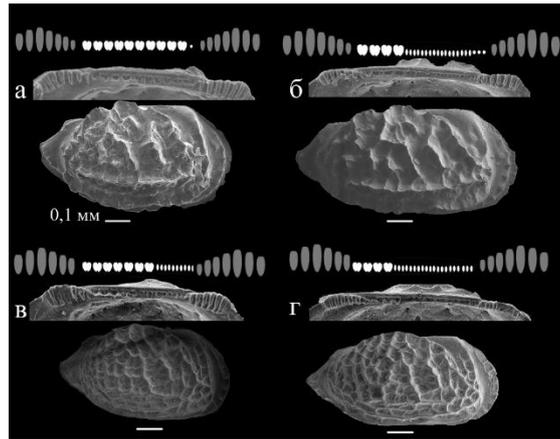


Рис. 10.47. Половой диморфизм в строении замка лофоцитер

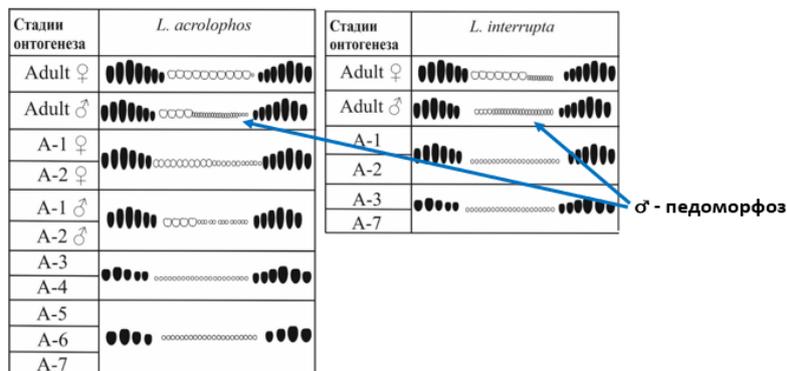


Рис. 10.48. Схематичное изображение замка правой створки и его онтогенез. Черным цветом отмечены элементы краевых зубов, белым - элементы желобка.

### Регуляция онтогенеза

Большие генные сети отвечают за регуляторные гены (рис. 10.49). Каждые регуляторные белки могут влиять на многие сотни белков-мишеней.

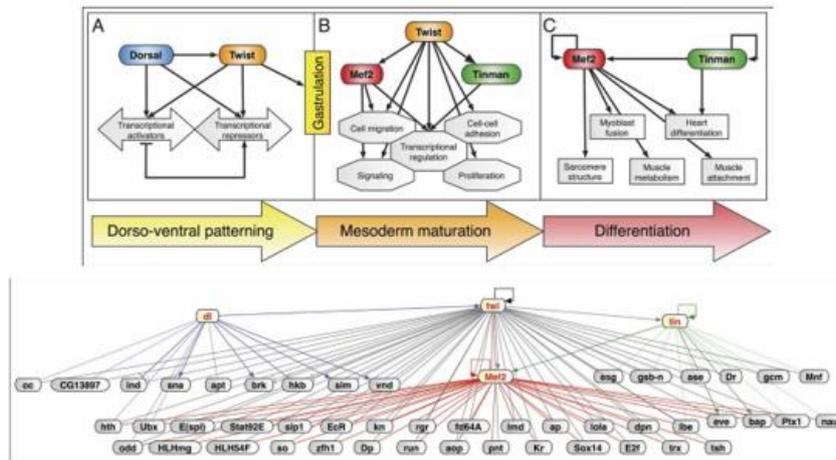


Рис. 10.49. Большие генные сети  
Полиморфизм самцов навозных жуков

Рога навозных жуков могут достигать 30% массы тела, что влияет на поведение. Закладываются на поздней личиной стадии, развитие зависит от питания личинки (рис. 10.50, 10.51).

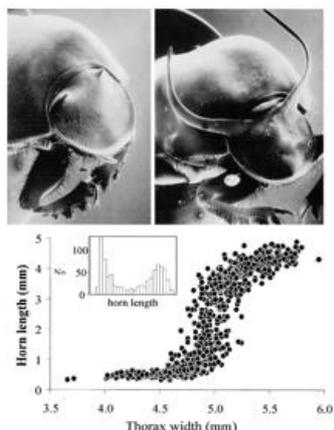


Рис. 10.50. Жуки *Onthophagus taurus* с короткими и длинными рогами и распределение признака в популяции

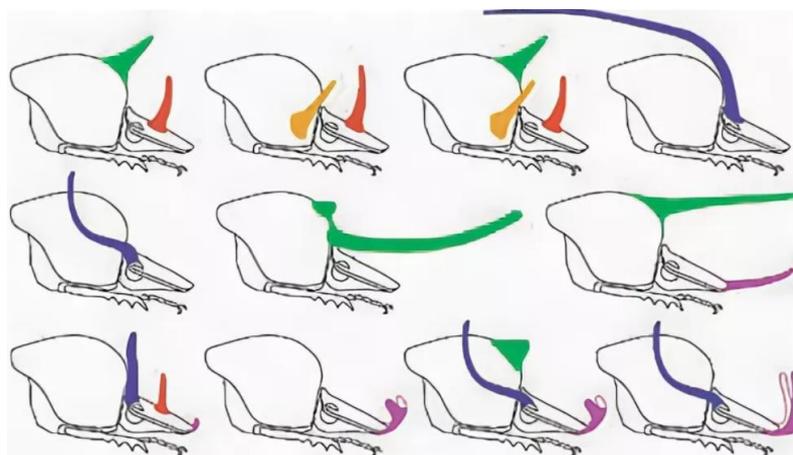


Рис. 10.51. Расположение рогов у 11 видов рода *Onthophagus* (Elen et al., 2007)

Жуки, имеющие крупные морфы, сражаются за самку и помогают заботиться о потомстве. Жуки, имеющие мелкие морфы, практикуют «беглые» спаривания, компенсируя низкие шансы на спаривание большим количеством производимой спермы.

Продолжительность жизни и двух морф схожая. Обе стратегии дают преимущества и требуют крупных затрат. У жуков рода *Onthophagus* несколько раз происходили потери и приобретения полового диморфизма и изменения формы рогов.

#### Коопция генов

Эволюционные новшества, как правило, возникают не с нуля, а путем модификации существовавших ранее структур и привлечения («коопции») имеющихся регуляторных генных сетей для выполнения новых функций (рис. 10.52).

Горбатки и разнообразие «шлемов» – разрастаний переднеспинки. Одни генные сети отвечают за формирование крыльев и этих «шлемов» (рис. 10.53).

Экспрессия «старых» генов в «новых» местах может привести к возникновению морфологических новаций. Например, гены, которые отвечают за формирование рога у жука и за закладку пятна на крыле бабочки – одни и те же. Аналогично, гены, отвечающие за закладку конечности насекомого отвечают и за пятна на крыле бабочки (рис. 10.54).

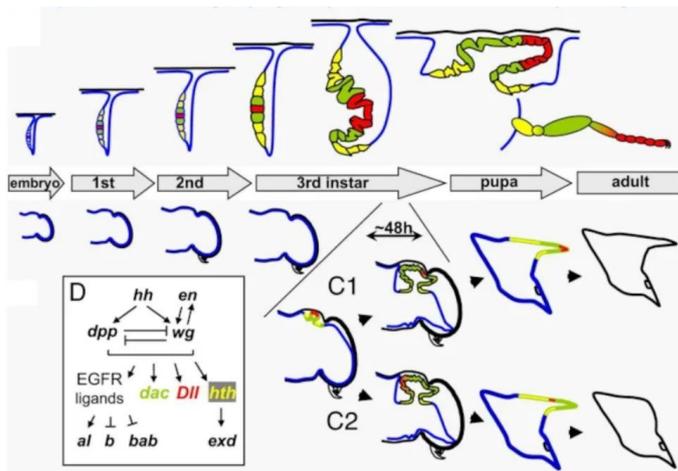


Рис. 10.52. Экспрессия генов модуля регуляторной сети в конечности и рогах жуков (Moczek, 2006)



Рис. 10.53. Горбатки и разнообразие «шлемов»

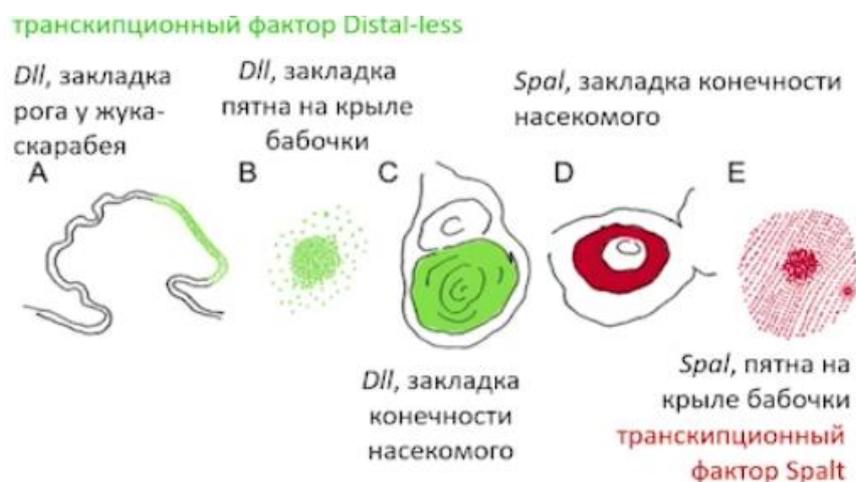


Рис. 10.54. Экспрессия «старых» генов в «новых» местах

Еще один вид морфологической эволюции – утрата признака. Например, в пещерах рыбы испытывают физиологический стресс, в результате чего нарушается работа шаперона *Hsp90* и проявляется накопленная скрытая генетическая изменчивость: вырастают рыбы и с маленькими, и с большими глазами.

Преимущество получают мелкоглазые/незрячие, так как это новый вектор отбора и генетическое разнообразие снижается, потому что остаются только мелкоглазые формы.

## 10.2. Козволюция и Eco-Evo-Devo

На эволюцию организмов влияют эволюция онтогенеза, взаимодействия с окружающей средой, симбионтами и т.д.

### Козволюция

Описание коэволюции началось с 1920х. Первым концепцию ввел Тимофеев-Ресовский в 1968. Ниже приведены разные определения понятия «коэволюция».

*Коэволюция* – эволюционные взаимоотношения видов, не связанных генетически. (Иорданский)

*Коэволюция* – взаимные эволюционные изменения взаимодействующих видов. (Thompson)

*Коэволюция* – изменение биологического объекта, вызванное изменением в другом, связанным с ним биологическим объектом того же уровня.

Т.е. это совместная эволюция видов, «взаимодействующих» в экосистеме.

Значительная часть всех эволюционных явлений – коэволюция.

Эволюция разных видов и групп организмов не происходит независимо друг от друга. Изменения внутри одного вида будут влиять на изменения внутри другого. Коэволюция происходит не на уровне видов, а на уровне отдельных популяций. В одной – два вида будут взаимно значимы, в другой – только один влиять на другой, а в третьей – вообще не будут взаимодействовать (рис. 10.55). При этом между всеми этими популяциями может происходить обмен генами.

Важно учитывать локальный уровень связей! Коэволюция может вести к видообразованию. Понятие «Hotspot» («горячая точка») ввел Томпсон.

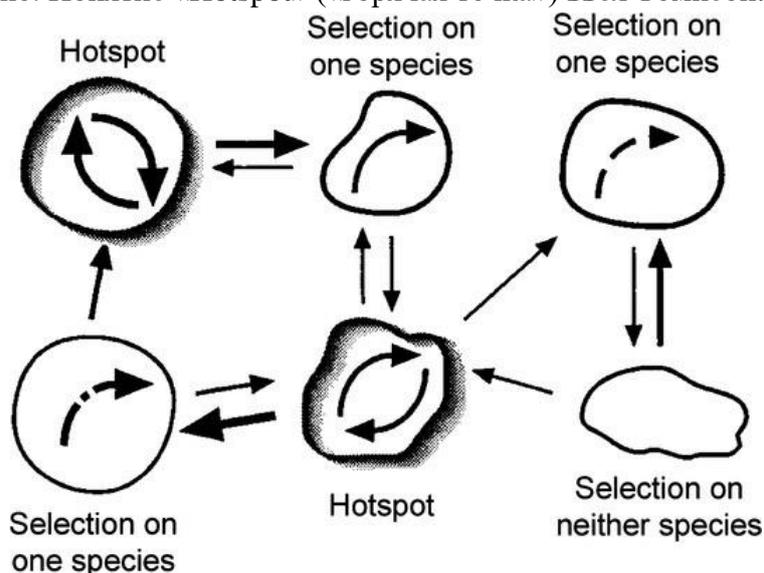


Рис. 10.55. Коэволюция на уровне отдельных популяций

Коэволюционные связи могут быть разными:

- 1) Мутуализм (взаимная польза)
- 2) Сожительство
- 3) Антагонизм (паразитизм)
- 4) Антагонизм (хищничество)

*Мутуализм* – оба вида полезны друг другу, когда они вместе – размножаются лучше. Взаимоотношения могут быть настолько связаны, что выживание одного вида невозможно без другого.

Примеры: насекомые-опылители и цветковые растения; человек и микробиом; рыба малый фонареглаз и светящиеся бактерии.

Микориза: симбиотическая связь высших растений и грибов.

*Антагонизм* – связь, когда хотя бы один вид вредит другому (когда они обитают вместе, «пострадавший» хуже размножается):

- конкурентная дивергенция;
- гонка вооружений.

При мутуализме оба вида полезны друг другу (когда они вместе, размножаются лучше):

- симбиотический;
- между свободноживущими.

При этом для каждого вида от взаимодействия есть как польза, так и вред/цена. Для вида взаимодействий важен общий эффект. За счет изменения удельной пользы и вреда антагонизм может становиться мутуализмом – и наоборот.

### Эволюционная гонка вооружений

В основе эволюционной гонки вооружений лежит частотно-зависимый отбор.

Пример: отбор благоприятствует паразитам, способным атаковать наиболее распространенный генотип хозяина, а у хозяев – тем, кто способен противостоять наиболее распространенному паразиту. Редкие варианты начинают получать преимущество, т.к. часто встречающиеся паразиты часто подавляются иммунной системой хозяина, а часто встречающиеся жертвы – часто страдают от болезней. Флуктуации возникают, если варианты «щитов» (хозяина) и «мечей» (паразита) периодически меняются.

Пример флуктуации: пастерии наиболее заразны именно для современных, но не для прошлых и не для будущих популяций дафний (Decaestecker et al., 2007).

В коэволюции хищника и жертвы существует явление эскалации.

*Гипотеза эскалации*: в каждом новом поколении защита лучше, но и нападение тоже лучше. Пример: в озере Танганьика обитают крабы, которые раскалывают своими клешнями моллюсков. У тех, в свою очередь, начали появляться разные защитные структуры (рис. 10.56).

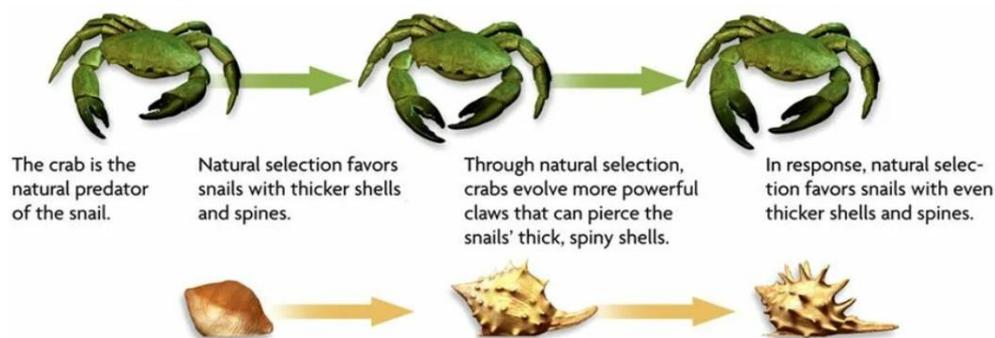


Рис. 10.56. Коэволюция крабов и моллюсков (озеро Танганьика)

В ответ на появление шипов у моллюсков крабы с самыми малыми клещами отсеялись отбором, самые сильные крабы, наоборот, поддерживались отбором. Со временем крабы переходили на более простую пищу и в ходе эволюции моллюски постепенно теряли свои шипы и становились беззащитными.

Разные отношения хищника и жертвы могут приводить к видообразованию. Например, в популяции сосны, где присутствуют белки и\или клесты, размер и толщина сосновых шишек больше, чем в популяциях, где их нет. Т.о. коэволюция может приводить к дифференциации популяций и, в дальнейшем, к видообразованию (Parchman, Benkman, 2007; 2009 и др.).

Еще один пример «гонки вооружений»: подвзочные змеи и тритоны. Тритоны умеют вырабатывать сильнейший яд – тетродотоксин (как рыба фугу). В некоторых популяциях они настолько ядовиты, что могут убить десятки человек. В разных популяциях разная концентрация яда у тритонов и чувствительность к яду у змей могут сильно различаться.

Коэволюция паразита и хозяина: в линиях паразита и хозяина видообразование может идти:

- конгруэнтно – эволюция паразитов → эволюции хозяев;
- неконгруэнтно – при передаче паразита неродственному хозяину, видообразованию без смены хозяина или при вымирании. (de Vienne et al., 2012)

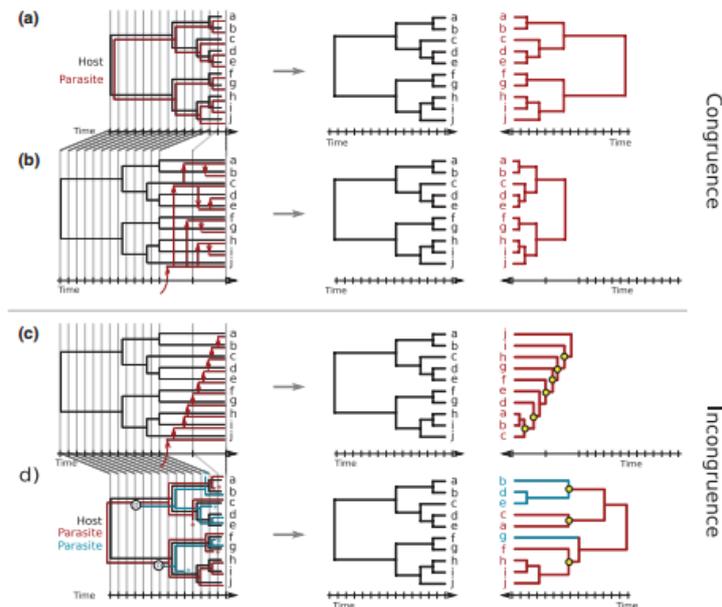


Рис. 10.57. Способы видообразования при коэволюции паразита и хозяина

Принцип Черной королевы – принцип, при котором из-за того, что условия постоянно меняются, каждому виду необходимо постоянно изменяться и «подстраиваться» в ответ.

Принцип Черной королевы может объяснить некоторые закономерности полового размножения. Половое размножение выгодно и паразиту, и хозяину: в условиях географической мозаики неизвестно, с какими системами защиты или нападения придется столкнуться, многообразие вариантов потомков повышает шансы, что кому-то повезет.

Показано, что некоторые млекопитающие склонны выбирать партнера с непохожим набором аллелей генов ГКГ (рис. 10.58). В этом случае повышается шанс, что потомки будут устойчивы к многим инфекциям.

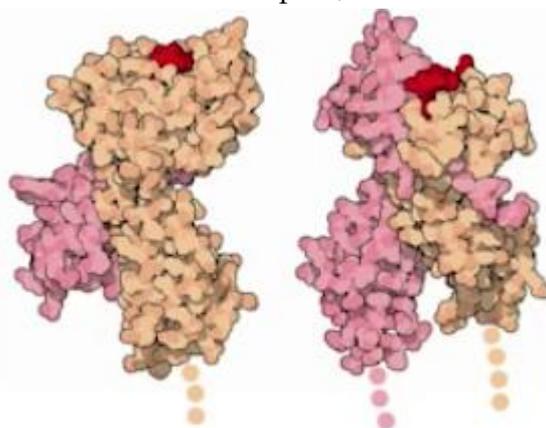


Рис. 10.58. Структура белков ГКГ (главного комплекса гистосовместимости)

*Гипотеза «пойманной Черной королевы»:* паразит наследуется по женской линии и заинтересован, чтобы зараженные самки производили на свет больше дочерей. Паразит смещает соотношение полов в популяциях хозяев в пользу самок. Однако некоторые насекомые выработали «контрадаптации», повышающие вероятность рождения самцов.

Математическое моделирование показало: у зараженных насекомых эволюционная «гонка вооружений» почти неизбежно должна приводить к необратимой утрате способности к половому размножению насекомым-хозяином. Именно это и произошло со многими видами наездников, зараженными вольбахией.

Пример коэволюции при мутуализме: благодаря питанию с помощью симбионтов у тлей стали нерабочими многие гены, участвующие в синтезе незаменимых аминокислот. При этом гены насекомого регулируют их синтез у внутриклеточных симбионтов. Устойчивая передача симбионта от родителей к потомкам выравнивает уровни приспособленности обоих организмов, делая конгруэнтными их филогенетические линии.

Пример коэволюции бактерий и человека. *Helicobacter pylori* является важным участником микробиоты человека, она заселилась на заре видообразования *Homo sapiens*. На карте (рис. 10.59) наблюдаются различия между разными популяциями, которые связаны с расселением *H. sapiens* (Munez-Ramirez et al., 2020).

*«Преемственность» и «монокультурность»*

Со временем симбионт и хозяин могут становиться всё более взаимозависимыми.  
Примеры:

- митохондрии и пластиды – потомки эндосимбиотических бактерий
- твердая кутикула жуков-долгоносиков обеспечивается симбиозом с бактериями дарданеллами, геном которых уже значительно упрощен.

Возникновению и поддержанию мутуализма способствует низкое генетическое разнообразие симбионтов. Например, самки клопов передают своих симбионтов потомству через секрет, которым обмазывают кладки яиц. А бобовые используют сложную систему «молекулярного рукопожатия», чтобы допускать в клубеньки только мутуалистических азотфиксирующих бактерий.

Как и любая монокультура, мутуалистические взаимодействия подвержены опасности резкого исчезновения. Для борьбы с этой угрозой может быть полезен еще один симбионт-мутуалист.

*Мутуализм свободноживущих видов:* один вид взаимодействует с множеством других.

Основные модельные системы:

- растения и опылители;
- растения и плотоядные животные и т.д.

Сети свободноживущих мутуалистов можно разделить на разных членов: специалисты и генералисты (рис. 10.60).

Сети делают систему более-менее стабильной. Специализация возникает к определенному «джентельменскому» набору признаков, а не к конкретным видам. Специалисты обычно специализируются на генералистов.

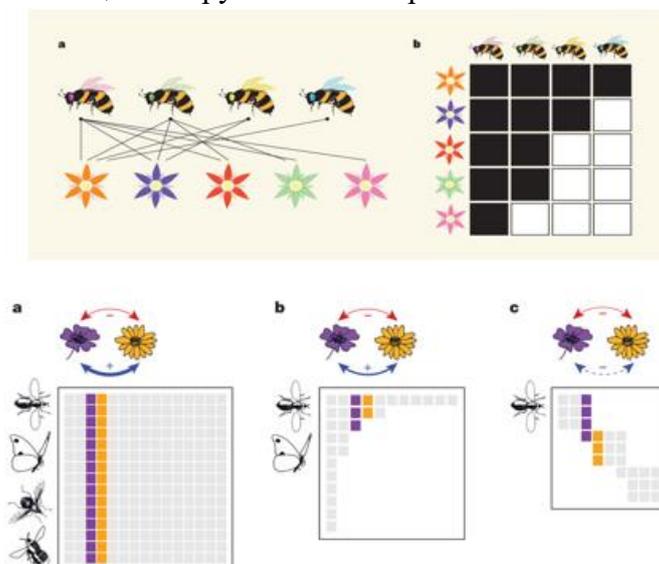


Рис. 10.60. Сети свободно живущих мутуалистов

Реальные мутуалистические сети обладают некоторыми инвариантными свойствами: вложенностью, асимметрией взаимодействий и модульностью. Эти сети подвержены

существенным изменениям во времени и пространстве, всегда включают большое число разнообразных видов. И в них всегда соседствуют виды разной степени специализации – исход коэволюции в каждом случае очень индивидуален.

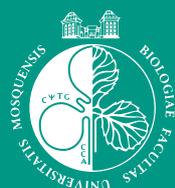
Инверсия ролей у мутуалистов: нектарные грабители повреждают растение, добираются до нектара, но не переносят пыльцу.

Еще один пример: Орхидея *Angraecum sesquipedale* и бражник *Xanthopan morgani* – один из классических примеров тесной коэволюции.

Узкая взаимная специализация встречается среди свободноживущих мутуалистов, но является скорее исключением.

### **Заключение**

*Эволюционная биология* – область биологии, изучающая эволюцию: естественный отбор, наследственность, историю и происхождение видов, видообразование и многое другое; на разных уровнях организации: от молекулярного до экосистемного.



БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА

*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

