



ВОЛГОГРАДСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
МЕДИЦИНСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ

Микроэволюция. Элементарные факторы эволюции





Определение понятия

Микроэволюция - эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием.

Элементарная единица Эволюции

Популяция - это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образуя самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.

Основные экологические характеристики популяции:

- **величина** (по занимаемому ареалу и численности),
 - **возрастная и половая структура**,
 - **популяционная динамика**, которая зависит от биотических и абиотических факторов.
- 

Популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или иного фенотипа.

Важнейшей особенностью природных популяций является их **генетическая гетерогенность**, которая поддерживается за счет мутаций и рекомбинаций.

При отсутствии давлений со стороны среды или сохранении постоянства условий генетический состав популяций будет, в среднем, оставаться статистически неизменным долгое время. Изменение генотипического состава популяции ВОЗМОЖНО ПОД ВЛИЯНИЕМ **элементарных факторов эволюции.**

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

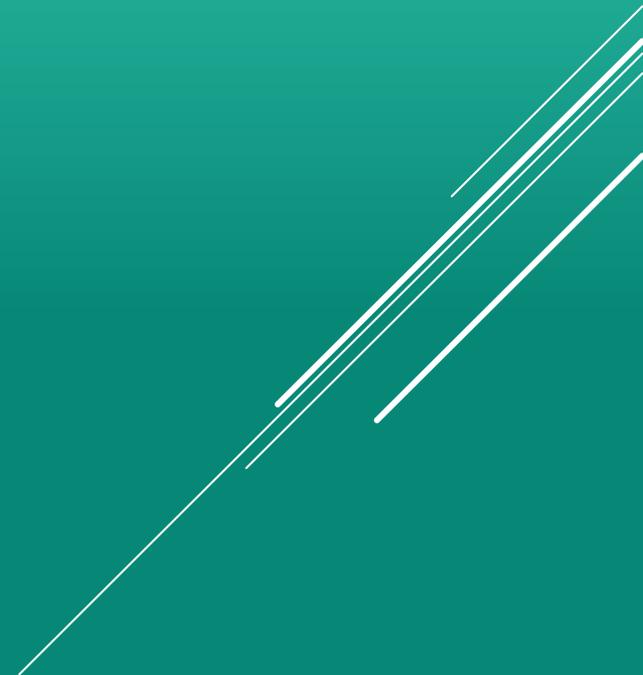
Мутации

Популяционные волны

Изоляция

Естественный отбор

Дрейф генов



МУТАЦИИ

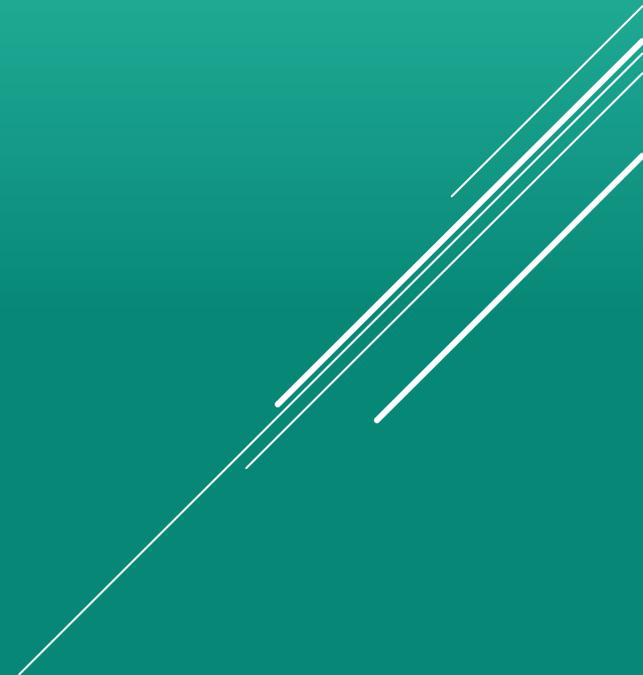
Мутации - дискретные изменения наследственной информации

Генные мутации

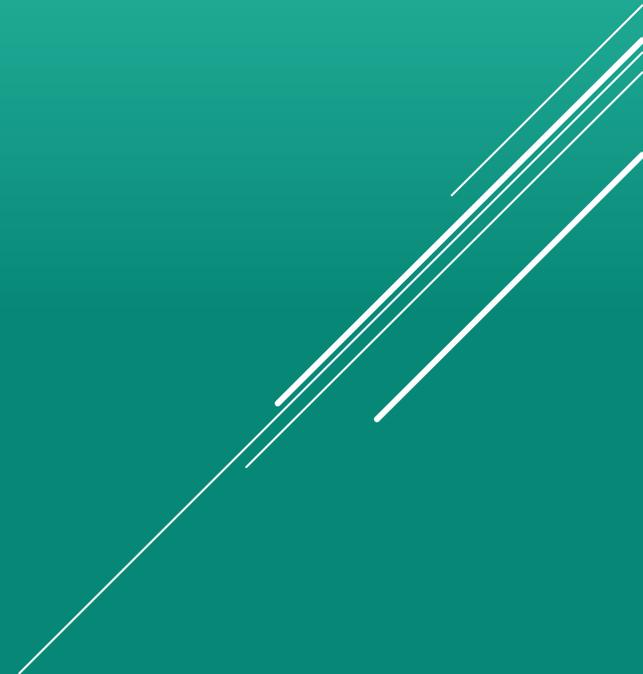
Хромосомные мутации

Геномные мутации

Внеядерные мутации



- ▶ **Генные мутации** - изменения молекулярной структуры генов, возникающие в результате замен, вставок или выпадения нуклеотидов
- ▶ **Хромосомные мутации** - структурные изменения хромосом, возникающие вследствие перемещения или выпадения отдельных частей хромосом



Геномные мутации - изменение числа хромосом. При этом может произойти либо изменение числа наборов хромосом (полиплоидия или гаплоидия), либо уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом в обычном геноме

Внеядерные мутации - связаны с изменениями в структуре ДНК некоторых органелл, имеющих собственную ДНК, таких как пластиды, митохондрии. По всей вероятности их роль в эволюции невелика

Благодаря мутационному процессу поддерживается высокий уровень наследственного разнообразия природных популяций.

Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный **элементарный эволюционный материал**

Нельзя говорить о вредности или полезности той или иной отдельно взятой мутации

Мутантные аллели **рецессивны**

Большинство мутаций первоначально оказывают на фенотип особей неблагоприятное воздействие

Возникновение полового процесса стало инструментом "обезвреживания" мутаций путем перевода их в гетерозиготное состояние. Благодаря этому достигается тройственный положительный результат:

1) **исключается непосредственное отрицательное влияние** мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном;

2) **сохраняются нейтральные мутации**, не имеющие приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но которые смогут приобрести такую ценность в будущем;

3) **накапливаются некоторые неблагоприятные мутации**, которые в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов (эффект гетерозиса).

Доля полезных мутаций мала, однако их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим.

Эволюционная оценка мутаций не может быть однозначной. Нельзя говорить о вредности или полезности той или иной отдельно взятой мутации.

И.И. Шмальгаузен предложил подразделять все мутации на "условно полезные" и "условно вредные".

НАПРАВЛЕННОСТЬ МУТАГЕНЕЗА?

Общеизвестно, что все мутации подразделяются на **спонтанные** и **индуцированные**.

Основные характеристики спонтанного мутагенеза формировались на начальных этапах эволюции жизни под действием таких факторов, как ультрафиолетовое и другие виды излучений, температура, определенная химическая среда.

Индукцированный мутагенез происходит под действием, так называемых, мутагенов, которые по своей природе могут быть физическими, химическими, биологическими.

Существование спонтанного и индуцированного мутагенеза не отрицается. Однако накопленные за последние 10 лет научные факты опровергают одно из базовых положений Синтетической теории эволюции (СТЭ) о "случайности всех мутаций". На сегодняшний день твердо установлено:

Живая клетка располагает большим арсеналом средств, позволяющих ей контролировать изменение собственного генома, в первую очередь путем управления мутационным процессом.

ЧАСТОТА МУТАЦИЙ ПОД КОНТРОЛЕМ

У кишечной палочки обнаружены, так называемые, **SOS- гены** ("спасение утопающих"), включающиеся в экстренных случаях.

Метилирование - это прикрепление метильных групп ($-CH_3$) к некоторым нуклеотидам. Как выяснилось, метилирование нуклеотида повышает вероятность его мутирования.

ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ СПОСОБНЫ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННО СОЗДАВАТЬ НОВЫЕ ГЕНЫ

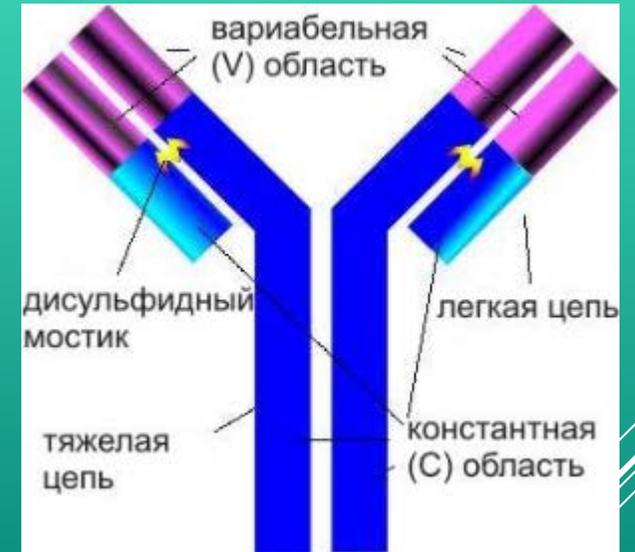
Пример. Способность В-лимфоцитов
позвоночных производить разнообразие антител.



Гены антител формируются в геноме В-лимфоцитов по мере необходимости из специальных «заготовок» (гены антител в норме не передаются по наследству — наследуются только «заготовки»)

Формирование генов антител в геноме В-лимфоцитов происходит **в два этапа:**

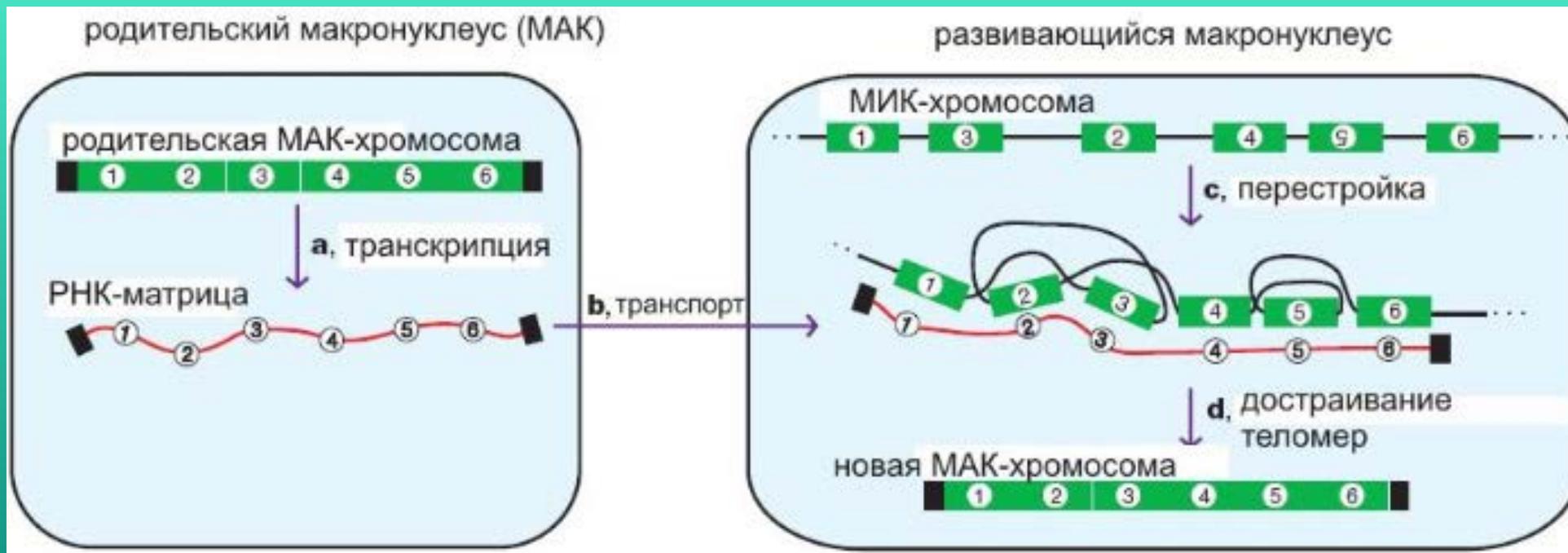
- гены антител формируются комбинаторным путем из унаследованного от родителей набора заготовок. В результате животное получает большой набор В-лимфоцитов
- при попадании инфекции лимфоциты начинают вносить случайные изменения в гены своих антител (в переменные области, или V-области). Этот процесс называется **соматическим гипермутированием**.



ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ МОГУТ
КОНТРОЛИРОВАТЬ ПЕРЕСТРОЙКУ
ГЕНОМА, А ТАКЖЕ ИМЕЮТ
ВОЗМОЖНОСТЬ ЕГО РЕДАКТИРОВАТЬ.

Пример. Контролируемая перестройка генома у инфузорий.

Программа перестройки генома записана в РНК



РНК-матрица, считанная с МАК-хромосомы перед разрушением макронуклеуса, служит «ключом» для распутывания генетической информации, содержащейся в МИК-хромосоме.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

- периодические или аperiodические колебания численности характерны для всех без исключения видов живых организмов.



- Периодические колебания численности короткоживущих организмов (для насекомых, однолетних растений);
- Непериодические колебания численности, зависящие от сложного сочетания разных факторов. В первую очередь они зависят от благоприятных для данного вида отношений в пищевых цепях (например, ослабление пресса хищников, увеличение кормовых ресурсов и пр.);
- Вспышки численности видов в новых районах, где отсутствуют их враги
- Резкие непериодические колебания численности, связанные с природными "катастрофами" - разрушением биогеоценозов или целых ландшафтов (засухи, заболачивание и пр.)

Масштабы колебаний численности могут варьировать.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. Рост численности особей обычно сопровождается расширением занимаемой территории, а значит, возникает необходимость адаптации к новым условиям.

Повышение концентрации особей в связи с ростом численности усиливает внутривидовую борьбу за существование.

При спаде численности генофонд популяции может утратить редкие мутационные аллели, при сохранении же этого редкого аллеля его концентрация в малочисленной популяции автоматически возрастает.

Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии еще не могут обеспечить протекания эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Одним из таких факторов является **ИЗОЛЯЦИЯ**.



ИЗОЛЯЦИЯ

– возникновение любых барьеров, ограничивающих панмиксию.

Значение изоляции в процессе эволюции сводится к нарушению свободного скрещивания, что ведет к увеличению и закреплению различий между популяциями и отдельными частями всего вида.

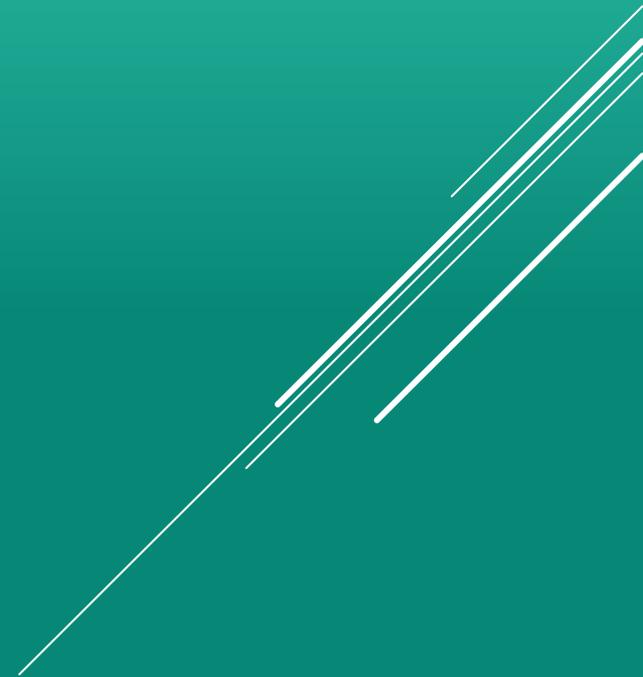
Без такого закрепления эволюционных различий невозможно никакое формообразование.

ВИДЫ ИЗОЛЯЦИИ

Географическая

Биологическая

Генетическая



ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

заключается в пространственном разобщении популяций благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида – наличию водных преград для "сухопутных" организмов, участков суши для видов-гидробионтов, чередованию возвышенных участков и равнин.

Пространственная изоляция может происходить и в отсутствие видимых географических барьеров. Причины ее в этом случае в ограничении радиуса репродуктивной активности.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

- возникает вследствие внутривидовых различий организмов и имеет несколько форм:
- **Экологическая изоляция.** К такого рода изоляции приводят особенности окраски покровов или состава пищи, размножение в разные сезоны года и др.
- **Этологическая (поведенческая) изоляция** существует благодаря особенностям ритуала ухаживания, окраски, запахов, "пения" самок и самцов из разных популяций.
- **Физическая (механическая) изоляция.** В этом случае препятствием к скрещиванию являются различия в структуре органов размножения или просто разница в размерах тела.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

создает более жесткие, иногда непреодолимые барьеры скрещиваниям. Она заключается:

- в несовместимости гамет,
- гибели зигот непосредственно сразу после оплодотворения,
- стерильности или малой жизнеспособности гибридов.

ЗНАЧЕНИЕ ИЗОЛЯЦИИ

Важная характеристика действия изоляции как фактора эволюции – это ее **длительность**.

Изоляция в процессе видообразования взаимодействует с другими элементарными эволюционными факторами. Она **усиливает генотипические различия**, создаваемые мутационным процессом и генетической комбинаторикой.

Мутационный процесс и популяционные волны – факторы-поставщики элементарного эволюционного материала (хотя и действуют по-разному),

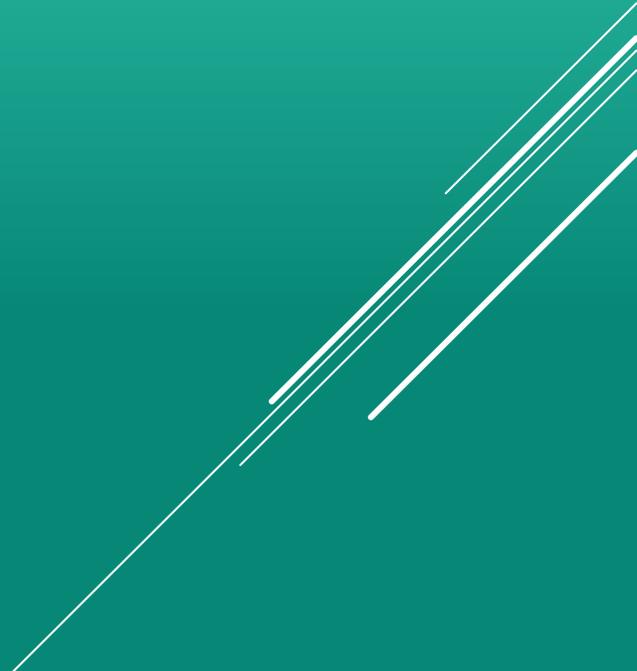
Изоляция - фактор-усилитель генетических различий между группами особей.

Даже совместное действие этих трех факторов не обеспечивает устойчивого протекания направленного процесса эволюции.

Направленность эволюции придает действие естественного отбора.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

- избирательное (дифференцированное)
воспроизведение генотипов.



Популяция - поле действия отбора,
отдельные особи – объект действия,
конкретные признаки – точки приложения отбора.
Главный результат естественного отбора
заключается не просто в выживании более
жизнеспособных, а в относительном вкладе таких
особей в генофонд популяции.

Необходимой предпосылкой отбора является **борьба за существование** – конкуренция за пищу, жизненное пространство, партнера для спаривания.

Естественный отбор происходит на всех стадиях онтогенеза организмов. В эмбриогенезе, преобладающим механизмом является избирательная смертность.

В конечном итоге отбор обеспечивает избирательное воспроизведение генотипов.

В природных условиях естественный отбор осуществляется **исключительно по фенотипу.**

Отбор генотипов происходит вторично через отбор фенотипов, которые отражают генетическую конструкцию организмов.

ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

В зависимости от результата различают:
стабилизирующую,
движущую
дизруптивную формы естественного
отбора.



Стабилизирующий отбор – сохраняет в популяции средний вариант фенотипа или признака,

Движущий (направленный) отбор обуславливает последовательное изменение фенотипа в определенном направлении,

Дизруптивный (разрывающий) отбор сохраняет несколько разных фенотипов с равной приспособленностью.

ПОЛОВОЙ ОТБОР

— процесс, в основе которого лежит конкуренция за полового партнёра между особями одного пола, что влечёт за собой выборочное спаривание и производство потомства. В пределах вида один из полов (практически всегда женский) играет роль ограниченного ресурса для другого (практически всегда мужского).

Половой отбор является частным случаем естественного отбора.

ПОЛОВОЙ ОТБОР

Гениальная идея полового отбора принадлежит Чарльзу Дарвину «Происхождение человека и половой отбор».

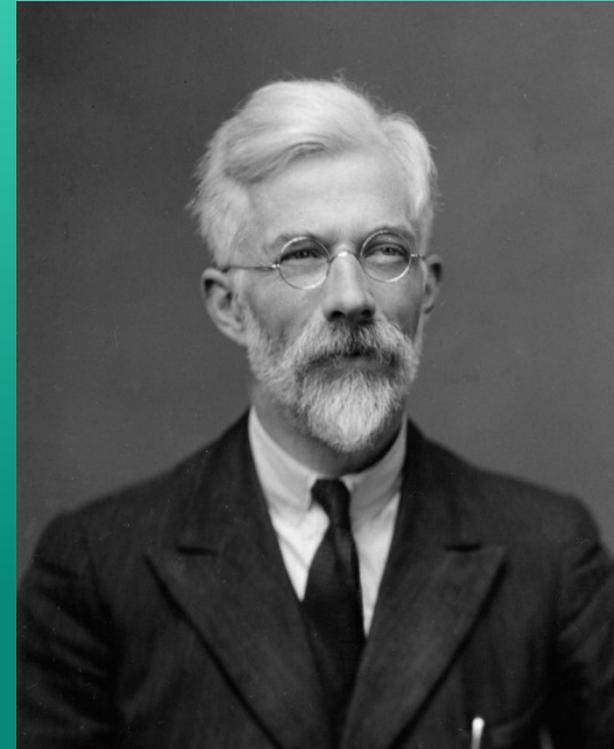
Современники не поняли и не приняли ее.

Многие соглашались с тем, что самцы могут конкурировать за самок, но никто не верил, что самки могут выбирать самцов (это противоречило викторианской морали)

ПОЛОВОЙ ОТБОР

Рональд Фишер (1890-1962) —
английский статистик,
биолог-эволюционист и
генетик.

Разработал математическую
модель. Объясняющую идею
Дарвина о половом отборе



ФИШЕРОВСКОЕ УБЕГАНИЕ (FISHERIAN RUNAWAY)

Фишер предложил гипотетический механизм полового отбора, призванный объяснить эволюцию неадаптивных, биологически нейтральных признаков — в частности, гипертрофированных брачных украшений, встречающихся у самцов многих видов живых существ, для которых характерно половое размножение. Фишер описал механизм, из-за которого предпочтение со стороны самок и, как следствие, репродуктивное преимущество, получали наиболее «украшенные» самцы.

ФИШЕРОВСКОЕ УБЕГАНИЕ (FISHERIAN RUNAWAY)

Эволюция украшений самцов, примером которой служит красочный хвост самцов павлинов представляет парадокс для эволюционных биологов, начиная с Чарльза Дарвина и вплоть до современной синтетической теории эволюции. Отбор особей с дорогостоящими и зачастую невыгодными для личного выживания украшениями представляется несовместимым с естественным отбором.



ФИШЕРОВСКОЕ УБЕГАНИЕ (FISHERIAN RUNAWAY)

Гипотеза Фишера состоит в том, что самки выбирают привлекательных самцов с наиболее развитыми декоративными признаками только по причине обладания самцами этими признаками.

Случайно возникшие в силу мутации предпочтения самками самцов с более развитыми украшениями могут привести к тому, что самцы с более высокой степенью развития этого признака начинают оставлять больше потомства, чем те, которые этим признаком обладают в меньшей мере. В результате, следующее поколение наследует как более развитые украшения у самцов, так и предпочтения к таким самцам у самок. Таким образом, возникает механизм **положительной обратной связи**, закрепляющий как признак, так и его предпочтение

ГАНДИКАП (HANDICAP)

Амоц Захави (1928-2017) – израильский эволюционный биолог предложил альтернативную гипотезу, согласно которой информацию о качестве генома самца могут нести вредные для выживаемости особи признаки.

Самки принимают во внимание то, как украшения усложняют самцу жизнь и потому свидетельствуют о его лучшей приспособленности в целом. Таким образом, наличие уязвимости доказывает живучесть особи, а следовательно и привлекательность для самки.



Микроэволюционные процессы,
протекающие в популяциях,
могут приводить к возникновению
НОВЫХ ВИДОВ – центральному и
важнейшему этапу эволюции
живого на Земле.



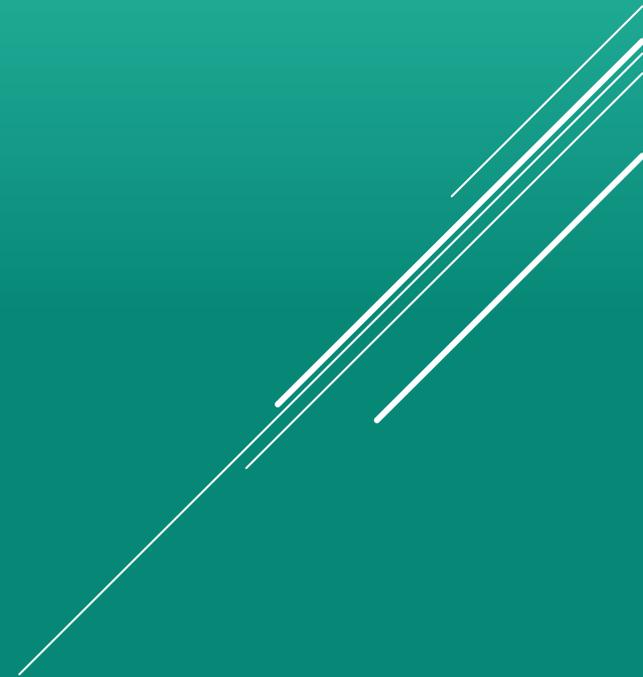
АДАПТАЦИЯ

– Это возникновение и развитие конкретных морфофизиологических свойств, значение которых зависит от тех или иных условий среды.

Адаптации – результат действия естественного отбора.

ПУТИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ АДАПТАЦИЙ

Преадаптивный
Комбинативный
Постадаптивный



ПРЕАДАПТИВНЫЙ ПУТЬ

Потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. Мутационный процесс приводит к формированию скрытого резерва наследственной изменчивости, часть которого в будущем может быть использована для создания новых приспособлений

Пример: наличие швов на черепе млекопитающих облегчает роды, хотя их возникновение не было связано с живорождением).

КОМБИНАТИВНЫЙ ПУТЬ

В данном случае существенно взаимодействие новых мутаций друг с другом и с генотипом в целом.

Эффект мутаций зависит от той генотипической среды, в которую они в последующем войдут.

Скращивание особей дает разнообразное сочетание мутантного аллеля с другими аллелями того же или другого гена (по типу комплементации, эпистаза или полимерии), что создает реальную возможность сменить одних адаптаций другими.

Этот путь, видимо, наиболее распространенный в природе.

ПОСТАДАПТИВНЫЙ ПУТЬ

Связан с редукцией ранее развитого признака и переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние.

Эти гены сохраняются в генофонде популяции и время от времени могут проявляться фенотипически (атавизмы).

В этом случае новые адаптации возникают посредством использования ранее существующих структур в случае смены их функций.

Пример: висцеральный скелет у предков позвоночных состоял из жаберных дуг, они служили как бы распоркой для пищеварительной трубки, препятствуя ее спадению. Однако в ходе дальнейшей эволюции с усилением функции дыхания жаберные дуги становятся частью системы нагнетания жидкости. В дальнейшей эволюции жаберные дуги принимают на себя функции хватания и превращаются в челюсти.

КЛАССИФИКАЦИЯ АДАПТАЦИЙ

По Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др. 1969г.)

Адаптации классифицируют по:

- происхождению
- принадлежности к разной среде
- масштабу
- длительности сохранения в онтогенезе
- характеру изменений и т.д.

По происхождению:

Возникающие преадаптивным, комбинативным или постадаптивными путями

По принадлежности к разной среде:

- генотипические(онтогенетические)
- популяционно-видовые
- биоценоотические

По эволюционному масштабу:

- специализированные
- общие

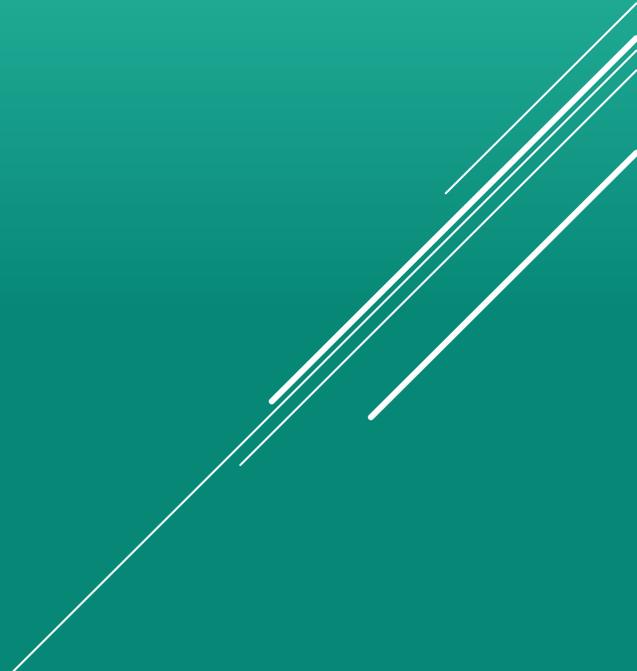
По характеру возникающих изменений:

- упрощающие
- усложняющие
- сохраняющие строение систем и уровень сложности

По длительности сохранения в онтогенезе:

- кратковременные
- повторяющиеся
- постоянные

Микроэволюционные процессы,
протекающие в популяциях, могут
приводить к возникновению **НОВЫХ**
ВИДОВ – центральному и
важнейшему этапу эволюции
живого на Земле



ВИД -

совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), в природных условиях скрещивающихся исключительно между собой и при этом производящие плодовитое потомство.

Генетическое единство – главный критерий вида.

ПРИЗНАКИ ВИДА

репродуктивная изоляция -
нескращиваемость особей данного вида с
представителями других видов
генетическая устойчивость в природных
условиях, приводящая к независимости
эволюционной судьбы

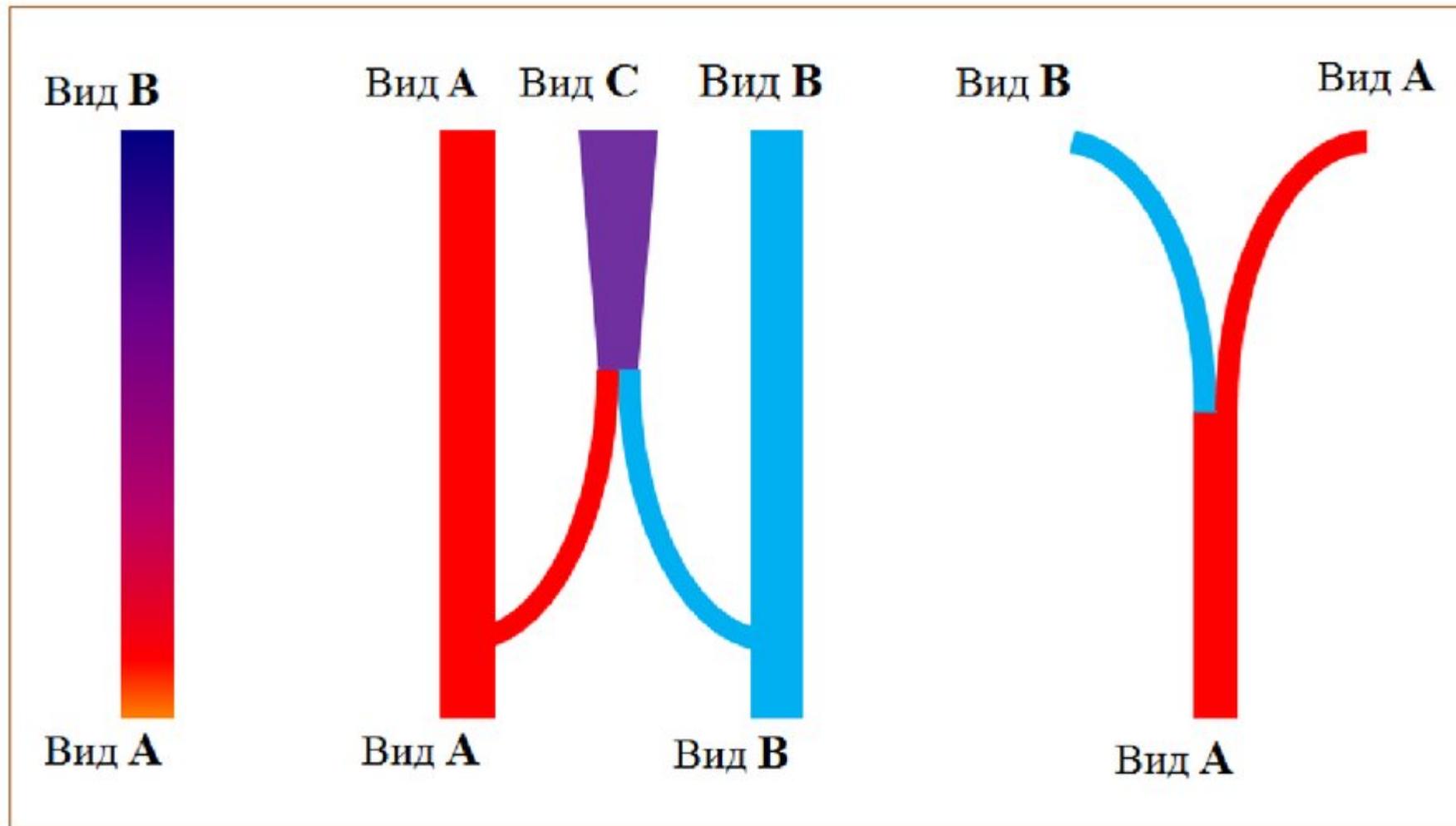
Важнейшим фактором объединения
организмов в виды служит половой процесс

Видообразование — процесс возникновения новых биологических видов и изменения их во времени.

Видообразование по наличию или отсутствию ветвления делится на:

- филетическое
- дивергентное

Пути видообразования



Филетическое
видообразование

Гибридогенное
образование вида С

Дивергентное
видообразование

ФИЛЕТИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

заключается в постепенном превращении во времени одного вида в другой.

Выделяют:

стазигенез – развитие вида во времени с постепенным изменением одной и той же экологической ниши

анагенез – развитие с приобретением приспособлений, позволяющих освоить более широкую экологическую нишу.

ПРИМЕРЫ СТАЗИГЕНЕЗА: «ЖИВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ»



Крокодилы
Акула-гоблин
Гигантская птица Моа



АНАГЕНЕЗ

— это эволюционный процесс, в котором виды продолжают существовать и выживать как скрещивающаяся популяция. Он также называется филетической трансформацией и подразумевает эволюцию в пределах одной линии. Он не всегда означает образование новых видов.

Пример: В среднем плейстоцене («ледниковый период»), начавшемся 2 млн. лет назад, на Кавказе в течение 50-60 тысяч поколений существовал один вид зубра. Позже он трансформировался в новый вид, причем переход к новому виду занял 2—4 тыс. поколений (10—16 тыс. лет).

ДИВЕРГЕНТНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

- процесс, ведущий к увеличению количества видов в связи с возникновением изоляционных барьеров и углублением различий между генофондами популяций под действием естественного отбора.



ДИВЕРГЕНТНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Аллопатрическое - препятствия к скрещиванию первично обусловлены пространственным разобщением популяций. Генетическая изоляция возникает вторично.

Симпатрическое - новый вид образуется внутри ареала исходного вида. С самого начала изоляция является генетической.

СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ МОЖЕТ ПРОТЕКАТЬ НЕСКОЛЬКИМИ СПОСОБАМИ:

Полиплоидизация. Известны группы близких видов, обычно растений, с кратным числом хромосом.

Гибридизация с последующим удвоением числа хромосом. Сейчас известно немало видов, гибридогенное происхождение и характер генома которых может считаться экспериментально доказанным.

Возникновение репродуктивной изоляции особей внутри первоначально единой популяции в результате фрагментации или слияния хромосом и других хромосомных перестроек. Этот способ распространён как у растений, так и у животных.

ПУТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

АЛЛОПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Происходит при нарушении целостности ареала вида

Геологические процессы (дрейф континентов, горообразование, вулканическая деятельность и пр.); далекие миграции



Географическая изоляция популяций



Независимое развитие популяций



Образование новых форм и видов

Пример

- Европейский, дальневосточный и закавказский виды ландыша

ВЕДУЩИЙ ФАКТОР

Движущая форма естественного отбора

СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Происходит в пределах целостного ареала вида

Изменение генетического материала (генные мутации, хромосомные перестройки, полиплоидизация)



Генетическая изоляция популяций



Независимое развитие популяций



Образование новых форм и видов

Примеры

- Яровые и озимые виды растений
- Летние и осенние виды грибов
- Виды рыб с разными сроками нереста

ВЕДУЩИЙ ФАКТОР

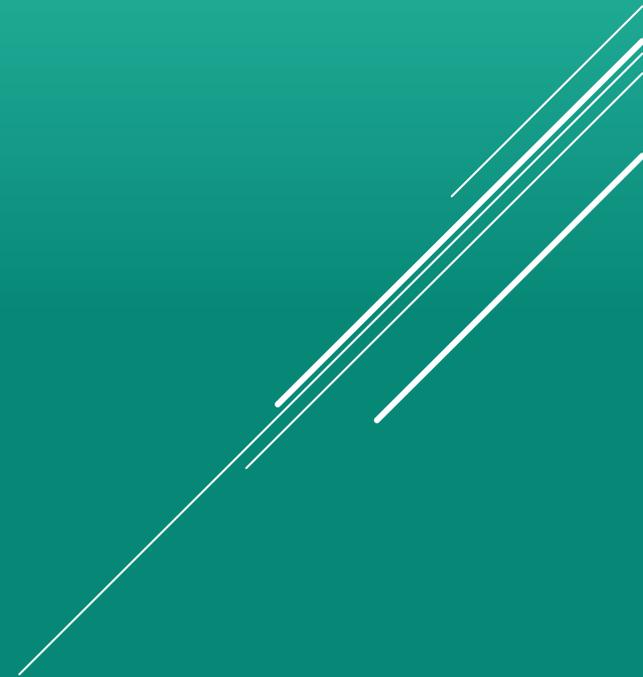
Дизруптивная форма естественного отбора

ТЕМПЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Градуализм

Сальтационизм

Пунктуализм



ТЕМПЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

И сам Дарвин, и многие его последователи видели эволюцию как процесс в основном плавный, постепенный, то есть **градуалистический**.

Высказывалась и другая точка зрения – о возможности мгновенного превращения одного вида в другой в результате крупномасштабных мутаций (макромутаций). Это учение получило название **сальтационизм** (от "сальто" – прыжок).

ТЕМПЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Альтернативной градуализму и сальтационизму стал **пунктуализм**, или **теория прерывистого равновесия**, сформулированная в 1972 году **Стивеном Гулдом** и **Нильсом Эддриджем**. Эта концепция предполагает, что в эволюции видов чередуются длительные периоды стабильности, когда основные черты вида сохраняются неизменными, в ходе которых вид преобразуется. Он либо целиком превращается в другой вид, либо делится на два или более новых вида, либо "отпочковывает" их от себя.

ТЕМПЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Обе концепции, градуалистическая и пунктуалистическая, до сих пор относятся к числу эмпирических обобщений, а не строгих теорий. Имеющиеся факты говорят о том, что эволюция иногда идет по пунктуалистическому, иногда по градуалистическому сценарию.

Благодарю за внимание

